دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی

تجزیه ژنتیکی پاسخ به تنش کمبود آب برای صفات زراعی در گندم با استفاده از تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها

علی‌اکبر اسدی[۱]، مصطفی ولیزاده[۲]، سید ابوالقاسم محمدی[۲] و منوچهر خدارحمی[۳]

۱- استادیار بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زنجان، ایران
(نویسنده مسوول: asadipm@gmail.com)
۲- استاد گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران
۳- استادیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۱۲/۵ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۰۴/۱۹
صفحه: ۸۸ تا ۹۹

چکیده

تنش خشکی مهم‌ترین تنش محیطی است که بسیاری از صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و بخصوص عملکردی گیاهان را تحت تاثیر قرار می‌دهد. در این پژوهش تلاقی بین رقم گندم Gasspard (والد حساس به کم‌آبی) و لاین DN_{11} (والد مقاوم به خشکی) انجام شد. نسل‌های F_1، F_2، F_3، BC_1 و BC_2 حاصل به‌همراه والدین در قالب طرح آزمایشی بلوک‌های کامل تصادفی در شرایط آبیاری عادی و تنش کمبود آب انتهای فصل هرکدام در سه تکرار و طی دو سال متوالی کشت و مورد مقایسه قرار گرفتند. سپس با استفاده از روش‌های تجزیه میانگین و تجزیه واریانس نسل‌ها به بررسی پارامترهای ژنتیکی در دو شرایط معمولی و تنش کمبود آب انتهای فصل پرداخته شد. تجزیه واریانس وزنی صفات اندازه‌گیری شده نشان داد که تنش کمبود آب تاثیر معنی‌داری در کاهش وزن ۱۰۰ دانه، وزن حجمی و عملکرد دانه تک بوته داشت. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات وزن ۱۰۰ دانه و وزن حجمی در دو محیط یکسان بود و مدل‌های رگرسیونی یکسانی برای دو محیط به‌دست آمد. علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات متقابل اپیستازی نیز در وراثت کلیه صفات مورد بررسی نقش داشتند. برای عملکرد تک بوته، اثرات افزایشی و غالبیت همراه با اثرات متقابل افزایشی× غالبیت، غالبیت × غالبیت و برای عملکرد بیولوژیکی اثرات غالبیت و غالبیت× غالبیت در توارث نقش بیشتری داشتند. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد که عمل ژن برای صفات ارتفاع بوته، وزن ۱۰۰ دانه (هر دو شرایط)، طول سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله افزایشی بود. برای صفات تعداد سنبله، عملکرد دانه تک بوته، غالبیت و برای صفت وزن حجمی (هر دو شرایط) فوق غالبیت مشاهده شد. نتایج دو تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها در صفاتی مانند عملکرد بیولوژیک یکسان نبود که می‌توان آن را به درجه پراکندگی ژنی و غالبیت دو جهته نسبت داد. در صفات شاخص برداشت و عملکرد دانه، به‌دلیل بالا بودن واریانس محیطی وراثت‌پذیری‌های عمومی و خصوصی پایین برآورد شد.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، تجزیه واریانس نسل‌ها، تنش کمبود آب، گندم

مقدمه

شرایط محیطی عامل مهمی در رشد و تولید گیاهان است. کمبود آب مهم‌ترین عامل غیر زیستی محدودکننده برای دستیابی به عملکرد پتانسیل گیاهان زراعی محسوب می‌شود (۳). گرچه تنش‌های زنده و غیرزنده از عوامل مهم کاهش تولید محسوب می‌شوند، ولی تنش کم‌آبی مهم‌ترین عامل محدودکننده تولید محصولات در سیستم‌های کشاورزی در مناطق خشک و نیمه‌خشک به‌حساب می‌آید. در چنین مناطقی وقوع تنش کمبود آب در مراحل زایشی که بقای گیاه به آن وابسته است، امری اجتناب‌ناپذیر است و عدم بارش و توزیع نامناسب بارندگی از علل محدودکننده عملکرد غلات پاییزه به‌شمار می‌رود (۳).

با توجه به کاهش بارندگی‌های سالانه و افزایش خشکی و دمای هوا، ایجاد ارقام متحمل و دارای پتانسیل عملکرد بالا برای اصلاحگران اهمیت بسیاری دارد. بسیاری از محققین معتقدند که تحمل تنش خشکی به مفهوم افزایش پتانسیل عملکرد و تحمل به تنش، از طریق اصلاح برای اجزا عملکرد امکان‌پذیر است (۴۸،۴۴). تنظیم برنامه اصلاحی مناسب برای پیشرفت مقاومت به خشکی، نیاز به درک نحوه توارث صفات مؤثر دارد (۴۱). انتخاب غیرمستقیم در نسل‌های اولیه اصلاحی از طریق صفاتی که همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه داشته و وراثت‌پذیری به‌مراتب بیشتر از عملکرد دانه داشته باشند یکی از راه‌کارهای مهم اصلاحی است؛ بنابراین، اطلاع از نحوه توارث و کنترل ژنتیکی صفات مختلف از اهمیت ویژه‌ای در برنامه‌های به‌نژادی برخوردار است. بررسی نحوه توارث صفات در شرایط محیطی متفاوت بیانگر این است که با تغییر شرایط محیطی، نحوه عمل ژن‌ها، برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات تغییر می‌نماید (۹). این موضوع می‌تواند به‌دلیل وجود اثر متقابل بین ژنوتیپ و محیط در شرایط تنش خشکی باشد (۵۲). از آنجایی‌که گزینش برای یک صفت، به سهم نسبی عوامل ژنتیکی و غیر ژنتیکی در بروز اختلافات فنوتیپی بین ژنوتیپ‌های جمعیت بستگی دارد که تحت‌عنوان وراثت‌پذیری بیان می‌شود (۱۶)، به‌نظر می‌رسد بررسی نحوه توارث صفات و اتخاذ راهکار اصلاحی مناسب برای هر شرایط محیطی ضروری باشد. ازآنجایی‌که اصلاح گندم اغلب با روش‌های گزینش بعد از دورگ‌گیری انجام می‌شود و در انتقال ارزش‌ها از والدین به نتاج، اثرات افزایشی مؤثر می‌باشند، لذا قبل از اقدام به گزینش، بررسی نوع عمل ژن‌های دخیل و محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی صفات موردنظر حائز اهمیت است. تجزیه میانگین نسل‌ها که برآوردهایی از اثرات اصلی و اثرات متقابل را فراهم می‌کند به شناخت نمود عملکرد والدین مطلوب جهت استفاده در تلاقی‌ها و پتانسیل تلاقی‌هایی که

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]
[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

برای بهره‌گیری از هتروزیس انتخاب می‌شوند، کمک می‌کند (۵۳). این روش توسط محققین متعددی در ارزیابی توارث صفات در گیاهان زراعی مثل گندم (۲۴) و برنج (۳۴) مورد استفاده قرار گرفته است. برآورد اپیستازی بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها معتبرتر از برآورد آن بر مبنای اجزای واریانس است (۲۵). همچنین تجزیه میانگین نسل‌ها ابزار قدرتمندی در توجیه رفتار ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی به شمار می‌رود.

هدف از این تحقیق، تعیین پارامترهای ژنتیکی اصلاحی، میزان وراثت‌پذیری عمومی، خصوصی، درجه غالبیت و انحراف غالبیت و تعیین روش‌های اصلاحی مناسب برای صفات مهم زراعی گندم در دو شرایط آبیاری معمولی و تنش کمبود آب در پایان فصل می‌باشد.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش از دو ژنوتیپ گندم والدی Gaspard، رقم پاییزه پر محصول ولی حساس به خشکی و لاین بهاره DN_{11}، با عملکرد بالاتر نسبت به Gaspard ولی متحمل به خشکی جهت انجام تلاقی استفاده شد و در سال‌های زراعی ۹۱-۹۰ و ۹۲-۹۱ نسل‌های تفکیک F_1، F_2، F_3، BC_1 و BC_2 تولید شدند.

ارزیابی نسل‌ها در مزرعه پژوهشی پژوهشکده کشاورزی هسته‌ای کرج (۳۶ درجه و ۴۹ دقیقه شمال و ۵۰ درجه و ۴۴ دقیقه شرق با ارتفاع ۱۲۷۵ متر از سطح دریا) در دو سال زراعی ۹۳-۹۲ و ۹۴-۹۳ انجام گرفت. میانگین بارندگی در سال زراعی ۹۳-۹۲ و ۹۴-۹۳ به‌ترتیب ۱۷۴/۸ و ۱۶۲/۷ میلی‌متر بود. هفت نسل مورد استفاده در دو آزمایش مجزا در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی در سه تکرار در پاییز کشت شدند. نسل‌های کشت‌شده در بهار تحت دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل مقایسه شدند. آخرین آبیاری در شرایط کمبود آب درست قبل از مرحله شروع گرده‌افشانی انجام شد؛ اما برای شرایط با آبیاری نرمال دو نوبت آبیاری بیشتر در مراحل دانه‌بندی و پر شدن دانه نیز انجام گرفت. در این آزمایش هرکدام از والدین در چهار خط، F_1 در سه خط، F_2 همراه با نسل‌های بک کراس هرکدام در چهار خط و در آخر نسل F_3 به‌صورت ۵۰ خط کشت شدند (۵۰ خانواده F_3). لازم به ذکر است که نقشه آزمایش در هر دو شرایط کشت و در هر دو سال یکسان بود. در هر خط به طول ۵۰ سانتی‌متر بذور بافاصله ۱۰ سانتی‌متر روی خط کشت شدند. برای اندازه‌گیری صفات در هر تکرار، از هرکدام از نسل‌های بدون تفرق (والدین و F_1) هرکدام ۱۰ بوته، نسل F_2 ۴۰ بوته، هرکدام از نسل‌های بک کراس ۲۵-۳۰ بوته و درنهایت از هرکدام از خانواده‌های F_3، ۴ تا ۵ بوته (درمجموع ۲۰۰ الی ۲۵۰ بوته) به‌تصادف انتخاب شد.

