



بررسی تنوع درون ژنومی عملکرد دانه و اجزای آن در شرایط تنش خشکی و نرمال با استفاده از لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم

مسعود گلستانی^۱، شهرام محمدی^۲، سعدالله هوشمند^۲ و محمد ربیعی^۳

۱- دانش‌آموخته دکتری اصلاح نباتات دانشگاه شهرکرد و استادیار گروه کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران (نویسنده مسؤول: ma_golestani@yahoo.com)

۲- استاد و استادیار، دانشگاه شهرکرد

تاریخ پذیرش: ۹۵/۳/۱۶

تاریخ دریافت: ۹۵/۱/۲۴

چکیده

در بررسی تنوع درون ژنومی و روابط رگرسیونی صفات عملکرد دانه و اجزای آن با استفاده از دو سری لاین جایگزین کروموزومی گندم شامل سری لاین‌های جایگزین رقم تایمستین و رقم رد اجیشین در زمینه ژنتیکی رقم چاینزاسپرینگ به همراه والدینشان در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۴ تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی به صورت گلدانی در سال ۱۳۹۳ انجام شد. همچنین از یک جامعه F_2 حاصل از تلاقی تایمستین و چاینزاسپرینگ استفاده شد. تفاوت‌های معنی‌دار بین لاین‌های جایگزین برای تمامی صفات، در هر دو شرایط و هر دو سری مشاهده شد. ژنوم B نقش مهم‌تری در کنترل واریانس عملکرد بیولوژیک داشت. این مقایسات در سری رد اجیشین نشان داد که در شرایط بدون تنش ژنوم D و در شرایط تنش ژنوم B نقش بیشتری در کنترل واریانس عملکرد دانه و شاخص برداشت داشتند. با مقایسه ژنوم‌ها بین دو سری مشخص شد که ژنوم‌های دو سری روندی مشابه در ایجاد تنوع صفات ندارند. آنالیزهای رگرسیونی نشان دادند که مشارکت اجزاء عملکرد در ایجاد واریانس عملکرد دانه در دو شرایط یکسان نیست. به‌طوری‌که در شرایط بدون تنش عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت و در شرایط تنش تعداد دانه و تعداد سنبله واریانس بیشتری از عملکرد دانه را توجیه نمودند. شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک در سه حالت از چهار حالت وارد مدل رگرسیون شدند و این دو از پایدارترین صفات در توجیه واریانس عملکرد دانه بودند.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، تنوع درون ژنومی، رگرسیون گام به گام، گندم، لاین‌های جایگزین کروموزومی

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) یک گیاه هگزاپلوئید است ($2n=6x=42$) که از سه ژنوم متفاوت (A, B, D) تشکیل شده است و هر ژنوم از یکی از گونه‌های وحشی خویشاوند گندم نان منشأ گرفته است (۲۸). تقریباً اغلب محققین منشأ ژنوم‌های A و D گندم را به ترتیب گونه‌های *T. urartu* و *T. tauschii* می‌دانند (۲۲، ۱۱). در مورد ژنوم B گندم شواهد محکمی وجود ندارد. ولی بیشتر مطالعات نشان داده‌اند که منشأ این ژنوم گونه‌ای به نام *Aegilops speltoides* می‌باشد (۹، ۲۱). خشکی از جمله تنش‌های غیرزیستی مهمی است که رشد و نمو گیاه را از طریق تغییر در متابولیسم گیاهی و نحوه بروز ژن‌ها تحت تأثیر قرار می‌دهد (۱۹). این تنش هنگامی افزایش می‌یابد که تقاضای تبخیری اتمسفر بالای برگ‌ها (تبخیر و تعرق پتانسیل) از ظرفیت و توانایی ریشه‌ها برای استخراج آب از خاک (تبخیر و تعرق حقیقی) تجاوز نموده و فراتر رود (۲۹، ۴). لاین‌های جایگزین شده کروموزومی منابع ژنتیکی مؤثری برای مطالعه نقش کروموزوم‌ها در کنترل صفات کمی مثل عملکرد و صفات مرتبط با تحمل تنش کمبود آب هستند. از لاین‌های جایگزین شده کروموزومی برای مطالعه اثرات انفرادی کروموزوم‌ها یا ژن‌ها در ژنوتیپ‌های دارای زمینه ژنتیکی متفاوت استفاده شده است (۱۲). در طول دو دهه گذشته مطالعات زیادی در گندم با استفاده از لاین‌های جایگزین صورت گرفته است که در نهایت منجر به شناسایی

کروموزوم‌هایی شده که در پاسخ به خشکی و دیگر تنش‌های غیرزنده نقش داشته‌اند (۶، ۱۸، ۲۷، ۳). علاوه بر استفاده از لاین‌های جایگزین برای بررسی نقش کروموزوم‌ها در کنترل صفات، از آنها برای حصول نتایج مهم دیگری مانند بررسی تنوع بین ژنوم‌ها نیز می‌توان استفاده نمود. اطلاع از ماهیت و میزان تنوع ژنتیکی در هر گونه گیاهی نقش مهمی در طراحی یک برنامه اصلاحی موفق دارد (۳۲) و اطلاع از تنوع در ژنوتیپ‌های مورد بررسی در هر تحقیقی ضروری به نظر می‌رسد. یکی از راه‌های پی بردن به تنوع در گندم استفاده از تنوع بین ژنوم‌های گندم برای صفات مختلف می‌باشد. بر اساس نتایج حاصل از بررسی منابع مختلف تا به حال مؤثرترین ژنوم گندم در ایجاد تنوع در صفات یادشده مشخص نشده است. گرچه از لاین‌های جایگزین برای مقایسه نقش کروموزوم‌ها در افزایش یا کاهش عملکرد و صفات مرتبط استفاده شده است، اما تاکنون در منابع علمی گزارشی برای استفاده از لاین‌های جایگزین برای مقایسه سه ژنوم گندم برای تنوع درون ژنومی صفات منتشر نشده است. در واقع تنوع مشاهده شده برای هر خصوصیت در لاین‌های جایگزین نسبت به تنوعی که در بین ژنوتیپ‌ها و گونه‌های گندم وجود دارد بسیار دقیق‌تر می‌باشد. به احتمال زیاد این تنوع در نتیجه وجود ژن‌هایی است که آن را کنترل می‌کنند. از طرفی، با توجه به ماهیت آللوپلوئیدی گندم و مشخص بودن مسیر تکاملی آن و در اختیار بودن اجداد وحشی گندم، بررسی تنوع درون ژنومی اطلاعات مفیدی در خصوص راه‌کارهای

