

مطالعه کنترل ژنتیکی برخی صفات مرتبط با عملکرد گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها

سمیه امینی‌زاده بزنجانی^۱، روح‌اله عبدالشاهی^۲ و قاسم محمدی‌نژاد^۲

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشگاه شهید باهنر کرمان، (نویسنده مسوول: S.aminizadeh2008@gmail.com)

۲- دانشیار، دانشگاه شهید باهنر کرمان

تاریخ دریافت: ۹۳/۹/۶ تاریخ پذیرش: ۹۳/۱۱/۱۱

چکیده

انتخاب روش اصلاحی مناسب بستگی به نظام ژنتیکی کنترل‌کننده صفت مورد گزینش دارد. در این پژوهش از روش تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از آزمون مقیاس مشترک به منظور تعیین نحوه عمل ژن‌های کنترل‌کننده صفات مهم در گندم نان استفاده شد. نسل‌های F_1 ، F_2 و F_3 حاصل از تلاقی روشن در کویر به همراه والدین در قالب طرح لاتیس ساده با دو تکرار تحت شرایط تنش در سال زراعی ۹۲-۹۱ کشت و صفات تعداد پنبه کل، طول ریشک، وزن خشک بوته، تعداد دانه در بوته، عرض برگ پرچم، طول سنبله و طول میانگره اندازه‌گیری شد. پارامترهای ژنتیکی شامل اثر افزایشی (d)، غالبیت (h)، اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی (i) و غالبیت در غالبیت (l) برای صفات مورد مطالعه اندازه‌گیری شد. در توارث کلیه صفات اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی نقش داشتند. برای صفت طول میانگره اثر افزایشی مؤثرتر از اثر غالبیت برآورد گردید. درجه غالبیت در بیشتر صفات بیشتر از یک بود که می‌تواند نشان‌دهنده اهمیت بیشتر غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات باشد. همچنین اپیستازی غالبیت در غالبیت اهمیت بیشتری نسبت به اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی داشت. دامنه وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات ذکر شده به ترتیب بین ۶۷ تا ۹۷ و ۳۷ تا ۹۶ تخمین زده شد. در صفات طول سنبله، طول میان‌گره و عرض برگ پرچم هتروزیس مثبت مشاهده شد. اثر غالبیت ژن‌ها مهم‌ترین عامل ژنتیکی در کنترل بیشتر صفات بررسی شده شناسایی شد. بنابراین گزینش باید تا نسل‌های دیرتر یعنی تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی به تأخیر بیفتد.

واژه‌های کلیدی: آزمون مقیاس مشترک، اثرات غالبیت، عمل ژن، گندم نان، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی

مقدمه

در حال حاضر گندم با تولید سالانه بیش از ۶۰۰ میلیون تن به عنوان یک منبع ارزشمند کربوهیدرات برای میلیون‌ها انسان، بعد از ذرت و برنج، بیشترین تولید در دنیا را به خود اختصاص داده است (۴). اهمیت اقتصادی و تغذیه‌ای گندم ایجاب می‌کند تا راهکارهای مختلف برای بهینه کردن سیستم تولید این محصول در کشور مورد استفاده قرار گیرد (۱). خشکی یکی از مهم‌ترین تهدیدهای جهانی برای تولید مواد غذایی است. افزایش جمعیت جهان و نیاز بیشتر به استفاده از آب در بخش کشاورزی این مشکل را بیشتر تشدید می‌نماید (۶). صفاتی که منجر به افزایش تحمل به خشکی در گیاهان می‌شوند دارای اهمیت زیادی هستند زیرا تحمل به خشکی تأثیر مستقیم بر امنیت غذایی میلیون‌ها انسان دارد (۲۶). آگاهی از نوع عمل ژن‌های کنترل‌کننده صفات اهمیت فراوانی دارد. هرچه عمل افزایشی برای صفات مورد نظر بیشتر باشد پاسخ‌گویی به انتخاب و بازده ناشی از انتخاب بیشتر است (۸). از اثرات غالبیت و فوق غالبیت نیز می‌توان برای بهره‌مندی از هتروزیس استفاده نمود (۸). چنین اطلاعاتی از طریق روش‌های ژنتیک کمی نظیر تلاقی‌های دای‌آل و تجزیه میانگین نسل‌ها کسب می‌گردد. تجزیه میانگین نسل‌ها که برآوردی از اثرات اصلی و اثرات متقابل فراهم می‌کند به شناخت والدین مطلوب جهت استفاده در تلاقی‌ها و پتانسیل تلاقی‌ها برای بهره‌گیری از هتروزیس کمک می‌کند (۲۴). این نوع تجزیه ژنتیکی را می‌توان با تعداد متفاوتی نسل اجرا کرد (۳). فرض عدم وجود اپیستازی یکی از عمومی‌ترین فرضیات در مدل‌های ژنتیک است. بسیاری از