صفات مورد اندازه‌گیری شامل ارتفاع بوته، تعداد سنبلچه در سنبله اصلی، طول سنبله، تعداد سنبله، تعداد دانه در سنبله اصلی، عملکرد دانه تک بوته، وزن صد دانه، عملکرد بیولوژیکی، وزن حجمی و شاخص برداشت بودند. برای اندازه‌گیری طول از خط‌کش میلی‌متری و برای اندازه‌گیری قطر از کولیس دیجیتال استفاده شد.

پس از جمع‌آوری اطلاعات ابتدا آزمون نرمال بودن داده‌ها از طریق روش‌های آماری صورت گرفت. سپس تجزیه واریانس وزنی داده‌ها به‌صورت تجزیه مرکب هفت نسل برای دو سال و شرایط آزمایشی نرمال و تنش کمبود آب انجام شد. مقایسات میانگین با استفاده از آزمون دانکن انجام شد. در تجزیه‌های ژنتیکی، در ابتدا کفایت مدل افزایشی غالبیت از طریق آزمون کفایت مقیاس[1] و سپس با استفاده آزمون مشترک وزنی (کای اسکوئر) موردبررسی قرار گرفت. تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها به روش کمترین مربعات وزنی انجام شد. با استفاده از اجزای واریانس محاسبه‌شده از تجزیه واریانس نسل‌ها مقادیر وراثت‌پذیری‌های عمومی و خصوصی، درجه غالبیت و انحراف غالبیت محاسبه شدند. برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به‌دلیل تفاوت واریانس‌ها در هر نسل، از روش کمترین مربعات وزنی استفاده شد. برای محاسبات تجزیه واریانس و محاسبه پارامترهای ژنتیکی از نرم‌افزارهای Exell و SAS استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب برای والدین و نسل‌های حاصل از تلاقی در دو شرایط تنش کمبود آب انتهای فصل و آبیاری معمولی برای صفات موردبررسی در جدول ۱ آمده است. بین دو محیط ازنظر وزن حجمی، صفات وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه تک بوته اختلاف معنی‌دار وجود داشت؛ همچنین نتایج مقایسات میانگین، کاهش معنی‌دار برای صفات اشاره‌شده و کاهش غیر معنی‌دار برای صفات طول خوشه، تعداد سنبلچه در سنبله و شاخص برداشت در شرایط کمبود آب انتهای فصل نشان داد؛ به‌عبارت‌دیگر اثر سوء کمبود آب پس از گرده‌افشانی منجر به کاهش در اکثر صفات شده است. بین نسل‌های موردبررسی ازلحاظ تمامی صفات اختلاف معنی‌دار مشاهده شد که نشان‌دهنده وجود تنوع بین نسل‌های مورد بررسی است. اثر متقابل نسل×محیط در صفات وزن ۱۰۰ دانه و وزن حجمی معنی‌دار بود. با توجه به معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل× محیط برای این صفات امکان انجام تجزیه ژنتیکی در هرکدام از شرایط محیط نرمال و تنش کمبود آب انتهای فصل وجود دارد. در صفاتی که اثر متقابل نسل× محیط معنی‌دار نیست واکنش ژنوتیپ‌ها در دو شرایط آزمایش یکسان بوده است؛ بنابراین در این صفات می‌توان دو محیط را یکسان فرض کرد و کلیه داده‌ها را برای انجام یک تجزیه ژنتیکی کلی به‌کار برد. با توجه به میانگین صفات در نسل‌های مورد بررسی مشخص می‌شود که در اکثر صفات، تنش کمبود آب باعث کاهش شده است به‌طوری‌که در برخی از صفات این کاهش معنی‌دار و در برخی دیگرغیرمعنی‌دار است. محمدی و همکاران (۴۰) گزارش کردند که به‌دلیل اینکه مواد غذایی به‌صورت محلول در آب جذب گیاه می‌شوند، بنابراین، محدودیت در منابع آبی منجر به محدودیت در کلیه منابع غذایی شده و گیاه مجبور به کم

1- Joint scaling test

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

کردن رشد رویشی و اتمام زودهنگام مرحله رویشی و شروع مرحله زایشی می‌گردد و درنتیجه ارتفاع بوته، طول سنبله اصلی، عملکرد کاه و حتی طول ریشک کاهش می‌یابد. با کاهش این صفات سطح فتوسنتز کننده هم کاهش پیدا کرده و متعاقب آن عملکرد کاهش می‌یابد. یک دوره کوتاه تنش آب در زمان گرده‌افشانی موجب کاهش شدید تعداد گل‌هایی می‌شود که قابلیت تبدیل‌شدن به دانه را دارند این دوره بحرانی در غلات با ظهور سلول‌های مادر گرده شروع‌شده و بعد از گرده‌افشانی به پایان می‌رسد (۲۳)؛ بنابراین در مرحله زایشی، رشد گیاهان حساسیت ویژه‌ای به کمبود آب دارد (۵۵).

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب در دو شرایط محیطی همراه با مقایسات میانگین نسل‌ها و محیط‌ها

Table 1. Combined analysis of variance in two environmental conditions, with mean comparisons of generations and environments

درجه آزادی		وزن حجمی	شاخص برداشت	عملکرد بیولوژیکی	تعداد دانه در سنبله	عملکرد دانه تک بوته	تعداد سنبلچه در سنبله	طول سنبله	تعداد سنبله	ارتفاع بوته	وزن ۱۰۰ دانه
سال	۱	-	۰/۳۸	۸/۴۱	۰/۲۷۶	۲/۱۲	۱۸/۳۱**	۰/۲۷۷	۰/۱۳۳	۰/۱۴۴	۱/۳۱
محیط	۱	-	۰/۴۵	۰/۰۵۶	۰/۲۱۱	۴/۵۵*	۰/۴۵۸	۰/۶۱۸	۰/۰۴۹	۰/۲۶۸	۱۵/۲**
سال × محیط	۱	-	۰/۲۶	۱/۶۳	۰/۰۷۵	۰/۲۸	۰/۷۰۶	۰/۲	۰/۰۰۸	۰/۱۷۴	۰/۰۳۶
خطا	۸	۰/۱	۰/۲۴۶	۱/۹۶	۱/۳۵	۱/۰۸	۰/۷۰۹	۱/۳۱۶	۰/۶۸	۶/۳۹	۰/۰۶۳
نسل	۶	۹/۵۳*	۰/۱۵۵**	۰/۵۹*	۱/۲۳*	۲/۳۶**	۱/۸۵**	۸/۱۹**	۰/۶۹**	۱۲/۱۳**	۱/۳۲**
نسل×سال	۶	-	۰/۰۱۵	۱/۸۸**	۰/۷۷	۰/۶۰۸*	۰/۹۷۷*	۰/۵۶*	۰/۸۱**	۱/۸۹*	۰/۷۶**
نسل×محیط	۶	۰/۷۳*	۰/۰۴۲	۰/۵۶	۰/۱۶	۰/۴۹	۰/۵۶۸	۰/۲۳	۰/۳۴	۰/۹۲	۰/۵۷*
نسل×سال×محیط	۶	-	۰/۰۳۹	۰/۶۷	۰/۱۸	۰/۲	۰/۱۶۷	۰/۴۹۶	۰/۳۶	۰/۱۶	۰/۱۳
خطا	۴۸	۰/۲۳	۰/۰۱۶	۰/۲۹	۰/۵۴	۰/۲۵۶	۰/۳۷۶	۰/۲۳	۰/۱۵	۰/۷۸	۰/۲۳۳
CV٪		۹/۱۲	۳۰	۰/۷۱	۰/۹۸	۱/۴۳	۲/۷۱	۴/۲۳	۲/۲۶	۱/۰۴	۱۳/۰۸

مقایسات میانگین شرایط محیطی در صفات مورفولوژیک و عملکردی

واحد	cm^3	%	gr / plant		gr / plant		Cm		cm	gr / plant
تنش کمبود آب	۵/۲۵^{b}	۰/۳۹^{a}	۷۷/۶۶^{a}	۷۵/۹۴^{a}	۳۳/۳۶^{b}	۲۲/۴^{a}	۱۱/۰۹۷^{a}	۱۷/۶۷^{a}	۸۶/۹۳^{a}	۳/۵۱^{b}
آبیاری نرمال	۵/۳۶^{a}	۰/۴۳^{a}	۷۵/۶۶^{a}	۷۵/۴۵^{a}	۴۰/۸۶^{a}	۲۲/۸۱^{a}	۱۱/۵۵^{a}	۱۷/۰۴^{a}	۹۰/۷۸^{a}	۳/۹۱^{a}