برگشتی مکرر با پایه مونوزومیک واریته چاینیزاسپرینگ تولید و تا نسل BC₁₀ خالص گردیده‌اند (۲۸،۲۷). این لاین‌ها به این دلیل انتخاب شدند که دارای زمینه ژنتیکی یکسانی هستند و امکان استفاده از این لاین‌ها برای بررسی تنوع درون ژنوم‌ها و کروموزوم‌ها وجود داشت. در این تحقیق تمامی مواد ژنتیکی فوق (دو سری لاین جایگزین و یک جامعه F₂ حاصل از تلاقی والدین آنها) مورد ارزیابی قرار گرفتند. این آزمایش در دو قسمت جداگانه و تحت شرایط تنش خشکی و نرمال صورت گرفت. این آزمایش به‌صورت گلخانه‌ای در گلخانه اجرا گردید. هر واحد آزمایشی شامل یک گلخانه بود. گلخانه‌ها با ترکیب مساوی از خاک مزرعه، ماسه و خاک برگ پر شدند. از هر ژنوتیپ سه عدد بذر در گلخانه‌هایی به قطر ۲۰ سانتی‌متر و عمق ۲۵ سانتی‌متر به‌عنوان یک واحد آزمایشی کشت گردید. در هر یک از شرایط تنش و نرمال، ۳۰۰ ژنوتیپ از جامعه F₂ در ۱۰۰ گلخانه (در هر گلخانه ۳ بذر) کاشته شد. برای بررسی تنوع درون ژنومی در هر یک از شرایط تنش و بدون تنش خشکی، ۲۱ لاین جایگزین از سری تایمستین، ۲۱ لاین جایگزین از سری رد اچیشن به همراه دو والد تایمستین و CS (۱۷۶ واحد آزمایشی) در یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۴ تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. بنابراین در کل آزمایش و در دو شرایط تنش و بدون تنش ۵۵۲ واحد آزمایشی وجود داشت. در هر دو شرایط آزمایش، گلخانه‌ها تا زمانی که گیاهان داخل آن به طور کامل استقرار یابند (مرحله سه برگی)، به‌صورت یکسان تا رسیدن به ظرفیت زراعی آبیاری شدند. در مرحله سه برگی تنش آبی اعمال شد. دوره اول تنش با پرهیز از آبیاری گلخانه‌ها تا ظهور علائم تنش مثل پژمردگی، لوله شدن برگ‌ها و بی‌رنگ شدن برگ اول در لاین‌های حساس اعمال شد. این دوره در حدود هشت روز طول کشید. میزان درجه روز رشد دریافتی گیاهان در این مدت از روش گیونتا و همکاران (۱۳) محاسبه و دور بعدی آبیاری در تیمار تنش با استفاده از این درجه روز رشد محاسباتی انجام پذیرفت. به این صورت که در پایان دوره اول تنش، گلخانه‌ها تا رسیدن به ظرفیت زراعی آبیاری شدند. در دوره دوم تنش، آبیاری گلخانه‌ها تا دریافت درجه روز رشد محاسبه شده به تأخیر افتاد. دوره‌های بعدی تنش نیز به همین صورت اعمال گردید. استفاده از درجه روز رشد سبب یکسان‌سازی شرایط تنش برای همه لاین‌های جایگزین و مستقل شدن تنش از نوسانات دمایی در طی روزهای مختلف در مراحل رشد گیاه می‌شود.

صفات اندازه‌گیری شده

صفات مورد بررسی شامل عملکرد دانه در بوته (بر اساس میانگین وزن دانه‌های هر بوته)، صفات تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت (تقسیم عملکرد دانه بر عملکرد بیولوژیک در هر بوته) و عملکرد بیولوژیک (مجموع وزن دانه، گاه و کله در بوته) اندازه‌گیری شد. میانگین این صفات بر روی سه بوته در هر گلخانه بدست آمد.

آنالیزهای آماری

برای بررسی تنوع درون ژنومی از شاخص پراکندگی واریانس استفاده گردید (۳۵). پس از محاسبه واریانس هر

اصلاح گندم ایجاد خواهد کرد. مشخص شدن مهم‌ترین ژنوم در ایجاد تنوع برای صفات زراعی گندم این امکان را به محققین می‌دهد که در صورت لزوم اجداد وحشی مرتبط با ژنوم مورد نظر را واکاوی کرده و به صورت هدفمند صفات مورد نظر را در اجداد وحشی مرتبط ارزیابی و انتخاب نمایند. عملکرد دانه صفتی پیچیده است که تحت تأثیر عوامل ژنتیکی و محیطی می‌باشد (۱۵). لذا دستیابی به عملکرد بالا زمانی حاصل خواهد شد که هنگام انتخاب طی برنامه‌های اصلاحی، ترکیب مناسبی از اجزای عملکرد و صفات مرتبط مد نظر قرار گیرند (۷). عملکرد دانه، برآیندهای تأثیر اجزای عملکرد یعنی تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه، شرایط محیطی رشد گیاه، چگونگی سازگاری گیاه با محیط و کارایی استفاده از عوامل محیطی مؤثر بر تولید و رقابت درون و بین گیاهی است (۱۷). بنابراین بررسی هم‌زمان تنوع درون ژنومی، مقایسه این تنوع بین سه ژنوم متفاوت گندم و ارتباطات رگرسیونی بین آنها اطلاعات مناسبی را در خصوص تنوع صفات در اجداد وحشی آنها و صفات مؤثر بر عملکرد دانه در اختیار محققین قرار می‌دهد. از آنجایی که بین صفات مرتبط با عملکرد همبستگی‌های منفی وجود دارد و با توجه به ارتباطات پیچیده صفات با همدیگر قضاوت نهایی نمی‌تواند فقط بر مبنای ضرایب همبستگی ساده انجام گیرد، بنابراین لازم است از روش‌های آماری چند متغیره، جهت درک عمیق‌تر روابط بین صفات، بهره برد (۸). یکی از روش‌های آماری چند متغیره، تجزیه رگرسیون چند متغیره می‌باشد که روابط بین متغیرها را به سادگی و به صورتی با مفهوم بیان می‌کند و برای درک رابطه بین گروهی از متغیرها مورد استفاده قرار می‌گیرد (۳۳). رگرسیون گام‌به‌گام برای تعیین مهم‌ترین صفات مؤثر بر عملکرد به‌طور گسترده‌ای به منظور تعیین ماهیت روابط بین عملکرد دانه و اجزای مرتبط با آن، در اصلاح گیاهان و شناسایی آن دسته از اجزا با اثر معنی‌دار بر عملکرد، برای استفاده بالقوه به عنوان شاخص انتخاب استفاده می‌شود (۳۱). با وجود استفاده از این روش‌های آماری چند متغیره در گندم توسط بسیاری از محققین، تاکنون تحقیقی در مورد استفاده از روش رگرسیون گام‌به‌گام با لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم انجام نشده است. تحقیق حاضر یکی از اولین گزارشات در این زمینه می‌باشد. این تحقیق با هدف بررسی تنوع درون ژنوم‌های مختلف گندم، مقایسه ژنوم‌های سه گانه گندم با همدیگر و با یک جامعه F₂ معیار برای این تنوع و همچنین به منظور تعیین همبستگی بین اجزای عملکرد با عملکرد دانه و مشخص نمودن صفات مؤثر بر عملکرد دانه انجام شد.

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی

مواد ژنتیکی این مطالعه شامل سری کامل لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم تایمستین^۱ در زمینه ژنتیکی رقم چاینیزاسپرینگ^۲ (سری کروموزومی Tim/CS) و سری کامل لاین‌های جایگزین کروموزومی گندم رد اچیشن^۳ در زمینه ژنتیکی رقم چاینیزاسپرینگ (سری کروموزومی Red/CS) بودند. این لاین‌های جایگزین با استفاده از تلاقی‌های

1- Stepwise regression
3- Chinese Spring

2- Timstein
4- Red Egyptian

مواد ژنتیکی مورد مطالعه قابل انتظار بود. والدین سری Tim/CS، ارقام مشهور چاینیزاسپرینگ و تایمستین و والدین سری Red/CS ارقام چاینیزاسپرینگ و رد اجپیشن هستند که مطالعات گذشته نشان داده است که بین این دو والد از لحاظ بسیاری از صفات تفاوت معنی‌داری وجود دارد (۲۸،۲۷). والد چاینیزاسپرینگ یک واریته بهاره، پابلند، مقاوم به خشکی و بدون ریشک است. برعکس این واریته، واریته‌های رد اجپیشن و تایمستین نیمه بهاره، پاکوتاه، بالنسبه حساس به خشکی و دارای ریشک هستند. بنابراین با توجه به تفاوت‌های ماهوی والدین لاین‌های جایگزین مورد مطالعه، انتظار می‌رفت که این تفاوت‌ها در لاین‌های جایگزین حاصل نیز مشاهده شود. همان‌گونه که از جدول‌های تجزیه واریانس ۱ و ۲ پیداست، اعمال تنش خشکی تفاوتی در بروز تنوعات ژنتیکی بین لاین‌ها نداشته است. هم در شرایط تنش و هم در شرایط نرمال، هر دو سری لاین‌های جایگزین برای تمامی صفات مورد مطالعه تنوع معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد نشان دادند. این نتایج ظرفیت این لاین‌ها برای بررسی جزئی تر واریانس درون ژنوم‌ها را نشان می‌دهد. واریانس کلی مشاهده شده در تجزیه واریانس (جداول ۱ و ۲) می‌تواند ناشی از برخی ژنوم‌های گندم یا ناشی از همه آنها باشد. بنابراین واریانس کلی مشاهده شده به تنهایی نمی‌تواند نقش ژنوم‌های گندم در ایجاد تنوع برای صفات مورد مطالعه را نشان دهد (۲۵). برای درک نقش ژنوم‌های سه‌گانه گندم در ایجاد تنوع ضروری بود که تنوع درون ژنومی برای هر سه ژنوم گندم برای تمامی صفات مورد مطالعه محاسبه و با همدیگر مقایسه شوند که نتایج این بررسی‌ها در قسمت بعد آمده است.