شواهد بیانگر آن است که همیشه نمی‌توان اثر اپیستازی را ناچیز در نظر گرفت (۲۰، ۱۶، ۱۰، ۷). در صورت وجود اپیستازی اجزای افزایشی و غالبیت و آثار متقابل این اجزا و محیط یا اثر اپیستاتیک ژن‌ها اختلاط می‌یابند و منجر به ایجاد اریبی در برآورد واریانس ژنتیکی، افزایشی، غالبیت و در نتیجه اریبی در برآورد میزان وراثت‌پذیری می‌شوند (۱۵). مروری بر منابع مختلف نشان می‌دهد که ساختار ژنتیکی جمعیت‌ها، وراثت‌پذیری و عمل ژن‌ها تحت تاثیر زمینه ژنتیکی مورد مطالعه قرار داشته و نتایج پژوهش‌های مختلف نتایج متفاوتی داشته است. پراکش و همکاران (۲۲) دریافتند اثر غالبیت به همراه اثرات افزایشی، اثر متقابل افزایشی-غالبیت و اثر متقابل افزایشی-افزایشی در کنترل صفات مورد بررسی در گندم نقش داشته است. سلطان و همکاران (۲۵) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بر روی چهار تلاقی گندم نان برای صفات دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته و وزن صد دانه اپیستازی گزارش کردند همچنین بیان کردند که مدل ساده افزایشی غالبیت برای توجیه تمام صفات در تلاقی‌ها کافی نمی‌باشد. چلوبی و همکاران (۵) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بر روی دو تلاقی گندم نان برای صفات وزن بوته، تعداد دانه در سنبله، ارتفاع، میانگره، طول سنبله و تاریخ گلدهی در شرایط تنش و بدون تنش اپیستازی گزارش کردند و همچنین بیان کردند اثر غالبیت ژن‌ها مهم‌ترین عامل ژنتیکی در کنترل بیشتر صفات مورد بررسی است. گل‌آبادی و همکاران (۱۳) در مطالعه خود بر روی یک تلاقی گندم دوروم بیان کردند که برای کلیه صفات مدل سه پارامتری در سطح احتمال یک درصد در هر دو شرایط محیطی و برای صفات طول میانگره و

استفاده گردید. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل‌ها به قرار زیر است:

$$Y = m + [d] + [h] + 2[i] + 2[j] + 2[l]$$

در فرمول بالا Y: میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها، [d]: مجموع اثر افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل افزایشی×افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل افزایشی×غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل غالبیت×غالبیت و i^2 ، j^2 و l^2 حاصل ضرب‌های پارامترهای ژنتیکی هستند. اجزای فرمول مزبور براساس روش ماتر و جینکز (۱۷) بیان شده است. برآوردهای پنج پارامتری یا کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی به دست آمد. در این مطالعه هر پنج نسل با دو، سه، چهار و پنج پارامتر آزمون و بهترین مدل انتخاب شد. تمام مدل‌ها به وسیله آزمون نیکوتی برازش با استفاده از آزمون کای اسکوتر با سه، دو و یک درجه آزادی مورد مقایسه قرار گرفتند (۱۳). هتروزیس نسبت به والد برتر و میانگین والدین و آثار سوء ناشی از خویش آمیزی، مطابق فرمول‌های زیر محاسبه شد:

$$H_t = [(F_1 - P_m)/P_m] \times 100$$

$$H_b = [(F_1 - MP)/MP] \times 100$$

$$I_n = [(F_2 - F_1)/F_1] \times 100$$

اجزا فرمول‌های بالا عبارتند از: H_t : هتروزیس نسبت به والد برتر، F_1 : میانگین F_1 ، P_m : میانگین بهترین والد، H_b : هتروزیس نسبت به میانگین والدین، M_p : میانگین والدین، I_n : آثار سوء ناشی از خویش آمیزی، F_2 : میانگین F_2 برای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نیز به ترتیب از فرمول‌های زیر استفاده شد:

$$h_b^2 = \left[\left(\frac{1}{2} \right) A + \left(\frac{1}{4} \right) D \right] / \left[\left(\frac{1}{2} \right) A + \left(\frac{1}{4} \right) D + E \right]$$

$$h_n^2 = \left[\left(\frac{1}{2} \right) A \right] / \left[\left(\frac{1}{2} \right) A + \left(\frac{1}{4} \right) D + E \right]$$

محاسبه تعداد ژن (فاکتورهای) موثر نیز از طریق دو فرمول زیر صورت گرفت:

$$n_1 = (\mu_{p2} - \mu_{p1}) 2 / [8(\delta_{p2}^2 - \delta_{p1}^2)]$$

$$n_2 = (\mu_{p2} - \mu_{p1}) 2 / [0(\delta_{p1}^2)]$$

برای تجزیه واریانس از نرم‌افزار SAS 9.1 و برای تجزیه میانگین نسل‌ها از فرمول نویسی در نرم‌افزار Excel 2007 استفاده شد.