مقایسات میانگین نسل‌ها در صفات مورفولوژیک و عملکردی

واحد	cm^3	%	gr / plant		gr / plant		Cm		cm	gr / plant
Gaspard	۵/۶۳^{a}	۰/۳۷۶^{b}	۷۰/۹۳^{bc}	۷۱/۴۵^{b}	۳۳/۲۵^{b}	۲۲/۹۲^{ab}	۱۰/۴۱^{d}	۱۶/۹۳^{b}	۸۲/۹^{a}	۳/۵۴^{dc}
DN_{11}	۵/۰۸^{d}	۰/۴۷^{a}	۷۸/۱۸^{ab}	۷۳/۵۷^{b}	۴۳/۲^{a}	۲۲/۱۸^{bc}	۱۲/۲۵^{a}	۱۹/۳۵^{a}	۹۱/۷^{bc}	۳/۸۵^{a}
F_1	۵/۳۳^{c}	۰/۴۶^{a}	۸۱/۵۲^{a}	۷۶/۷۳^{b}	۴۳/۹۳^{a}	۲۳/۲۴^{a}	۱۱/۵۵^{b}	۱۸/۸۷^{a}	۹۸/۱^{a}	۳/۷۸^{ab}
F_2	۵/۲۷^{c}	۰/۳۹^{a}	۷۴/۸a^{bc}	۷۲/۷۵^{b}	۳۲/۱۶^{b}	۲۲/۷^{abc}	۱۱/۱۳^{c}	۱۴/۹^{bc}	۸۶/۷^{a}	۳/۵۲^{c}
F_3	۵/۳۱^{c}	۰/۴۳^{a}	۶۷/۰۴c	۷۵/۵^{b}	۳۴/۶^{b}	۲۲/۲۹^{bc}	۱۰/۸۴^{c}	۱۵/۹۹^{bc}	۸۱/۶^{b}	۳/۳^{bcd}
BC_1	۵/۴۷^{b}	۰/۴^{a}	۷۸/۰۴ ^{ab}	۷۹/۴۵^{ab}	۳۳/۶۸^{b}	۲۱/۹۱^{c}	۱۱/۵۴^{b}	۱۴/۴۱^{c}	۸۴/۹^{b}	۳/۷۲^{abc}
BC_2	۵/۰۹^{d}	۰/۴۳^{a}	۷۲/۲۱^{abc}	۸۴/۹۴^{a}	۳۴/۴۲^{b}	۲۱/۲۸^{bc}	۱۰/۹۱^{c}	۱۶/۴۵^{bc}	۸۳/۸^{c}	۳/۷۲^{ab}

میانگین‌هایی که دارای حداقل یک حرف مشابه می‌باشند اختلاف معنی‌داری باهم ندارند

** و *: معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد به ترتیب

وزن صد دانه

با توجه به میانگین‌های برآورد شده برای صفت وزن ۱۰۰ دانه نسل‌های گندم در دو محیط و کمبود آب انتهای فصل (جدول ۱) مشاهده شد که تنش باعث کاهش معنی‌دار این صفت شده است. وزن هزار دانه یکی از اجزای مهم عملکرد گندم بوده و تحت‌تأثیر خصوصیات ژنتیکی گیاه ازنظر پتانسیل تولید تعداد دانه در سنبله، رقابت دانه‌ها به‌عنوان مخازن اصلی گیاه، طول دوره پر شدن دانه و شرایط محیطی قبل و بعد از گرده‌افشانی و اثرات متقابل آن‌ها قرار دارد (۵۱). اختلاف بین نسل‌ها در سطح ۱٪ معنی‌دار و اثر متقابل نسل×محیط در سطح ۵٪ معنی‌دار بود. به‌همین دلیل می‌توان برای هرکدام از محیط‌ها تجزیه ژنتیکی جداگانه انجام داد.

در مورد این صفت، در هر دو شرایط محیطی معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی- غالبیت و معنی‌دار شدن آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از ناکافی بودن مدل افزایشی-غالبیت برای توجیه تغییرات ژنتیکی بود (جدول ۲). در شرایط تنش مدل پنج پارامتری (m-d-h-i-l) انتخاب شد که پارامتر i در آن غیر معنی‌دار بود. مثبت بودن علامت h حاکی از وجود غالبیت نسبی در جهت افزایش وزن ۱۰۰ دانه می‌باشد. یکسان بودن علامت‌های h و l نشان‌دهنده اپیستازی تکمیلی است. در شرایط نرمال مدل پنج پارامتری (m-d-h-j-l) برگزیده شد که در این مدل پارامترهای d و j غیر معنی‌دار بودند. علامت مخالف h و l نشان‌دهنده اپیستازی مضاعف و پیچیدگی توارث این صفت است. این نوع از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد. وضعیت اثر غالبیت در دو شرایط محیطی متفاوت است به‌نحوی‌که در شرایط تنش علامت مثبت حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش وزن ۱۰۰ دانه و در شرایط نرمال علامت منفی حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش وزن ۱۰۰ دانه است (جدول ۳). اصولاً با توجه به اثر اپیستازی و همچنین کفایت نداشتن مدل افزایشی-غالبیت می‌توان بیان کرد که هرچه عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده صفات افزایش می‌یابند تعداد اثر متقابل بین آن‌ها نیز بیشتر می‌شود (۱۹).

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

نتایج حاصل از این تحقیق با نتایج چودهری و همکاران (۶) مطابقت دارد. این محققین با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در سه تلاقی گندم، نحوه توارث تعدادی از صفات کمی ازجمله عملکرد و اجزاء آن را موردبررسی قرار دادند که هم آزمون وزنی و هم آزمون مقیاس مشترک، حضور عمل اپیستازی را در کنترل اکثر صفات و در هر سه تلاقی آشکار ساخت.

جدول ۲- آزمون‌های کفایت مقیاس و آزمون سه پارامتری

Table 2. Joint scaling test and three parametric test

صفت	شرایط	آزمون سه پارامتری (X^2)	آزمون‌های کفایت مقیاس			
			D	C	B	A
وزن هزاردانه	تنش	۵۸/۴۸**	-۰/۲۷*±۰/۱	-۱/۰۸**±۰/۱۷.	-۰/۳۸**±۰/۰۸	-۰/۴**±۰/۰۶
	نرمال	۱۱/۲۹*	-۰/۱۳±۰/۱۵	-۰/۴۷±۰/۲۵	-۰/۲۳*±۰/۱۰۶	-۰/۳**±۰/۰۱۷
ارتفاع بوته	مجموع	۳۲۰/۴۷**	-۲۰/۹**±۲/۳	-۹/۶*±۳/۹	-۲۳/۳**±۱/۶۷	-۱۹/۸**±۱/۸
تعداد سنبله	مجموع	۹۱/۷۸**	-۴/۳**±۱/۲	-۹/۹**±۱/۹	-۳/۷**±۱	-۸/۵**±۱/۰۷
طول سنبله	مجموع	۹۱/۷۸**	-۴/۳**±۱/۲	-۹/۹**±۱/۹	-۳/۷**±۱	-۸/۵**±۱/۰۷
تعداد سنبلچه در سنبله	مجموع	۹۱/۷۸**	-۴/۳**±۱/۲	-۹/۹**±۱/۹	-۳/۷**±۱	-۸/۵**±۱/۰۷
تعداد دانه در سنبله	مجموع	۳۲/۱۲**	۵/۸۴**±۲/۷	-۷/۵۴±۴/۲۶	۵/۵۲**±۲/۲۸	۸/۵**±۲/۲
عملکرد دانه تک بوته	مجموع	۳۲/۱۲**	۵/۸۴**±۲/۷	-۷/۵۴±۴/۲۶	۵/۵۲**±۲/۲۸	۸/۵**±۲/۲
عملکرد بیولوژیک	مجموع	۷۹/۴**	-۱۴/۵**±۲/۸	-۴۵/۸**±۴/۶	-۲۷/۴**±۲/۲	-۲۶/۵**±۲/۵
شاخص برداشت	مجموع	۲۰/۱**	-۰/۰۲±۰/۰۲۶	۰/۰۱۵±۰/۰۴۴	۰/۰۸۴**±۰/۰۲۴	۰/۰۰۷۲±۰/۰۲۳
وزن حجمی	تنش	۱۴/۶۲**	۰/۰۴۲±۰/۱	-۰/۵**±۰/۱۲	۰/۰۲۱±۰/۱	-۰/۰۹±۰/۰۹
	نرمال	۴۷/۷۲**	۰/۰۴۷±۰/۱	-۰/۲۱±۰/۱۲	-۰/۴۹**±۰/۰۱	-۰/۰۶±۰/۰۸

** و *: معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد به ترتیب

جدول ۳- تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از روش کمترین مربعات وزنی