ژنوم با استفاده از آزمون‌های بارتلت (۵) و لون (۲۰) یکنواختی واریانس در بین ژنوم‌ها و جامعه F_2 معیار بررسی شد. سرانجام صفتی که غیر یکنواختی ژنتیکی نشان دادند مشخص و مقایسه دو به دو ژنوم‌ها و F_2 معیار برای آن صفات با آزمون F انجام گردید. تجزیه واریانس برای دو سری لاین جایگزین مورد مطالعه، شرایط تنش و نرمال نیز بصورت جداگانه انجام شد. برای بررسی ارتباط صفات با عملکرد دانه از آنالیز رگرسیونی گام‌به‌گام استفاده شد. برای انجام تجزیه‌های آماری از نرم‌افزارهای SPSS و Minitab استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس

نتایج تجزیه واریانس (جداول ۱ و ۲) نشان داد که بین لاین‌های جایگزین و والدین آن‌ها تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد برای تمام صفات مورد مطالعه در هر دو شرایط آزمایش و هر دو سری لاین جایگزین کروموزومی وجود داشته که دلالت بر وجود تنوع کافی در بین لاین‌های مورد ارزیابی دارد. این تنوع همچنین نشان دهنده پتانسیل این مواد ژنتیکی برای ارزیابی تنوع درون ژنوم‌ها در مورد این صفات می‌باشد (به قسمت آینده مراجعه شود). معنی‌دار نشدن اثر بلوک نیز بیانگر یکنواختی مناسب عواملی همچون نور، کود و ... در محل اجرای این تحقیق می‌باشد. از آنجایی که لاین‌های جایگزین مورد مطالعه دارای زمینه سیتوپلاسم یکنواختی هستند، می‌توان نتیجه گرفت که تنوع مشاهده شده برای صفات مورد مطالعه منشأ سیتوپلاسمی نداشته و بخاطر تأثیر ژن‌های هسته است (۲۸). این نتایج با توجه به ماهیت

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات لاین‌های جایگزین و والدین آنها در شرایط بدون تنش
 Table 1. ANOVA for traits in wheat chromosomal substitution lines and their parents under non-stress condition

منابع تغییرات	درجه آزادی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بلوک	۳	۲/۹۵	۳۸/۹۸	۶/۸۵*	۱/۰۵	۱۷/۵۱	۰/۰۳
سری کروموزومی Tim/CS	۲۲	۵/۴۴**	۱۲۵/۵۲**	۲۴/۳۲**	۶/۵۸**	۲۵۸/۰۱**	۰/۷۶**
خطا	۶۶	۱/۰۵	۱۷/۶۹	۲/۳۵	۱/۰۵	۳۱/۷۶	۰/۰۸
بلوک	۳	۱/۶۳	۱۹/۵۹	۲	۲/۰۵	۳۷/۷۸	۰/۲۱
سری کروموزومی Red/CS	۲۱	۳/۸**	۱۵۰/۲۸**	۲۳/۳۸**	۵/۸۱**	۲۶۱/۲۹**	۱/۷۴**
خطا	۶۳	۱/۰۱	۲۳/۳۵	۲/۰۷	۱/۵۱	۴۳/۵۱	۰/۲۵

* و **: به ترتیب نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد و یک درصد می‌باشد.

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات لاین‌های جایگزین و والدین آنها در شرایط تنش خشکی
 Table 2. ANOVA for traits in wheat chromosomal substitution lines and their parents under stress condition

منابع تغییرات	درجه آزادی	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بلوک	۳	۰/۸۵	۲۵/۸۴	۶/۰۷*	۲/۹۴	۲۲/۲۶	۰/۰۳
سری کروموزومی Tim/CS	۲۲	۲/۵۵**	۹۶/۰۳**	۲۳/۸۹**	۴/۹۲**	۲۲۱/۰۵**	۰/۴۳**
خطا	۶۶	۰/۷۹	۱۵/۹۷	۱/۹۴	۰/۸۹	۲۰/۲۵	۰/۰۴
بلوک	۳	۰/۳۷	۲۴/۹۱	۰/۷۴	۰/۴	۰/۳۸	۰/۰۲
سری کروموزومی Red/CS	۲۱	۳/۹۶**	۹۸/۰۴**	۲۲/۹۴**	۵/۵۳**	۳۹۱/۷۴**	۰/۹۸**
خطا	۶۳	۰/۷۲	۲۱/۳۸	۲/۰۴	۱/۴۴	۲۱/۸	۰/۰۷

* و **: به ترتیب نشان‌دهنده اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد و یک درصد می‌باشد.

مقایسه تنوع درون ژنومی در سری Tim/CS

در این تحقیق، در هر دو شرایط آزمایشی هفت جامعه مورد بررسی قرار گرفت که شامل سه ژنوم گندم در سری کروموزومی Tim/CS، سه ژنوم گندم در سری کروموزومی Red/CS و یک جامعه F_2 معیار بودند. در ابتدا با استفاده از آزمون‌های بارتلت و لون همگن بودن کلی واریانس‌های این هفت جامعه از نظر آماری بررسی شد. نتایج این آزمون‌ها نشان داد (جدول ۳) که در شرایط بدون تنش، واریانس‌های بین جوامع مورد بررسی برای صفات عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه در بوته و شاخص برداشت در سطح یک درصد با استفاده از هر دو آزمون بارتلت و لون ناهمگن و نامساوی بودند. در حالی که برای بقیه صفات واریانس بین جوامع از نظر آماری همگن بودند. در شرایط تنش نیز روند کاملاً مشابهی مشاهده گردید (جدول ۳). ناهمگنی واریانس برای صفات وزن هزار دانه، تعداد سنبله و تعداد دانه در سنبله هم در شرایط تنش و هم در شرایط نرمال غیر معنی‌دار گردید. این موضوع نشان‌دهنده تأثیر مساوی ژنوم‌های گندم در ایجاد تنوع در این صفات است. با توجه به جدول (۳) و در مقایسه شرایط بدون تنش و تنش مشخص شد که در صفات غیرمعنی‌دار آماره هر دو آزمون در شرایط تنش کاهش یافت. یا به عبارت دیگر تفاوت واریانس جوامع در شرایط تنش کاهش پیدا کرد و می‌توان نتیجه گرفت که شرایط تنش تنوع بین جوامع را کاهش داد. در ارزیابی تحمل به خشکی در گندم توسط آدین و همکاران (۳۶) و آلاه و همکاران (۱) مشخص شد که تنش خشکی باعث کاهش ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی و وراثت‌پذیری عمومی برای اکثر صفات می‌شود. با توجه به معنی‌دار شدن واریانس بین جوامع در صفات عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت در هر دو شرایط آزمایشی می‌توان این صفات را به عنوان شاخص‌های انتخاب در گندم پیشنهاد نمود. از آنجایی که هم در شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش ناهمگنی واریانس برای صفات عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه در بوته و شاخص برداشت معنی‌دار گردید (جدول ۳)، آزمون F برای مقایسه دو بدوی ژنوم‌های گندم و جامعه F_2 برای صفات فوق انجام شد. نتایج این آزمون برای مقایسه بین جامعه F_2 معیار و ژنوم‌های سه‌گانه گندم از سری Tim/CS در شرایط بدون تنش نشان داد که واریانس تولید شده در صفات فوق توسط سه ژنوم گندم از این سری لاین‌های جایگزین تفاوت معنی‌داری با واریانس درون جامعه F_2 داشتند (جدول ۴). در شرایط تنش نیز نتایج تقریباً مشابهی بدست آمد (جدول ۴). چون ملاک محاسبه F از تقسیم واریانس بزرگتر به واریانس کوچکتر می‌باشد (۳۵)، می‌توان نتیجه گرفت که واریانس درون ژنوم‌های فوق نسبت به واریانس درون جامعه F_2 کوچکتر بوده است. همچنین این نتایج نشان می‌دهد که نقش این ژنوم‌ها در ایجاد تنوع حداکثری مشاهده شده در F_2 کامل نبوده و هر ژنوم تنها بخشی از این تنوع را توجیه کرده است. مقایسه دو بدوی ژنوم‌ها در سری Tim/CS نشان داد که در شرایط نرمال، تنها واریانس ژنوم B با ژنوم D برای صفت عملکرد بیولوژیک بصورت معنی‌داری متفاوت بوده است. در حالیکه چنین تفاوت