نتایج و بحث

میانگین و خطاهای معیار هر یک از صفات اندازه‌گیری شده در نسل‌های مختلف در شرایط تنش خشکی در جدول (۱) نشان داده شده است. قرار گرفتن نتایج در حد واسطه دو والد در برخی از صفات می‌تواند نشانه وجود آثار افزایشی در کنترل این صفات باشد. در مورد اکثر صفات میانگین هیبریدهای F_1 بیش از جمعیت‌های F_2 مربوطه بود که دلیل آن را می‌توان به آثار سوء ناشی از خویش آمیزی ربط داد. میانگین صفات در برخی از صفات در والد دوم (کوپر) بیش از

ارتفاع بوته مدل چهار پارامتری در سطح احتمال پنج درصد در شرایط تنش خشکی بهترین برازش را داشته است و همچنین جز غالبیت مؤثرتر از جز افزایشی است. ارکول و همکاران (۹) در تحقیقات خود بر روی ارقام گندم بیان کردند که برای صفات وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و سنبله مدل سه پارامتری در شرایط تنش خشکی توارث این صفات را برعهده دارد. توکلو و همکاران (۲۷) 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 دادند و نتیجه گرفتند که سهم آثار افزایشی ژن‌ها نسبت به آثار غالبیت برای این صفات از اهمیت بیشتری برخوردار است. پانهاگ و شارما (۲۱) با استفاده از میانگین نسل‌ها و مدل‌های پنج و شش پارامتری هیمن، ماهیت عمل ژن را برای عملکرد و اجزاء آن در گندم مطالعه و نتیجه گرفتند عمل ایپسنازی ژن در کنترل همه صفات مورد مطالعه نقش دارند. هدف از اجرای این تحقیق، بررسی پارامترهای ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد و نیز بررسی نحوه عمل ژن و توارث‌پذیری این صفات در شرایط تنش آخر فصل با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در جمعیت حاصل از تلاقی روشن در کوپر می‌باشد که به دست آوردن این چنین اطلاعاتی می‌تواند مقدمه‌ای بر انتخاب روش اصلاحی مناسب باشد.

مواد و روش‌ها

نسل‌های F_1 ، F_2 و F_3 حاصل از تلاقی روشن (بومی سازگار با منطقه) و کوپر (رقم اصلاح شده برای شرایط شور) در قالب طرح لاتیس ساده با ۲ تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید باهنر کرمان با طول جغرافیایی ۵۷ درجه، عرض جغرافیایی ۳۰ درجه، ارتفاع ۱۷۵۶ متر از سطح دریا با بافت خاک لوم شنی و اسیدیته (pH) ۷/۹ و هدایت الکتریکی ۲/۱۱ dS/m کاشته شدند، بدین ترتیب که در هر تکرار یک ردیف به هر یک از والدین، یک ردیف به هر یک از نسل‌های F_1 و F_2 و ۹۶ ردیف به خانواده‌های F_3 تعلق یافت. برای تمام نسل‌ها طول هر ردیف ۳ متر و فاصله بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر بود که در هر ردیف ۳۰ عدد بذر با فاصله ۲۵ سانتی‌متر و عمق کاشت چهار سانتی‌متر دو سمت پشته کشت شدند. وجین علف‌های هرز در طول دوره رشد گیاه به صورت دستی صورت گرفت و آبیاری به موقع به منظور رسیدن به سطح سبز یکنواخت تا قبل از مرحله گلدهی انجام شد و در مرحله ۵۰٪ سنبله‌دهی به منظور اعمال تنش قطع آبیاری صورت گرفت. صفات تعداد پنجه کل، طول ریشک، تعداد دانه در بوته، عرض برگ پرچم، وزن خشک بوته، طول سنبله و طول میانگره در ۷ بوته از هر ردیف والدی، نسل F_1 و F_3 و تک بوته‌های F_2 یادداشت برداری شد. برای اندازه‌گیری صفات با مقیاس طولی از خط‌کش و برای صفات با مقیاس وزنی از ترازو با دقت ۰/۰۱ گرم استفاده شد. چون تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی برای نسل‌های مورد نظر متفاوت بود یک تجزیه واریانس وزنی با استفاده از عکس واریانس میانگین درون هر نسل برای تجزیه میانگین نسل‌ها