Table 3. Generation means analysis with using of least squares weight

صفت	شرایط	l	j	i	h	d	M	$\bar{R}^2$	R^2	X^2 (df)
وزن صد دانه	تنش	۰/۷**±۰/۲	-	۰/۰۹±۰/۰۵	۰/۵۳**±۰/۲	۰/۲۵**±۰/۰۳	۳/۵**±۰/۰۵	۰/۹۶	۰/۹۹	۱/۶(۲)
	نرمال	۰/۵**±۰/۱۵	۰/۰۷±۰/۱۴	-	-۰/۴*±۰/۱۶	۰/۰۳±۰/۰۳۸	۳/۹۹**±۰/۰۳	۰/۹۸	۰/۹۹	۰/۰۹(۲)
ارتفاع بوته	مجموع	۳۹/۲**±۳/۱	۴/۰۲±۲/۲	-۱/۹*±۰/۸۹	-۳۲/۳**±۳/۵۴	۵/۲**±۰/۴۹	۸۷/۷**±۰/۸	۰/۱۲	۰/۸۸	۶۶/۸**(۱)
تعداد سنبله	مجموع	۱۱/۸**±۱/۳	۴/۶۷**±۱/۴	-	-۱۰/۹**±۱/۴	۱**±۰/۳	۱۷/۸**±۰/۲۷	۰/۹۸۷	۰/۹۹۶	۱/۷ (۱)
طول سنبله	مجموع	-۰/۴۸±۰/۳	-۰/۰۳±۰/۲	۰/۴**±۰/۰۸	۰/۲۳±۰/۳۳	۰/۸۵**±۰/۰۵	۱۰/۸**±۰/۱	۰/۷۸	۰/۹۶	۸/۲** (۱)
تعداد سنبلچه در سنبله	مجموع	۷/۴**±۰/۶	۰/۱۶±۰/۴	-۱/۱۶**±۰/۲	-۷/۹**±۰/۶۶	-۰/۲۵**±۰/۱	۲۳/۷**±۰/۲	۰/۴۶	۰/۹۱	۱۸/۱** (۱)
تعداد دانه در سنبله	مجموع	-۱۲**±۳/۷	۳/۲±۲/۹	۳**±۱/۱۶	۱۹/۰۶**±۴/۴	۰/۲۱±۰/۸	۷۱**±۱/۰۴	۰/۶۵	۰/۸۱	۱۹/۸** (۱)
عملکرد دانه تک بوته	مجموع	۲۳/۷**±۳/۲	-۷/۴*±۳	-	-۱۸/۵**±۳/۳	۴/۶**±۰/۸	۵۶/۶**±۰/۷	۰/۹۵	۰/۹۹	۱/۶ (۲)
عملکرد بیولوژیک	مجموع	۵۲/۷**±۷/۹	-	-۰/۹۴±۲/۳۱	-۴۷/۹**±۹/۱	۱/۷۱±۱/۲	۸۰/۵**±۲/۱۵	۰/۹۷	۰/۹۹	۰/۷۷ (۲)
شاخص برداشت	مجموع	-۰/۱۱**±۰/۰۴	-۰/۰۸*±۰/۰۳	۰/۳۶**±۰/۰۱۱	۰/۱۶**±۰/۰۴	۰/۳۲**±۰/۰۰۸	۰/۴۴**±۰/۰۱	۰/۸۵	۰/۹۸	۰/۸۸ (۱)
وزن حجمی	تنش	۰/۱۳±۰/۱۵	-۰/۱۳±۰/۱۵	-۰/۰۹±۰/۰۵	-۰/۰۴±۰/۲	۰/۲**±۰/۰۴	۵/۳**±۰/۰۴	۰/۷۵	۰/۹۶	۴/۱(۱)
	نرمال	۰/۶۲**±۰/۱۲	۰/۴۳**±۰/۱	-۰/۱۴**±۰/۰۳۶	-۰/۸**±۰/۱۴	۰/۳**±۰/۰۲	۵/۵**±۰/۰۳	۰/۸۷	۰/۹۹	۱/۹(۱)

** و *: معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد به ترتیب

M: میانگین، d: اثر افزایشی، h: اثر غالبیت، i: اپیستازی افزایشی در افزایشی، j: اپیستازی افزایشی در غالبیت، l: اپیستازی غالبیت در غالبیت، R^2: ضریب تبیین، X^2 (df): آماره کای اسکور

در هر دو شرایط محیطی واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت بزرگ‌تر بود (جدول ۴) و این مطلب مغایر با نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها است. برآورد اثر افزایشی برای این صفت در شرایط تنش، معنی‌دار ولی در شرایط نرمال غیر معنی‌دار بود ولی در هر دو شرایط از اثر غالبیت کمتر بود. این امر ممکن است ناشی از این مسئله باشد که در تجزیه میانگین نسل‌ها پارامترهای افزایشی و یا اثر متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش‌دهنده صفت در بین والدین است. در صورتی‌که واریانس‌های ژنتیکی به‌وسیله اثر متعادل تحت تأثیر قرار نگرفته و درواقع میانگین مربعات اثر هر مکان ژنی می‌باشند که به‌صورت مجموع اثر افزایشی بیان می‌شوند (۳۲،۳۹). با توجه به منفی بودن پارامتر V_{AD} مشخص شد که در هر دو شرایط محیطی ژن‌های غالب عمدتاً در والد گاسپارد که مقدار کمتری از صفت مذکور را در مقایسه با والد DN_{11} دارا می‌باشد قرار گرفته‌اند. در محیط نرمال واریانس محیطی مقدار زیادی را نشان داد که می‌توان آن را به دوساله بودن آزمایش و اثر متقابل نسبت داد. در هر دو محیط میزان واریانس افزایشی برابر بود ولی واریانس غالبیت در شرایط تنش مقدار بیشتری را نشان داد. محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی و مقایسه آن با وراثت‌پذیری عمومی نیز بیانگر این مطلب است که اثر افزایشی ژنی تقریباً سهم بیشتری از اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفت در هر دو محیط ایفا می‌نماید که با نتایج حاصل از درجه غالبیت نیز مطابقت دارد.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

در شرایط تنش وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نسبت به شرایط نرمال اندکی بیشتر بود. از طرف دیگر کوچک‌تر از یک بودن درجه غالبیت که بیانگر غالبیت نسبی است نشان می‌دهد که اصلاح این صفت با گزینش در نسل‌های ابتدایی در هر دو شرایط محیطی می‌تواند مؤثرتر باشد. این نتیجه با نتایج به‌دست‌آمده از مطالعات مالیک و همکاران (۳۷) در گندم، پراکاش و همکاران (۴۳) و کولاریا و شارما (۳۵) در جو مغایرت دارد ولی با نتایج اقبال و همکاران (۲۷) در گندم و نخجوان و همکاران (۴۲) در جو مطابقت دارد. با توجه به نتایج حاصل می‌توان این‌گونه استنباط کرد که باوجود اختلاف بین دو محیط از نظر میانگین‌ها، روش‌های اصلاحی برای دو محیط یکسان بوده و تفاوتی نمی‌کند و این نوع تنش تفاوتی را در اتخاذ روش اصلاحی برای این صفت ایجاد نمی‌کند.

جدول ۴- محاسبه اجزای واریانس و پارامترهای ژنتیکی با استفاده از روش کمترین مربعات وزنی

Table 4. Computation of variance components and genetic parameters with using of least squre weight

صفت	شرایط	انحراف غالبیت	درجه غالبیت	وراثت پذیری خصوصی	وراثت‌پذیری عمومی	واریانس فنوتیپی	واریانس ژنتیکی	واریانس افزایشی در غالبیت	واریانس غالبیت	واریانس افزایشی	واریانس محیطی
وزن صد دانه	تنش	-۰/۵۷	۰/۵۱	۰/۴۸	۰/۶۱	۰/۲۶۸	۰/۱۶۴	-۰/۰۳۹	۰/۰۳۴۶	۰/۱۲۹۱	۰/۱۰۴۳
	نرمال	-۱/۰۱	۰/۲۷	۰/۴	۰/۴۲	۰/۳۱۵	۰/۱۳۴	-۰/۰۳۴	۰/۰۰۹	۰/۱۲۵	۰/۱۸۱۴
ارتفاع بوته	مجموع	-۰/۲۸	۰/۴۹	۰/۵۱	۰/۶۳	۱۷۷/۸	۱۱۳	-۱۲/۹	۲۲/۵	۹۰/۵	۶۴/۷۵
تعداد سنبله	مجموع	۰/۰۶۷	۱/۱۹	۰/۲۴	۰/۶۷	۶۱/۰۲	۴۱/۰۶	۱/۳۲	۲۳/۲۸	۱۶/۴۶	۱۹/۹۶
طول سنبله	مجموع	۰/۱۳	۰/۷۶	۰/۳۸	۰/۶۲	۱/۶۲	۱/۰۱	۰/۰۶	۰/۳۵	۰/۶	۰/۶۱
تعداد سنبلچه در سنبله	مجموع	-۰/۱۱	۰/۵۸	۰/۵۲	۰/۷	۶/۶۴	۴/۶۵	-۰/۲۳	۱/۱۸	۳/۴۷	۱/۹۹
تعداد دانه در سنبله	مجموع	۰/۳۴	۰/۵۳	۰/۶۸	۰/۵۱	۲۸۴/۶۹	۱۴۵/۵۹	۱۸/۰۷	۲۷/۸۶	۹۹/۶۶	۱۳۹/۱
عملکرد دانه تک بوته	مجموع	-	-	۰/۵۷	۰/۶۴	۴۰۹/۲۶	۲۶۱/۰۶	۲۶/۵۶	-۴۴/۲۶	۲۳۴/۵	۱۴۸/۲
عملکرد بیولوژیک	مجموع	۰/۰۴۲	۰/۹۳	۰/۳۲	۰/۶	۱۱۰۶/۲۸	۶۶۵/۱	۱۴/۰۸	۳۰۹/۳	۳۵۵/۸	۴۴۱/۱۸
شاخص برداشت	مجموع	-	-	۰	۰/۴۳	۰/۰۲۲۸	۰/۰۰۹۸	-۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۹۸	-۰/۰۰۱۵	۰/۰۱۳
وزن حجمی	تنش	-۰/۲۶	۲/۶۴	۰/۱۵	۰/۸۳	۰/۱۲۶	۰/۱۰۴	-۰/۰۰۹	۰/۰۹۱	/۰۱۳	۰/۰۲۲
	نرمال	۰/۱۱	۶/۰۸	۰/۰۲	۰/۸۲	۰/۰۷۵	۰/۰۶۲	۰/۰۰۱۱	۰/۰۵۹۲	۰/۰۰۱۶	۰/۰۱۴

** و *: معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد به ترتیب

ارتفاع بوته

تنش کمبود آب باعث کاهش ارتفاع بوته شده است ولی اختلاف مشاهده‌شده با محیط نرمال معنی‌دار نبود (جدول ۱). در شرایط خشکی اولیه، ژنوتیپ‌های پاکوتاه عملکرد بیشتری نسبت به ژنوتیپ‌های پابلند دارند درحالی‌که شرایط خشکی پایانی فصل یا دیرهنگام، ژنوتیپ‌های پابلند به‌طور معنی‌دار عملکرد دانه بیشتری را نسبت به ژنوتیپ‌های پاکوتاه نشان می‌دهند. این امر می‌تواند به قابلیت بیشتر ژنوتیپ‌های پابلند برای استخراج آب از خاک نسبت داده شود که درنتیجه طول دوره پر شدن دانه‌ها در این ژنوتیپ‌ها کمتر تحت تأثیر خشکی قرار می‌گیرد. در این رابطه آستین (۱) نیز اظهار می‌کند که ممکن است وجود ذخایر بیشتر آسمیلات‌ها در ساقه و مصرف آن‌ها در دوران پر شدن دانه‌ها در شرایط خشکی انتهایی نیز در این رابطه نقش داشته باشند.