معنی‌داری در شرایط تنش مشاهده نگردید (جدول ۴). این نتایج در مجموع نشان داد که از بین ژنوم‌های سه‌گانه سری Tim/CS، ژنوم B نقش بزرگ‌تری در کنترل واریانس صفت عملکرد بیولوژیک داشته و بین این ژنوم‌های سه‌گانه برای سایر صفات مورد مطالعه تفاوتی وجود ندارد. این موضوع می‌تواند متخصصین اصلاح نباتات را به این نکته متوجه سازد که گونه *Aegilopes* که از اجداد گندم نان به حساب می‌آید (۱۹) به احتمال زیاد دارای ژن‌هایی است که تنوع برای عملکرد کلی و بیولوژیکی گیاه را در شرایط نرمال کنترل می‌کند.

مقایسه تنوع درون ژنومی در سری Red/CS

ژنوم‌های سری Red/CS با جامعه F_2 مورد مقایسه قرار نگرفتند چون والدین این سری لاین‌های جایگزین با والدین جامعه F_2 مشابه نبود. لذا جامعه F_2 فوق نمی‌توانست معیاری برای مقایسه واریانس درون ژنوم‌های سری Red/CS باشد. با این وجود، مقایسات دو بدوی ژنوم‌های این سری صورت پذیرفت. مقایسه دو بدوی ژنوم‌ها در سری Red/CS نشان داد که در شرایط نرمال و تنش برای صفت عملکرد بیولوژیک تفاوت معنی‌داری بین واریانس ژنوم‌ها وجود ندارد. بر خلاف صفت عملکرد بیولوژیک، تنوع موجود در ژنوم‌های مختلف برای دو صفت دیگر متفاوت بود (جدول ۵). در شرایط نرمال، برای صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته واریانس ژنوم A با ژنوم D به صورت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد متفاوت بود (جدول ۵) و با توجه به بیشتر بودن مقدار واریانس ژنوم D نسبت به ژنوم A (جدول ۷) می‌توان این گونه نتیجه گرفت که از بین ژنوم‌های سه‌گانه سری Red/CS در شرایط نرمال ژنوم D نقش بیشتری در کنترل واریانس این دو صفت نشان داد و به احتمال زیاد گونه *T. tauschii* که از اجداد وحشی گندم نان بوده و دهنده ژنوم D به گندم نان است (۱۱، ۲۲) و دارای ژن‌هایی است که مسئول تنوع بیشتر ژنوم D در شرایط نرمال در سری Red/CS در این دو صفت باشد. در شرایط تنش، برای صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته واریانس ژنوم‌های A با B و ژنوم‌های B با D متفاوت بودند (جدول ۵) و با توجه به بیشتر بودن مقدار واریانس ژنوم B از بین ژنوم‌های سری Red/CS (جدول ۷) می‌توان بیان داشت که گونه *Aegilopes* (۱۹) دارای ژن‌های مؤثر در کنترل تنوع برای این دو صفت در شرایط تنش می‌باشد. از نتایج فوق می‌توان استنباط نمود که ژنوم‌های سه‌گانه سری Red/CS از لحاظ ایجاد تنوع برای عملکرد بیولوژیک برتری معنی‌داری نسبت به همدیگر در هر دو شرایط ندارند. در حالیکه ژنوم D این سری در شرایط نرمال و ژنوم B آن در شرایط تنش نسبت به دو ژنوم دیگر از لحاظ ایجاد تنوع در صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه برتری دارند.

مقایسه ژنوم‌های سری Tim/CS با سری Red/CS

استفاده از دو سری لاین جایگزین با زمینه ژنتیکی یکسان این امکان را فراهم می‌کند تا ژنوم‌های دو سری لاین جایگزین با همدیگر مقایسه شوند. در مطالعه حاضر چون کروموزوم‌های رقم تایمستین و کروموزوم‌های رقم رد اچیشن

هر دو در زمینه سیتوپلاسمی رقم چاینزاسپرینگ جایگزین شده‌اند، امکان مقایسه بین ژنوم‌های دو سری لاین جایگزین وجود داشت. لذا این مقایسات انجام و نتایج آن در جدول ۶ گزارش شده است.

همان‌گونه که از نتایج مندرج در جدول روشن است، هم در شرایط بدون تنش و هم در شرایط تنش برخی مقایسات دو بدو معنی‌دار شده‌اند. تعداد مقایسات معنی‌دار برای صفت عملکرد دانه به‌مراتب بیشتر از دو صفت دیگر بوده است. این نتایج مؤید این نکته است که تعداد بیشتری از ژنوم‌ها در ایجاد تنوع برای عملکرد دانه مؤثر بوده‌اند. چون تنوع درون ژنومی در واقع تنوع بین کروموزوم‌های یک ژنوم را نشان می‌دهد (۲۶)، می‌توان استنباط نمود که ژن‌های کنترل‌کننده عملکرد دانه در بین تعداد بیشتری از کروموزوم‌ها در مقایسه با دو صفت دیگر پراکنده شده‌اند. این نتایج همچنین نشان داد که پراکندگی این ژن‌ها بر روی کروموزوم‌های رقم تایمستین و رد اجپیشن یکسان نیست. به عبارت دیگر، نتایج حاصل از این

مقایسات نشان داد که برای بررسی نقش ژنوم‌های گندم در ایجاد تنوع در صفات، ارزیابی تنها یک سری از لاین‌های جایگزین کفایت نمی‌کند و نمی‌تواند منجر به نتایج قاطع در این خصوص گردد. همان‌طور که از نتایج مقایسه بین سری Tim/CS و Red/CS مشخص شده است، ژنوم‌های دو سری در ایجاد تنوع برای صفات مورد مطالعه روندی یکسان نداشتند. زیرا اگر این روند یکسان می‌بود، مقایسات دو بدو نمی‌بایست معنی‌دار می‌گردیدند. لذا در مطالعاتی که در خصوص نقش ژنوم‌های گندم در ایجاد تنوع برای صفات زراعی طراحی می‌شوند، باید حتی المقدور از بیش از یک سری لاین جایگزین استفاده نمود. گرچه تولید لاین‌های جایگزین با زمینه‌های سیتوپلاسمی یکسان دشوار و زمان بر می‌باشد (۲۶)، اما چون این‌گونه لاین‌ها به تعداد زیاد در اختیار نبوده و برای ارقام ایرانی هم هیچ لاین جایگزینی گزارش نشده است، تولید این لاین‌ها برای ارقام ایرانی ضروری است.

