



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

بهمن خواهانی<sup>۱</sup>, محمدرضا بی‌همتا<sup>۲</sup> و بهنام ناصریان<sup>۳</sup>

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

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

۳- پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای، بخش اصلاح نباتات، کرج

تاریخ دریافت: ۹۴/۱۲/۱۳ تاریخ پذیرش: ۹۵/۹/۳

### چکیده

برای فهم چگونگی کنترل عمل ژن در صفات مختلف مورفولوژیک و عملکرد و همچنین برای برآورد میزان و راثت‌پذیری از بین رقم گندم استفاده شد. این ارقام گندم شامل بولانی سفید، بولانی قهوه‌ای، تجن، کلک افغانی و لاین موتابت AS48 بودند که به صورت دای آلل کامل در شرایط نرم‌مال تلاقي داده شدند. ارقام ذکر شده به همراه نتاج F2 در قالب طرح بلوك‌های کامل تصادفي با سه تکرار در مزرعه پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کشت شدند. پس از معنی دار شدن صفات مورب بررسی بر اساس تجزیه واریانس، آنالیزهای دای آلل بر روی آن‌ها صورت گرفت. تجزیه صفات بر اساس روش گریفینگ نشان داد که ترکیب‌پذیری عمومی در تمامی صفات معنی دار شده است که نشان دهنده وجود اثرات افزایشی ژن‌ها در تمامی صفات است. و راثت‌پذیری خصوصی در صفات مورب مطالعه بسیار بالا بود که این عامل نشان می‌دهد، انتخاب برای این صفات موفقیت‌آمیز است. مدل افزایشی- غالیت در این آزمایش کفايت می‌کرد و اثرات غیرآلی مشاهده نشد، لذا مطالعه صفات از طریق تجزیه ژنتیکی هیمن امکان‌پذیر گردید. تجزیه واریانس به روش هیمن نیز نشان داد که اثرات افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات نقش دارند. پارامترهای ژنتیکی نشان دهنده وجود اثر غالیت ناقص در صفات تعداد سنبلاچه در سنبله، طول میانگره سوم و دوم، قطر میانگره سوم و دوم و سطح برگ هستند که تجزیه گرافیکی هیمن نیز آن را تایید می‌کند.

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

### مقدمه

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

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

هدف از این پژوهش بررسی نحوه توارث صفات در برنامه‌های به نژادی است. بر این اساس ژنتیک‌هایی از گندم به همراه رقم موتابت که مورد توجه به نژادگران بوده و مناسب