اختلاف معنی‌داری ازلحاظ ارتفاع بوته در بین نسل‌های موردمطالعه وجود دارد. ولی اثر متقابل نسل × محیط معنی‌دار نیست بنابراین نیازی به انجام تجزیه ژنتیکی جداگانه برای هر محیط نیست از این‌جهت یک تجزیه ژنتیکی برای دو محیط انجام شد. معنی‌دار شدن تمامی آزمون‌های کفایت مدل افزایشی- غالبیت و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری (جدول ۲)، حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت است. با برازش مدل شش پارامتری و معنی‌دار شدن آزمون کای اسکوئر می‌توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه‌گانه، لینکاژ یا پیوستگی ژنی و یا اثرات مادری در توارث این صفت نقش دارند. با این‌حال تمامی پارامترهای واردشده به مدل به‌جز اثر متقابل **j** معنی‌دار هستند. منفی بودن h در این تلاقی نشان‌دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش ارتفاع بوته است (جدول ۳).

تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد که واریانس محیطی بالا است که می‌تواند با دوساله بودن آزمایش توجیه شود (جدول ۴). واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت بیشتر است. همچنین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نیز نشان می‌دهد که واریانس افزایشی سهم بالایی از واریانس ژنتیکی را به خود اختصاص داده است و این مطلب با توجه به کمتر از یک بودن درجه غالبیت توجیه می‌شود. لذا در اصلاح این صفت با توجه به نتایج حاصل، گزینش در نسل‌های ابتدایی مؤثر است. این مطلب با بررسی‌های عشقی و آخوندووا (۱۴) و نخجوان و همکاران (۴۲) مطابقت دارد ولی با نتایج پراکاش و همکاران (۴۳) و کولاریا و شارما (۳۵) مغایرت دارد. نتایج حاصل از دو تجزیه واریانس و میانگین نسل‌ها اندکی متفاوت است به‌طوریکه در تجزیه میانگین نسل‌ها اثر غالبیت مهم‌تر است ولی در تجزیه واریانس اثر افزایشی نقش مهم‌تری در کنترل ژنتیکی ارتفاع نشان می‌دهد.

تعداد سنبله در بوته

تنش کمبود آب تاثیر معنی‌داری روی این صفت نداشته است (جدول ۱). تعداد سنبله بارور یکی از اجزای مهم عملکرد گندم بوده و تابعی از تراکم بوته و قدرت پنجه‌زنی است. تعداد سنبله در واحد سطح علاوه بر ژنوتیپ، تحت تأثیر تنش خشکی و عملیات زراعی نیز قرار می‌گیرد (۵،۵۰). در مناطقی که تنش خشکی قبل از گلدهی اتفاق می‌افتد واریته‌های پر پنجه تعداد زیادی از پنجه‌های خود را در اثر تنش خشکی

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

قبل از گلدهی از دست می‌دهند و سنبله‌های زنده حاصل از آن‌ها نیز، در مقایسه با واریته‌های کم پنجه، دارای تعداد دانه کمتری می‌باشند؛ اما موقعی که خشکی در اواخر دوره رویش صورت می‌گیرد زیادی تعداد پنجه، بر روی تعداد سنبله در مترمربع تأثیر نداشته و واریته‌های پر پنجه در مقایسه با واریته‌های کم پنجه عملکرد بیشتری تولید می‌نمایند (۳۱). بین نسل‌ها اختلاف معنی‌داری در سطح ۱٪ وجود دارد. معنی‌دار شدن آزمون‌های کفایت مدل افزایشی غالبیت و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). با برازش مدل‌های مختلف، مدل (m-d-h-j-l) بهترین برازش را برای توجیه تغییرات ژنتیکی مشاهده‌شده برای این صفت نشان داد (جدول ۳). در مدل برازش داده‌شده تمامی پارامترهای واردشده به مدل معنی‌دار بودند. با توجه به نتایج حاصل از تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴)، واریانس محیطی از واریانس ژنتیکی کمتر است ولی با توجه به دوساله بودن تحقیق، در مقایسه با اثرات غالبیت و افزایشی میزان بالایی را نشان می‌دهد. از طرف دیگر واریانس غالبیت از واریانس افزایشی اندکی بیشتر است. با توجه به میزان بالای وراثت‌پذیری عمومی و پایین وراثت‌پذیری خصوصی می‌توان به نقش بالای اثرات غالبیت در توارث این صفت پی برد. این موضوع با توجه به درجه غالبیت برآورد شده نیز تائید می‌شود. در کل تاثیر اثرات غالبیت در این صفت چشمگیرتر بوده و استفاده از گزینش‌های انتهایی می‌تواند در اصلاح این صفت مفید باشد.

طول سنبله

تنش کمبود آب انتهای فصل باعث کاهش طول سنبله شده است ولی اختلاف مشاهده‌شده با محیط نرمال معنی‌دار نیست (جدول ۱). برتری عمده گندم‌های دیم در مناطق نیمه‌خشک استرالیا در مقایسه با گندم‌های معمولی، به‌علت توانایی آن‌ها در تولید سنبله‌های طویل‌تر، وزن بیشتر سنبله در زمان باز شدن گل‌ها، تشکیل دانه بیشتر و نسبت زیادتر وزن دانه به سطح برگ پس از باز شدن گل‌ها است (۵۶). رشد و نمو سنبله بهترین مرحله رشد و نمو غلات محسوب می‌شود که همراه با تشکیل اندام‌های زایشی است. طول نهایی آن در ژنوتیپ‌های مختلف و حتی در بین بوته‌های یک ژنوتیپ متفاوت است و به میزان زیاد تحت تأثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرد (۴۵). اختلاف معنی‌داری ازلحاظ این صفت در بین نسل‌های موردمطالعه وجود داشت. معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های کفایت مدل افزایشی-غالبیت و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). با برازش مدل شش پارامتری و معنی‌دار شدن آن می‌توان نتیجه گرفت که علاوه بر اثرات ساده و متقابل غیرآللی، اثرات متقابل سه‌گانه، پیوستگی و اثرات مادری نیز در توجیه تغییرات ژنتیکی این صفت نقش دارند. بااین‌حال در این مدل، اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی× افزایشی معنی‌دار بودند که نشان می‌دهد این اثرات در کنترل این صفت نقش مهمی را ایفا می‌کنند (جدول ۳). اثر متقابل افزایشی× افزایشی ازنظر بهنژادی حائز اهمیت می‌باشد و بیانگر امکان بهبود صفت از طریق گزینش می‌باشد (۵۹،۹). نتایج حاصل از تجزیه واریانس نسل‌ها مشخص می‌کند که واریانس ژنتیکی از واریانس محیطی بیشتر است ولی با توجه به دوساله بودن تحقیق، میزان زیادی از واریانس فنوتیپی را به خود اختصاص می‌دهد (جدول ۴). همچنین واریانس افزایشی از واریانس غالبیت بزرگ‌تر است. با توجه به نتایج حاصل از تجزیه واریانس و تجزیه میانگین نسل‌ها مشخص می‌شود که نتایج باهم در یک راستا بوده و هر دو تجزیه به نقش بیشتر اثرات افزایشی در توارث این صفت اشاره دارند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی نشان‌دهنده نقش متوسط به بالای اثر ژنتیکی در کنترل این صفت است. اکرم و تاناچ (۲۶) در گندم دوروم قابلیت توارث عمومی را برای ارتفاع بوته ۰/۸۵ و طول سنبله ۰/۶۶ گزارش کردند که نسبت به نتایج این تحقیق اندکی بیشتر است. محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی و مقایسه آن با وراثت‌پذیری عمومی بیانگر این مطلب است که اثر افزایشی ژن‌ها سهمی بیشتر از اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت در شرایط نرمال ایفا می‌نماید که با نتایج حاصل از محاسبه درجه غالبیت کمتر از یک مطابقت دارد. این موضوع با نتایج به‌دست‌آمده توسط کمالی‌زاده و همکاران (۲۹) و خان و همکاران (۳۳) مطابقت دارد. با توجه به نتایج حاصل از تجزیه میانگین و تجزیه واریانس نسل‌ها به‌نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت، گزینش در نسل‌های اولیه مؤثرتر باشد.