جدول ۳- نتایج آزمون یک‌نواختی واریانس بین جوامع مورد بررسی

Table 3. Homogeneity of variance test for studied populations

شرایط آزمایش	نوع آزمون	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)	تعداد	تعداد دانه در سنبله
بدون تنش	بارتلت	۲/۴۷	۲۱/۷۴	۶۳/۸۸	۶۰/۵	۸/۴۶	۵/۱۵
	سطح معنی داری	۰/۸۷۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۲۰۶	۰/۵۲۴
	لون	۰/۷۷	۴/۵۹	۹/۶۱	۹/۵۹	۱/۱	۰/۸۸
	سطح معنی داری	۰/۵۹۵	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۳۶	۰/۵۱۳
تنش	بارتلت	۱/۹۹	۱۳/۰۹	۱۳۳/۶۱	۸۶/۶	۱/۳۵	۱/۷۶
	سطح معنی داری	۰/۹۲۱	۰/۰۴۲	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۹۶۹	۰/۹۴
	لون	۰/۴۹	۲/۸۲	۱۲/۱۹	۷/۸۵	۰/۲۷	۰/۴۲
	سطح معنی داری	۰/۸۱۶	۰/۰۱۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۹۴۹	۰/۸۶۳

*: جوامع مورد بررسی در این آزمون ها شامل جامعه F_2 حاصل از تلاقی رقم تایمستین و چاینزاسپرینگ، ژنوم‌های A(tim), B(tim), D(tim), A(red), B(red) و D(red) می‌باشد.

جدول ۴- مقایسه ژنوم‌های سری کروموزومی Tim/CS با استفاده از آزمون F

Table 4. Comparison of Tim/CS series genomes using F test

شرایط آزمایش	ژنوم‌های مورد مقایسه	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بدون تنش	F2, A(tim)	۲/۱۱*	۵/۹۳**	۴/۴**
	F2, B(tim)	۱/۳۴ ^{ns}	۲/۲۹*	۵*
	F2, D(tim)	۳/۹۶**	۴/۶۴**	۷/۰۹**
	A(tim), B(tim)	۱/۵۶ ^{ns}	۲/۵۶*	۱/۱۳ ^{ns}
	A(tim), D(tim)	۱/۸۷ ^{ns}	۱/۲۸ ^{ns}	۱/۶۱ ^{ns}
	B(tim), D(tim)	۲/۹۵**	۲/۰۳ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}
	F2, A(tim)	۱/۲۳ ^{ns}	۱۶/۵۴**	۵/۰۱**
	F2, B(tim)	۲/۰۱*	۵/۲۵**	۴/۲۹**
تنش	F2, D(tim)	۲/۱۱*	۸/۴۳**	۴/۲**
	A(tim), B(tim)	۱/۶۳ ^{ns}	۳/۱۲**	۱/۱۶ ^{ns}
	A(tim), D(tim)	۱/۷۱ ^{ns}	۱/۹۶ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}
	B(tim), D(tim)	۱/۰۵ ^{ns}	۱/۶۱ ^{ns}	۱/۰۳ ^{ns}

ns: به ترتیب نشان دهنده عدم اختلاف معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و سطح یک درصد می‌باشند. در محاسبه F واریانس بزرگتر بر کوچکتر تقسیم شده است. *: صفاتی که ناهمگنی واریانس در آنها با توجه به جدول ۳ مشخص شده است.

جدول ۵- مقایسه ژنوم‌های سری کروموزومی Red/CS با استفاده از آزمون F

Table 5. Comparison of Red/CS series genomes using F test

شرایط آزمایش	ژنوم‌های مورد مقایسه	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت [*]	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بدون تنش	A(red), B(red)	۱/۵۹ ^{ns}	۱/۶۴ ^{ns}	۱/۵۹ ^{ns}
	A(red), D(red)	۱/۷۹ ^{ns}	۲/۳۲ [*]	۲/۳۸ [*]
	B(red), D(red)	۱/۱۲ ^{ns}	۱/۴۲ ^{ns}	۱/۴۹ ^{ns}
تنش	A(red), B(red)	۲/۰۸ ^{ns}	۵ ^{**}	۴/۳۴ ^{**}
	A(red), D(red)	۱/۰۲ ^{ns}	۱/۷۸ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}
	B(red), D(red)	۲/۰۲ ^{ns}	۲/۷۶ [*]	۵/۰۳ ^{**}

ns, *, **: به ترتیب نشان دهنده عدم اختلاف معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و سطح یک درصد می‌باشند. در محاسبه F واریانس بزرگتر بر کوچکتر تقسیم شده است. صفاتی که ناهمگنی واریانس در آنها با توجه به جدول ۳ مشخص شده است.

جدول ۶- مقایسه تنوع درون ژنومی بین سری Tim/CS و سری Red/CS با استفاده از آزمون F

Table 6. Comparison of intra-genomic variation between Tim/CS and Red/CS series using F test

شرایط آزمایش	ژنوم‌های مورد مقایسه	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت [*]	عملکرد دانه در بوته (گرم)
بدون تنش	A(tim), A(red)	۱/۱ ^{ns}	۱/۰۱ ^{ns}	۱/۳۲ ^{ns}
	A(tim), B(red)	۱/۴۳ ^{ns}	۱/۶۱ ^{ns}	۲/۰۸ ^{ns}
	A(tim), D(red)	۱/۶۱ ^{ns}	۲/۳۲ [*]	۳/۱۲ ^{**}
	B(tim), A(red)	۱/۷۴ ^{ns}	۲/۶۲ [*]	۱/۴۹ ^{ns}
	B(tim), B(red)	۱/۱ ^{ns}	۱/۶ ^{ns}	۲/۳۸ [*]
	B(tim), D(red)	۱/۰۳ ^{ns}	۱/۱۲ ^{ns}	۳/۵۷ ^{**}
	D(tim), A(red)	۱/۷ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۲/۱۲ ^{ns}
	D(tim), B(red)	۲/۷ [*]	۱/۲۶ ^{ns}	۳/۲۳ ^{**}
	D(tim), D(red)	۳/۰۳ ^{**}	۱/۸۳ ^{ns}	۵ ^{**}
	A(tim), A(red)	۱/۳۳ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۱/۱۹ ^{ns}
تنش	A(tim), B(red)	۱/۵۶ ^{ns}	۶/۲۵ ^{**}	۵/۲۶ ^{**}
	A(tim), D(red)	۱/۳ ^{ns}	۲/۲۷ [*]	۱/۰۴ ^{ns}
	B(tim), A(red)	۱/۲۳ ^{ns}	۲/۵ [*]	۱/۰۳ ^{ns}
	B(tim), B(red)	۲/۵۶ ^{ns}	۳ ^{ns}	۴/۵۴ ^{**}
	B(tim), D(red)	۱/۲۵ ^{ns}	۱/۳۹ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}
	D(tim), A(red)	۱/۲۸ ^{ns}	۱/۵۶ ^{ns}	۱/۰۲ ^{ns}
	D(tim), B(red)	۲/۶۳ [*]	۳/۲۲ ^{**}	۴/۳۲ ^{**}
	D(tim), D(red)	۱/۳۱ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}

ns, *, **: به ترتیب نشان دهنده عدم اختلاف معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و سطح یک درصد می‌باشند. در محاسبه F واریانس بزرگتر بر کوچکتر تقسیم شده است. × صفاتی که ناهمگنی واریانس در آنها با توجه به جدول ۳ مشخص شده است.

جدول ۷- مقادیر واریانس ژنوم‌های مورد بررسی

Table 7. Variance of studied genomes

شرایط آزمایش	صفات [*]	A(tim)	B(tim)	D(tim)	A(red)	B(red)	D(red)	F2
بدون تنش	عملکرد بیولوژیک (گرم)	۱/۸۳۱	۲/۸۸	۰/۹۷۷	۱/۶۵۸	۲/۶۲۹	۲/۹۴۸	۳/۸۷۲
	شاخص برداشت	۵۲/۶۳	۱۳۶/۳۷	۶۷/۱۸	۵۲/۱۳	۸۵/۰۱	۱۲۱/۷۶	۳۱۲
تنش	عملکرد دانه در بوته (گرم)	۰/۲۴۴۷	۰/۲۱۵۶	۰/۱۵۲	۰/۳۲۳	۰/۵۰۹	۰/۷۶	۱/۰۷۸
	عملکرد بیولوژیک (گرم)	۲/۲۹۷	۱/۴۰۸	۱/۳۴۶	۱/۷۲۹	۳/۵۷۳	۱/۷۶۸	۲/۸۳۴
تنش	شاخص برداشت	۳۲/۷۲	۱۰۳/۱۶	۶۴/۱۹	۴۱/۲	۲۰۴/۴۲	۷۴/۱۲	۵۴۱/۳۲
	عملکرد دانه در بوته (گرم)	۰/۱۰۵۸	۰/۱۲۳۷	۰/۱۲۶۳	۰/۱۲۶۵	۰/۵۵۱	۰/۱۰۹۷	۰/۵۳۰۶

× صفاتی که ناهمگنی واریانس در آنها با توجه به جدول ۳ مشخص شده است.