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

$$\sqrt{\frac{H_1}{4D}}$$

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

$$\frac{H_2}{4H_1}$$

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

$$\frac{1/2\sqrt{4DH_1+1/2F}}{1/2\sqrt{4DH_1-1/2F}}$$

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

$$\frac{h^2}{H_2}$$

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

$$h_n^2 = \frac{1/4D}{\frac{1}{4}D + \frac{1}{16}H_1 - \frac{1}{8}F + E}$$

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

### نتایج و بحث

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

### تجزیه دای آلل به روش گریفینگ

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

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

### مواد و روش‌ها

پنج رقم گندم بولانی سفید، بولانی قهوه‌ای، تجن، کلک افغانی و ژنوتیپ AS48 (پاکوتاه و زودرس است و توسط پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای از طریق پرتو گاما ایجاد شده است) به صورت دای آلل کامل که شامل تلاقی‌های مستقیم و معکوس است، تلاقی داده شدند. با توجه به ناکافی بودن بذر F1 این بذر خودگشن شده و نسل F2 ایجاد شد. ۵ لاین والدینی به همراه ۲۰ نتاج F2 حاصل از این تلاقی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی کشاورزی هسته‌ای کشت شدند. هر ژنوتیپ در ۳ خط با فاصله ۱۰ سانتی‌متری به طول ۱/۵ متر کشت شدند. صفات مورفولوژیک و عملکرد (گرم در واحد بوته)، تعداد سنبلاچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ (سانتی‌متر مریع)، طول میانگره سوم (سانتی‌متر)، طول میانگره دوم (سانتی‌متر)، قطر میانگره دوم (میلی‌متر)، قطر میانگره سوم (میلی‌متر) و شاخص برداشت اندازه‌گیری شدند. برای بررسی هر صفت ۱۰ نمونه به کار گرفته شد. تجزیه واریانس طرح بلوک‌های کامل تصادفی چند مشاهده‌ای با استفاده از نرم‌افزار SAS9.3 انجام گرفت. تجزیه دای آلل صفات بر اساس روش همین و جینکز (روش ۱) انجام گرفت، روش گریفینگ برای صفاتی که تجزیه واریانس اختلاف معنی‌دار را نشان داده بود، انجام گرفت. بررسی ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی صفات بر اساس روش گریفینگ به وسیله نرم‌افزار SAS9.3 انجام گرفت. تقسیم میانگین مریعات ترکیب‌پذیری عمومی بر روی خصوصی و آزمون آن بر اساس جدول F نوع اثرات ژن‌ها را مشخص می‌کند که نوع عمل ژن با فرمول زیر به دست آمد.

$$\frac{MS(GCA)}{MS(SCA)}$$

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

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

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

که در فرمول فوق  $D$  واریانس غالیت،  $A$  واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی،  $B$  واریانس افزایشی و GCA واریانس ترکیب‌پذیری عمومی است. در اینجا به منزله ضریب اینبریدینگ است که در نسل F2 ۰/۵ می‌باشد. وراثت‌پذیری خصوصی با استفاده از فرمول زیر محاسبه گردید.

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

در این فرمول  $h^2$  وراثت‌پذیری خصوصی و  $\sigma_B^2$  واریانس فوتیپی است. تجزیه صفات بر اساس روش همین و شیب

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

#### تجزیه دای آلل به روش هیمن

برای انجام تجزیه دای آلل به روش هیمن اول باید وضعیت اپیستازی صفات را مشخص کرد. در ابتدا آزمون مقایسه میانگین مرباعات  $Wr-Vr$  انجام شد که در هیچ یک از صفات مورد مطالعه معنی‌دار نشد. آزمون‌های دیگری به منظور معنی‌دار بودن ضریب رگرسیون مورد آزمایش قرار گرفت، در آزمون تفاوت معنی‌دار از صفر، بیشتر صفات مورد مطالعه معنی‌دار شدند، در بعضی صفات پس از حذف یک تکرار معنی‌داری بدست آمد. در آزمون تفاوت معنی‌دار از یک، برای هیچ یک از صفات معنی‌داری مشاهده نشد. تجزیه واریانس به روش هیمن برای صفات شاخص برداشت، طول میانگره دوم و سوم، قطر میانگره دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله انجام شد و نتایج آن در جدول ۶ آمده است. برای عملکرد دانه مقادیر b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, b<sub>3</sub> معنی‌دار شدند. این نتایج نشان می‌دهد که عملکرد توسط اثرات غالیت کنترل می‌شود. b<sub>2</sub> نشان می‌دهد که توزیع نامتقارن ژن‌ها معنی‌دار شد و هتروزیس خاص وابسته به هر والد را نشان می‌دهد. معنی‌دار شدن b<sub>3</sub> انحراف از غالیت را نشان می‌دهد. اثرات مادری در این صفت و در هیچ یک از صفات مورد مطالعه معنی‌دار نشده است. شاخص d در هیچ یک از صفت‌ها معنی‌دار نشدن. این نتایج با نتایج صادقی (۱۲) و وندا و هوشمند (۱۶) متفاوت است که از دلایل آن می‌توان متفاوت بودن ژنتیک‌ها، تاثیر عوامل محیطی همچون شرایط کشت و شرایط اقلیمی متفاوت و اشتباہات نمونه‌گیری را نام برد. در تعداد سنبلچه شاخص a معنی‌دار شده است که نشان می‌دهد اثرات افزایشی در صفات وجود دارد و با نتایج صادقی (۱۲) متفاوت است.