تعداد سنبلچه در سنبله

تنش کمبود آب انتهای فصل باعث کاهش غیر معنی‌دار در تعداد سنبلچه در سنبله گردید. ازنظر این صفت بین نسل‌ها در سطح ۱٪ اختلاف معنی‌دار وجود داشت (جدول ۱). معنی‌دار شدن تمامی آزمون‌های کفایت مدل افزایشی- غالبیت و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). با برازش مدل شش پارامتری و معنی‌دار شدن آزمون کای اسکوئر می‌توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه‌گانه، پیوستگی ژنی و یا اثرات مادری نیز در توارث این صفت نقش دارند (جدول ۳). با این‌حال تمامی پارامترهای واردشده در مدل به‌جز اثر متقابل افزایشی×غالبیت معنی‌دار بودند. همچنین اثر متقابل افزایشی×افزایشی در سطح ۱٪ درصد معنی‌دار شد. این اثر ازنظر به‌نژادی حائز اهمیت است و بیانگر امکان بهبود صفت از طریق گزینش می‌باشد. نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴) نشان داد که واریانس محیطی با وجود دوساله بودن تحقیق از واریانس ژنتیکی کمتر بوده که نشان‌دهنده نقش کمتر محیط در توارث این صفت است. واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت بیشتر و متوسط غالبیت از یک کمتر است. با توجه به میزان بالای وراثت‌پذیری عمومی مشخص می‌شود که ژنتیک نقش بیشتری در کنترل این صفت در هر دو شرایط محیطی دارد. از طرفی وراثت‌پذیری خصوصی بالا نشان می‌دهد که اثر افزایشی نقش مهمی در کنترل ژنتیکی این صفت دارد و اختلاف اندک وراثت‌پذیری

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

عمومی و خصوصی این نقش را بسیار بیشتر نشان می‌دهد. با توجه به نتایج حاصل به‌نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت گزینش در نسل‌های ابتدایی مؤثرتر باشد.

تعداد دانه در سنبله

اختلاف مشاهده‌شده بین دو محیط از نظر تعداد دانه در سنبله معنی‌دار نیست. از طرفی بین نسل‌ها در سطح ۵٪ اختلاف معنی‌دار وجود داشت (جدول ۱). معنی‌دار شدن برخی آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی غالبیت و همچنین معنی‌دار شدن آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). با برازش مدل شش پارامتری و معنی‌دار شدن آزمون کای اسکوئر می‌توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه‌گانه، لینکاژ یا پیوستگی ژنی و یا اثرات مادری در توارث این صفت نقش دارند. در این مدل پارامترهای m، h، i و l معنی‌دار و پارامترهای d و j غیر معنی‌دار بودند (جدول ۳). کولاکو (۸) نیز در آزمایشی که به‌منظور گزینش، بر اساس عملکرد و اجزاء آن که در یک جمعیت گندم زمستانه انجام داد نتیجه گرفت که عمل اپیستازی ژن در وراثت وزن دانه، ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله نقش دارد. با توجه به نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴)، واریانس محیطی اختلاف اندکی با واریانس ژنتیکی داشته است که نشان می‌دهد محیط تاثیر زیادی در توارث این صفت دارد. واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت بیشتر بوده و درجه غالبیت نیز کمتر از یک بود که نشانگر غالبیت نسبی در توارث این صفت است. با توجه به پایین بودن وراثت‌پذیری عمومی مشخص است که ژنتیک نقش متوسطی در کنترل این صفت دارد. با این‌حال به‌نظر می‌رسد که اثرات افزایشی نقش زیادی در کنترل ژنتیکی این صفت دارند بخصوص اختلاف اندک وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این نقش را بسیار بیشتر نشان می‌دهد. این میزان وراثت‌پذیری برای این صفت در نتایج تحقیقات دیگر محققین نیز گزارش شده است به‌طوریکه حمزه و همکاران (۲۲) میزان وراثت‌پذیری خصوصی را ۳۳٪، فروزان فر و همکاران (۱۸) برای دو تلاقی مختلف به‌ترتیب ۲۳٪ و ۳۹٪ و شیرکوند و همکاران (۵۴) برای دو تلاقی به‌ترتیب ۸٪ و ۲۲٪ گزارش کرده‌اند. با توجه به نتایج حاصل بهتر است علاوه بر اصلاح از طریق گزینش ابتدایی از گزینش در نسل‌های انتهایی نیز استفاده کرد.

عملکرد دانه تک بوته

اختلاف بین دو محیط از نظر عملکرد دانه تک بوته معنی‌دار بود و شرایط تنش باعث کاهش ۸ گرم در بوته در این صفت گردید. جیونتا و همکاران (۲۰) گزارش کرده‌اند که تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در گیاه می‌شود. کمبود آب در مرحله گرده‌افشانی از طریق کاهش تعداد پنجه‌ها و تعداد سنبلچه‌های بارور منجر به کاهش عملکرد می‌شود. بین نسل‌ها در سطح ۱٪ اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. تمامی آزمون‌های کفایت مدل افزایشی و غالبیت و آزمون کای اسکوئر معنی‌دار بودند بنابراین می‌توان استنباط نمود که علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت اثرات متقابل نیز در توارث این صفت نقش دارند (جدول ۲). پس از برازش مدل‌های مختلف، مدل پنج پارامتری (m-d-h-j-l) بهترین برازش را نشان داد و مشخص شد که تمامی پارامترهای واردشده در مدل معنی‌دار بودند (جدول ۳). همچنین معنی‌دار شدن اثر متقابل j حاکی از این است که این اثر متقابل به‌وسیله گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نیست. با توجه به نتایج حاصل از تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴) مشخص می‌شود که واریانس محیطی تفاوت اندکی با واریانس ژنتیکی دارد و نشان می‌دهد که محیط در توارث این صفت نقش زیادی دارد. بالا بودن واریانس محیطی می‌تواند به دلیل دوساله بودن آزمایش و معنی‌دار بودن اختلاف مشاهده شده بین محیط نرمال و تنش باشد. از طرفی، واریانس غالبیت نسبت به واریانس افزایشی اندکی بیشتر است. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی میزان متوسط و کمی را نشان می‌دهند که با بالا بودن میزان واریانس محیطی قابل توجیه است. درجه غالبیت اندکی بزرگ‌تر از یک است که نشان‌دهنده وجود رابطه غالبیت است و پایین بودن میزان وراثت‌پذیری خصوصی را توجیه می‌کند. با توجه به نتایج حاصل، اصلاح از طریق گزینش بعد از دورگ گیری برای این صفت می‌تواند مؤثر باشد. این نتایج با نتایج پراکاش و همکاران (۴۳) و کولاریا و شارما (۳۵)، شیرکوند و همکاران (۵۴) و سانگ وان و چودهری (۴۹) مطابقت و با نتایج بورقی و پرین زین (۴)، کولاکو (۸) و جوشی و همکاران (۲۸) مغایرت دارد. بیکر (۲) هر دو اثر افزایشی و غیر افزایشی را به یک اندازه در کنترل عملکرد مؤثر می‌داند. طالعی و بیگی (۵۷) گزارش کردند که در کنترل صفات عملکرد و ارتفاع هر دو اثر افزایشی و غیر افزایشی نقش دارند. به‌نظر می‌رسد نوع مواد ژنتیکی، شرایط آزمایش و میزان تنوع ژنتیکی در برآورد اثرات تأثیرگذار هستند.

عملکرد بیولوژیکی

اختلاف مشاهده‌شده بین دو شرایط محیطی از نظر این صفت معنی‌دار نیست. بین نسل‌ها اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ مشاهده می‌شود (جدول ۱). معنی‌دار شدن همه آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی غالبیت و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری، حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). با برازش مدل‌های رگرسیونی مختلف مدل پنج پارامتری (m-d-h-i-l) بهترین برازش را برای این صفت نشان داد. در این مدل پارامترهای m، h و l معنی‌دار بودند. علامت متضاد d و i نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت است. این نتایج نشان می‌دهد که در کنترل توارث این صفت اثرات ساده و متقابل غالبیت نقش بیشتری دارند (جدول ۳). تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴) نتایج متفاوتی را نسبت به تجزیه میانگین نسل‌ها نشان می‌دهد. به‌طوری‌که واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت است. این عدم انطباق احتمالاً می‌تواند ناشی از وجود پراکندگی ژنی باشد که باعث کوچک شدن اثرهای افزایشی برآورد شده می‌شود ولی روی واریانس افزایشی تاثیر ندارد. داندا و ستی (۱۰) نیز در مطالعه خود به این تناقض دست یافتند. اصولاً تخمین اثرهای مختلف ژنی با صادق بودن فرضیاتی از قبیل تفرق

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

دیپلوئیدی، هموزیگوت بودن والدین، عدم وجود آلل‌های چندگانه، عدم وجود پیوستگی ژنی و عدم وجود اثر متقابل محیط×ژنوتیپ قابل دستیابی است. دو فرض اول در جمعیت‌های گندم صادق است اما در مورد سایر فرضیات، هرگونه انحرافی از آن‌ها منجر به برآوردهای ناصحیح از اثرهای ژنی می‌شود. واریانس محیطی از واریانس ژنتیکی کمتر است. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی نشان می‌دهد که اثرات افزایشی نقشی برابر با اثرات غیر افزایشی در کنترل این صفت دارند. همچنین درجه غالبیت نزدیک یک است. به‌همین دلیل می‌توان گزینش را در نسل‌های ابتدایی و انتهایی توصیه کرد. این نتایج مطابق با نتایج گل پرور و همکاران (۲۱) و مغایر با نتایج اهدایی و وینز (۱۲) است. داندا و ستی (۱۰) برای محیط تنش خشکی عمل افزایشی ژن و وراثت‌پذیری بالا را مشاهده کردند. تفاوت با نتایج را می‌توان به‌دلیل مواد ژنتیکی و شرایط محیطی متفاوت دانست که در مطالعات مختلف مورد استفاده قرار می‌گیرد.