ارتباط بین صفات

رگرسیون چند متغیره از رگرسیون گام‌به‌گام استفاده گردید. بدین منظور صفات مربوط به اجزای عملکرد به عنوان متغیرهای برآوردکننده و صفت عملکرد دانه در بوته به عنوان متغیر وابسته در نظر گرفته شدند. همچنین به منظور سنجش تکرارپذیری ارتباطات رگرسیونی، آنالیز رگرسیون هم در شرایط تنش و هم در شرایط بدون تنش و برای هر دو سری لاین جایگزین مورد نظر انجام گرفت که نتایج حاصل از آن در ادامه تشریح می‌گردند. در ابتدا به منظور تشخیص هم‌خطی در بین متغیرهای مستقل در رگرسیون گام‌به‌گام از دو مقدار TOL و VIF استفاده شد. مقدار TOL بیانگر

عملکرد مهم‌ترین صفت زراعی در گندم است که تابع بسیاری دیگر از صفات زراعی و غیر زراعی است. صفت عملکرد پیچیده بوده و توسط تعداد زیادی از کروموزوم‌های گندم کنترل می‌شود (۲). بررسی ارتباط بین این صفت و سایر صفات مرتبط با عملکرد در شرایط نرمال و تنش با استفاده از یک روش آماری مناسب می‌تواند صفات ساده‌تر مرتبط با عملکرد را شناسایی کند. در این مطالعه، جهت حذف اثرات غیر مؤثر یا کم تأثیر در مدل رگرسیونی روی صفت عملکرد و همچنین به منظور دستیابی به بهترین و مناسب‌ترین معادله

درصدی از واریانس در متغیرهای مستقل است که به متغیرهای مستقل دیگر اختصاص نمی‌یابد. از اینرو، مقادیر بسیار کوچک TOL نشان می‌دهد که یک متغیر مستقل اضافی است. متغیرهایی با مقدار TOL کمتر از ۰/۱ و مقدار VIF بیشتر از ۱۰ باید مورد بررسی بیشتری قرار گیرند. همانطور که در جداول رگرسیون (جداول ۸ و ۹) آورده شده است، مقادیر TOL و VIF برای متغیرهایی که وارد مدل شده‌اند تقریباً قابل قبول می‌باشد.

نتایج حاصل از آنالیز رگرسیونی گام‌به‌گام در شرایط بدون تنش، نشان داد که در سری کروموزومی Tim/CS صفات عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت در معادله نهایی رگرسیون قرار گرفتند و ۹۶/۵ درصد از کل تغییرات عملکرد دانه را توجیه کردند (جدول ۸). صفت عملکرد بیولوژیک ۲۸/۲ درصد از کل تغییرات عملکرد را به خود اختصاص داد و صفت شاخص برداشت ۶۸/۳ درصد از تغییرات عملکرد را توجیه نمود. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که در این سری کروموزومی صفت شاخص برداشت مهم‌ترین متغیر بر آوردکننده عملکرد بوده است. روند تقریباً مشابهی برای سری Red/CS نیز مشاهده شد (جدول ۸). در این سری نیز صفات عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت ۹۸/۴ درصد از کل تغییرات عملکرد دانه را توجیه کردند و صفت شاخص برداشت به تنهایی ۶۷ درصد از این تغییرات را توجیه نمود. نتایج این بخش با نتایج مطالعات خان و همکاران (۱۶)، گل‌پرور و همکاران (۱۴)، محمدی و همکاران (۲۴) و نورخلج و همکاران (۳۰) مطابقت داشت. دهقان و همکاران (۱۰) نیز با استفاده از ژنوتیپ‌های گندم در محیط بدون تنش نشان دادند که صفات عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت و تعداد دانه مهم‌ترین ارتباط رگرسیونی را با عملکرد دانه دارند. با توجه به نتایج مطالعه حاضر و مطالعات مشابه می‌توان نتیجه گرفت که در شرایط بدون تنش شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک دو صفت مهم تأثیرگذار بر عملکرد بوده و صفاتی مانند تعداد دانه، تعداد سنبله، وزن هزار دانه برآوردکننده مهمی برای عملکرد به حساب نمی‌آیند. این موضوع شاید به این خاطر باشد که در شرایط بدون تنش تغییرات موجود در ژنوتیپ‌ها برای تعداد دانه و تعداد سنبله نسبت به تغییرات برای صفات شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک کمتر بوده و بنابراین در یک آنالیز رگرسیونی مانند گام‌به‌گام، که متغیرهای برآورد کننده را بر مبنای میزان تأثیرگذاری بر واریانس متغیر تابع وارد مدل می‌کند، وارد مدل نشده‌اند و نقش مؤثری در تنوع موجود در عملکرد دانه در مقایسه با دو صفت دیگر نداشته‌اند. آنالیز رگرسیون گام‌به‌گام در شرایط تنش نیز انجام شد و نتایج آن در جدول ۹ گزارش شده است. این نتایج نشان دادند که در سری کروموزومی Tim/CS صفات تعداد دانه در سنبله، شاخص برداشت، عملکرد بیولوژیک و وزن هزار دانه در مجموع ۹۸ درصد کل تغییرات عملکرد دانه را توجیه می‌کنند. نتایج این تحقیق با نتایج گل‌پرور و همکاران (۱۴) مشابه بود.

نکته قابل توجه در هنگام مقایسه شرایط بدون تنش و تنش در سری کروموزومی Tim/CS این است که صفات عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت مشترک می‌باشند ولی در شرایط تنش علاوه بر این صفات دو صفت تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه وارد معادله رگرسیون شده است و این موضوع اهمیت این صفات را در شرایط تنش مشخص می‌کند. در سری Red/CS صفات تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه وارد معادله رگرسیون گام‌به‌گام شدند (جدول ۹) و این سه صفت در مجموع ۸۵/۹ درصد از کل تغییرات عملکرد دانه را توجیه کردند. مقدس‌زاده اهرابی و همکاران (۲۳) و سلیمانی‌فرد و ناصری (۳۴) نیز گزارش کرده‌اند که در شرایط تنش صفات تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله و وزن هزاردانه مهم‌ترین عوامل برآوردکننده عملکرد بوده و نسبت به سایر خصوصیات اگرانومیکی نقش بیشتری در ایجاد تنوع در عملکرد دانه داشته‌اند. با مقایسه ارتباط بین صفات در دو شرایط بدون تنش و تنش (جداول ۸ و ۹) می‌توان نتیجه گرفت که در شرایط تنش صفات تعداد سنبله، تعداد دانه و وزن هزار دانه و در شرایط بدون تنش صفات پیچیده‌تری مانند شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک اهمیت بیشتری در توجیه واریانس عملکرد دانه داشتند. این موضوع می‌تواند محققین را به این نکته رهنمون سازد که در شرایط تنش انتخاب بر مبنای صفاتی مانند تعداد سنبله و تعداد دانه اهمیت بیشتری دارد. بنابراین ژنوتیپ‌هایی که تعداد دانه و قدرت پنجه‌دهی آنها در شرایط تنش به میزان کمتری تحت تأثیر قرار می‌گیرد، می‌توانند عملکرد بیشتری تولید کنند.

با دقت در جداول ۸ و ۹ مشخص می‌گردد که مدل رگرسیون گام‌به‌گام در چهار حالت (دو سری لاین جایگزین و دو شرایط آزمایش) محاسبه شده است و در سه حالت از چهار حالت شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک وارد مدل رگرسیون شدند و این دو از پایدارترین صفات در توجیه واریانس عملکرد دانه بودند. تقریباً اغلب مطالعات رگرسیونی انجام شده بر روی گندم با استفاده از ژنوتیپ‌های متنوع بوده است که در برخی مطالعات این ژنوتیپ‌ها حتی از لحاظ سطح پلوئیدی نیز با هم متفاوت بوده‌اند. با استفاده از این ژنوتیپ‌ها واریانس مشاهده شده در جامعه مورد مطالعه می‌تواند ناشی از نقش ژن‌ها، نقش سیتوپلاسم و اثرات پایه مادری، نقش محیط و یا اثر متقابل آنها باشد. در مطالعه حاضر برای اولین بار از لاین‌های جایگزین استفاده شده است. چون در لاین‌های جایگزین زمینه سیتوپلاسمی کاملاً یکسان است (۲۶)، بنابراین واریانس مشاهده شده منحصراً مربوط به ژن‌ها و محیط بوده و سیتوپلاسم و اثرات پایه مادری در آن نقشی ندارند. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که مدل‌های ترسیم‌شده با این لاین‌ها ساده‌تر بوده و با دقت بیشتری نقش صفات برآوردکننده را در تنوع ژنتیکی متغیر تابع منعکس کرده و احتمالاً تکرارپذیری بیشتری نیز خواهند داشت.

جدول ۸- نتایج رگرسیون گام به گام برای عملکرد دانه به عنوان متغیر وابسته و دیگر اجزای عملکرد به عنوان متغیر مستقل در شرایط بدون تنش
Table 8. Results of stepwise regression analysis for grain yield under non-stress condition

F رگرسیون	ضریب تبیین تجمعی	متغیرهای وارد شده به مدل			عدد ثابت	مراحل رگرسیون گام به گام	
		شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت			
۸/۳۳**	۰/۴۸۲	-	۰/۱۸**	۰/۶۹*	۱	سری کروموزومی Tim/CS	
۳۷۷/۱۴**	۰/۹۶۵	۰/۰۵**	۰/۳۳**	-۱/۶۳**	۲		
		۱/۲۳	۰/۸۱۲		TOL		
		۱/۲۳	۰/۸۱۲		VIF		
F رگرسیون	ضریب تبیین تجمعی	متغیرهای وارد شده به مدل			عدد ثابت	مراحل رگرسیون گام به گام	
		شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک (گرم)	شاخص برداشت			
۴۰/۶۳**	۰/۶۷	-	۰/۰۶۷**	-۰/۲**	۱	سری کروموزومی Red/CS	
۵۹۹/۰۴**	۰/۹۸۴	۰/۳۱**	۰/۰۵۷**	-۱/۷۷**	۲		
		۱/۰۴	۰/۹۵۵		TOL		
		۱/۰۴	۰/۹۵۵		VIF		

ns, *, **: به ترتیب نشان دهنده عدم اختلاف معنی دار، معنی داری در سطح پنج درصد و یک درصد می باشد.

جدول ۹- نتایج رگرسیون گام به گام برای عملکرد دانه به عنوان متغیر وابسته و دیگر اجزای عملکرد به عنوان متغیر مستقل در شرایط تنش
Table 9. Results of stepwise regression analysis for grain yield under stress condition

F رگرسیون	ضریب تبیین تجمعی	متغیرهای وارد شده به مدل					مراحل رگرسیون گام به گام	
		شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیک (گرم)	وزن هزار دانه (گرم)	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله		
۱۶/۹۵**	۰/۴۴۷	-	-	-	-	۰/۰۴۵**	۱	سری کروموزومی Tim/CS
۳۱/۵۷**	۰/۷۵۹	-	-	-	۰/۲۴**	۰/۰۵۴**	۲	
۵۵/۱۴**	۰/۸۹۷	-	-	۰/۵۱**	۰/۲۷**	۰/۰۵۶**	۳	
۵۱/۹۳**	۰/۹۲	-	۰/۰۵۲*	۰/۰۴۷**	۰/۲۴**	۰/۰۵۲**	۴	
۱۶۵/۹۸**	۰/۹۸	۰/۰۳۳**	۰/۲۲**	۰/۰۱۷*	۰/۰۱۳**	۰/۰۰۹**	۵	
۲۱۸/۲۴**	۰/۹۸	۰/۰۳۳**	۰/۲۳**	۰/۰۱۵**	-	۰/۰۰۷*	۶	
		۰/۵۱۹	۰/۶۷۵	۰/۹۵۷	-	۰/۵۵۹	TOL	
		۱/۹۲	۱/۴۸	۱/۰۴	-	۱/۷۸	VIF	
F رگرسیون	ضریب تبیین تجمعی	متغیرهای وارد شده به مدل					مراحل رگرسیون گام به گام	
		وزن هزار دانه (گرم)	تعداد دانه در سنبله	تعداد سنبله	شاخص برداشت	عدد ثابت		
۳۸/۶**	۰/۵۸۹	-	-	-	۰/۰۳۸**	۰/۱۳**	۱	سری کروموزومی Red/CS
۱۹/۲۹**	۰/۶۷	-	-	۰/۱۶*	۰/۰۳۳**	-۰/۲۵**	۲	
۲۵/۹**	۰/۸۱۲	-	۰/۰۵۵**	۰/۲۹**	۰/۰۱۳**	-۱/۲۵**	۳	
۳۵/۷**	۰/۷۹	-	۰/۰۷۱**	۰/۳۵**	-	-۱/۴۶**	۴	
۳۶/۴۷**	۰/۸۵۹	۰/۰۵۵**	۰/۰۶۹**	۰/۳۴**	-	-۲/۳۷**	۵	
		۰/۹۹۴	۰/۹۵۴	۰/۹۵۱	-		TOL	
		۱/۰۱	۱/۰۴	۱/۰۵	-		VIF	

ns, *, **: به ترتیب نشان دهنده عدم اختلاف معنی دار، معنی داری در سطح پنج درصد و یک درصد می باشد.

منابع

- Allah, S.U., A. Khan and W. Ashfaq. 2011. Genetic analysis of physio-morphological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water stress conditions. Cereal Research Communications, 39: 544-550.
- Aminian, R., SH. Mohammady, S. Hoshmand and M. Khodombashi. 2011. Chromosomal analysis of photosynthesis rate and stomatal conductance and their relationships with grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed and well watered conditions. Acta physiologia plantarum, 33: 755-764.
- Aminian, R., SH. Mohammady, S. Hoshmand, M. Khodombashi and K. Nozad. 2011. Effect of stomatal characteristics on photosynthesis and yield of the bread wheat chromosomal substitution lines under normal and stress conditions. Journal of Crops Improvement, 13: 13-25 (In Persian).
- Austin, R.B. 1989. Maximizing production in water limited environments Drought Resistance in Cereals, 13- 26 pp.
- Bartlett, M.S. 1937. Properties of sufficiency and statistical tests Proceedings of the Royal Society of London Series, A-Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 160: 268-282.
- Cattivelli, L., P. Baldi, C.D. Crosatti, N. Fonzo, P. Faccioli, M. Grossi, M. Mastrangelo, N. Pecchioni and M. Stanca. 2002. Chromosome regions and stress related sequences involved in resistance to abiotic stress in Triticeae. Plant Molecular Biology, 48: 649-665.
- Chandra, D., M.A. Islam and N.C.D. Barma. 2004. Variability and interrelationship of nine quantitative characters in F5 bulks of five wheat crosses. Pakistan Journal Biology Science, 6: 1040-1045.
- Cooper, J.C.B. 1983. Factor analysis, An overview. American Statistics, 37: 141-147.