قطر میانگره دوم و سوم، سطح برگ، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله معنی‌دار شدند، لذا می‌توان استنباط نمود که این صفات توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شوند. نتایج به دست آمده در مورد عملکرد با نتایج طوسی مجرد و قنادها (۱۷) مطابقت داشت. برای صفت تعداد دانه در سنبله تلاقي معکوس که بیانگر وجود اثرات مادری یا سیتوپلاسمی است، معنی‌دار شد. نتایج به دست آمده از بررسی صفات طول میانگره سوم و دوم، قطر میانگره سوم و دوم نشان داد که اثرات افزایشی در کنترل این صفات نقش دارند که این یافته‌ها با نتایج طوسی مجرد و قنادها (۱۷) مطابقت دارد. اثرات ترکیب‌پذیری عمومی تمامی صفات در جدول ۳ ذکر شده است. این بررسی نشان می‌دهد که در صفت عملکرد دانه والد کلک افغانی باعث افزایش و والد AS48 باعث کاهش میزان عملکرد دانه شده است. در صفت تعداد سنبلچه در سنبله والد AS48 باعث افزایش در میزان صفت مزبور و والدهای بولانی قهوه‌ای و بولانی سفید باعث کاهش معنی‌داری در تعداد سنبلچه در سنبله شدند. در تعداد دانه در سنبله والد AS48 میزان تعداد دانه در سنبله را افزایش و والدهای بولانی قهوه‌ای و سفید باعث کاهش تعداد دانه در سنبله شدند. در مورد سطح برگ والد AS48 باعث افزایش در میزان سطح برگ و در مقابل والدهای بولانی سفید و بولانی قهوه‌ای باعث کاهش سطح برگ شدند. با توجه به نتایج گزارش شده در جدول شماره ۲، قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی تها برای صفت عملکرد دانه معنی‌دار شده است. تلاقي معکوس در تعداد دانه در سنبله در سطح ۵٪ معنی‌دار شده است. در مورد میزان عملکرد می‌توان گفت که تلاقي‌های بولانی قهوه‌ای × AS48 و بولانی سفید × AS48 به عنوان بهترین تلاقي‌ها برای افزایش عملکرد شناخته شدند (جدول ۴). نسبت **MS(GCA)** و **MS(SCA)** نوع عمل زن را مشخص می‌کند، بیشتر بودن این نسبت نشان‌دهنده نقش بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل صفات است. نوع عمل ژن در صفات عملکرد و شاخص برداشت از نوع غیرافزایشی

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورفو‌لوریک و عملکرد گندم نان

Table 1. Analysis of Variance of Morphological and Yield Traits

منابع تغییر	درجه آزادی	عملکرد	تعداد سنبلچه	تعداد سنبله	سطح برگ	قطر میانگره سوم	قطر میانگره دوم	طول میانگره سوم	طول میانگره دوم	شاخص برداشت
تکرار	۲	۵۱۷/۴۲ <sup>۰</sup>	۱۲/۴۱	۲۷۹/۷۴	۱۳۷۵/۵۱ <sup>۰۰</sup>	۲/۱۵	۲/۳۰ <sup>۰۰</sup>	۱۸۵/۷۸ <sup>۰</sup>	۱۵۱/۹۵ <sup>۰۰</sup>	۱۳۱۵/۴ <sup>۰۰</sup>
تیمار	۲۴	۱۰۵۳/۲۳ <sup>۰۰</sup>	۲۱/۲۲ <sup>۰۰</sup>	۱۷۵۲/۸۷ <sup>۰۰</sup>	۳۸۹/۵۰ <sup>۰۰</sup>	۲/۸۳ <sup>۰۰</sup>	۱/۵۴ <sup>۰۰</sup>	۴۳۷/۸۵ <sup>۰۰</sup>	۱۸۸/۳۱ <sup>۰۰</sup>	۲۶۲/۰۴ <sup>۰۰</sup>
خطا	۴۸	۱۵۰/۱۲	۴/۵۶	۳۰/۸/۳	۹۹/۵۶	۰/۴۵	۰/۲۶	۴۸/۴۹	۲۲/۲۹	۱۱۴/۹
ضریب تغییرات	%۳۳	%۱۰	%۲۶	%۳۳	%۳۳	%۱۵	%۱۳	%۳۰	%۳۳	%۲۹
میانگین	۳۷/۱	۲۱/۲۶	۶۵/۸۸	۲۹/۸۹	۴/۴۸	۲۲/۹۸	۱۳/۹	۲۲/۹	۱۳/۹	۳۶/۶۹

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

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

منابع تغییر	آزادی	درجہ	عملکرد (گرم در واحد بوته)	تعداد	سنبلہ	تعداد دانه در سنتبلہ	سطح برگ (سانتی متر مربع)	قطر میانگرہ سوم (میلی متر)	قطر میانگرہ دوم (سانتی متر)	طول میانگرہ سوم (سانتی متر)	طول میانگرہ دوم (سانتی متر)	شاخص بردشت
ترکیب‌پذیری عمومی	۴		۲۵۲/۲۸۰۰	۱۲/۶۵۰۰	۹۳۶/۱۰۰۰	۱۹۵/۷۳۰۰	.۰/۹۳۰۰	.۰/۸۱۰۰	۳۳۷/۷۱۰۰	۱۳۶/۴۷۰۰	۵۹/۵۹۰	
ترکیب‌پذیری خصوصی	۱۰		۱۷۱/۰۸۰۰	۷۶/۲۷	.۰/۷۹	۲۲/۵۴	.۰/۰۸	.۰/۰۵	۷/۱۴	۴/۸۵	۵۵/۲۶	
تلاقی معکوس	۱۰		۸۲/۳۵	.۰/۷۵	۸۸/۹۸۰	۲۳/۰۱	.۰/۰۴	.۰/۰۲	۱/۹۳	۱/۳۴	۹/۹۲	
خطا	۴۸		۶۱/۷۰	.۰/۶۴	۴۳	۱۴/۱۹	.۰/۰۴	.۰/۰۵	۷/۱۰	۴/۴۳	۲۲/۶۸	

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

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

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

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

Table 3. GCA values for all traits

شاخص برداشت	طول میانگره دوم (سانتی متر)	طول میانگره سوم (سانتی متر)	قطر میانگره دوم (میلی متر)	قطر میانگره سوم (میلی متر)	سطح برگ (سانتی متر مربع)	تعداد دانه در سنبله	تعداد سنبلچه	عملکرد (گرم در واحد بوته)	تعداد بینجه والدین
-۱/۴۰	۵/۰۴**	۶/۲۳**	-۶/۰۳**	-۶/۴۶**	-۴/۱۶**	-۴/۳۸**	-۶/۰۶**	-۱/۳۰	۲/۰۳*
-۱/۴۹	۴/۷۷**	۴/۰۱**	-۲/۶۷*	-۴/۵۸**	-۲/۳۰*	-۴/۰۰**	-۲/۰۳*	-۱/۲۲	۰/۹۸
۲/۸۰**	-۲/۲۲**	-۱/۹۲	۲/۳۷**	۴/۲۶**	-۱/۷۷	۱/۷۶	۰/۶۶	۱/۶۷	-۰/۲۱
۰/۷۸	۲/۷۸**	۴/۳۳**	۲/۲۲**	۳/۲۵**	۱/۹۸	-۱/۶۲	-۰/۲۱	۳/۰۸**	۱/۶۰
-۰/۶۸	-۹/۳۶**	-۱۲/۶۶**	۱/۹۷	۲/۵۳**	۶/۲۶**	۸/۲۴**	۷/۶۴**	-۲/۲۲*	-۴/۴۱**
AS48									

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

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

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

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

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

جدول ۵- نسبت میانگین مربعات GCA به SCA و همچنین نوع عمل ژن، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت و وراثت پذیری خصوصی

Table 5. The mean square ratio of GCA to SCA as well as gene action, additive variance, dominance variance and heritability

وراثت پذیری خصوصی	واریانس غالبیت	واریانس افزایشی	نوع عمل ژن	MS(GCA) MS(SCA)	صفات
۰/۱۷	۴۸/۸۲	۲۳/۰۴	غیر افزایشی	۱/۴۷	عملکرد
۰/۸۱	۰/۰۶۶	۳/۱۶	افزایشی	۱۶/۰۱**	تعداد سنبلچه
۰/۷۹	۱۴/۸۵	۲۲۹/۷۴	افزایشی	۱۲/۲۷**	تعداد دانه در سنبله
۰/۷۲	۳/۷۲	۴۶/۱۸	افزایشی	۸/۶۶**	سطح برگ
۰/۰۴	۱۴/۵۴	۱/۵۷	غیر افزایشی	۱/۰۷	شاخص برداشت
۰/۹۲	۰/۰۱۵	۸۸/۱۶	افزایشی	۷۷/۲۹**	طول میانگره سوم
۰/۸۸	۰/۰۸۷۵	۳۵/۱۰	افزایشی	۲۸/۱۳**	طول میانگره دوم
۰/۸۰	۰/۰۱۵	۰/۲۲	افزایشی	۱۱/۶۳**	قطر میانگره سوم
۰/۷۹	۰/۰۰۱۴	۰/۲۰	افزایشی	۱۶/۱**	قطر میانگره دوم

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

شاخص برداشت	قطر میانگرۀ دوم (میلی‌متر)	طول میانگرۀ سوم (سانتی‌متر)	قطر میانگرۀ سوم (میلی‌متر)	طول میانگرۀ سوم (سانتی‌متر)	قطر میانگرۀ دوم (میلی‌متر)	سطح برگ (سانتی‌متر مربع)	تعداد دانه در سنبله	تعداد سنبله	عملکرد (گرم در واحد بوته)	درجه آزادی	منابع تغیرات
۵۹/۵۹	۱۳۶/۴۷°	۳۳۷/۷۱°	۰/۸۱۳۲°	۰/۹۳۸۱°	۱۹۵/۵۶°	۹۳۶/۱۰°	۱۲/۶۱°	۲۵۲/۲۸	۴	a	
۵۵/۲۶°	۴/۸۵	۷/۱۴	۰/۰۵۶۷	۰/۰۸۱۹	۲۲/۵۶	۷۶/۲۷°	۰/۷۹۴۶	۱۷۱/۰۸°	۱۰	b	
۳۵/۲۱	۲۷/۱۶	۴۱/۴۸	۰/۰۰۹۹	۰/۰۲۰۲۸	۳۲/۷۷	۱۹۲/۳۲°	۰/۶۳۱۱	۰/۴۸	۱	b1	
۵۶/۴۶°	۲/۷۶	۵/۹۴	۰/۰۱۰۳	۰/۰۳۸۶	۳۲/۲۱	۱۰/۱۶	۰/۵۱۵۱	۱۹۸/۵۹°	۴	b2	
۵۸/۳۰°	۲/۰۷	۱/۲۲	۰/۰۱۳۵°	۰/۰۹۲۱°	۱۲/۸۶	۱۰/۵/۹۴°	۱/۰۵۰۸°	۱۸۳/۲۰°	۵	b3	
۵/۲۶	۲/۳۳	۱/۷۶	۰/۰۳۰۸	۰/۰۰۷۹	۱۷/۴۳	۱۰/۴/۲۰	۰/۳۸۶۴	۶۵/۵۲	۴	c	
۱۳/۰۳	۰/۹۹۰۲	۲/۰۴	۰/۰۲۲۲	۰/۰۶۷۸	۲۶/۴	۷۸/۸۴	۱/۰۰۲۶	۹۳/۵۷	۶	d	

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

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

مقادیر a اثرات افزایشی را مشخص کرده‌اند. پارامتر b نشان‌دهنده اثر غالیست است. اثرات مادری را پارامتر c آزمون می‌کند. قسمت d تفاوت‌های تلاقي‌های معمکوس غیر از c را موردن آزمون قرار می‌دهد. پارامتر b دارای قسمت‌های مختلف b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, b<sub>3</sub> می‌باشد.

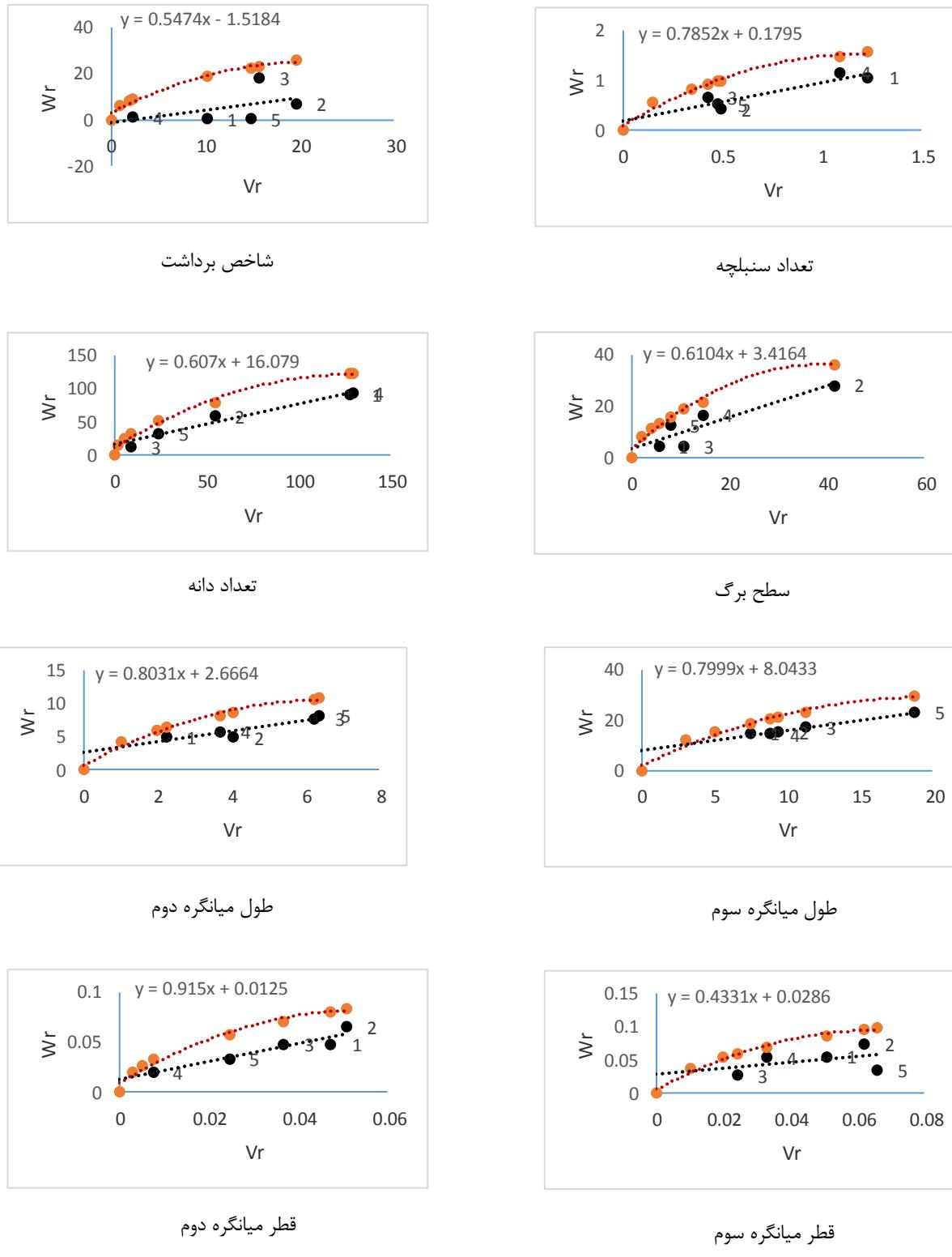
b<sub>1</sub> نشان‌دهنده غایبیت یک طرفه (جهت دار) است به عبارتی دیگر نشان‌دهنده هتروزیس است. پارامتر b<sub>2</sub> نشان‌دهنده توزیع نامتقارن ژن‌ها است. پارامتر b<sub>3</sub> انحراف از غالیست را توجیه می‌کند (۱۲).

جدول ۷- برآورد اجزاء ژنتیکی در روش هیمن

Table 7. Estimated the Genetic Component in Hayman method

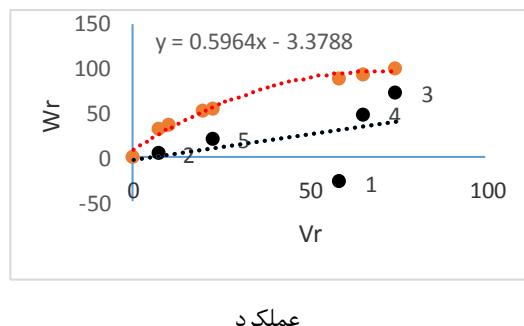
دورگ‌ها و والدین	عملکرد	تعداد سنبله	تعداد دانه در سنبله	سطح برگ	شاخص برداشت	طول میانگرۀ سوم	قطر میانگرۀ سوم	قطر میانگرۀ دوم
(واریانس افزایشی) D	۱۱۶/۰۲°	۱/۷۷°	۱۰/۲/۷۷°	۲۸/۰۲°	۴۵/۰۵°	۱۶/۸۲°	۰/۱۳°	۰/۱۱°
(واریانس غالیست) H1	۵۵۰/۶۰	۴/۱۲°	۴۰/۰/۴۳°	۱۰/۴/۸۴	۱۲۳/۲۵°	۵۹/۳۷°	۲۱/۵۴°	۰/۰۸°
(واریانس غالیست) H2	۲۵۷/۸۰	۳/۵۲°	۵۹۹/۶۴°	۱۳۲/۹۶°	۶۵/۷۸	•	•	•
(اثر مقابل اثر افزایشی و غیرافزایشی) F	۳۰/۵/۴۵°	۱/۳۳°	-۳۳/۲۷	۱۲/۶۹	۴۸/۰۷°	۱۸/۹۸°	۰/۱۵°	۰/۱۶°
(میانگین درجه غالیست)	۱/۰۸	۰/۷۶	۰/۹۹	۰/۹۶	۰/۰۷	۰/۵۶	۰/۷۵	۰/۴۱
(تعداد گروه‌های ژنی) h2/H2	•	•	•	•	•	•/۳۳	•/۳۳	۱۵/۲۷
H2/4H1 (توزیع نسبی ژن‌های افزاینده و کاهنده در والدین)	۰/۱۱	۰/۲۱	۰/۲۵	۰/۲۵	۰/۱۳	•	•	•
نسبت ژن‌های غالب و مغلوب در والدین	•	۲/۹۵	۰/۷۲	۱/۶۱	•	۳۷۳/۰۴	۳۷۳/۰۴	۸/۲۹
h2n (وراثت پذیر خصوصی)	۰/۶۳	۰/۵۹	۰/۳۶	۰/۴۳	۰/۵۳	۱/۰۰	۰/۹۲	۰/۶۹

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



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

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



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

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

**تشکر و قدردانی**  
از پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای و دانشگاه تهران بابت تأمین هزینه‌های این پژوهه تحقیقاتی کمال تشکر و قدردانی را داریم و به عمل می‌آوریم

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

## منابع

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

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

Bahman Khahani<sup>1</sup>, Mohammad Reza Bihamta<sup>2</sup> and Behnam Naserian<sup>3</sup>

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

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

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

### Abstract

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

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