شاخص برداشت

اختلاف مشاهده‌شده بین دو محیط ازنظر شاخص برداشت معنی‌دار نبود ولی شرایط تنش کاهش ۴ درصدی را برای این صفت نشان داد. اختلاف بین نسل‌ها در سطح ۱٪ معنی‌دار بود (جدول ۱). شاخص برداشت بیانگر توان ارقام در اختصاص دادن بیشتر مواد فتوسنتزی در جهت تولید عملکرد (دانه) است. تنش کمبود آب باعث کاهش شاخص برداشت در نسل‌های موردمطالعه شد (البته به‌جز لاین DN_{11}) و ازنظر این خصوصیت در هر دو محیط نرمال و تنش کمبود آب بین ارقام و نسل‌های موردمطالعه تنوع وجود داشت. در شرایط مطلوب واریته‌های پاکوتاه جدید به‌دلیل دارا بودن شاخص برداشت بالا، عملکرد دانه بهتری نسبت به واریته‌های قدیمی و پابلند تولید می‌نمایند (۱۷)؛ اما تحت شرایط کمبود آب گیاهان پابلند عملکرد دانه بهتری نسبت به پاکوتاه دارند زیرا وزن خشک بخش هوایی با کاهش ارتفاع نقصان می‌یابد و شاخص برداشت بیشتر ارقام پاکوتاه با توجه به کاهش شدید وزن خشک بخش هوایی منجر به افزایش عملکرد نمی‌شود (۴۷). بدیهی است که تنش خشکی موجب کاهش سطح برگ‌ها، طول عمر آن‌ها و عملکرد بیولوژیک می‌گردد (۴۶) و در کل باعث کاهش شاخص برداشت می‌شود.

معنی‌دار شدن یکی از آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی- غالبیت و همچنین معنی‌دار شدن آماره کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری نشان از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت دارد (جدول ۲). پس از برازش مدل‌های مختلف مدل شش پارامتری بهترین برازش را برای این صفت نشان داد (جدول ۳). تمامی پارامترهای واردشده به مدل معنی‌دار بودند. علامت متضاد h و l نشان‌دهنده اپیستازی از نوع مضاعف می‌باشد. کمالی‌زاده و همکاران (۲۹) نیز اثرات افزایشی و غالبیت و همچنین اثرات متقابل را برای این صفت گزارش کرده‌اند که تطابق زیادی با نتایج این تحقیق دارد. نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها نشان می‌دهد که واریانس محیطی از واریانس ژنتیکی بیشتر است و محیط نقش زیادی در توارث این صفت دارد (جدول ۴). واریانس افزایشی منفی بود که برابر صفر منظور شد. وراثت‌پذیری عمومی نیز پایین است. این نتایج مطابق با نتایج گل پرور و همکاران (۲۱)، شیرکوند و همکاران (۵۴) و عشقی و خالی‌زاده (۱۳) و مغایر با نتایج اهدایی و وینز (۱۲)، نخجوان و همکاران (۴۲) و داندا و ستی (۱۰) می‌باشد. ژائو و همکاران (۶۱) نیز میزان پایین وراثت‌پذیری شاخص برداشت را گزارش کرده‌اند. با توجه به این نتایج و تاثیر زیاد واریانس محیطی به‌دست‌آمده در توارث این صفت بهتر است که در اصلاح این صفت از گزینش بعد از دورگ گیری استفاده شود.

وزن حجمی

نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱)، نشان داد که اختلاف مشاهده‌شده بین دو محیط معنی‌دار نیست. بین نسل‌ها در سطح ۱٪ اختلاف معنی‌دار وجود داشت؛ از طرفی اثر متقابل نسل×محیط نیز در سطح ۵٪ معنی‌دار بود. در تجزیه واریانس‌های جداگانه برای هر محیط نیز بین نسل‌ها اختلاف معنی‌دار در سطح ۱٪ مشاهده شد. بنابراین برای هر محیط تجزیه ژنتیکی جداگانه انجام شد.

در هر دو شرایط محیطی، معنی‌دار شدن آزمون‌های انفرادی کفایت مدل افزایشی- غالبیت (B در شرایط نرمال و C در شرایط تنش) و همچنین آزمون کای اسکوئر در برازش مدل سه پارامتری حاکی از وجود اثرات متقابل غیرآللی در توارث این صفت بود (جدول ۲). در هر دو شرایط محیطی مدل شش پارامتری (m-d-h-i-j-l) بهترین برازش را برای این صفت نشان داد (جدول ۳). در شرایط تنش پارامترهای d، i، j و l غیرمعنی‌دار بودند ولی در شرایط نرمال تمامی پارامترها معنی‌دار شدند. وضعیت اثر غالبیت در دو شرایط محیطی متفاوت بود به‌طوریکه در شرایط نرمال معنی‌دار و در شرایط کمبود آب انتهای فصل غیر معنی‌دار گردید. در شرایط نرمال و تنش علامت منفی حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش وزن حجمی است. نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها (جدول ۴) نشان می‌دهد که در هر دو شرایط محیطی، واریانس ژنتیکی از واریانس محیطی بیشتر است و واریانس غالبیت نیز بیشتر از واریانس افزایشی است. این وضعیت با اختلاف بسیار زیاد بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در هر دو شرایط محیطی نیز تائید می‌شود بطوریکه میزان بالای وراثت‌پذیری عمومی نشان از نقش زیاد اثر ژنتیکی در کنترل این صفت دارد ولی کم بودن وراثت‌پذیری خصوصی حاکی از نقش کم اثر افزایشی در کنترل این صفت است. یکسان بودن نتایج تجزیه ژنتیکی در این صفت مغایر با معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل×محیط در تجزیه مرکب است. با توجه به بیشتر از یک بودن درجه غالبیت در هر دو شرایط محیطی و اثبات وجود اثر فوق غالبیت به‌نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت گزینش ابتدایی مؤثر نباشد و بهتر است که از گزینش انتهایی استفاده شود.

به‌طورکلی توزیع صفات مورد مطالعه در جمعیت‌های در حال تفرق مورد بررسی پیوسته بود و این پیوستگی دلالت بر توارث پلی‌ژنیک در صفات مورد بررسی دارد. در نتایج این تحقیق با توجه به اینکه مدل افزایشی- غالبیت در تمام موارد مدل مناسبی نبوده و در تمامی موارد، همه اجزای مدل بسیار

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

معنی‌دار و به‌طورکلی اثرات اپی‌ستاتیک دارای اهمیت بودند می‌توان نتیجه گرفت که اکثر صفات موردمطالعه از نوع پلی‌ژن هستند. بنابراین با مشاهده اپیستازی منطقی است فرض شود که ژن‌های بیشتری این صفات را کنترل می‌کنند.

برای صفاتی مانند وزن ۱۰۰ دانه، ارتفاع و عملکرد دانه کوواریانس اجزای افزایشی غالبیت دو والد منفی بود. بنابراین، ژن‌های غالب اکثراً در والد Gaspard با مقدار پایین ارتفاع، عملکرد دانه و وزن ۱۰۰ دانه جمع شده‌اند. این جزء V_{AD} نشان‌دهنده همبستگی d و h در میانگین کلیه مکان‌های ژنی است. واریانس افزایشی در غالبیت نزدیک به یک، نشان‌دهنده ثابت بودن درجه غالبیت (h/d) در تمام مکان‌های ژنی از لحاظ علامت و بزرگی بود. درحالی‌که اگر جهت درجه غالبیت در بین مکان‌های کنترل‌کننده صفت متفاوت باشد، آنگاه مقدار واریانس افزایشی در غالبیت به‌طرف صفر متمایل خواهد بود. کوچک‌تر از یک بودن قدر مطلق جزء انحراف غالبیت نشان می‌دهد که در این صفات ژن‌های کنترل‌کننده از لحاظ علامت و بزرگی در مکان‌های ژنی گوناگون با یکدیگر تفاوت دارند.

در صفت وزن ۱۰۰ دانه وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در شرایط تنش بیشتر از شرایط نرمال بود که دلیل آن را می‌توان به زیادتر بودن تنوع ژنتیکی در نسل‌های در حال تفکیک در شرایط تنش کمبود آب نسبت داد. اگرچه وراثت‌پذیری عمومی به‌خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید اما بالا بودن میزان آن معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی، زیادتر بودن احتمال انتقال صفات از والدین به نتاج و سرعت پیشرفت تحت گزینش متعاقب تلاقی دو والد است. باید توجه داشت که مقدار وراثت‌پذیری تحت تاثیر نوع صفت، جمعیت موردمطالعه و شرایط محیطی دربرگیرنده افراد تحت بررسی و نحوه اندازه‌گیری فنوتیپ موردنظر بوده و در یک جمعیت معین و تحت شرایط معین به‌دست‌آمده و قابل‌تعمیم به شرایط و جمعیت‌های دیگر نیست (۳۲). وراثت‌پذیری‌های به‌دست‌آمده در این تحقیق برای صفات موردبررسی در مقایسه با سایر مطالعات متفاوت بود، برای مثال میزان وراثت‌پذیری خصوصی برای صفت شاخص برداشت در مقایسه با نتایج محققین دیگر کمتر برآورد گردید، این اختلاف می‌تواند به تفاوت در والدین انتخابی در آزمایش‌های مختلف و همچنین تأثیر عوامل محیطی متفاوت بر روی صفات در شرایط مختلف نسبت داده شود که به‌نظر می‌رسد عامل دوم به‌دلیل انجام دوساله این تحقیق و تاثیر شرایط محیطی مختلف این سال‌ها تاثیر مهم‌تری بر روی این موضوع داشته باشد. البته وجود تفاوت زیاد بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیانگر اهمیت اثر غالبیت در کنترل صفات می‌باشد. بنابراین تفاوت بین نتایج تحقیقات مختلف ازنظر میزان وراثت‌پذیری خصوصی می‌تواند به نوع اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی نیز نسبت داده شود. وراثت‌پذیری خصوصی متوسط تا پایین برای اکثر صفات حاکی از بازده ژنتیکی متوسط گزینش به‌منظور بهبود این صفات در محیط تنش به‌خصوص در نسل‌های اولیه اصلاحی است.