بالعکس. علامت مثبت و منفی [h] به ترتیب غالبیت نسبی در جهت افزایش و کاهش صفت موردنظر است. بنابراین می‌توان گفت در تلاقی روشن×کوپر برای صفات طول ریشک، طول میانگره و طول سنبله اصلی غالبیت نسبی در جهت افزایش صفات مورد نظر است. میزان هتروزیس و پس روی ناشی از خویش‌آمیزی در جدول (۳) آورده شده است. نتایج برآورد میزان هتروزیس (جدول ۳) نشان داد که هتروزیس نسبت به میانگین والدین بیش‌ترین مقدار را برای صفات تعداد پنجه کل و عرض برگ پرچم داشت که مبین پیشرفت و برتری هیبریدهای F_1 تولید شده از تلاقی ارقام روشن×کوپر می‌باشد. مقدار هتروزیس مثبت برای برخی صفات معرف برتری F_1 نسبت به میانگین والدین و مناسب بودن این تلاقی‌ها برای صفات مورد نظر در پیشبرد برنامه‌های اصلاحی است. میزان ذخیره قابل تحرک ساقه در بخش‌های مختلف آن متفاوت است به طوری که در گندم میانگره بیشترین ذخیره را شامل می‌شود. که وجود این ذخایر و مصرف آن‌ها در دوران پرشدن دانه در شرایط خشکی انتهای فصل موجب افزایش عملکرد میشود میزان هتروزیس برای این صفت مثبت مشاهده شد. مقدار هتروزیس نسبت به والد برتر بیش‌ترین مقدار را در صفات طول ریشک و تعداد پنجه کل نشان داد. آثار سوء‌ناشی از خویش‌آمیزی موجب کاهش $15/02$ و $12/16$ درصدی میانگین طول ریشک و طول میانگره شد. در این پژوهش تجزیه واریانس نسل‌ها هم انجام گرفت زیرا پارامترهایی که اثرات ژن را مشخص می‌کنند در حقیقت اثرات متعادل همه مقرهای ژنی در حال تفرق می‌باشند. اما واریانس ژنتیکی به وسیله اثرات متعادل تحت تأثیر قرار نمی‌گیرند. چون آنها مجموع مربعات اثرات هر مقر ژنی بوده و بنابراین تجزیه واریانس نسل‌ها هم مانند تجزیه میانگین نسل‌ها می‌تواند انجام گیرد (۱۲). با استفاده از واریانس نسل‌ها اجزای تنوع برآورد شدند (جدول ۴). متوسط درجه غالبیت برای صفات تعداد پنجه کل، وزن خشک بوته و تعداد دانه در بوته بیشتر از یک بوده که معرف وجود پدیده‌ی فوق‌غالبیت در این صفات است و مقدار پایین وراثت‌پذیری را توجیه می‌کند. بنابراین در مورد این صفات انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل است. متوسط درجه غالبیت برای طول میانگره کمتر از یک بود و نشان دهنده غالبیت نسبی به طرف والد بزرگ‌تر است و اهمیت بیشتر واریانس افزایشی را نشان می‌دهد که با گزارش چلوبی و همکاران (۵). نکته قابل توجه در اجزای تنوع این بود که اجزاء H و D بسیار بزرگ‌تر از تنوع محیطی (E) بود و از آنجایی که واریانس محیطی منبع خطایی است که از دقت مطالعات ژنتیکی می‌کاهد می‌توان به صحت نتایج به دست آمده از نظر تأثیر کم محیط بر آن اطمینان بیشتری داشت. این مطالعات با بخشی از نتایج بدست آمده از میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که می‌تواند ناشی از خنثی شدن اثر ژنی مثبت و منفی مسئول غالبیت در بیشتر مکان‌های ژنی باشد که گل‌آبادی و همکاران (۱۳) و چلوبی و همکاران (۵) و زارع و همکاران (۲۸) در مطالعه خود به همین تناقض دست یافتند.

والد اول (روشن) بود نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها براساس آزمون مقیاس مشترک برای صفات در شرایط تنش خشکی در جدول (۲) ارائه شده است. علامت مثبت یا منفی در اثر افزایشی (d) بستگی به این دارد که کدام والد به عنوان P_1 و کدام والد به عنوان P_2 در نظر گرفته شود. به دلیل معنی‌دار شدن کای اسکوئر برای مدل سه پارامتری در اکثر صفات مشخص شد که مدل ساده افزایشی-غالبیت برای توجیه صفات مورد نظر مناسب نبوده و آثار متقابل غیر آلی وجود دارد. غیرمعنی دار شدن کای اسکوئر در جدول زیر دلیل بر مناسب بودن مدل ارائه شده است. برای صفات تعداد پنجه کل، عرض برگ پرچم، وزن خشک بوته و تعداد دانه در بوته مدل پنج پارامتری مشتمل بر $m-[d]-[h]-[i]-[I]$ بهترین برازش را نشان داد اپیستازی‌های نوع افزایشی×افزایشی و غالبیت×غالبیت مهم‌ترین آثار متقابل در کنترل این صفات می‌باشند. مونیر و همکاران (۱۹) نیز به وجود آثار اپیستازی برای صفت وزن بوته در مطالعات خود اشاره کردند. برای صفات طول میانگره، طول ریشک و طول سنبله اصلی مدل چهار پارامتری مشتمل بر $m-[d]-[h]-[i]$ بهترین برازش را نشان داد. در مطابقت با نتایج سایر پژوهشگران مدل ارائه شده برای صفت طول سنبله مؤید گزارش چلوبی و همکاران (۵) و برای صفت طول میانگره نیز مؤید گزارش فروزانفر و همکاران (۱۱) و دشتی و همکاران (۷) است. در مورد تمامی صفات پارامتر m معنی‌دار می‌باشد که وجود ژن‌های مشترک بین دو والد را نشان می‌دهد. مدل ساده افزایشی-غالبیت برای کنترل ژنتیکی صفات کافی نبوده و می‌بایست آثار اپیستازی ژن‌ها را در کنترل این صفات مدنظر قرار داد. در تمامی صفات در جای که هر دو جزء اثر غالبیت [h] و آثار متقابل غالبیت×غالبیت [I] معنی‌دار بودند دارای علامت مخالف بودند (جدول ۲)، که این موضوع احتمال وجود اپیستازی دوگانه را نمایان می‌سازد. این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد و انتخاب تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی باید به تأخیر انداخته شود که با نتایج احمدی و همکاران (۲) و مرادی‌عاشور و همکاران (۱۸) مطابقت داشت. علامت‌های مخالف [d] و [i] نشان می‌دهد که ماهیت متضاد اثر متقابل برای صفات وجود دارد و ژن‌های افزایشی در والدین در جهت مخالف هم عمل می‌کنند که این امر برای صفات تعداد پنجه کل، طول ریشک و وزن خشک بوته مشاهده شد که با نتایج ارکول و همکاران (۹) مطابقت داشت. معنی‌دار شدن اجزای افزایشی و غالبیت بیانگر اهمیت این اجزا در کنترل ژنتیکی صفات است لذا برای صفات طول ریشک، طول میانگره، طول سنبله و وزن خشک بوته اثر غالبیت و افزایشی نقش عمده را در کنترل این صفات بر عهده دارند. جدول (۲) نشان می‌دهد که برای همه صفات به جز طول میانگره و طول ریشک اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی نقش بارزتری در کنترل وراثت ایفا می‌کند. که برای صفت طول میانگره با گزارش فروزانفر و همکاران (۱۱) هماهنگی دارد. مثبت بودن درجه غالبیت به این مفهوم است که غالبیت برای صفت مورد بررسی به طرف والدی که دارای میانگین بالاتری است اتفاق افتاده است و