9. Daud, H.M. and J.P. Gustafson. 1996. Molecular evidence for *Triticum Speltoides* as a B-genome progenitor of wheat (*Triticum aestivum*). *Genome*, 39: 543-548.
10. Dehghan, A., M. Khodarahmi, E. Majidi Harvan and F. Paknezhad. 2012. Genetic variation of morphological and physiological traits in durum wheat lines. *Seed and Plant Improvement Journal*, 27: 103-120 (In Persian).
11. Dvorak, J., P.E. McGuire and B. Cassidy. 1988. Apparent source of the A genomes of wheat inferred from polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences. *Genome*, 30: 680-689.
12. Farshadfar, E., B. Koszegi, T. Tischner and J. Sutka. 1995. Substitution analysis of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Breeding*, 114: 542-548.
13. Giunta, F., R. Motzo and G. Pruneddu. 2007. Trends since 1900 in the yield potential of Italian-bred durum wheat cultivars. *European Journal Agronomy*, 27: 12-24.
14. Golparvar, A., H. Madani and M. Rasouli. 2008. Relationship between yield and its components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in drought and non-drought stress conditions. *New Findings in Agriculture*, 2: 149-157 (In Persian).
15. Hosseini, B., M.M. Majidi and A. Mirlohi. 2016. Assessment of relationship between seed yield and its components in half sib populations of orchard grass (*Dactylis Glomerata*) under normal and drought conditions. *Journal of Crop Breeding*, 8(18): 47-56.
16. Khan, A.S., M.K.R. Khan and T.M. Khan. 2005. Genetic analysis of plant height, grain yield and other traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Agriculture and Biology*, 2: 129-132.
17. Kolensichenko, A.V.T.P., O.I. Pohezhimova, V.V. Grabelnykh, A.M. Tourchaninava, N.A. Korzum, V.V.Z. Koroleve and V.K. Vali. 2003. Difference between the temperatures of non-hardened and hardened winter wheat seedling shoot during cold stress. *Journal of Thermal Biology*, 28: 235-244.
18. Kordenaej, A. 2008. Mapping QTLs for yield and yield components under drought stress in bread wheat. Dissertation for a doctorate degree, University of Natural Resources and Applied Life Sciences (BOKU), 103 pp.
19. Leopold, A.C. 1990. Coping with desiccation. In: Alscher, R. G. and J. R. Cumming (eds.). *Stress response in plants: adaptation and acclimation mechanisms*. New York: Wiley-Liss, 37-56 pp.
20. Levene, H. 1960. Robust testes for equality of variances. In: Olkin, I. (ed.) *Contributions to probability and statistics*. Stanford University Press, pp: 278-292.
21. Maestra B. and T. Naranjo. 1998. Homoeologous relationships of *Aegilops speltoides* Chromosomes to bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 181-186.
22. Miller, T.E. 1987. Systematic and evolution. In: Lupton, F.G.H. (ed) *Wheat Breeding: Its scientific basis*. 1-30 pp., Chapman and Hall, New York.
23. Moghaddaszhadeh Ahrabi, M., M. Moghadam Vahed, S. Aharizad and S.A. Mohammadi. 2012. Evaluation of spring wheat recombinant inbred lines under drought stress. *Journal of Crop Ecophysiology*, 21: 37-56 (In Persian).
24. Mohammadi, H., A. Ahmadi, F. Moradi, A.R. Abbasi, K. Poustini, M. Joudi and F. Fatehi. 2011. Evaluation of critical traits for improving wheat yield under drought stress. *Iranian Journal of field Crop Science*, 42: 373-385 (In Persian).
25. Mohammady, S. 2005. Chromosome 1D as a possible location of a gene controlling variation between wheat (*Triticum aestivum*) varieties for carbon isotope discrimination ($\delta^{13}C$) under water-stress conditions. *Euphytica*, 146: 143-148.
26. Mohammady, S. 2009. Chromosomal analysis for physiological traits related to drought resistance in bread wheat using monosomic lines. *Shahrekord University Press*, 104 pp (In Persian).
27. Mohammady, S., R. Aminian, S. Hoshmand and M. Khodombashi. 2012. Genomic analysis of carbon isotope discrimination, photosynthesis rate, stomatal conductance, and grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed conditions. *Crop and Pasture Science*, 63: 513-519.
28. Mohammady, S., Z. Heidari and S. Hooshmand. 2014. The determination of chromosomes involved in controlling epicuticular wax, water statues and stomatal characteristics using selected wheat substitution lines under water-stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36: 1325-1333.
29. Naghavi, M.R., M. Moghaddam, M. Toorchi and M.R. Shakiba. 2016. Evaluation of spring wheat cultivars for physiological, morphological and agronomic traits under drought stress. *Journal of Crop Breeding*, 8(18): 64-77.
30. Nourkhalaj, K., M. Khodarahmi, A. Amini, M. Esmaeilzade and R. Sadegh ghol Moghaddam. 2010. Study on correlation and causation relations of morphological traits in synthetic wheat liens. *Iranian Journal of Agronomy and Plant Breeding*, 6: 7-17 (In Persian).
31. Pour-Siahbidi, M.M., J. Hoseinzadeh, A.R. Pour-Aboghadareh, A. Bazdar and H. Naseri Rad. 2013. Character association and path analysis of soybean (*Glycine max* L.) genotypes under water deficit stress. *International Journal of Biosciences*, 3: 126-132.
32. Rao, V.R. and T. Hodgkin. 2002. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 68: 1-19.
33. Rezaei, A. and A. Soltani. 2004. *Introduction to applied regression analysis*. Isfahan University of Technology Press, 294 pp (In Persian).
34. Soleymani-Fard, A. and R. Naseri. 2014. Study of genetic variation in durum wheat genotypes for agronomic traits under rainfed conditions. *Journal of Crop Ecophysiology*, 7: 469-478 (In Persian).
35. Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1976. *Introduction to statistics*. McGraw-Hill: New York, 382 pp.
36. Ud-Din, N., B.F. Carver and A.C. Clutter. 1992. Genetic analysis and selection for wheat yield in drought stressed and irrigated environments. *Euphytica*, 62: 89-96.

Evaluation of Intra-Genomic Variations for Grain Yield and its components under Non-stress and Water-stress Conditions Using Wheat Chromosomal Substitution Lines

Masoud Golestani¹, Shahram Mohammady², Sadolla Hooshmand² and Mohammad Rabii³

¹- PhD Graduated in Plant Breeding University of Shahrekord and Assistant Professor Departemant of Agriculture, Payame Noor University, Tehran, Iran (Corresponding author: ma_golestani@yahoo.com)

² and ³- Professor and Assistant Professor, University of Shahrekord

Received: April 12, 2016

Accepted: June 5, 2016

Abstract

In order to evaluate intra-genomic variation and regression analysis of grain yield and its components using two wheat substitution lines series including substitution lines of 'Timstein' and 'Red Egyptian' into genetic background of 'Chinese Spring' and their parents in a randomized complete block design with four replications under water-stress and non-stress conditions in a greenhouse at 2014. In addition, a F_2 population obtained from crosses between Timstein and Chinese Spring was also included within the experiment. Significant differences were seen among substitution lines under the both conditions for all studied traits. B genome of Timstein series was more effective in controlling variances observed for biological yield than other genomes. In Red Egyptian series, genome comparisons demonstrated that D and B genome were more important in controlling the variances observed for grain yield and harvest index at non-stress and water-stress conditions, respectively. It was also determined that the genomes of these two substitution lines series did not have the same trend in controlling the variations observed for the studied traits. Stepwise regression analyses showed that yield components contributions for grain yield variance were not similar under the two conditions. So that, at non-stress condition biological yield and harvest index and at water-stress conditions the number of seeds and spikes explained a higher percentage of variations for grain yield. In general it was documented that biological yield and harvest index were entered into model in three cases out of four regression analyses and these two traits are the most stable traits in explaining the variance observed for grain yield.

Keywords: Drought stress, Intra-genomic variation, Stepwise regression, Substitution lines, Wheat