در توارث عملکرد دانه با توجه به اینکه نقش ژن‌های با اثر غالبیت بیشتر از ژن‌های با اثرات افزایشی بود می‌توان توصیه نمود که در اصلاح ژنتیکی این صفت در ارقام گندم به‌ویژه ارقامی که در این تحقیق موردمطالعه قرار گرفتند از گزینش بعد از دورگ گیری استفاده شود. در کنترل وراثت عملکرد دانه علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها، اثرات اپیستازی ژنی نیز حائز اهمیت می‌باشند. با توجه به بزرگ درجه غالبیت، نقش بیشتر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایش در وراثت این صفت دیده می‌شود. نتایج آزمایش‌های چودهری و همکاران (۶)، زالوسکی و همکاران (۶۰) و لونک (۳۶) در گندم نان تطابق کامل با نتایج این تحقیق داشت درحالی‌که مان و شارما (۳۸) در گندم دوروم عمل افزایشی ژن را برای عملکرد دانه گزارش کردند و همچنین بیکر (۲) نقش یکسانی را در کنترل عملکرد دانه گندم برای هر دو اثر ژنی افزایشی و غیر افزایشی گزارش کرد.

در مورد صفات مؤثر بر عملکرد دانه نقش بیشتر اثرات افزایشی توسط تحقیقات متعددی گزارش شده است (۴،۱۵،۲۸). در مقابل برخی محققین اهمیت بیشتر اثرات غیر افزایشی را گزارش کرده‌اند (۴۹،۵۴،۳۰،۵۸). همچنین پژوهشگران دیگری نظیر ادواردز و همکاران (۱۱) هر دو اثرات افزایشی و غیر افزایشی را در کنترل صفات عملکرد مؤثر دانسته‌اند. به‌نظر می‌رسد نتایج متنوعی در خصوص نحوه وراثت عملکرد و صفات مرتبط وجود دارد که به نوع مواد ژنتیکی، شرایط آزمایش و نیز میزان تنوع ژنتیکی موجود در مواد ژنتیکی بستگی دارد.

منابع

1. Austin, R.B., C.L. Morgan, M.A. Ford and R.D. Blackwell. 1980. Contributions to grain yield from per-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting season. Annals of Botany, 45: 309-319.
2. Baker, R.J. 1978. Issues in diallels analysis. Crop Science,18: 533-536.
3. Blum, A. 1996. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Wheat Prospects for Global Improvement, 135-141.
4. Borghi, B. and M. Perenzin. 1994. Diallel analysis to predict heterosis and combining ability for grain yield, yield components and bread making quality in bread wheat (*T. aestium*). Theoretical and Applied Genetics, 89(7-8): 815-981.
5. Bradford, K.J. 1994. Water stress and the water relation of seed development: a critical review. Crop Science, 1: 11-58.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

6. Chowdhary, B.D., R.K. Pannu, D.P. Singh and P. Singh. 1996. Genetic of metric traits related with biomass partitioning in wheat under drought stress. Annals of Applied Biology, 131: 361-367.
7. Chowdhry, M.A., M.T. Arshad, G.M. Subhani and I. Khaliq. 1997. Inheritance of some polygenic traits in hexaploid spring wheat. Journal of Agricultural Plant Science, 7: 77-79.
8. Collaku, A. 1994. Selection for yield and its components in a winter wheat population under different environmental conditions in Albania. Plant Breeding, 112: 40-46.
9. Dana, I. and T. Dasgupta. 2001. Combining ability in black gram. Indian Journal of Genetics, 61: 170-171.
10. Dhanda, S.S. and G.S. Sethi. 1998. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*). Euphytica, 104: 39-47.
11. Edvards, L., H. Ketata, and E.L. Smith. 1976. Gene action of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses. Crop Science, 16: 275-279.
12. Ehdaie. B. and J.G. Waines. 1994. Genetic analysis of carbon isotype discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. Theoretical Applied Genetics, 88: 1023-1028.
13. Eshghi, A.G. and G.H. Khalizadeh. 2006. Selection of bread wheat cultivars and lines for drought resistance. The First International Conference on the Theory and Practices in Biological Water Saving (ICTPB), 728-729.
14. Eshghi, R. and E. Akhundova. 2010. Genetic analysis of grain yield and some agronomic traits in hulless barley. African Journal of Agricultural Research, 4(12): 1464-1474.
15. Farshadfar, E., H. Romena, and H. Safari. 2013. Evaluation of variability and genetic parameters in agro-physiological traits of wheat under rain-fed condition. International Journal of Agriculture and Crop Sciences, 5(9): 1015-1021.
16. Fehr, W.R. 1987. Principles of Cultivar Development. Theory and Technique. Mac Millan Pub Co USA.
17. Feil, B. 1992. Breeding progress in small grain cereals comparison of old and modern cultivars. Plant Breeding, 108: 1-11.
18. Frozanfar, M., M.R. Bihamta, S.A. Peighambari and H. Zeinali. 2009. Inheritance of some traits associated with yield in bread wheat using generation mean analysis. Seed and Plant Improvement Journal, 25(3): 419-431 (In Persian).
19. Ghanadha, M.R. 1999. Gen action for resistance of wheat (Adult Stage) to yellow (stripe) rust. Iranean Journal of Agricultural Science, 30(2): 397-408 (In Persian).
20. Giunta, F.R., R. Motzo, and M. Deidda. 1993. Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. Field Crops Research, 33(4): 399-409.
21. Golparvar, A.R., I. Majidi-Haravan, F. Darvish, A.M. Rezaie and A. Ghasemi-Pirbalouti. 2004. Genetic assessment of some morpho-physiological traits in bread wheat under drought stress conditions. Pajouhesh and Sazandegi, 62: 90-95 (In Persian).
22. Hamze, H., J. Saba, F. Jabari, J. Nassiri and M. Alavi Hosseini. 2009. Estimation of components variation, genotypic and phenotypic correlation coefficients of grain yield and its component in bread wheat (*Tritium aestivum* L.) under rainfed conditions. Environmental Stresses in Agricultural Sciences, 2(1): 29-38 (In Persian).
23. Hanson, A.D., N.E. Hoffman and C. Samper. 1986. Identifying and manipulating metabolic stress resistance traits. Hortscience, 21: 1313-1317.
24. Heydari Roodballi, M., R. Abdolshahi, A. Baghizadeh and M.G. Ghaderi. 2016. Genetic analysis of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition. Journal of Crop Breeding, 8(18): 1-6 (In Persian).
25. Hinze, L.L. and K.R. Lamkey. 2003. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. Crop Science, 43: 46-56.
26. Ikram, U.H. and L. Tanach. 1991. Diallel analysis of grain yield and other agronomic traits in durum wheat. Rachis, 10: 8-13.
27. Iqbal, S., Paroda, R.S. and S. Singh. 1980. Relative efficiency of diallel partial, and trip cross designs for studding genetic architecture of some traits in wheat. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 46(3): 530-540.
28. Joshi, S.K., S.N. Sharma, D.L. Sighania and R.S. Sain. 2004. Combining ability in the F_1 and F_2 generations of diallel cross in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Hereditas, 141(2): 115-121.
29. Kamali zade, M., A.H. Hossein zadeh and H. Zeinali khanghah. 2013. Inheritance of some quantitative traits of bread wheat under drought stress. Iranian Journal of Field Crop Science, 44(2): 317-326 (In Persian).
30. Kamaluddin, R., M. Singh, L.C. Prasad, M.Z. Abdin and A.K. Joshi. 2007. Combining ability analysis for grain filling duration and yield traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.). Genetics and Molecular Biology, 30: 411-416.
31. Kazemi Arbat, H. 1995. Investigating the factors of production in the management. Key articles of the 3rd Iranian congress of agriculture and plant breeding, Tabriz University Press (In Persian).
32. Kearsey, M.J. and H.S. Pooni. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

33. Khan, M.Q., K. Alam and M.A. Chowdhry. 1992. Diallel cross analysis of some morphological traits in spring wheat. Pakistan Journal of Agricultural Science, 13: 211-215.
34. Kiani, S., N. Babaeian Jelodar, G.A. Ranjbar, S.K. Kazemitabar and M. Nowroz. 2015. The genetical evaluation of quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) by generation means analysis. Journal of Crop Breeding, 7(15): 105-114.
35. Kularia, R.K. and A.K. Sharma. 2005. Generation mean analysis for yield and its component traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). Indian journal of Genetics and plant Breeding, 65(2): 129-130.
36. Lonc, W. 1988. Types of gene effect governing quantitative characters in winter wheat. Plant Breeding Abstracts. 60(3): 260-288.
37. Malik, A.J., A.R. Chowohory, M.M. Pajpur and K.A. Siddiqui. 1988. General and specific combinning ability estimates in spring wheat diallel crosses. Pakistan Journal of Agricultural Research, 9(1): 10-15.
38. Mann, M.S. and S.N. Sharma. 1995. Combining ability in the F1 and F_2 generations of diallel cross in macaroni wheat *(T. durum)*. Indian Journal of Genetic and Plant Breeding, 55(2): 160-165.
39. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. The study of continuous variation, 3rd ed. