دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی

"مقاله پژوهشی"

برآورد اجزاء ژنتیکی و نحوه وارثت صفات زراعی گندم نان با استفاده از روش رگرسیونی از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها

رضا امیری[۱و۲]، صحبت بهرامی‌نژاد[۳] و کیانوش چقامیرزا[۴]

۱- دانش‌آموخته دکتری اصلاح نباتات، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران
۲- استادیار پژوهشی، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، خرم‌آباد، ایران
۳- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، (نویسنده مسوول: sohbah72@hotmail.com)
۴- دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه

تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۴/۲۸ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۷/۱۳
صفحه: ۱۰۱ تا ۱۱۶

چکیده

مطالعه ساختار ژنتیکی گیاهان زراعی همواره یکی از اولویت‌های تحقیقاتی برای افزایش بازدهی روش‌های به‌نژادی است. به‌منظور تجزیه ژنتیکی برخی صفات زراعی گندم نان با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها، والدین و نسل‌های ایجاد شده از دو جمعیت اصلاحی (مرودشت × رسول) و (مرودشت × شاهپسند) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط نرمال و تنش خشکی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در دانشگاه رازی مورد مطالعه قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس وزنی نشان‌دهنده وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها از نظر اکثر صفات در هر دو شرایط بود. طبق نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها، اگرچه نحوه وراثت اکثر صفات در تلاقی‌ها، متفاوت بود اما اثرات افزایشی، غالبیت و انواعی از اپیستازی در وراثت اکثر صفات نقش داشتند و در بسیاری از موارد نقش اثر غالبیت بیشتر بود. بنابراین بهتر است گزینش تا نسل‌های پیشرفته جمعیت اصلاحی به تأخیر انداخته شود. با این وجود نقش اثرات تثبیت‌پذیر ژن‌ها در وراثت برخی صفات از جمله قطر ساقه اصلی، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی (در هر دو تلاقی)، ارتفاع بوته اصلی و طول پدانکل (در مرودشت × شاهپسند)، تقریباً برابر و یا بیشتر از اجزای غالبیت بود و این می‌تواند حاکی از سودمند بودن گزینش در نسل‌های اولیه برای صفات مذکور باشد. وراثت‌پذیری عمومی برای عملکرد دانه در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط تقریباً متوسط برآورد گردید اما وراثت‌پذیری خصوصی در هر دو شرایط در حد پایین بود. نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی نشان داد که برای اغلب صفات در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط، اثرات ژنی تثبیت‌پذیر دارای سهم نسبی (بصورت درصد مجموع مربعات نسل) بیشتری نسبت به اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بودند. مدل کنترل ژنتیکی اغلب صفات در هر دو تلاقی، تحت هر دو شرایط تقریباً مشابه بود و چندان تحت تأثیر تنش قرار نگرفتند.

واژه‌های کلیدی: آزمون مقیاس، اپیستازی، اثرات ژنتیکی، تنش خشکی، وراثت‌پذیری، هتروزیس

مقدمه

نان حاصل از گندم، مهم‌ترین ماده غذایی روزانه مردم محسوب می‌شود. سرانه نان مصرفی در ایران بالغ بر ۱۶۰ کیلوگرم در سال و میزان کالری دریافتی از دانه گندم، بالغ بر ۱۳۰۰ کیلوکالری/سرانه/روز است (۳۵). دستیابی به عملکرد بالا در گیاهان زراعی از جمله گندم، متأثر از ژنتیک، شرایط محیطی، اثر متقابل آن‌ها و اعمال مدیریت‌های صحیح به‌نژادی و به‌زراعی و استفاده بهینه از منابع موجود است (۳۷).

انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌بردن بهتر از توانایی ژنتیکی صفات مختلف در یک گیاه زراعی بستگی به اطلاع از ویژگی‌های ژنتیکی، تعداد، نوع عمل و نحوه وراثت ژن‌های کنترل کننده صفت دارد (۳). در یک برنامه اصلاحی اطلاع از میزان وراثت‌پذیری، هتروزیس و سایر پارامترهای ژنتیکی جمعیت مورد مطالعه و والدین بسیار مهم است چرا که مطالعه دقیق آن‌ها می‌تواند در رابطه با کارایی گزینش برای صفات هدف و انتخاب روش‌های اصلاحی مفید واقع گردد (۱۱). معمولاً اصلاح‌گران راغب هستند که علاوه بر اثرات ژن‌ها، میزان ژنتیکی بودن تنوع و میزان وراثت‌پذیر بودن آن را نیز بدانند، چرا که اساساً کارایی انتخاب بستگی به واریانس ژنتیکی افزایشی، اثر محیط و اثر متقابل ژنوتیپ و محیط دارد (۳۲).

روش تجزیه میانگین نسل‌ها[1]، یکی از بهترین روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی است (۲۷). این روش، یک روش بیومتری کمی است که اساس آن، اندازه‌گیری‌های فنوتیپی صفات کمّی در نسل‌های اصلاحی پایه (والدین، نتاج، تلاقی برگشتی‌ها و نسل‌های درحال تفکیک) است (۴۸). این روش برای مطالعه اولیه وضعیت ژنتیکی صفات مختلف کاربرد دارد که علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، قادر به برآورد اثرات بین ژنی اپیستازی از قبیل افزایشی × افزایشی، غالبیت × غالبیت و افزایشی × غالبیت نیز می‌باشد (۲۲،۱۷). شانس انتخاب و کارایی روش‌های اصلاحی برای بهبود ژنتیکی گیاهان زراعی به‌میزان زیادی مستلزم آگاهی از نوع و مقدار ترکیبات ژنتیکی و وجود اثر متقابل غیرآللی در صفات مورد هدف می‌باشد. وجود غالبیت و اپیستازی مکمل[2]، کارایی انتخاب را در نسل‌های اولیه کاهش می‌دهد، به‌طوری‌که هرچه سهم اثر غالبیت در وراثت صفت بیشتر باشد، وراثت صفت پیچیده‌تر بوده و گزینش باید با تأخیر و در نسل‌های پیشرفته اصلاحی انجام شود. چنانچه عمل ژن به‌صورت افزایشی باشد، گزینش ژنوتیپ‌ها در سطوح مختلف اصلاحی می‌تواند در گیاهان خودگشن مؤثر باشد، چراکه اثرات افزایشی

1- Generation mean analysis
2- Complementary

به‌عنوان ارزش اصلاحی صفت، قابلیت انتقال از یک نسل به نسل دیگر را دارند (۱۹).

متخصصان اصلاح نباتات از روش تجزیه میانگین نسل‌ها به‌منظور کسب اطلاعاتی مفید از نحوه عمل ژن در کنترل صفات اقتصادی گیاهان زراعی از جمله گندم استفاده می‌کنند. احمدی و همکاران (۱) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون مقیاس مشترک صفات زراعی از قبیل عملکرد دانه، ارتفاع بوته، وزن بوته، طول سنبله و وزن هزاردانه را در گندم مطالعه و نتیجه گرفتند که اثر غالبیت مهم‌ترین عامل در وراثت‌پذیری اکثر صفات است. در مطالعه نحوه وراثت برخی صفات مرتبط با عملکرد در گندم نان از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها، صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول سنبله دارای بیشترین اثرات غالبیت ژنی و صفات طول برگ پرچم و طول ریشک دارای بیشترین اثرات افزایشی ژنی بودند (۱۳). در مطالعه‌ای با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در گندم نشان داده شد که اثر اپیستازی اصلی‌ترین نقش را در کنترل ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله دارد (۳). همچنین اثرات غالبیت و اپیستازی بسیار مهم‌تر از اثر افزایشی در عملکرد دانه گندم گزارش شده است (۳۲). مطالعه دیگری با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شش تلاقی گندم نان عمل ژن را در صفات اندازه دانه و وزن هزار دانه مورد بررسی قرار داد و نتیجه گرفته شد که سهم اثرات افزایشی ژن‌ها نسبت به اثرات غالبیت برای این صفات از اهمیت بیشتری برخوردار است (۴۵). با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در گندم، دامنه وراثت‌پذیری عمومی برای صفات مورفولوژیک و زراعی مورد مطالعه از ۴۷ تا ۹۲ درصد گزارش شده است (۳۳). همچنین در تحقیقی روی چهار تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، وجود اپیستازی برای صفات تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته و وزن صد دانه در تلاقی‌های گندم نان گزارش داده شد و ابراز شد که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه تمام صفات در کلیه تلاقی‌ها کافی نمی‌باشد (۴۴). در مطالعه روی سه تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داده شد که صفات وزن بوته، ارتفاع بوته، عملکرد دانه در بوته و تعداد دانه در سنبله به وسیله اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی کنترل می‌شود که این امر نشان می‌دهد که گزینش برای این صفات در نسل‌های بعدی مؤثرتر خواهد بود (۲۳).

از طرف دیگر، به‌دلیل خسارات قابل توجه تنش‌های محیطی به محصولات زراعی از جمله غلات، در سال‌های اخیر بررسی واکنش گیاهان زراعی به تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی، بسیار مورد توجه قرار گرفته است (۳۴). تنش خشکی یکی از اصلی‌ترین عوامل تأثیرگذار بر تولید جهانی گندم است که سبب محدودیت رشد، توسعه و عملکرد آن می‌گردد. حدود ۴۵ درصد از تولید گندم جهان تحت تأثیر خشکی قرار می‌گیرد (۱۶). در مناطقی چون ایران با اقلیم مدیترانه‌ای، در فصل بهار کمبود آب و تنش خشکی برای گندم پیش می‌آید که اغلب هم‌زمان با گرده‌افشانی و دوره پرشدن دانه است. کاهش منابع آب سبب شده تکامل ارقام زراعی با سازگاری بهبودیافته به خشکی، هدف مهمی در بسیاری از برنامه‌های اصلاحی گیاهان شود. اگرچه مطالعات زیادی در مورد مقاومت به خشکی انجام شده اما تاکنون پیشرفت چندانی به‌دست نیامده است زیرا مقاومت به خشکی یک صفت کمّی، پیچیده و تحت کنترل چندین ژن می‌باشد (۳۸). بنابراین بهتر است صفاتی که باعث جلوگیری یا کاهش خسارت ناشی از تنش خشکی به گیاه می‌شوند، شناسایی شده و نقش و اثر هر کدام از آن‌ها بر میزان تحمل به تنش خشکی ارزیابی شود. از این‌رو، بررسی صفات مختلف و از جمله وضعیت نسبی ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش خشکی و غیر تنش به‌عنوان یک نقطه شروع برای شناخت فرآیند تحمل به خشکی و انتخاب ژنوتیپ‌ها برای اصلاح در محیط‌های خشک به‌کار می‌رود.

در مطالعه‌ای، برای صفات عملکرد دانه، وزن بوته، وزن کاه در شرایط تنش کم‌آبی و برای صفات طول سنبله، ارتفاع بوته، عرض برگ پرچم، مساحت برگ و وزن هزاردانه در هر دو شرایط نرمال و تنش کم‌آبی واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود (۲۸). در تجزیه ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیک در گندم از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها، برآورد اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات نشان داد که برای صفات وزن هزار دانه و طول سنبله در محیط بدون تنش و برای صفات تعداد پنجه بارور، طول سنبله و وزن سنبله در محیط تنش رطوبتی، مدل سه پارامتری بهترین برازش را دارد و بنابراین حاکی از اهمیت اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد (۲). تجزیه ژنتیکی عملکرد و صفات وابسته به آن در گندم نان در شرایط تنش خشکی نشان داد که تمامی آثار ژن‌ها شامل افزایشی، غالبیت و انواع اپیستازی روی نحوه وراثت صفات مورد بررسی مؤثر می‌باشند (۱۸). نتایج برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات زراعی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط کم‌آبی نشان داد که واریانس ژنتیکی افزایشی نقش مهم‌تری از واریانس ژنتیکی غالبیت در کنترل صفات طول سنبله، طول ریشک، تعداد دانه در بوته، وزن هزاردانه، دوره پرشدن دانه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه دارد (۱۲).

این مطالعه که بخشی از یک پروژه بزرگ آغاز شده در سال ۱۳۹۰ با هدف دستیابی به لاین‌های پرمحصول با محتوای بالایی از ریزمغذی‌های آهن و روی موجود در دانه است، به‌منظور شناسایی و تعیین نوع عمل ژن، برآورد وراثت‌پذیری صفات مختلف زراعی در جمعیت‌های اصلاحی حاصل از دو تلاقی گندم نان با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها و از طریق تجزیه رگرسیون چندمتغیره تحت شرایط نرمال رطوبتی و تنش خشکی انجام شد.

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی

برای مطالعه و تجزیه ژنتیکی برخی خصوصیات گندم نان از جمله عملکرد دانه، اجزای عملکرد دانه و برخی صفات مورفولوژیک و زراعی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها، سه رقم بر اساس نتایج مطالعات گذشته (۶،۵) انتخاب شدند. مواد گیاهی شامل نسل‌های مختلف F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و

$BC_{1.2}$ حاصل از تلاقی‌های جداگانه رقم مرودشت به‌عنوان والد مادری (P_1) با رقم‌های رسول و شاهپسند به‌عنوان والد پدری (P_2) بود (جدول ۱).

خصوصیات طرح آزمایشی و عملیات زراعی

در سال اول آزمایش (سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲)، رقم‌های انتخاب شده در چند تاریخ مختلف به‌منظور انجام تلاقی و تولید نسل F_1 کشت گردیدند. در سال دوم آزمایش (سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳)، نسل F_2 از خودلقاحی تعدادی از بوته‌های F_1 به‌دست آمد. والدین و نسل F_1 (به‌عنوان والد مادری) در بلوک‌های دورگ‌گیری برای تولید نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ شرکت داده شدند. در سال سوم آزمایش (سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴)، والدین و چهار نسل تولید شده (F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$) از دو جمعیت مورد مطالعه در تاریخ ۱۴ آبان ۱۳۹۴ به‌عنوان تیمارهای آزمایشی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط نرمال و تنش خشکی در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کشت شدند. هر واحد آزمایشی برای نسل F_2 از ۱۰ ردیف، برای والدین و نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ از پنج ردیف و برای نسل F_1 از سه ردیف دو متری تشکیل گردید. فاصله بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر و فاصله بین بذرها روی ردیف، ۱۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در طول دوره اجرای آزمایش از هیچ‌گونه کودی استفاده نشد و کنترل علف‌های هرز نیز به‌صورت دستی انجام گرفت. در تاریخ ۳۰ اردیبهشت ۱۳۹۵ فقط محیط نرمال آبیاری شد و تنش در محیط تنش رطوبتی، اعمال شد. لازم به ذکر است که پس از اعمال تنش، هیچ‌گونه بارندگی نیز رخ نداد. مجموع بارندگی در سال زراعی اجرای آزمایش حدود ۶۵۳ میلی‌متر بود.

صفات مورد ارزیابی

اندازه‌گیری صفات برای والدین و نسل بدون تفرق (F_1) روی ۱۰ بوته، برای نسل F_2 روی ۳۰ بوته و برای نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ روی ۱۵ بوته در هر واحد آزمایشی از هر تکرار انجام گرفت. صفات مختلف از جمله وزن بوته، تعداد سنبله در بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، قطر ساقه اصلی، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، طول ریشک، وزن سنبله اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی بر اساس دستورالعمل‌های استاندارد برای گندم مورد بررسی قرار گرفتند.

جدول ۱- مشخصات والدین مورد استفاده در تلاقی‌ها

Table 1. Distinctive characteristics of the crossed parents

صفت	والد مادری Maternal parent		والد پدری Paternal parent			
	Marvdasht	مرودشت	Rassoul	رسول	Shahpasand	شاهپسند
ارتفاع بوته	Medium	متوسط	Medium	متوسط	Very high	بسیار بلند
وضعیت ریشک	Awned	ریشک‌دار	Awned	ریشک‌دار	Awnletted	نیم‌ریشک
رنگ سنبله	White	سفید	White	سفید	Dark red	قرمز تیره
رنگ دانه	White	سفید	Red	قرمز	White	سفید
تیپ رشد	Spring	بهاره	Spring	بهاره	Winter	زمستانه
زمان ظهور سنبله	Early	زودرس	Early	زودرس	Late	دیررس
عملکرد دانه	High	بالا	Medium	متوسط	Low	پایین
سال معرفی	1999	۱۹۹۹	1992	۱۹۹۲	1942	۱۹۴۲
منشاء	Iran	ایران	CIMMYT	سیمیت	Iran	ایران (ساوه)
شجره	HD2172/Bloudan//Azadi		Veery"s"=Kvz/Buho "s"//Kal/Bb		Iranian Landrace	توده بومی ایران

تجزیه و تحلیل داده‌ها

از آنجا که تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی برای نسل‌های مورد نظر متفاوت بود، داده‌ها مورد تجزیه واریانس وزنی قرار گرفتند. از تقسیم عدد یک بر واریانس میانگین آن نسل و یا تقسیم تعداد افراد آن نسل بر واریانس همان نسل به‌عنوان وزن استفاده شد (۲۷). مقایسه میانگین نسل‌های مختلف نیز توسط آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($p<۰/۰۵$) انجام گرفت. برای صفاتی که بین نسل‌ها اختلاف معنی‌داری مشاهده گردید، تجزیه میانگین نسل‌ها (۲۷) انجام شد. به دلیل متفاوت بودن واریانس نسل‌های مختلف، برآورد پارامترهای ژنتیکی با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی[1] انجام شد. در این روش میانگین کلی هر صفت به صورت $Y= m+\alpha[d]+\beta[h]+\alpha^2[i]+2\alpha\beta[j]+\beta^2[l]$ نشان داده می‌شود که در آن، Y = میانگین یک نسل، m = میانگین همه نسل‌ها در یک تلاقی، [d] = مجموع اثرات افزایشی، [h] = مجموع اثرات غالبیت، [i] = مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، [j] = مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، [l] = مجموع اثر متقابل بین اثرات غالبیت. همچنین α، β، α^2، $2\alpha\beta$ و β^2 ضرایب هر یک از پارامترهای ژنتیکی مدل می‌باشند.

وجود اپیستازی با استفاده از آزمون‌های مقیاس انفرادی[2] شامل A، B، C و D (روابط ۱ تا ۴) مورد بررسی قرار گرفت (۴۱،۲۷). برای بررسی معنی‌دار بودن یا نبودن این پارامترها از آزمون t استفاده گردید.

$$A = 2\overline{BC}_{1.1} - \overline{P}_1 - \overline{F}_1$$
$$V_A = 4V_{\overline{BC}_{1.1}} + V_{\overline{P}_1} + V_{\overline{F}_1} \quad \text{(رابطه ۱)}$$

$$B = 2\overline{BC}_{1.2} - \overline{P}_2 - \overline{F}_1$$
$$V_B = 4V_{\overline{BC}_{1.2}} + V_{\overline{P}_2} + V_{\overline{F}_1} \quad \text{(رابطه ۲)}$$

$$C = 4\overline{F}_2 - 2\overline{F}_1 - \overline{P}_1 - \overline{P}_2$$
$$V_C = 16V_{\overline{F}_2} + 4V_{\overline{F}_1} + V_{\overline{P}_1} + V_{\overline{P}_2} \quad \text{(رابطه ۳)}$$

$$D = 2\overline{F}_2 - \overline{BC}_{1.1} - \overline{BC}_{1.2}$$
$$V_D = 4V_{\overline{F}_2} + V_{\overline{BC}_{1.1}} + V_{\overline{BC}_{1.2}} \quad \text{(رابطه ۴)}$$

در تمام روابط ارائه شده در این مقاله، $\overline{P}_1$، $\overline{P}_2$، $\overline{F}_1$، $\overline{F}_2$، $\overline{BC}_{1.1}$ و $\overline{BC}_{1.2}$ به‌ترتیب بیانگر میانگین و V_{P_1}، V_{P_2}، V_{F_1}، V_{F_2}، V_{BC_1} و V_{BC_2} به‌ترتیب بیانگر واریانس نسل‌های P_1،

1- Weighted least squares

2- Scaling test

P_2، F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ می‌باشند. همچنین $V_{\bar{P}_1}$، $V_{\bar{P}_2}$، $V_{\bar{F}_1}$، $V_{\bar{F}_2}$، $V_{\overline{BC}_{1.1}}$ و $V_{\overline{BC}_{1.2}}$ نشان‌دهنده واریانس میانگین نسل‌های مربوطه می‌باشند.

کفایت مدل افزایشی- غالبیت توسط آزمون مقیاس مشترک[1] و از طریق آزمون کای‌اسکوئر[2] مورد بررسی قرار گرفت (۱۰) و پس از آن، مدل‌های مختلف دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری جهت برآورد پارامترهای ژنتیکی و شناسایی نحوه عملکرد ژن‌ها در وراثت صفات با استفاده از تجزیه رگرسیون چندمتغیره، مورد برازش قرار گرفتند. در اینجا از روش رگرسیون گام به گام و اضافه کردن یک پارامتر در هر مرحله استفاده شد. پس از مشخص شدن پارامترهای (اثرات ژنتیکی) موجود در مدل، مجموع مربعات هر پارامتر با توجه به مجموع مربعات کل تعیین و از آن به عنوان اهمیت نسبی هریک از اثرات ژنتیکی استفاده گردید.

برای تعیین کفایت مدل رگرسیونی از پارامتر r^2 و جهت تشخیص معنی‌دار بودن پارامترهای ژنتیکی وارد شده به مدل از آزمون t استفاده شد. در نهایت مدلی انتخاب شد که: ۱) در آن، مجموع مربعات مدل بزرگتر و مجموع مربعات خطا کوچک‌تر از سایر مدل‌ها بود، ۲)کفایت آن توسط حداکثر بودن r^2 تأیید شد، ۳) بیشترین تعداد پارامتر معنی‌دار را داشت و ۴) در مورد صفاتی که دو یا چند مدل دارای شرایط ذکر شده بودند، از بین آن‌ها مدلی انتخاب شد که در برگیرنده تعداد پارامتر ژنتیکی کمتر و نیز از نظر بیولوژیکی قابل قبول‌تر بود (۲۲). با معنی‌دار شدن اثرات غالبیت [h] و غالبیت × غالبیت [l]، نوع اثرمتقابل غیرآللی (اپیستازی) تعیین گردید، بدین ترتیب که هم علامت بودن این اثرات نشان‌دهنده اپیستازی مکمل و مخالف بودن علامت آن‌ها بیانگر اپیستازی دوگانه می‌باشد (۲۲). جهت انجام تجزیه واریانس وزنی، مقایسه میانگین نسل‌ها و برآورد اثرات ژنتیکی از نرم‌افزار SAS و برای انجام عملیات ماتریسی مربوط به آزمون‌های مقیاس، برآورد وراثت‌پذیری و هتروزیس از نرم‌افزار Microsoft Excel 2016 استفاده شد.

از رابطه ۵ (۴۶) برای برآورد وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) و از میانگین روابط ۶ الی ۹ (۲۵، ۹، ۴۷ و ۲۲) به‌عنوان وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) استفاده شد.

$$h_n^2 = [2V_{F_2} - (V_{BC_{1.1}} + V_{BC_{1.2}})] / V_{F_2} \quad \text{(رابطه ۵)}$$

$$h_b^2 = [V_{F_2} - (V_{P_1} \times V_{P_2})^{1/2}] / V_{F_2} \quad \text{(رابطه ۶)}$$

$$h_b^2 = (V_{F_2} - V_{F_1}) / V_{F_2} \quad \text{(رابطه ۷)}$$

$$h_b^2 = [V_{F_2} - (V_{P_1} \times V_{P_2} \times V_{F_1})^{1/3}] / V_{F_2} \quad \text{(رابطه ۸)}$$

$$h_b^2 = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2}$$
$$V_E = [V_{P_1} + V_{P_2} + (2V_{F_1})] / 4 \quad \text{and} \quad V_E = [V_{P_1} + V_{P_2} + (2V_{F_1})] / 4 \quad \text{(رابطه ۹)}$$

برای محاسبه هتروزیس نسبت به متوسط والدین (H_{MP}) و هتروزیس نسبت به والد برتر ($H_{\bar{P}_i}$) از روابط ۱۰ و ۱۱ استفاده گردید (۱۷). جهت بررسی معنی‌دار بودن هتروزیس، از آزمون t و برای میزان هتروزیس طبق روش پیشنهاد شده محققان (۴۲) استفاده شد (n = تعداد بوته در نسل):

$$H_{MP}(\%) = \frac{\bar{F}_1 - \overline{MP}}{\overline{MP}} \times 100$$

$$t_{H_{MP}} = \frac{H_{MP}}{SE_{H_{MP}}}$$

$$H_{MP} = \bar{F}_1 - \overline{MP} \quad \text{(رابطه ۱۰)}$$

$$SE_{H_{MP}} = \sqrt{V_{H_{MP}}}$$

$$V_{H_{MP}} = \frac{V_{F_1}}{n} + \frac{V_{P_1}}{4n} + \frac{V_{P_2}}{4n}$$

$$H_{\bar{P}_i}(\%) = \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_i}{\bar{P}_i} \times 100$$

$$t_{H_{\bar{P}i}} = \frac{H_{\bar{P}i}}{SE_{H_{\bar{P}i}}}$$

$$H_{\bar{P}i} = \bar{F}_1 - \bar{P}i \quad \text{(رابطه ۱۱)}$$

$$SE_{H_{\bar{P}i}} = \sqrt{V_{H_{\bar{P}i}}}$$

$$V_{H_{\bar{P}i}} = \frac{V_{F_1}}{n} + \frac{V_{P_i}}{n}$$

در این روابط $SE_{H_{MP}}$ و $V_{H_{\bar{P}i}}$ به‌ترتیب عبارتند از خطای استاندارد برآورد H_{MP} و واریانس H_{MP}، همچنین $SE_{H_{\bar{P}i}}$ و $V_{H_{\bar{P}i}}$ به‌ترتیب عبارتند از خطای استاندارد برآورد $H_{\bar{P}i}$ و واریانس $H_{\bar{P}i}$. درجه آزادی برای هریک از این آزمون‌ها، از طریق جمع کردن درجه آزادی‌های نسل‌های درگیر در آن آزمون بدست آمد: بنابراین درجه آزادی برای آزمون H_{MP} برابر است با $df_{F_1}+df_{P_1}+df_{P_2}$ و درجه آزادی برای آزمون $H_{\bar{P}i}$ برابر است با $df_{F_1} + df_{Pi}$.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس وزنی و مقایسه میانگین‌ها

برخی اطلاعات آماری حاصل از تجزیه واریانس وزنی برای صفات اندازه‌گیری شده در والدین (P_1 و P_2) و چهار نسل تولید شده (F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$) از تلاقی‌های انجام شده تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در جدول ۲ آمده است. در تلاقی مرودشت × رسول، اختلاف نسل‌ها از نظر همه صفات مطالعه شده به‌جز صفات تعداد سنبله در بوته و طول سنبله اصلی در شرایط نرمال و صفات وزن بوته، ارتفاع بوته، طول سنبله اصلی و طول ریشک در شرایط تنش، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و یا یک درصد بود. در تلاقی مرودشت × شاهپسند در شرایط نرمال برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد و برای صفات تعداد سنبله در بوته و طول سنبله اصلی اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد بین نسل‌ها مشاهده گردید. اما در شرایط تنش اختلاف نسل‌ها برای همه صفات به‌جز تعداد سنبله در بوته، قطر ساقه اصلی و طول سنبله اصلی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. وجود اختلاف آماری بین شش نسل

1- Joint scaling test

2- χ^2

اصلی، امکان تجزیه و تحلیل ژنتیکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها را فراهم می‌آورد. بنابراین، فقط برای صفاتی که بین نسل‌ها اختلاف معنی‌دار مشاهده گردید، تحلیل ژنتیکی و تجزیه میانگین نسل‌ها انجام گرفت.

در تلاقی مرودشت × رسول، میانگین نسل F_1 برای صفت وزن صد دانه در شرایط نرمال و برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، طول ریشک و وزن سنبله اصلی در هر دو شرایط نرمال و تنش بیشتر از هر دو والد بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). برای بقیه صفات، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین والدین قرار داشت. در این تلاقی تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، میانگین نسل F_2 از نظر صفات وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، طول ریشک و وزن سنبله اصلی به‌صورت معنی‌داری کمتر از میانگین نسل F_1 بود که بیانگر وجود پس‌روی ناشی از خویش‌آمیزی در این صفات است. بیشتر بودن میانگین هیبریدهای F_1 از جمعیت F_2 مربوطه، می‌تواند ناشی از افزایش هموزیگوسیتی در نسل‌های درحال تفرق و عمل غیرافزایشی ژن‌ها باشد (۲۷،۴).

جدول ۲- اطلاعات آماری نسل‌های دو تلاقی مطالعه شده تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 2. Statistical information for generations of the two crosses under normal and drought stress conditions

صفت	سایت Site	مرودشت × رسول Marvdasht × Rassoul			مرودشت × شاهپسند Marvdasht × Shahpasand		
		Mean	CV%	*P* value	Mean	CV%	*P* value
وزن بوته (گرم)	نرمال Normal	۳۶/۵۱	۴/۸۰	**	۳۸/۱۵	۲/۵۶	**
	تنش Stress	۳۸/۷۳	۳/۷۲	ns	۴۱/۷۵	۲/۵۴	**
تعداد سنبله در بوته	نرمال Normal	۷/۲۶	۲۲/۴۰	ns	۷/۲۰	۲۱/۸۵	*
	تنش Stress	۸/۷۶	۱۳/۳۰	*	۸/۷۳	۱۵/۸۷	ns
وزن سنبله‌ها در بوته (گرم)	نرمال Normal	۲۲/۷۹	۹/۰۵	**	۲۱/۴۵	۵/۱۵	**
	تنش Stress	۲۳/۵۸	۶/۲۱	*	۲۱/۲۴	۴/۴۸	**
عملکرد دانه در بوته (گرم)	نرمال Normal	۱۷/۲۸	۱۱/۸۳	**	۱۶/۲۷	۷/۶۸	**
	تنش Stress	۱۷/۳۹	۸/۲۷	*	۱۵/۵۸	۴/۹۱	**
وزن صد دانه (گرم)	نرمال Normal	۴/۵۳	۴۳/۸۸	**	۴/۶۱	۵۱/۹۱	**
	تنش Stress	۴/۱۱	۴۱/۵۱	**	۳/۸۲	۶۷/۵۶	**
قطر ساقه اصلی (میلی‌متر)	نرمال Normal	۳/۹۸	۲۹/۵۳	**	۴/۱۷	۲۹/۰۹	ns
	تنش Stress	۴/۰۶	۳۹/۴۶	**	۴/۳۷	۲۹/۴۰	ns
ارتفاع بوته اصلی (سانتی‌متر)	نرمال Normal	۹۴/۵۰	۲/۱۱	*	۱۱۴/۰۹	۲/۸۶	**
	تنش Stress	۹۷/۷۹	۲/۶۵	ns	۱۳۳/۰۱	۲/۲۶	**
طول پدانکل (سانتی‌متر)	نرمال Normal	۳۶/۱۲	۴/۱۴	*	۴۷/۵۵	۳/۳۲	**
	تنش Stress	۳۹/۲۰	۵/۳۶	*	۴۸/۲۸	۲/۰۱	**
طول سنبله اصلی (سانتی‌متر)	نرمال Normal	۱۱/۳۷	۱۶/۱۱	ns	۱۱/۵۶	۱۰/۵۱	*
	تنش Stress	۱۱/۷۲	۱۳/۴۵	ns	۱۲/۲۰	۱۳/۳۱	ns
طول ریشک (سانتی‌متر)	نرمال Normal	۸/۲۱	۱۸/۹۳	**	۵/۹۴	۲۴/۱۰	**
	تنش Stress	۸/۳۳	۱۱/۰۶	ns	۴/۹۸	۲۶/۳۴	**
وزن سنبله اصلی (گرم)	نرمال Normal	۳/۹۹	۴۸/۲۴	**	۴/۰۷	۳۵/۸۳	ns
	تنش Stress	۳/۷۴	۴۰/۹۳	**	۳/۸۵	۳۲/۰۵	**
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	نرمال Normal	۲۱/۴۴	۷/۹۶	*	۲۳/۲۴	۴/۳۱	**
	تنش Stress	۲۱/۲۱	۵/۹۲	**	۲۳/۵۶	۵/۳۰	**

ns، * و **: به‌ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

در تئوری ژنتیک کمی، پسروی خویش‌آمیزی و هتروزیس ناشی از عمل غیرافزایشی ژن شناخته شده‌اند (۲۷). می‌توان گفت که خودگشنی افراد منجر به افزایش هموزیگوسیتی و در نتیجه ظهور اثرات ژن‌های مغلوب نامطلوبی که توسط آلل‌های غالب والد پوشانده شده بودند، گردیده است و سبب کاهش درصد صفات در اثر خویش‌آمیزی می‌شود اما در صورت مطلوب بودن آلل‌های مغلوب، درصد صفات پس از خویش‌آمیزی افزایش می‌یابد (۱۴).

در تلاقی مرودشت × شاهپسند میانگین نسل F_1 تحت شرایط نرمال برای صفات وزن بوته، وزن صد دانه، طول پدانکل و وزن سنبله اصلی بیشتر از هر دو والد بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). تحت شرایط تنش، میانگین نسل F_1 برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، طول پدانکل و وزن سنبله اصلی بیشتر از هر دو والد و برای صفت قطر ساقه اصلی کمتر از هر دو والد بود. برای بقیه صفات تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین والدین قرار داشت. در این تلاقی و تحت هر دو شرایط نرمال و تحت تنش خشکی، میانگین نسل F_2 از نظر صفات وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، طول پدانکل و وزن سنبله اصلی به‌صورت معنی‌داری کمتر از میانگین نسل F_1 بود.

تعداد سنبله در بوته و قطر ساقه اصلی صفاتی بودند که در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین والدین و اغلب متمایل به والد مادری قرار داشت. این وضعیت بیانگر وجود غالبیت نسبی و یا غالبیت کامل در این صفات است. البته برای این وضعیت تحت هر دو شرایط رطوبتی برای تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × رسول و صفت طول ریشک در تلاقی مرودشت × شاهپسند نیز وجود داشت.

تنش خشکی سبب کاهش وزن صد دانه و وزن سنبله اصلی نسبت به شرایط نرمال در هر دو تلاقی گردید. همچنین صفت تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت ×

رسول و صفات وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته و طول ریشک در تلاقی مرودشت × شاهپسند نیز تحت تنش خشکی کاهش جزیی نشان دادند. با این حال، اغلب صفات باقیمانده افزایش بسیار جزیی تحت شرایط تنش خشکی نشان دادند که علت آن را می‌توان به ظهور اغلب این صفات پیش از اعمال تنش خشکی نسبت داد. در هر دو تلاقی، میانگین نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ برای اغلب صفات به‌سمت والد برگشتی مربوطه متمایل بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند).

تحلیل‌های ژنتیکی صفات

نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی تعیین کفایت مدل افزایشی – غالبیت و همچنین مقدار عددی کای‌اسکوئر مربوط به آزمون مقیاس مشترک کاوالی برای صفات مورد مطالعه تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در جدول ۳ ارائه شده است. همچنین نتایج برآورد اثرات مختلف ژنی و مدل‌های انتخاب شده برای تبیین وراثت صفات مختلف به تفکیک برای هر دو تلاقی انجام شده، در جدول‌های ۴ و ۵ درج شده است. طبق نتایج برآورد اثرات مختلف ژنی، برای اغلب صفات مطالعه شده تحت هر دو شرایط در هر دو تلاقی، پارامتر اثر میانگین (m) معنی‌دار ($P<0.01$) بود که حاکی از وجود ژن‌های مشترک بین دو والد و کمی بودن وراثت این صفات می‌باشد. همچنین مقدار r^2 برای اغلب صفات به‌جز چند مورد، در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط بزرگتر از ۰/۹۰ بود که نشان‌دهنده توجیه تنوع فنوتیپی توسط مدل مربوطه است. بر اساس نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی، در تلاقی مرودشت × رسول سهم نسبی اثرات ژنی تثبیت‌پذیر (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) برای صفات وزن صد دانه، قطر ساقه اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، برای صفت طول ریشک تحت شرایط نرمال و برای صفات تعداد سنبله در بوته و وزن سنبله اصلی تحت شرایط تنش خشکی، بسیار بیشتر از اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بود (جدول ۴). در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، سهم نسبی اثرات ژنی تثبیت‌پذیر برای اغلب صفات به‌جز وزن بوته و طول پدانکل در شرایط نرمال و وزن سنبله‌ها در بوته و وزن صد دانه در شرایط تنش، بیشتر و یا بسیار بیشتر از اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بود (جدول ۵). در تلاقی مرودشت × رسول، تخمین صحیح و ناریبی از وراثت‌پذیری خصوصی برای صفات طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط نرمال و برای اغلب صفات به‌جز طول پدانکل و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط تنش به‌دست نیامد. این حالت در تلاقی مرودشت × شاهپسند، برای صفت وزن بوته در شرایط نرمال، برای صفات طول پدانکل و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط تنش و برای صفات ارتفاع بوته اصلی و طول ریشک تحت هر دو شرایط به‌وجود آمد (جدول ۶).

وزن بوته

نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی و مشترک کاوالی (χ^2) حاکی از عدم کفایت مدل افزایشی- غالبیت، شامل m (میانگین)، [d] (اثر افزایشی) و [h] (اثر غالبیت) برای بررسی وراثت صفت وزن بوته در تلاقی‌ها و تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی بود (جدول ۳). در هر دو تلاقی تحت شرایط نرمال (جدول‌های ۴ و ۵)، مدلی با پنج پارامتر شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت از برازش مناسبی برخوردار بود. اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود، بنابراین اثرهای غالبیت در جهت افزایش و اثرهای افزایشی در جهت کاهش صفت عمل کردند و اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشتند. علامت منفی اثر افزایشی نشان‌دهنده مقادیر بیشتر صفت مذکور در والد دوم (P_2) است. تحت شرایط تنش خشکی، در تلاقی مرودشت × شاهپسند (جدول ۵) مدلی با پنج پارامتر شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت از برازش مناسبی برخوردار بود. در این تلاقی، اثر غالبیت بزرگتر از اثر افزایشی بود. به‌طور کلی با توجه به نقش بیشتر اثر غالبیت و همچنین اثر بزرگتر اپیستازی افزایشی × غالبیت نسبت به اثر ساده افزایشی، انتخاب در نسل‌های پیشرفته جمعیت‌های اصلاحی قابل پیشنهاد است. در مطالعه ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد در گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در وراثت وزن بوته، علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی نیز نقش داشتند (۱۳). همچنین در مطالعه‌ای روی سه تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها گزارش شد که صفت وزن بوته به‌وسیله اثرات افزایشی و غالبیت و نیز اثرات اپیستازی کنترل می‌شود (۲۳). در شرایط نرمال در تلاقی‌های مرودشت × رسول و مرودشت × شاهپسند، میانگین وراثت‌پذیری عمومی این صفت به‌ترتیب برابر با ۰/۴۶ و ۰/۴۷ و وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی مرودشت × شاهپسند برابر با ۰/۳۴ بود (جدول ۶). در شرایط تنش در تلاقی مرودشت × شاهپسند، میانگین وراثت‌پذیری عمومی و وراثت‌پذیری خصوصی به‌ترتیب برابر با ۰/۳۷ و ۰/۲۰ بود. میزان هر دو نوع هتروزیس در تلاقی مرودشت × رسول تحت شرایط نرمال و در تلاقی مرودشت × شاهپسند تحت شرایط تنش، مثبت و اغلب معنی‌دار بود. هتروزیس عموماً به غالبیت، فوق‌غالبیت یا اثر متقابل غیرآللی در برخی یا تمامی مکان‌های ژنی کنترل‌کننده یک صفت نسبت داده می‌شود (۱۸).

تعداد سنبله در بوته

مدل وراثت ساده افزایشی– غالبیت فقط در تلاقی مرودشت × رسول و تحت شرایط تنش خشکی کفایت لازم را داشت (جدول ۳). در تلاقی مرودشت × شاهپسند مدل پنج پارامتری شامل میانگین، افزایشی، غالبیت، اپیستازی افزایشی × افزایشی و اپیستازی افزایشی × غالبیت بهترین برازش را داشت (جدول ۵). اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود، از این‌رو اثرهای افزایشی در جهت کاهش و اثرهای غالبیت در جهت افزایش تعداد سنبله در بوته عمل کردند و اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشتند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در هر دو تلاقی مقادیری پایین برآورد گردید (جدول ۶). درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین در هر دو تلاقی، منفی و غیرمعنی‌دار و درصد هتروزیس

نسبت به والد برتر در تلاقی مرودشت × رسول منفی و معنی‌دار (p<۰/۰۱) برآورد گردید (جدول ۶).

وزن سنبله‌ها در بوته

در خصوص وزن سنبله‌ها در بوته، مدل افزایشی- غالبیت در هیچ‌کدام از دو تلاقی کفایت لازم را نداشت (جدول ۳). در هر دو تلاقی و تحت شرایط نرمال مدل پنج پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت از بهترین برازش برخوردار بود (جدول‌های ۴ و ۵). تحت شرایط تنش نیز مدل پنج پارامتری در هر دو تلاقی از برازش مناسب‌تری برخوردار بودند و علامت اثرات غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت مخالف هم بود که بیانگر وجود اپیستازی دوگانه یا مضاعف[1] در کنترل ژنتیکی این صفت می‌باشد. علامت مثبت اپیستازی غالبیت × غالبیت و علامت منفی اثر غالبیت نشان‌دهنده مغلوب بودن آل‌های افزاینده صفات است. آثار متقابل دوگانه عموماً واریانس خانواده‌ها و جمعیت‌های درحال تفرق را کاهش می‌دهد (۲۷). این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن، سبب اختلال در فرآیند گزینش می‌گردد و انتخاب تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی باید به تأخیر انداخته شود (۲۶). در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، مجموع اثرات تثبیت‌پذیر نسبت به اثر غالبیت، کمتر بود (جدول‌های ۴ و ۵) که نشان می‌دهد اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشته و بیانگر تأثیر بیشتر اثرهای غالبیت و امکان بهبود این صفت در نسل‌های بعدی است. بیشترین وراثت‌پذیری عمومی (۰/۵۱) در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت شرایط نرمال ثبت گردید. هتروزیس نسبت به میانگین والدین تحت هر دو شرایط رطوبتی و در هر دو تلاقی مثبت و معنی‌دار (p<۰/۰۱) بود اما هتروزیس نسبت به والد برتر فقط در تلاقی مرودشت × رسول و تحت شرایط نرمال مثبت و معنی‌دار (p<۰/۰۱) برآورد گردید (جدول ۶).

عملکرد دانه در بوته

مدل افزایشی- غالبیت برای تبیین وراثت این صفت فقط در تلاقی مرودشت × رسول و تحت شرایط تنش خشکی از کفایت لازم برخوردار بود (جدول ۳). در این تلاقی، بهترین برازش در شرایط نرمال مربوط مدل پنج پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت بود (جدول ۴) در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت هر دو شرایط رطوبتی (جدول ۵)، بهترین برازش از مدل پنج پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت به‌دست آمد. در مطالعه وراثت صفات مهم زراعی و برخی از صفات فیزیولوژیک در گندم گزارش شده است که علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی نیز در کنترل صفات مطالعه شده از جمله عملکرد دانه نقش دارند (۴۰). در مطالعه حاضر، در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط، اثر غالبیت مثبت و بزرگ‌تر از اثر افزایشی منفی بود. کمتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت، نشان می‌دهد اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشته و بیانگر امکان بهبود این صفت از طریق گزینش بعد از دورگ‌گیری است (۷،۴۹). زمانی که اثرات افزایشی بزرگتر از اثرات غیرافزایشی باشد، گزینش در نسل‌های درحال تفرق و روش شجره‌ای پیشنهاد می‌گردد اما اگر اثرات غیرافزایشی بزرگتر باشد، بهتر است برای بهبود صفت مورد نظر از روش‌های گزینش فشرده در نسل‌های بعدی، انتخاب دوره‌ای متقابل[2]، تلاقی‌های انتخابی دی‌آلل و یا تولید واریته‌های هیبرید استفاده گردد. زیرا در این روش‌ها هتروزیگوتی برای مدت طولانی حفظ شده و در نتیجه امکان شکستن همبستگی‌ها و استفاده از این خصوصیات وجود دارد (۲۴). البته باید این نکته را مدنظر داشت که در صورت وجود اپیستازی، برآورد اثرات اصلی افزایشی و غالبیت اریب‌دار خواهد بود و اهمیت نسبی اثرات متقابل به‌طور دقیق قابل تشخیص نیست (۲۷،۳۰). در هر دو تلاقی، وراثت‌پذیری عمومی این صفت مقادیری تقریباً متوسط و وراثت‌پذیری خصوصی مقادیری پایین داشتند. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی نشان می‌دهد گزینش بر اساس این صفت در این جمعیت‌ها نمی‌تواند بازده ژنتیکی خوبی را ایجاد کند زیرا فنوتیپ بیان‌کننده ژنوتیپ نیست. بنابراین، بهتر است گزینش برای این صفت در نسل‌های پیشرفته اصلاحی انجام شود. قابلیت وراثت عمومی و خصوصی عملکرد دانه در بوته گندم نان به‌ترتیب ۵۲ و ۳۲ درصد گزارش شده است (۲۹). در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی، درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین مثبت و معنی‌دار (p<۰/۰۱) برآورد گردید. تحت شرایط تنش، هتروزیس نسبت به والد برتر در هر دو تلاقی مثبت و معنی‌دار (p<۰/۰۱) شد اما در شرایط نرمال، فقط در تلاقی مرودشت × رسول مثبت و معنی‌دار (p<۰/۰۵) بود (جدول ۶).

وزن صد دانه

مدل ساده افزایشی- غالبیت در هیچ‌کدام از تلاقی‌ها از کفایت لازم برای تبیین وراثت این صفت برخوردار نبود (جدول ۳). تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، در هر دو تلاقی مدل چهار پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بهترین برازش را داشت. در هر دو تلاقی، اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی مثبت بود، بنابراین هر دو اثر در جهت افزایش وزن صد دانه عمل کردند و اثر غالبیت تأثیر بیشتری داشته است. با توجه به نقش اثرات غالبیت و اپیستازی در وراثت این صفت می‌توان انتخاب دیرهنگام را نسبت به انتخاب در نسل‌های اولیه مناسب‌تر دانست. در مطالعه ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد در گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در وراثت وزن هزاردانه، علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی نیز نقش داشتند (۱۳). میانگین وراثت‌پذیری عمومی این صفت در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی مقدار متوسط به بالا بود (از ۰/۵۲ تا ۰/۶۱) اما وراثت‌پذیری خصوصی در هر دو تلاقی تقریباً پایین برآورد گردید (جدول ۶). وراثت‌پذیری خصوصی پایین در شرایط نرمال در این مطالعه ممکن است ناشی از وراثت چندژنی این صفات و یا عدم وجود تفاوت زیاد بین دو والد از نظر ژن‌های برخوردار از

1- Duplicate

2- Reciprocal Recurrent Selection

اثر افزایشی باشد (۲۸) و مقدار بالای وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط تنش، حاکی از نقش کافی اثر افزایشی در کنترل صفت و امکان وجود تنوع قابل‌قبول جهت گزینش مستقیم می‌باشد. در مطالعه مصطفوی و همکاران (۳۱) وراثت‌پذیری عمومی (۰/۷۲) و خصوصی (۰/۴۸) برای این صفت به‌ترتیب بالا و متوسط گزارش شده است. در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی، درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین مثبت و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) برآورد گردید. هتروزیس نسبت به والد برتر نیز در هر دو تلاقی و تحت شرایط تنش خشکی مثبت و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) بود (جدول ۶). در برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات زراعی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط کم‌آبی صفات وزن هزاردانه و عملکرد دانه از جمله صفات دارای بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی بودند که نشان می‌دهد در جمعیت مورد مطالعه، گزینش بر اساس این صفات می‌تواند بازده ژنتیکی خوبی را ایجاد کند زیرا فنوتیپ تقریباً بیان کننده ژنوتیپ است (۱۲).

قطر ساقه اصلی

در تلاقی مرودشت × رسول با معنی‌دار نشدن مقدار کای‌اسکوئر آزمون مقیاس مشترک تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، کفایت مدل افزایشی- غالبیت در تبیین وراثت قطر ساقه تأیید گردید (جدول ۳) و پس از بررسی مدل‌های مختلف، مدل دو پارامتری شامل m و اثر افزایشی بهترین برازش را برای قطر ساقه در هر دو شرایط داشت (جدول ۴). به‌طور کلی نظر به بارز بودن نقش اثر افزایشی در وراثت قطر ساقه در این تلاقی‌ها، ممکن است گزینش در نسل‌های اولیه جمعیت اصلاحی موفقیت‌آمیز باشد. ویژگی‌های ساقه از جمله قطر ساقه، نقش مهمی در پر شدن دانه از طریق انتقال مجدد آسمیلات‌های ذخیره شده به‌ویژه تحت شرایط تنش‌های محیطی دارند و بنابراین می‌تواند معیار خوبی برای گزینش باشند (۳۶). متوسط میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی قطر ساقه در تلاقی مرودشت × رسول در شرایط نرمال مقادیری پایین اما وراثت‌پذیری عمومی برای این صفت در شرایط تنش ۰/۵۱ برآورد گردید. در این تلاقی هتروزیس نسبت به والد برتر در هر دو شرایط منفی اما در شرایط تنش معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) به‌دست آمد (جدول ۶).

ارتفاع بوته اصلی

برای صفت ارتفاع بوته در تلاقی مرودشت × شاهپسند تحت هر دو شرایط رطوبتی، برخی از آزمون‌های مقیاس انفرادی معنی‌دار شدند که نشان‌دهنده عدم کفایت مدل افزایشی- غالبیت است (جدول ۳). در تلاقی مرودشت × رسول هیچ‌یک از آزمون‌های A، B، C و D و نیز آزمون مقیاس مشترک معنی‌دار نشد (جدول ۳)، بنابراین مدل افزایشی- غالبیت برای صفت ارتفاع بوته کفایت داشت (جدول ۴) که با نتایج گزارش شده تطابق دارد (۳۲). در تلاقی مرودشت × شاهپسند (جدول ۵) تحت شرایط نرمال، مدل پنج پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت بهترین برازش را داشت. علامت منفی اثر غالبیت نشان‌دهنده اثر کاهشی ژن‌های غالب روی این صفت است. اثر غالبیت منفی و کوچکتر از اثر افزایشی مثبت بود، لذا اثرهای افزایشی در جهت افزایش و اثرهای غالبیت در جهت کاهش ارتفاع بوته عمل کردند و اثرهای افزایشی تأثیر بیشتری داشتند. در این تلاقی تحت شرایط تنش، مدل سه پارامتری شامل m، اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بهترین برازش را داشت (جدول ۵). اثر افزایشی مثبت بود، بنابراین در جهت افزایش ارتفاع بوته عمل کرده است. نقش مهم اثرات افزایشی نسبت به اثر غالبیت (۴۳،۲۰،۱۵) و اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی (۳) در وراثت ارتفاع بوته گندم تحت شرایط محدودیت آب گزارش شده است. در هر دو تلاقی و تحت شرایط نرمال، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیش از ۰/۷۰ برآورد گردید (جدول ۶). وراثت‌پذیری خصوصی بالا در تلاقی مرودشت × شاهپسند، نشان می‌دهد گزینش بر اساس ارتفاع بوته در این جمعیت می‌تواند بازده ژنتیکی خوبی را ایجاد کند زیرا فنوتیپ تقریباً بیان‌کننده ژنوتیپ است. تحت هر دو شرایط رطوبتی، میزان هتروزیس نسبت به متوسط والدین در تلاقی‌ها مثبت و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) بود اما هتروزیس نسبت به والد برتر در تلاقی مرودشت × رسول مثبت و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) و در تلاقی مرودشت × شاهپسند، منفی و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) گردید (جدول ۶). در مطالعه‌ای، بالاترین وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۷۱) از ارتفاع بوته مشاهده گردید و ابراز شد که این صفت همانند یک صفت کیفی تحت کنترل ژنتیکی بوده و بنابراین گزینش در نسل‌های اولیه بهترین روش بهبود آن است (۸).

طول پدانکل

نتایج حاصل از آزمون‌های انفرادی مقیاس و همچنین آزمون مقیاس مشترک نشان داد که مدل افزایشی- غالبیت برای بررسی نحوه وراثت این صفت در شرایط نرمال در هر دو تلاقی کفایت کرد (جدول ۳). در شرایط نرمال، در هر دو تلاقی (جدول‌های ۴ و ۵) اثر غالبیت بزرگتر از اثر افزایشی بود. بنابراین بهتر است در جمعیت اصلاحی حاصل از این تلاقی‌ها، گزینش پس از چندین نسل خودگشنی انجام شود. کمالی‌زاده و همکاران (۲۱) نشان دادند عمدتاً اثرات غالبیت نقش عمده را در کنترل وراثت طول پدانکل گندم ایفا می‌کنند. در تلاقی مرودشت × رسول (جدول ۴) در شرایط تنش، مدل چهار پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت از بهترین برازش برخوردار بود. در این تلاقی علامت اثرات غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت مخالف هم بود که بیانگر وجود اپیستازی دوگانه در کنترل ژنتیکی این صفت می‌باشد. نتایج حاصل از برآورد اثرات مختلف ژنی و مدل‌های برازش یافته جهت تبیین وراثت طول پدانکل برای تلاقی مرودشت × شاهپسند در شرایط تنش در جدول ۵ آمده است. طبق نتایج اثر افزایشی مثبت بود و بنابراین در جهت افزایش طول پدانکل عمل کرده است. تحت هر دو شرایط رطوبتی، بالاترین میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت مربوط به تلاقی مرودشت × رسول بود (جدول ۶). اختلاف کم وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این تلاقی حاکی از وجود واریانس افزایشی برای

طول پدانکل است. میزان هر دو نوع هتروزیس در هر دو تلاقی مثبت و اغلب در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود.

طول سنبله اصلی

در شرایط نرمال و برای تلاقی مرودشت × شاهپسند، مدل‌های مختلف برای تبیین وراثت این صفت مورد آزمون قرار گرفت که مدل با برازش مناسب دربرگیرنده دو پارامتر شامل m و اثر افزایشی بود (جدول ۵). با توجه به نقش پررنگ اثر ژنی تثبیت‌پذیر، احتمالاً انتخاب در نسل‌های اولیه جمعیت اصلاحی با موفقیت همراه خواهد بود. در تلاقی مرودشت × شاهپسند متوسط میزان وراثت‌پذیری عمومی برابر با ۰/۵۲ و وراثت‌پذیری خصوصی برابر با ۰/۱۱ برآورد گردید اما هتروزیس معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۶). مصطفوی و همکاران (۳۱) نیز در آزمایش خود برای صفت طول سنبله وراثت‌پذیری خصوصی متوسطی گزارش کردند. در تجزیه ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیک در گندم از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها، مقدار وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی طول سنبله به‌ترتیب ۰/۵۲ و ۰/۱۶ برآورد گردید (۲).

طول ریشک

در تلاقی مرودشت × رسول (جدول ۴) مدل پنج پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت بهترین برازش را داشت. کمتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت، بیانگر تأثیر بیشتر اثرهای غالبیت و نشان‌دهنده امکان بهبود این صفت در نسل‌های پیشرفته است. در مطالعه مصطفوی و همکاران (۳۱) برای صفت طول ریشک، اثر افزایشی و غالبیت مهم‌ترین عوامل کنترل‌کننده وراثت شناخته شد. در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت هر دو شرایط رطوبتی، مدل دو پارامتری شامل m و اثر افزایشی بهترین برازش را برای طول ریشک داشت (جدول ۵)، بنابراین با توجه به نقش پررنگ اثر ژنی افزایشی، انتخاب در نسل‌های اولیه پیشنهاد می‌گردد. در یک بررسی نقش مهم اثرات افزایشی را در کنترل ژنتیکی صفت طول ریشک گزارش کردند (۳۹). بیشترین وراثت‌پذیری عمومی (۰/۷۲ در شرایط نرمال) در تلاقی مرودشت × شاهپسند برآورد گردید (جدول ۶). در تلاقی مرودشت × رسول، میزان هتروزیس نسبت به متوسط والدین و والد برتر مثبت و به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال یک و پنج درصد بود. تحت هر دو شرایط رطوبتی، در تلاقی مرودشت × شاهپسند درصد هتروزیس نسبت به والد برتر منفی و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) شد (جدول ۶).

وزن سنبله اصلی

برخی از آزمون‌های مقیاس و مقدار کای‌اسکوئر آزمون مقیاس مشترک برای این صفت در تلاقی‌های انجام شده، معنی‌دار شدند که نشان می‌دهد مدل افزایشی- غالبیت برای تبیین وراثت این صفت از کفایت لازم برخوردار نبود (جدول ۳). در هر دو تلاقی، بهترین مدل برازش یافته برای وزن سنبله، مدل چهار پارامتری شامل m، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بود. در این تلاقی‌ها اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود، از این‌رو اثرهای افزایشی در جهت کاهش و غالبیت در جهت افزایش وزن سنبله عمل کردند و اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشتند. کمتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت، بیانگر تأثیر بیشتر اثرهای غالبیت و نشان‌دهنده امکان بهبود این صفت در نسل‌های پیشرفته است. بالاترین میزان میانگین وراثت‌پذیری عمومی وزن سنبله، تحت شرایط تنش برای تلاقی مرودشت × شاهپسند برآورد گردید. در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی، هر دو نوع هتروزیس اغلب مثبت و معنی‌دار شد (جدول ۶).

تعداد سنبلچه در سنبله اصلی

طبق نتایج آزمون‌های مقیاس و مقیاس مشترک، مدل افزایشی- غالبیت در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی برای تبیین وراثت این صفت از کفایت لازم برخوردار بود (جدول ۳). در تلاقی‌های مرودشت × رسول تحت هر دو شرایط (جدول ۴)، بهترین برازش مربوط به مدل سه پارامتری شامل m، اثر افزایشی و اثر غالبیت بود و مقدار اثر افزایشی و غالبیت تقریباً نزدیک هم بودند که نشان می‌دهد بهبود این صفت از طریق روش‌های به‌نژادی سنتی نیز امکان‌پذیر است. در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت هر دو شرایط رطوبتی (جدول ۵)، مدل دو پارامتری شامل m و اثر افزایشی بهترین برازش را برای این صفت داشت، بنابراین با توجه به نقش پررنگ اثر ژنی افزایشی، انتخاب در نسل‌های اولیه پیشنهاد می‌گردد. بالاترین وراثت‌پذیری عمومی مربوط به تلاقی مرودشت × شاهپسند بود. تحت هر دو شرایط رطوبتی در تلاقی مرودشت × رسول درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین مثبت و معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) بود. درصد هتروزیس نسبت به والد برتر فقط در تلاقی مرودشت × شاهپسند و تحت شرایط نرمال، معنی‌دار ($p<۰/۰۵$) و البته منفی برآورد گردید (جدول ۶).

با توجه به نتایج تجزیه واریانس وزنی، تفاوت‌های معنی‌دار زیادی در جمعیت‌های حاصل از تلاقی‌های انجام شده از نظر اغلب صفات مشاهده شد که نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی کافی در این جمعیت‌ها و وجود آلل‌های مناسب برای بهره‌گیری ژنتیکی می‌باشد. نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی نشان داد که در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، در اغلب صفات اثرات ژنی تثبیت‌پذیر دارای سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) بیشتری نسبت به اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بودند. در کنترل ژنتیکی اغلب صفات مورد مطالعه، اثرات غالبیت و اپیستازی به‌همراه وراثت‌پذیری خصوصی پایین نقش بارزی داشت. بنابراین بهتر است هرگونه راهبرد اصلاحی برای این صفات، مبتنی بر دورگ‌گیری و گزینش لاین‌های مناسب احتمالی در نسل‌های بعدی و تثبیت ژنی باشد. البته برای برخی صفات در یک یا در هر دو شرایط از تلاقی‌ها از جمله قطر ساقه اصلی، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی، مدل افزایشی- غالبیت کفایت کرد و اجزای افزایشی نقشی تقریباً برابر و یا بیشتر از اجزای غالبیت داشته

و مشخص می‌کند که گزینش در نسل‌های اولیه و همچنین استفاده از انتخاب دوره‌ای به منظور تجمیع ژن‌های دارای اثر افزایشی و بازسازی مجدد ترکیبات مفید ژنی برای اصلاح این صفات در این تلاقی‌ها، قابل پیشنهاد است. وراثت‌پذیری خصوصی عملکرد دانه در شرایط نرمال در حد پایین و در شرایط تنش خشکی در حد متوسط بود و انتخاب مستقیم لاین‌هایی با عملکرد دانه بالا نمی‌تواند اثر مطلوبی داشته باشد. مدل کنترل ژنتیکی اغلب صفات در هر دو تلاقی، تحت هر دو شرایط رطوبتی مشابه هم بود و چندان تحت تأثیر تنش قرار نگرفتند و می‌توان گفت که دارای رفتار ژنی تقریباً مشابهی بودند. می‌توان از نتایج کسب شده در این دو تلاقی، در برنامه‌های اصلاحی بعدی و به منظور بازیابی آلل‌های مطلوب موجود در رقم‌های قدیمی و بهبود صفات رقم‌های برتر و جدید استفاده کرد.

جدول ۳- آزمون‌های بررسی کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای صفات مورد ارزیابی در دو تلاقی گندم نان

Table 3. The simple additive-dominance model adequacy testing for the studied traits in the two wheat crosses

تلاقی Cross	آزمون Test	وزن بوته Plant weight		تعداد سنبله در بوته Number of spike per plant		وزن سنبله‌ها در بوته Weight of spikes per plant	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
	A	−۱۵/۸۱ ** ± ۳/۵۹	−	−	۰/۵۳ ± ۰/۹۹	−۱۰/۱۹ ** ± ۲/۱۱	۱/۳۳ ± ۲/۸۳
	B	۱/۳۰ ± ۳/۶۶	−	−	−۰/۲۲ ± ۰/۹۲	۲/۰۴ ± ۲/۳۷	−۰/۷۷ ± ۲/۷۴
۱	C	−۳۳/۴۹ ** ± ۵/۹۶	−	−	−۰/۶۶ ± ۱/۵۵	−۲۶/۸۹ ** ± ۳/۵۱	−۱۲/۷۵ ** ± ۴/۷۹
	D	−۹/۴۹ ** ± ۲/۹۹	−	−	−۰/۴۹ ± ۰/۷۶	−۹/۳۷ ** ± ۱/۷۸	−۶/۶۵ ** ± ۲/۴۰
	χ^2	۴۴/۴۶ **	−	−	۰/۷۵	۷۳/۹۲ **	۹/۶۹ *
	A	−۱۵/۲۹ ** ± ۳/۶۳	−۱۹/۵۴ ** ± ۵/۰۶	−۲/۲۵ ** ± ۰/۶۰	−	−۸/۹۳ ** ± ۲/۲۵	−۱۲/۵۱ ** ± ۲/۹۴
	B	۶/۷۶ ± ۴/۶۱	−۱/۲۱ ± ۴/۵۰	−۰/۲۱ ± ۰/۷۲	−	۱/۷۸ ± ۲/۵۴	−۳/۴۸ ± ۲/۳۹
۲	C	−۲۷/۸۶ ** ± ۷/۰۸	−۳۳/۷۷ ** ± ۷/۸۰	−۵/۰۶ ** ± ۱/۰۶	−	−۲۰/۲۶ ** ± ۳/۸۶	−۲۲/۳۱ ** ± ۴/۳۵
	D	−۹/۶۷ ** ± ۳/۴۵	−۶/۵۱ ** ± ۳/۸۱	−۱/۳۰ ** ± ۰/۴۹	−	−۶/۵۶ ** ± ۱/۹۸	−۳/۱۶ ± ۲/۱۶
	χ^2	۳۴/۴۳ **	۲۸/۲۱ **	۲۸/۳۰ **	−	۳۷/۵۹ **	۳۳/۳۱ **