جدول ۱- میانگین و خطای معیار صفات اندازه‌گیری شده (کویر*روشن) در شرایط تنش خشکی

Table 1. Mean and standard error of measured treats (Roushan*Kavir) under stress conditions

F ₃	F ₂	F ₁	P ₂	P ₁	صفات
۹/۵۸±۴/۰۸	۶/۶۳±۲/۸۹	۶/۸۹±۱/۵۶	۸/۷۱±۲/۳۳	۱۲/۷۶±۱/۹۸	تعداد پنجه کل
۳۷/۷۵±۶/۰۹	۳۵/۹۶±۶/۳۳	۴۰/۹۴±۱/۲۴	۳۲/۲۱±۱/۶۶	۴۲/۳۲±۲/۲۶	طول میانگره (سانتی‌متر)
۳/۶۹±۱/۹۱	۳/۶۵±۱/۵۸	۴/۳±۰/۴۷	۶/۸۳±۰/۳۴	۲/۱۸±۰/۴۲	طول ریشک (سانتی‌متر)
۱/۵۷±۰/۴۱	۱/۳۵±۰/۳۷	۱/۸۱±۰/۱۴	۱/۵۶±۰/۲۴	۱/۳۴±۰/۲	عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)
۳۳/۱۴±۱۵/۳۶	۲۳/۶۸±۱۳/۷۸	۳۶/۴۱±۹/۳۸	۳۶/۸۱±۹/۸۸	۴۱/۰۹±۶/۴۰	وزن خشک بوته (گرم)
۳۶۶/۶±۲۱۲/۵۳	۲۸۱/۵۳±۱۶۹/۹۸	۳۸۲/۳±۱۱۶/۸۱	۴۶۰/۴۸/۴±۱۰۲/۴۵	۴۰۷/۵۴±۶۰/۴۸	تعداد دانه در بوته
۱۱±۱/۵۰	۱۰/۹۱±۱/۲۵	۱۲/۳۵±۰/۹۹	۱۲/۱۵±۰/۸۴	۱۰/۲۱±۰/۷۶	طول سنبله اصلی (سانتی‌متر)

وراثت‌پذیری تحت تأثیر نوع صفت، جمعیت مورد مطالعه، شرایط محیطی و نحوه اندازه‌گیری فنوتیپ مورد نظر بوده است و زمانی که در یک جمعیت مشخص و تحت شرایط مشخص محاسبه می‌شود قابل تعمیم به دیگر جمعیت‌ها نیست (۲۳). قابلیت توارث خصوصی برای صفات طول ریشک، طول میانگره و عرض برگ بیش‌ترین مقدار را نشان داد به طوری که در دامنه‌ی ۳۷٪ تا ۹۶٪ قرار گرفته است و کمترین مقدار وراثت‌پذیری خصوصی مربوط به صفات وزن خشک بوته و تعداد پنجه کل (به ترتیب ۳۷٪ و ۴۰٪) بود (جدول ۵). اطلاعات از نحوه توارث و عمل ژن‌ها استراتژی اصلاحی برای یک صفت را تأیین می‌کند. برآورد بالای اثر غالبیت و اپیستازی، توجه به تولید بذر هیبرید و برعکس برآورد زیاد آثار افزایشی کاربرد روش‌های مختلف عمل انتخاب را به عنوان استراتژی اصلی اصلاح یک صفت تداعی می‌کند. بنابراین در برنامه‌های به نژادی گندم نه تنها اثر افزایشی و غالبیت بلکه اثرات متقابل ژن‌ها را نیز باید در انتخاب والدین و گزینش در نسل‌های در حال تفرق در نظر گرفت. بنابراین از نتایج این مطالعه چنین برمی‌آید که می‌توان صفات طول میانگره و طول ریشک را به عنوان معیارهای انتخاب غیرمستقیم به منظور افزایش عملکرد دانه توصیه نمود. صفات نام برده در تحمل به تنش نیز دارای نقش مؤثری می‌باشند.

اصولا تخمین اثرهای مختلف ژنی با صادق بودن فرضیاتی از قبیل تفرق دیپلوئیدی، هموزیگوت بودن والدین، عدم وجود پیوستگی ژنی، عدم وجود آل‌های چند گانه و عدم وجود اثر متقابل محیط و ژنوتیپ قابل دسترسی است دو فرض اول در مورد جمعیت‌های گندم صادق است ولی در مورد سایر فرضیات هر گونه انحرافی از آنها منجر به برآوردهای ناصحیح از اثرهای ژنی می‌شود (۱۳). نتایج وراثت‌پذیری خصوصی و عمومی در جدول ۵ آورده شده است. قابلیت توارث عمومی برای صفات طول میانگره و طول ریشک (۰/۹۷ و ۰/۹۶) نسبت به سایر صفات بیش‌ترین مقدار را نشان داد به طوری که در دامنه‌ی ۶۷٪ تا ۹۷٪ قرار گرفته است، که معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی است. ایکرام و تاناچ (۱۴) در گندم دوروم قابلیت توارث عمومی را برای طول پدانکل (۰/۵۵) و طول سنبله (۰/۶۶) گزارش کردند. فروزانفر و همکاران (۱۱) متوسط وراثت‌پذیری عمومی را در صفات مرتبط با عملکرد گندم بین ۴۴٪ تا ۸۹٪ متغیر دانستند و تعداد ژن‌ها برای صفات مذکور را بین یک تا سه برآورد کردند. لازم به ذکر است که برآوردهای وراثت‌پذیری‌ها به علت عدم تکرار در چند مکان و سال اعتبار کافی ندارند و مقدار آنها بیش از حد واقعی برآورد شده است. همچنین

جدول ۲- برآورد میانگین و اجزاء ژنتیکی صفات اندازه‌گیری شده در شرایط تنش خشکی

Table 2. Estimation of mean and genetical components for the measured treats under stress conditions

صفات	M	[d]	[h]	[i]	[l]	h/d
تعداد پنجه کل	۱۴/۵۹±۰/۹۷ ^{ns}	۲/۰۲±۱/۰۹ ^{ns}	-۲۴/۱۷±۴/۷۶ ^{ns}	-۳/۸۶±۱/۴۶ ^{ns}	۱۶/۴۵±۴/۲۴ ^{ns}	-۱۱/۹۶
طول میانگره	۳۶/۷۶±۰/۳۳ ^{ns}	۵/۰۶±۰/۷۸ ^{ns}	۳/۷۱±۰/۹۳ ^{ns}	-۰/۵۱±۰/۸۵ ^{ns}	-	-۰/۷۳
طول ریشک	۲/۴۸±۰/۰۸ ^{ns}	-۲/۳۲±۰/۱۴ ^{ns}	-۰/۷۸±۰/۲۱ ^{ns}	۱/۰۱±۰/۰۲ ^{ns}	-	-۰/۳۳
عرض برگ پرچم	۲/۰۸±۰/۱۲ ^{ns}	-۰/۱۱±۰/۰۶ ^{ns}	-۲/۶۶±۰/۰۶ ^{ns}	-۰/۶۳±۰/۰۳ ^{ns}	۲/۳۹±۰/۵۲ ^{ns}	۲۶/۶
وزن خشک بوته	۵۳/۱۵±۴/۷۶ ^{ns}	۲/۱۴±۴/۲۸ ^{ns}	-۱۰/۱۱±۲۳/۱۳ ^{ns}	-۱۴/۲±۶/۴۱ ^{ns}	۸۴/۴±۲۲/۳۵ ^{ns}	-۴۷/۲۴
تعداد دانه در بوته	۴۵۱/۹±۵۶/۸۲ ^{ns}	-۲۶/۴±۴۷/۴۹ ^{ns}	-۸۸۱/۹±۲۸۳/۹ ^{ns}	-۱۰/۷/۹±۷۴ ^{ns}	۷۲۲/۳±۲۵۶/۹ ^{ns}	۳۳/۳۱
طول سنبله اصلی	۱۰/۷۳±۰/۱۴ ^{ns}	-۰/۹±۰/۳۳ ^{ns}	۱/۰۷±۰/۴۹ ^{ns}	-۰/۴۶±۰/۳۶ ^{ns}	-	-۱/۱۰

*، **، ns به ترتیب معنی‌دار در سطح ۱٪ و ۵٪ و غیرمعنی‌دار

جدول ۳- برآورد آثار خویش آمیزی و میزان هتروزیس در صفات مورد بررسی

Table 3. Estimation of inbreedin and heterosis in understudied treats

صفات	تعداد دانه در بوته	وزن خشک بوته	عرض برگ پرچم	طول ریشک	طول میانگره	تعداد پنجه کل
آثار خویش آمیزی (%)	-۲۶/۳۶	-۳۴/۹۷	-۲۵/۴۸	-۱۵/۰۲	-۱۲/۱۶	-۳/۷۵
هتروزیس نسبت به والد برتر (%)	-۱۶/۹۸	-۱/۰۸	۱۶/۰۲	۳/۰۴	-۳/۲۶	-۴۶/۰۳
هتروزیس نسبت به میانگین والدین (%)	-۱۱/۹۲	-۶/۵۳	۲۴/۸۸	-۴/۵۶	۹/۸۷	-۳۵/۸۵

جدول ۴- برآورد اجزاء تنوع ومتوسط درجه غالبیت برای صفات مورد بررسی

Table 4. Estimation of variance components and degree of dominance for understudied traits

H/D	E ₂	E ₁	H	D	صفات
۱/۱۵	-۴	۴/۸۴	۱۶	۱۲	تعداد پنجه کل
۰/۸۲	۴	۲/۰۲	۶۴	۹۶	طول میانگره
.	.	۰/۰۸	.	۴	طول ریشک
.	-۰/۰۳	۰/۰۴	.	-۰/۲۲	عرض برگ
۱/۵۰	-۱۶	۷۵/۶۱	۵۷۶	۲۵۶	وزن خشک بوته
۱/۱۰	-۸۱۹۲	۱۱۲۴/۷۳	۴۹۱۵۲	۴۰۹۶۰	تعداد دانه در بوته
۱	۰/۷۵	۰/۷۴	۲	۲	طول سنبله

جدول ۵- برآورد واریانس اجزاء ژنتیکی، وراثت پذیری عمومی وخصوصی، تعداد ژن

Table 5. Estimation of genetical variance components, broad sense and narrow sense heritability and number of gene

h ₁ ²	h ₂ ²	h _{bs} ²	h _{ns} ²	² E	² D	² A	صفات
-۰/۳۴	-۰/۳۴	-۰/۴۰	-۰/۶۷	۴/۸۴	۴	۶	تعداد پنجه کل
-۰/۲۳	-۰/۲۶	-۰/۷۳	-۰/۹۷	۲/۰۲	۱۶	۴۸	طول میانگره
-۰/۸۴	۱/۳۵	-۰/۹۶	-۰/۹۶	۰/۰۸	.	۲	ریشک
-۰/۰۴	-۰/۰۵	-۰/۷۲	-۰/۷۲	۰/۰۴	.	۰/۱۱	عرض برگ
-۰/۰۲	-۰/۰۱	-۰/۳۷	-۰/۷۸	۷۵/۶۱	۱۴۴	۱۲۸	وزن خشک بوته
-۰/۰۲	-۰/۰۱	-۰/۴۷	-۰/۷۴	۱۱۲۴۵/۷۳	۱۲۲۸۸	۲۰۴۸۰	تعداد دانه در بوته
-۰/۴۷	-۰/۴۷	-۰/۴۵	-۰/۶۷	۰/۷۴	۰/۵	۱	طول سنبله

منابع

1. Aghaee-Sarbarzeh, M., M. Rostae, R. Mohammadi, R. Haghparast and R. Rajabi. 2009. Determination of drought tolerant genotypes in bread wheat. Electronic Journal of Crop Production, 2: 1-23 (In Persian).
2. Ahmadi, J.S., F.A. Orang, 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 Science and Technology of Agriculture and Natural Resources, 11: 201-214 (In Persian).
3. Anderson, V.L. and D. Kempthorns. 1971. A model for the study of quantitative inheritance. Genetics, 39: 883-898.
4. Asseng, S., I. Foster and N. Turner. 2011. The impact of temperature variability on wheat yields. Global Change Biology, 17: 997-1012.
5. Cheloei, G.R., A. Mohammadi, M.R. Bihamta, H.A. Ramshini and G. Najafiyahn. 2012. Inheritance of drought tolerance in bread wheat using generation means analysis. Journal of Plant Production, 19: 43-66 (In Persian).
6. Condon, A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke and G.D. Farquhar. 2004. Breeding for high water use efficiency. Journal of Experimental Botany, 55: 2447-2460.
7. Dashti, H., M.R. Naghavi and A. Tajabadipour. 2010. Genetic analysis of salinity tolerance in bread wheat crosses. Journal of Agricultural Science and Technology, 12: 347-356.
8. Ehdaei, B. and A. Ghadri. 1973. Diallel Method and using in Plant Breeding. Shahid Chamran University of Ahvaz Press, 52 pp.
9. Erkul, A., A. Unay and C. Konak. 2010. Inheritance of yield and yield components in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. Turkish Journal of Field Crops, 15: 137-140.
10. Farag, H.I.A. 2009. Inheritance of yield and its components in bread wheat (*triticum aestivum* L.) using six parameter model under Ras suder conditions. 6th International Plant Breeding Conference, Ismailia, Egypt, 90-112.
11. Frouzafar, M., M.R. Bihamta, S.A. Peyghambari and H. Zeinali. 2010. Inheritance of some traits associated with yield in bread wheat using genetic mean analysis. Seed and Plant Breeding Journal, 25: 419-431 (In Persian).
12. Ghannadha, M. R. 1998. Gene action for latent period of stripe rust in five cultivars of wheat. Iranian Journal of Crop Science, 1: 53-71 (In Persian).
13. Gol-Abadi, M., A. Arzani and S.A.M. Mirmohammady Maibody. 2008. Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress. Seed and Plant Improvement Journal, 24: 99-116 (In Persian).
14. Ikram, U.H. and L. Tanach. 1991. Diallel analysis of grain yield and other agronomic traits in durum wheat. Rachis, 10: 8-13.
15. Kearsey, M.J. and H.S. Pooni. 1998. Genetic analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall, UK., 277 pp.
16. Khaled, M.A.I. 2007. Estimation of genetic variance for yield and yield components in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses. Journal of Agriculture Science Mansiura University, 32: 8043-8053.
17. Mather, K. and J. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. The Study of Continuous variation. Chapman and Hall, USA, 279 pp.