تلاقی Cross	آزمون Test	عملکرد دانه در بوته Kernel yield per plant		وزن صد دانه Hundred kernel weight		قطر ساقه اصلی Main stem diameter	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
	A	−۷/۴۲ ** ± ۱/۶۷	۱/۲۸ ** ± ۲/۱۰	۰/۱۴ ± ۰/۱۴	۰/۰۱ ± ۰/۱۷	−۰/۳۲ ± ۰/۱۸	۰/۰۸ ± ۰/۱۷
	B	۲/۲۹ ± ۱/۷۰	−۰/۵۸ ± ۲/۰۲	−۰/۴۴ * ± ۰/۲۰	−۰/۵۰ ** ± ۰/۱۷	−۰/۳۲ ± ۰/۲۱	۰/۲۰ ± ۰/۱۴
۱	C	−۲۰/۵۳ ** ± ۲/۶۵	−۸/۲۳ * ± ۳/۶۸	−۰/۸۹ ** ± ۰/۲۷	−۱/۰۱ ** ± ۰/۲۹	۰/۰۳ ± ۰/۳۱	۰/۵۱ ± ۰/۲۷
	D	−۷/۷۰ ** ± ۱/۳۲	−۴/۴۷ * ± ۱/۸۲	−۰/۱۶ ± ۰/۱۵	−۰/۲۶ ± ۰/۱۵	۰/۳۳ * ± ۰/۱۵	۰/۱۱ ± ۰/۱۴
	χ^2	۸۰/۰۸ **	۷/۳۸	۱۳/۰۳ **	۱۸/۴۱ **	۶/۶۹	۴/۵۴
	A	−۶/۷۶ ** ± ۱/۷۱	−۹/۴۲ ** ± ۲/۰۷	−۰/۲۵ ± ۰/۱۴	−۰/۳۹ * ± ۰/۱۶	−	−
	B	۰/۶۴ ± ۱/۷۹	−۲/۷۸ ± ۱/۷۸	−۰/۲۴ ± ۰/۲۰	−۰/۴۹ * ± ۰/۲۰	−	−
۲	C	−۱۶/۱۰ ** ± ۲/۸۳	−۱۶/۴۰ ** ± ۳/۱۹	−۱/۴۵ ** ± ۰/۲۸	−۱/۴۹ ** ± ۰/۳۰	−	−
	D	−۴/۹۹ ** ± ۱/۴۲	−۲/۱۰ ± ۱/۵۲	−۰/۴۸ ** ± ۰/۱۵	−۰/۳۱ * ± ۰/۱۵	−	−
	χ^2	۴۱/۱۹ **	۳۴/۳۸ **	۲۷/۱۹ **	۲۶/۵۹ **	−	−

تلاقی Cross	آزمون Test	ارتفاع بوته اصلی Main plant height		طول پدانکل Peduncle length		طول سنبله اصلی Main spike length	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
	A	−۷/۳۶ ± ۴/۴۹	−	−۰/۱۱ ± ۲/۱۸	۳/۹۸ ± ۲/۰۹	−	−
	B	−۲/۲۱ ± ۴/۴۰	−	۰/۱۵ ± ۱/۸۸	۶/۰۶ ** ± ۱/۸۸	−	−
۱	C	۸/۵۳ ± ۸/۱۶	−	−۲/۶۵ ± ۳/۷۴	۸/۱۲ * ± ۳/۶۰	−	−
	D	۹/۰۵ ± ۴/۷۵	−	−۱/۳۴ ± ۲/۱۳	−۰/۹۶ ± ۱/۹۹	−	−
	χ^2	۴/۴۹	−	۰/۵۴	۱۴/۵۸ **	−	−
	A	−۱/۹۳ ± ۳/۸۷	۸/۵۱ ± ۵/۱۹	−۰/۴۲ ± ۲/۲۳	۲/۸۳ ± ۲/۱۶	−۱/۲۵ ** ± ۰/۴۳	−
	B	۱۷/۵۴ ** ± ۵/۳۵	۱۵/۹۶ ** ± ۴/۹۸	۰/۸۹ ± ۲/۱۹	۱/۶۱ ± ۲/۶۱	−۰/۲۳ ± ۰/۵۷	−
۲	C	۲۸/۱۸ ** ± ۸/۷۷	۱۷/۰۳ ± ۹/۱۹	۱/۲۷ ± ۳/۵۵	۱۳/۳۷ ** ± ۴/۲۵	−۰/۶۴ ± ۰/۸۱	−
	D	۶/۲۹ ± ۴/۵۹	−۳/۷۲ ± ۴/۳۷	۰/۴۰ ± ۲/۰۱	۴/۴۶ * ± ۲/۱۰	۰/۴۲ ± ۰/۴۲	−
	χ^2	۱۸/۳۳ **	۱۰/۸۸ *	۰/۳۴	۱۰/۲۰ *	۸/۴۶ *	−

تلاقی Cross	آزمون Test	طول ریشک Awn length		وزن سنبله اصلی Main spike weight		تعداد سنبلچه در سنبله اصلی Number of spikelet per main spike	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
	A	−۱/۰۷ ** ± ۰/۳۴	−	−۰/۵۶ * ± ۰/۲۸	−۰/۴۶ ± ۰/۲۴	−۰/۸۲ ± ۰/۶۲	−۰/۹۰ ± ۰/۵۶
	B	۰/۰۸ ± ۰/۴۰	−	−۰/۴۳ ± ۰/۳۴	−۰/۴۸ * ± ۰/۲۴	−۰/۰۲ ± ۰/۷۸	−۰/۱۵ ± ۰/۵۳
۱	C	−۳/۶۰ ** ± ۰/۶۶	−	−۲/۲۹ ** ± ۰/۴۹	−۲/۶۳ ** ± ۰/۴۲	۰/۰۷ ± ۱/۲۲	−۰/۲۵ ± ۰/۹۰
	D	−۱/۳۰ ** ± ۰/۲۹	−	−۰/۶۵ * ± ۰/۲۷	−۰/۸۵ ** ± ۰/۲۱	۰/۴۵ ± ۰/۵۷	۰/۴۰ ± ۰/۴۷
	χ^2	۳۹/۵۹ **	−	۲۲/۷۳ **	۳۸/۶۶ **	۲/۱۷	۲/۶۶
	A	−۰/۶۵ ± ۰/۴۲	۰/۲۹ ± ۰/۵۱	−۰/۲۸ ± ۰/۲۴	−۱/۲۵ ** ± ۰/۳۱	−۰/۹۳ ± ۰/۵۰	−۰/۴۲ ± ۰/۵۲
	B	−۰/۱۶ ± ۰/۴۲	−۰/۸۹ ± ۰/۴۷	−	−۰/۵۱ ± ۰/۲۷	۰/۲۵ ± ۰/۷۱	۰/۶۸ ± ۰/۶۳
۲	C	−۱/۲۰ ± ۰/۷۵	−۱/۷۴ * ± ۰/۸۵	−	−۲/۵۱ ** ± ۰/۴۸	−۰/۶۶ ± ۰/۹۱	−۱/۵۴ ± ۱/۰۷
	D	−۰/۲۰ ± ۰/۴۰	−۰/۵۷ ± ۰/۴۴	−	−۰/۳۴ ± ۰/۲۶	۰/۰۱ ± ۰/۵۴	−۰/۹۰ ± ۰/۵۲
	χ^2	۳/۹۱	۸/۳۴ *	−	۳۶/۰۲ **	۳/۹۵	۵/۰۰

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد، χ^2: آزمون مقیاس مشترک کاوالی، تلاقی ۱ = مرودشت × رسول، تلاقی ۲ = مرودشت × شاهپسند

جدول ۴- تجزیه رگرسیون چندمتغیره جهت برآورد اثرات ژنی (± خطای استاندارد) و سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) آن‌ها برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در تلاقی مرودشت (P_1) × رسول (P_2)

Table 4. Multivariate regression analysis for estimating type of gene effects (± SE) and their relative contribution (as a percentage of generation sum of squares) for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in Marvdasht × Rassoul cross

صفت	سایت Site	پارامتر ژنتیکی Genetic parameters						نوع اپیستازی Type of epistasis	سهم نسبی (٪) Relative contribution (%)		میانگین مربعات Mean Squares		r^2
		میانگین (m)	افزایشی [d]	غالبیت [h]	افزایشی×افزایشی [i]	افزایشی×غالبیت [j]	غالبیت×غالبیت [l]		اثرات تثبیت‌پذیر Fixable effects	اثرات غیرتثبیت‌پذیر Non-Fixable effects	مدل Model	باقیمانده Residual	
وزن بوته	نرمالN	۱۸/۶۶ ± ۱/۲۱ *	−۵/۹۴ ± ۰/۵۲ *	۲۸/۷۸ ± ۱/۷۵ *	۱۶/۶۴ ± ۱/۳۴ *	۱۷/۰۳ ± ۲/۰۷	–	–	۵۲/۸۵	۴۷/۱۵	۲۱/۸۵	۰/۲۰	۰/۹۹
	تنشS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
تعداد سنبله در بوته	نرمالN	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	تنشS	۸/۷۴ ± ۰/۱۱ **	−۱/۳۳ ± ۰/۲۰ **	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۲۳/۰۱ **	۰/۵۰	۰/۹۲
وزن سنبله‌ها در بوته	نرمالN	۹/۴۸ ± ۲/۷۶	−۴/۲۴ ± ۱/۲۸	۲۱/۹۸ ± ۴/۰۳	۱۳/۳۵ ± ۳/۰۷	۱۱/۳۷ ± ۴/۹۵	–	–	۵۸/۹۰	۴۱/۱۰	۳۳/۲۷	۳/۰۶	۰/۹۸
	تنشS	۹/۶۱ ± ۲/۹۴	−۲/۶۴ ± ۰/۴۳	۳۱/۵۹ ± ۷/۳۲	۱۳/۲۶ ± ۲/۸۹	–	−۱۳/۷۳ ± ۴/۷۱	دوگانه	۶۶/۴۶	۳۳/۵۵	۷/۷۷	۰/۳۶	۰/۹۹
عملکرد دانه در بوته	نرمالN	۷/۰۳ ± ۲/۷۱	−۳/۴۷ ± ۱/۲۴	۱۶/۹۹ ± ۳/۹۹	۱۰/۲۳ ± ۲/۹۹	۹/۴۰ ± ۴/۸۴	–	–	۵۸/۶۹	۴۱/۳۱	۳۵/۹۰	۵/۱۴	۰/۹۷
	تنشS	۱۶/۲۹ ** ± ۰/۸۴	−۱/۴۸ ± ۰/۸۱	۳/۶۰ ± ۱/۶۷	–	–	–	–	۴۳/۷۰	۵۶/۳۰	۱۰/۱۷	۲/۴۶	۰/۷۳
وزن صد دانه	نرمالN	۳/۹۷ ** ± ۰/۱۳	۰/۳۸ ** ± ۰/۰۴	۱/۰۰ * ± ۰/۱۸	۰/۴۵ ± ۰/۱۳	–	–	–	۷۶/۳۷	۲۳/۶۳	۴۴/۶۷ *	۰/۹۸	۰/۹۹
	تنشS	۳/۴۳ ** ± ۰/۲۳	۰/۵۵ * ± ۰/۰۷	۰/۸۷ ± ۰/۳۳	۰/۵۲ ± ۰/۲۵	–	–	–	۹۵/۷۶	۴/۲۴	۶۵/۵۱ *	۲/۸۷	۰/۹۷
قطر ساقه اصلی	نرمالN	۳/۹۵ ** ± ۰/۰۵	−۰/۳۰ * ± ۰/۰۸	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۳۱/۶۸ *	۲/۲۵	۰/۷۸
	تنشS	۴/۱۱ ** ± ۰/۰۳	−۰/۳۷ ** ± ۰/۰۵	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۷۶/۹۰ **	۱/۱۶	۰/۹۴
ارتفاع بوته اصلی	نرمالN	۸۹/۳۹ ** ± ۱/۱۷	−۳/۱۷ ± ۱/۱۹	۸/۰۱ * ± ۱/۸۲	–	–	–	–	۷/۴۶	۹۲/۵۴	۱۵/۶۱ *	۱/۵۰	۰/۸۷
	تنشS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
طول پدانکل	نرمالN	۳۵/۸۸ ** ± ۰/۲۰	−۰/۷۰ * ± ۰/۲۱	۲/۸۶ ** ± ۰/۳۲	–	–	–	–	۲۹/۳۴	۷۰/۶۶	۱۰/۰۸ **	۰/۱۸	۰/۹۷
	تنشS	۳۷/۵۴ ** ± ۰/۳۳	−۰/۴۱ ± ۰/۳۱	۱۲/۴۵ * ± ۱/۶۹	–	–	−۹/۵۴ * ± ۱/۷۳	دوگانه	۱۴/۲۶	۸۵/۷۳	۱۲/۷۳ *	۰/۴۵	۰/۹۸
طول ریشک	نرمالN	۶/۵۲ * ± ۰/۵۰	−۰/۰۴ ± ۰/۲۳	۲/۵۷ ± ۰/۷۶	۱/۸۱ ± ۰/۵۵	۱/۰۲ ± ۰/۷۳	–	–	۸۰/۳۵	۱۹/۶۵	۱۰/۲۱	۲/۸۱	۰/۹۴
	تنشS	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
وزن سنبله اصلی	نرمالN	۲/۷۰ ** ± ۰/۰۷	−۰/۳۳ ** ± ۰/۰۳	۲/۰۹ ** ± ۰/۰۹	۱/۱۴ ** ± ۰/۰۷	–	–	–	۴۸/۹۳	۵۱/۰۷	۲۳/۹۷ **	۰/۱۰	۰/۹۹
	تنشS	۲/۵۰ ** ± ۰/۱۵	−۰/۳۰ * ± ۰/۰۵	۱/۹۰ * ± ۰/۲۱	۱/۲۸ * ± ۰/۱۷	–	–	–	۸۲/۹۶	۱۷/۰۴	۲۴/۰۳ *	۰/۶۳	۰/۹۸
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	نرمالN	۲۰/۹۶ ** ± ۰/۱۷	−۱/۰۹ ** ± ۰/۱۶	۱/۰۸ * ± ۰/۳۳	–	–	–	–	۷۶/۷۸	۲۳/۲۲	۱۷/۰۴ *	۰/۷۲	۰/۹۴
	تنشS	۲۰/۹۵ ** ± ۰/۱۳	−۱/۵۰ ** ± ۰/۱۳	۰/۸۸ * ± ۰/۲۵	–	–	–	–	۹۳/۰۴	۶/۹۶	۷۸/۶۷ **	۰/۸۸	۰/۹۸

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۵- تجزیه رگرسیون چندمتغیره جهت برآورد اثرات ژنی (± خطای استاندارد) و سهم نسبی (بصورت درصد مجموع مربعات نسل) آن‌ها برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در تلاقی مرودشت (P_1) × شاهپسند (P_2)

Table 5. Multivariate regression analysis for estimating type of gene effects (± SE) and their relative contribution (as a percentage of generation sum of squares) for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in Marvdasht × Shahpasand cross

صفت	سایت Site	پارامتر ژنتیکی Genetic parameters						نوع اپیستازی Type of epistasis	سهم نسبی (٪) Relative contribution (%)		میانگین مربعات Mean Squares		r^2		
		میانگین (m)	افزایشی [d]	غالبیت [h]	افزایشی×افزایشی [i]	افزایشی×غالبیت [j]	غالبیت×غالبیت [l]		اثرات تثبیت‌پذیر Fixable effects	اثرات غیرتثبیت‌پذیر Non-Fixable effects	مدل Model	باقیمانده Residual			
وزن بوته	نرمال N	۲۵/۹۹ ** ± ۳/۱۱	−۱/۶۴ ± ۱/۱۷	۱۸/۳۹ ± ۴/۵۸	۱۳/۷۳ ± ۳/۳۵	۲۰/۷۲ ± ۴/۶۶	–	–	۴۷/۹۶	۵۲/۰۴	۸/۶۴	۰/۹۰	۰/۹۷		
	تنش S	۲۴/۹۵ * ± ۲/۱۶	−۰/۷۹ ± ۰/۸۰	۲۷/۰۱ ± ۳/۲۶	۱۶/۹۰ ± ۲/۳۱	۱۷/۸۸ ± ۳/۴۴	–	–	۶۰/۰۰	۴۰/۰۰	۹/۸۲	۰/۳۵	۰/۹۹		
تعداد سنبله در بوته	نرمال N	۵/۵۳ ** ± ۰/۰۴	−۰/۷۰ * ± ۰/۰۲	۲/۳۳ ** ± ۰/۰۶	۲/۵۳ * ± ۰/۰۴	۲/۰۱ * ± ۰/۰۶	–	–	۷۲/۹۶	۲۷/۰۴	۸/۴۰ *	۰/۰۱	۰/۹۹		
	تنش S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
وزن سنبله‌ها در بوته	نرمال N	۱۲/۶۲ ± ۱/۶۰	−۴/۲۳ ± ۰/۶۳	۱۳/۳۳ ± ۲/۳۲	۱۰/۰۰ ± ۱/۷۳	۱۰/۲۳ ± ۲/۶۸	–	–	۷۸/۱۷	۲۱/۸۳	۱۶/۱۳	۰/۸۱	۰/۹۹		
	تنش S	۲۲/۵۷ * ± ۱/۰۷	−۲/۶۹ ± ۱/۰۷	−۱۲/۹۱ ± ۴/۸۹	–	۹/۷۷ ± ۴/۷۷	۱۸/۹۶ ± ۵/۴۲	دوگانه	۱۷/۹۱	۸۲/۰۹	۱۱/۲۷	۲/۱۵	۰/۹۵		
عملکرد دانه در بوته	نرمال N	۹/۰۴ ± ۱/۰۵	−۳/۴۱ ± ۰/۴۲	۱۱/۰۱ ± ۱/۵۴	۸/۰۰ ± ۱/۱۴	۷/۲۳ ± ۱/۷۷	–	–	۸۰/۴۷	۱۹/۵۳	۱۹/۳۰	۰/۶۵	۰/۹۹		
	تنش S	۷/۵۸ ± ۲/۳۰	−۱/۸۵ ± ۰/۷۹	۱۳/۶۱ ± ۳/۵۰	۸/۱۷ ± ۲/۴۳	۶/۰۹ ± ۳/۵۱	–	–	۶۴/۲۱	۳۵/۷۹	۱۳/۱۶	۲/۳۳	۰/۹۶		
وزن صد دانه	نرمال N	۳/۸۹ ** ± ۰/۰۹	۰/۵۵ ** ± ۰/۰۳	۱/۳۶ ** ± ۰/۱۳	۰/۷۰ * ± ۰/۱۰	–	–	–	۸۲/۱۵	۱۷/۸۵	۸۳/۰۱ **	۰/۵۴	۰/۹۹		
	تنش S	۲/۸۷ ** ± ۰/۰۶	۰/۲۸ ** ± ۰/۰۲	۱/۵۴ ** ± ۰/۰۸	۰/۷۵ ** ± ۰/۰۶	–	–	–	۵۵/۱۶	۴۴/۸۴	۳۸/۲۵ **	۰/۱۹	۰/۹۹		
ارتفاع بوته اصلی	نرمال N	۱۳۲/۹۰ ** ± ۰/۸۴	۲۵/۷۰ ** ± ۰/۳۲	−۶/۶۰ ± ۱/۰۹	−۱۴/۳۷ * ± ۰/۹۲	۱۹/۱۴ * ± ۱/۳۰	–	–	۹۷/۶۱	۲/۳۹	۲۱۱/۵۵ *	۰/۰۵	۰/۹۹		
	تنش S	۱۳۹/۴۴ ** ± ۲/۱۶	۲۸/۰۵ ** ± ۲/۱۶	–	−۱۷/۰۳ * ± ۳/۴۲	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۴۴۱/۸۹ **	۳/۵۶	۰/۹۹		
طول پدانکل	نرمال N	۴۳/۴۰ ** ± ۰/۱۷	۶/۷۱ ** ± ۰/۱۷	۹/۷۱ ** ± ۰/۳۱	–	–	–	–	۵۵/۲۲	۴۴/۷۸	۱۲۱/۱۵ **	۰/۱۱	۰/۹۹		
	تنش S	۵۱/۹۴ ** ± ۰/۶۸	۳/۲۱ * ± ۰/۷۴	–	−۱۰/۵۶ * ± ۱/۱۳	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۹۴/۷۵ **	۱/۶۴	۰/۹۷		
طول سنبله اصلی	نرمال N	۱۱/۶۹ ** ± ۰/۱۱	۰/۶۱ * ± ۰/۱۸	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۲۶/۸۰ *	۲/۱۸	۰/۷۵		
	تنش S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
طول ریشک	نرمال N	۵/۹۳ ** ± ۰/۰۸	−۲/۳۳ ** ± ۰/۱۲	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۴۶۳/۸۷ **	۱/۲۰	۰/۹۹		
	تنش S	۵/۶۱ ** ± ۰/۱۲	−۲/۵۳ ** ± ۰/۱۶	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۵۴۹/۱۳ **	۲/۳۲	۰/۹۸		
وزن سنبله اصلی	نرمال N	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–		
	تنش S	۲/۴۱ * ± ۰/۳۴	−۰/۳۰ ± ۰/۱۰	۲/۰۶ * ± ۰/۴۶	۱/۳۱ ± ۰/۳۶	–	–	–	۷۴/۰۴	۲۵/۹۶	۲۲/۷۶	۲/۳۴	۰/۹۴		
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	نرمال N	۲۳/۴۱ ** ± ۰/۱۱	۱/۳۲ ** ± ۰/۱۸	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۷۴/۴۹ **	۱/۴۵	۰/۹۳		
	تنش S	۲۳/۶۹ ** ± ۰/۱۱	۱/۱۵ ** ± ۰/۱۸	–	–	–	–	–	–	–	۱۰۰/۰۰	۰/۰۰	۵۵/۱۷ **	۱/۳۹	۰/۹۳

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۶- وراثت‌پذیری و هتروزیس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در دو تلاقی گندم نان

Table 6. Heritability and heterosis for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in the two crosses

صفت	سایت Site	مرودشت × رسول Marvdasht × Rassoul				مرودشت × شاهپسند Marvdasht × Shahpasand			
		h^2_b	h^2_n	H_{MP}	$H\bar{p}_i$	h^2_b	h^2_n	H_{MP}	$H\bar{p}_i$
وزن بوته	نرمال N	۰/۴۶	۰/۳۴	۳۴/۱۷**	۱۴/۸۳*	۰/۴۷	–	۱۰/۷۱	۶/۲۹
	تنشS	–	–	–	–	۰/۳۷	۰/۲۰	۲۴/۹۰**	**۲۲/۶۴
تعداد سنبله در بوته	نرمال N	–	–	–	–	۰/۱۶	۰/۱۴	−۲/۶۴	−۱۰/۴۱
	تنشS	۰/۲۰	–	−۶/۳۰	−۱۷/۵۴**	–	–	–	–
وزن سنبله‌ها در بوته	نرمال N	۰/۳۸	۰/۰۶	۳۷/۳۴**	۱۵/۹۴**	۰/۵۱	۰/۲۳	۱۴/۰۱*	−۳/۸۶
	تنشS	۰/۴۴	–	۲۰/۲۲**	۸/۷۴	۰/۴۳	۰/۱۹	۲۶/۸۱**	۱۳/۲۹
عملکرد دانه در بوته	نرمال N	۰/۳۵	۰/۰۳	۳۸/۴۰**	۱۵/۴۵*	۰/۴۶	۰/۲۳	۱۷/۰۵**	−۲/۳۹
	تنشS	۰/۴۹	–	۲۴/۵۵**	۱۵/۴۲**	۰/۳۷	۰/۲۲	۳۷/۰۱**	۲۲/۳۸**
وزن صد دانه	نرمال N	۰/۵۹	۰/۲۰	۱۲/۵۹**	۳/۳۱	۰/۶۱	۰/۳۶	۱۴/۱۱**	۱/۷۰
	تنشS	۰/۵۲	–	۹/۱۳**	۵/۳۰**	۰/۵۲	۰/۳۴	۲۱/۸۷**	۱۲/۷۹**
قطر ساقه اصلی	نرمال N	۰/۳۳	۰/۲۴	۵/۱۹	−۲/۶۵	–	–	–	–
	تنشS	۰/۵۱	–	−۱/۳۶	−۹/۸۲**	–	–	–	–
ارتفاع بوته اصلی	نرمال N	۰/۸۹	۰/۸۰	۹/۱۱**	۵/۱۹**	۰/۷۳	–	۶/۵۴**	−۱۲/۴۲**
	تنشS	–	–	–	–	۰/۵۴	–	۱۶/۲۱**	−۴/۹۵*
طول پدانکل	نرمال N	۰/۸۵	۰/۸۱	۷/۹۳**	۵/۷۴*	۰/۷۲	۰/۲۹	۲۲/۱۶**	۵/۹۴**
	تنشS	۰/۷۵	۰/۷۱	۷/۵۹**	۶/۰۱*	۰/۵۷	–	۳۰/۷۹**	۲۱/۱۴**
طول سنبله اصلی	نرمال N	–	–	–	–	۰/۵۲	۰/۱۱	۳/۲۹	−۱/۰۲
	تنشS	–	–	–	–	–	–	–	–
طول ریشک	نرمال N	۰/۲۸	–	۸/۳۰**	۷/۶۱*	۰/۷۲	–	۴/۳۱	−۲۵/۵۳**
	تنشS	–	–	–	–	۰/۵۷	–	۰/۱۵	−۳۰/۳۰**
وزن سنبله اصلی	نرمال N	۰/۶۱	۰/۲۱	۲۴/۸۸**	۱۴/۶۸**	–	–	–	–
	تنشS	۰/۵۲	–	۱۵/۹۸**	۷/۳۷*	۰/۶۹	۰/۴۲	۲۰/۸۶**	۱۰/۵۶**
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	نرمال N	۰/۴۲	–	۶/۰۷**	۰/۳۴	۰/۶۸	۰/۰۴	۱/۶۲	−۳/۲۷*
	تنشS				۰/۴۹	۰/۲۷	۴/۴۶**	−۲/۸۶	۰/۵۷ – ۱/۳۳ −۲/۹۰

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد؛ h^2_b: وراثت‌پذیری عمومی؛ h^2_n: وراثت‌پذیری خصوصی؛ H_{MP}: درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین؛ $H_{\bar{P}_i}$: درصد هتروزیس نسبت به والد برتر

تشکر و قدردانی

منابع مالی این پژوهش توسط دانشگاه رازی و از طریق رساله دکتری نگارنده اول تأمین گردیده که بدین‌وسیله اعلام قدردانی می‌شود. همچنین از آقای پروفسور Hernan Ceballos از مرکز تحقیقات بین‌المللی گیاهان گرمسیری (CIAT) به‌دلیل راهنمایی در خصوص تجزیه رگرسیون، تشکر ویژه می‌گردد.

منابع

1. Ahmadi, J., S. Fabriki Orang, A.A. Zali, B. Yazdi Samadi, M.R. Ghannadha and A.R. Taleei. 2007. Study of yield and its components inheritance in wheat under drought and irrigated conditions. Journal of Water and Soil Science, 11(1): 201-214 (In Persain).
2. Ahmadian, S., S.M. Mortazavian, M. Ebrahimi, F. Amini, M. Ghorbani Javid and B. Foghi. 2017. Genetic analysis of some morphological traits in wheat using generation mean analysis under normal and drought stress conditions. Journal of Crop Breeding, 8(20): 175-182 (In Persain).
3. Akhtar, N. and M.A. Chowdhry. 2006. Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. International Journal of Agriculture and Biology, 4: 523-527.
4. Allard, R.W. 1960. Principle of Plant Breeding. 2nd edition. John Wiley and Sons, New York.
5. Amiri, R., S. Bahraminejad and K. Cheghamirza. 2018. Estimating genetic variation and genetic parameters for grain iron, zinc and protein concentrations in bread wheat genotypes grown in Iran. Journal of Cereal Science, 80: 16-23.
6. Amiri, R., S. Bahraminejad, S. Sasani, S. Jalali-Honarmand and R. Fakhri. 2015. Bread wheat genetic variation for grain's protein, iron and zinc concentrations as uptake by their genetic ability. European Journal of Agronomy, 67: 20-26.
7. Asadi, A.A., M. Valizadeh, S.A. Mohammadi and M. Khodarahmi. 2019. Genetic analysis of response to water deficit stress in wheat yield traits with generation means and variance analysis. Journal of Crop Breeding, 11(32): 88-99 (In Persain).
8. Ataei, R., M. Gholamhoseini and M. Kamalizadeh. 2017. Genetic analysis for quantitative traits in bread wheat exposed to irrigated and drought stress conditions. ϕYTON, 86: 228-235.
9. Burton, G.W. 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). Agronomy Journal, 43(9): 409-417.
10. Cavalli, L.L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: Reeve, E.C.R., Waddington, C.H. (eds). Quantitative Inheritance. HMSO. London. pp, 135-144.
11. Cheloei, G.R., A. Mohammadi, M.R. Bihamta, H.A. Ramshini and G. Najafian. 2012. Inheritance of drought tolerance in bread wheat using generation mean analysis. Journal of Plant Production, 19(1): 43-66 (In Persain).
12. Dorrani-Nejad, M., Gh. Mohammadinejad and R. Abdolshahi. 2017. Assessment of genetic parameters of agronomic traits in bread wheat using generation means analysis under water-limited conditions. Iranian Journal of Field Crops Research, 15(2): 389-398 (In Persain).
13. Frozanfar, M., M.R. Bihamta, A. Peyghambari and H. Zeinali. 2009. Inheritance of some traits associated with yield in bread wheat using generation mean analysis. Seed and Plant Improvment Journal, 25(3): 419-431 (In Persain).
14. Golabadi, M., A. Arzani and S.A.M. Mirmohammadi Maibody. 2008. Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. Seed and Plant Improvment Journal, 24(1): 99-116 (In Persain).
15. Gorjanovic, B. and M.K. Balalic. 2005. Inheritance of plant height and spike length in wheat. Genetika, 37(1): 25-31.
16. Hakeem, K.R. (ed.). 2015. Crop Production and Global Environmental Issues. Springer International Publishing Switzerland. DOI 10.1007/978-3-319-23162-4_1.
17. Hallauer, A.R., M.J. Carena and J.B. Miranda Filho. 2010. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Springer, pp:60-66.
18. Heydari Roodballi, M., R. Abdolshahi, A. Baghizadeh and M.G. Ghaderi. 2016. Genetic analysis of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition. Journal of Crop Breeding, 8(18): 1-6 (In Persain).
19. Houshmand, S. 2003. The genetical analysis of quantitative traits. ShahreKord Univ. Pub, 462 pp. (In Persain).
20. Ijaz, U., Smiullah and M. Kashif. 2013. Genetic study of quantitative traits in spring wheat through generation means analysis. American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences, 13(2): 191-197.
21. Kamalizadeh, M., A. Hoseinzadeh and H. Zeinali Khanghah. 2013. Evaluation of inheritance for some quantitative traits in bread wheat using generation mean analysis under water deficit condition. Iranian Journal of Field Crop Science, 44(2): 317-326 (In Persain).
22. Kearsey, M.J. and H.S. Pooni. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. (1st ed.). Chapman and Hall, London. 381 pp.
23. Khattab, S.A.M., R.M. Esmail and M.F. Abd EL-Rahman. 2010. Genetical analysis of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). New York Science Journal, 03(11): 152-157.
24. Kiani, Sh., N. Babaeian Jelodar, Gh. Ranjbar, S.K. Kazemitabar and M. Nowrozi. 2015. The Genetical evaluation of quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) by generation mean analysis. Journal of Crop Breeding, 7(15): 105-114 (In Persain).
25. Mahmud, I. and H.H. Kramer. 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agronomy Journal, 43: 605-609.

26. Mather, K. 1967. Complementary and duplicate interaction in biometrical genetics. Heredity, 22: 97-103.
27. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical genetics - The study of continuous variation, 3rd edition. Chapman and Hall, London, UK. 396 pp.
28. Molaei, B., M. Moghaddam, S.S. Alvaikia and A. Bandeh-Hagh. 2017. Generation mean analysis for several agronomic and physiologic traits in bread wheat under normal and water deficit stress conditions. Plant Genetic Researches, 3(2): 1-10 (In Persain).
29. Moradi Ashour, B., A. Arzani, A. Rezaei and S.A.M. Mirmohammady Maibody. 2006. Study of inheritance of yield and related traits in five crosses of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Water and Soil Science, 9(4): 123-136 (In Persain).
30. Moroni, J.S., K.G. Briggs, P.V. Blenis and G.J. Taylor. 2013. Generation mean analysis of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings tolerant to high levels of manganese. Euphytica, 189: 89-100.
31. Mostafavi, K., A. Hosseinzadeh and H. Zeinali Khanghah. 2004. Gene action for some quantitative traits in bread wheat: Sardari * Line No.14 Cross. Iranian Journal of Crop Sciences, 6(2): 159-170 (In Persain).
32. Novoselovic, D., M. Baric, G. Drezner, J. Gunjaca and A. Lalic. 2004. Quantitative inheritance of some wheat plant traits. Genetics and Molecular Biology, 27(1): 92-98.
33. Ojaghi, J., S. Salayeva and R. Eshghi. 2010. Inheritance pattern of important quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). World Applied Sciences Journal, 11: 711-717.
34. Passiora, J. 2007. The drought environment: physical, biological and agricultural per spectives. Journal of Experimental Botany, 2: 113-117.
35. 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 (In Persain).
36. Sallam, A., M. Hashad, E.S. Hamed and M. Omara. 2015. Genetic variation of stem characters in wheat and their relation to kernel weight under drought and heat stresses. Journal of Crop Science and Biotechnology, 18(3): 137-146.
37. Sasani, S., R. Amiri, H.R. Sharifi and A. Lotfi. 2019. Study on bread wheat (*Triticum* aestivum L.) growth stages using growing degree day index under early and late planting date in Kermanshah. Cereal Research, 9(2): 143-156 (In Persain).
38. Shao, H.B., Z.S. Liang and B.C. Wang. 2005. Changes of antioxidative enzymes and membrance peroxidation for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 42: 107-113.
39. Sharma, S.N. and R.S. Sain. 2004. Inheritance of days to heading days to maturity, plant height and Grain yield in an inter-vapietal cross of durum wheat. SABRAO Journal of Breeding and Genetics, 36(2): 73-82.
40. Shayan, S., M. Moghaddam Vahed, M. Norouzi, S. Mohammadi M. Toorchi. 2019. Genetic analysis of agronomic and physiological traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using generation mean analysis under drought stress conditions and spring planting in the cold climate. Iranian Journal of Crop Sciences, 21(3): 210-224 (In Persain).
41. Singh, R.K. and B.D. Chaudhary. 1985. Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. Kalyani publishers, New Delhi, India. p. 304.
42. Soehendi, R. and P. Srinives. 2005. Significance of heterosis and heterobeltiosis in an F_1 hybrid of mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) for hybrid seed production. SABRAO Journal of Breeding and Genetics, 37(2): 97-105.
43. Subhani, G.M. and M.A. Chowdhry. 2000. Genetic studies in bread wheat under irrigated and drought stress conditions. Pakistan Journal of Biological Sciences, 3(11): 1793-1798.
44. Sultan, M.S., A.H. Abd El-Latif, M.A. Abd El-Moneam and M.N.A. El-Hawary. 2011. Genetic parameters for some yield and yield components characters in four cross of bread wheat under two water regime treatments. Journal of Plant Production, 2: 351-366.
45. Toklu, F. and T. Yagbasanlar. 2007. Genetic analysis of kernel size and kernel weight in bread wheat (*T. aestivum* L.). Asian Journal of Plant Sciences, 6: 844-848.
46. Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. Agronomy Journal, 44(2): 427-430.
47. Weber, C.R. and H.R. Moorthy. 1952. Heritable and non-heritable relationship and variability of oil content and agronomic characters in the F_2 generation of soybean crosses. Agronomy Journal, 44: 202-209.
48. Zaazaa, E.I., M.A. Hager and E.F. El-Hashash. 2012. Genetical analysis of some quantitative traits in wheat using six parameters genetic model. American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences, 12(4): 456-462.
49. Zabet, M., KH. Mostafavi, H. Karimi and M. Khodarahmi. 2017. Genetic study of yield and some agronomic traits in barley using generation mean analysis. Seed and Plant Improvment Journal, 33(1): 109-131 (In Persain).

Estimation of Genetic Components and Inheritance of Bread Wheat Agronomic Traits Using Regression Method Through Generation Mean Analysis

Reza Amiri[1,2], Sohbat Bahraminejad[3] and Kianoosh Cheghamirza[4]

1- Graduated Ph.D. of Plant Breeding, Razi University, Kermanshah
2- Assistant Professor, Crop and Horticultural Science Research Department, Lorestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Khorramabad, Iran
3- Associate Professor, Department of Production Engineering and Plant Genetics, Razi University, Kermanshah (Corresponding author: sohbah72@hotmail.com)
4- Associate Professor, Department of Production Engineering and Plant Genetics, Razi University, Kermanshah
Received: 18 July, 2020 Accepted: 4 October, 2020

Abstract

Studying the genetic structure of crops, including wheat, has always been one of the research priorities to increase the efficiency of breeding methods. In order to genetic analysis of some agronomic traits of bread wheat using generation mean analysis (GMA), all produced generations along with relevant parents of the two populations (Marvdasht × Rasoul and Marvdasht × Shahpasand) were evaluated in a randomized complete block design with three replicates under normal and terminal drought stress conditions in Razi University during 2015-2016 cropping season. Weighted analysis of variance showed the significant differences among generations for the most of the traits in two conditions. The results of GMA revealed that although the mode of inheritance differed in the crosses for the most of the traits, but additive, dominance gene effects and different types of epistasis had the roles in the heritability of the most traits. Among these gene effects, the role of dominance gene effect was higher and therefore, selection should be delayed to later generations. However, the role of fixable gene effects in the heritability of the traits such as stem diameter, awn length and number of spikelets per spike (both crosses), plant height and peduncle length (Marvdasht × Shahpasand), was almost equal or more than dominance gene effect indicating the usefulness of selection in early generations for these traits. The broad-sense heritability for kernel yield was estimated as nearly moderate for both crosses under both conditions, but the narrow-sense heritability was low under both conditions. Results of analysis of variance obtained from regression method showed that fixable-gene effects had higher relative contribution of generation sum of squares for most of the traits than non fixable-gene effects at both crosses under both conditions. The model of genetic control for the most of the traits was similar under both conditions for both crosses and it has not been widely affected by drought stress.

Keywords: Drought stress, Epistasis, Genetic effects, Heritability, Heterosis Scaling test