18. 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 Science and Technology and Agriculture and Natural Resources, 9: 123-136 (In Persian).
19. Munir, M., M.A. Chpwdhry and M. Ahsan. 2002. Generation Means Studies in Bread Wheat under Drought Condition. International Journal of Agriculture and Biology, 9: 282-286.
20. Ojaghi, J., S. Salayeva and R. Eshghi. 2010. Inheritance pattern of important quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum*). World Applied Science Journal, 11: 711-717.
21. Panhank, K.V. and G.S. Sharma. 1983. Combining ability for physiological traits in spring wheat. Indian Journal of Genetics, 44: 34-41.
22. Prakash, V., D.D. Saini and S.R. Pancholi. 2006. Genetic basis of heterosis for grain yield and its traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and sown conditions. Crop Research, 31: 245-249.
23. Sadrabady, R., H. Marashi and M. Nasser. 1996. Principles of Cultivar Development, Theory and Technique. Ferdowsi University of Mashhad Publications, 538 pp (In Persian).
24. Sharma, S.N. and R.S. Sain. 2002. Genetics of peduncle area in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Indian Journal of Genetics, 62: 97-100
25. Sultan, M.S., A.H. Abd EI-Latif, M.A. Abd EI-Moneam and M.N.A. EI-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.
26. Tardieu, F. 2012. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. Journal of Experimental Botany, 63: 25-31.
27. Toklu, F., and T. Yagbasanlar. 2007. Genetic analysis of kernel size and kernel weight in bread wheat (*T. aestivum* L.). Asian Journal of Plant Science, 6: 844-848.
28. Zare, M., R. Chogan, E. Majidi-Heravan and M.R. Behamta. 2008. Generation mean analysis for grain yield and its associated traits in maize. Seed. Plant, 24: 63-81 (In Persian).

Study of Genetic Control of Some Yield Related Traits of Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under Drought Stress Condition using Generation Mean Analysis

Somayeh Aminizadeh Bezenjani¹, Roohollah Abdolshahi² and Ghasem Mohammadi-Nejad²

1- M.Sc. Student, Shahid Bahonar University of Kerman
(Corresponding author: S.aminizadeh2008@gmail.com)
2- Assistant Professor, Shahid Bahonar University of Kerman
Received: November 27, 2014 Accepted: January 31, 2015

Abstract

Breeding programs strategies depends on genetical mechanism of selection traits. In the present research, generation mean analysis with joint scaling test was performed to determine the gene action. F₁, F₂ and F₃ generations, derived from Roushan and Kavir cross along with their parents were sown in a partial Lattice design with two replications under stress condition at the research field of Shahid Bahonar University of Kerman in 2012-2013. The traits including number of tillers, awn length, single plant weight, grain number per plant, flag leaf width, spike length and peduncle length were measured. Genetic parameters including additive effect (d), dominance effect (h), additive×additive [i] and dominance×dominance effect [I] were evaluated for different traits. All traits were controlled by additive, dominance and epistatic gene effects. Additive effect was more valuable than dominance for peduncle length. The degree of dominance for most of the traits was higher than one, which indicated the importance of dominance effect in genetic control of evaluated traits. In addition, the dominant×dominant [I] epistasis was more important than additive×additive [i] epistatic effect. The broad and narrow sense heritability of evaluated traits were 0.67 to 0.97 and 0.37 to 0.96, respectively. Positive heterosis was observed for spike length, peduncle length and flag leaf width. The dominant gene effect was detected as the most important genetic effect in controlling several traits. Therefore, selection should be made in later generations till desirable genes are fixed.

Keywords: Broad and narrow sense heritability, Dominance effect, Gene action, Joint scaling test, Wheat (*Triticum aestivum* L.)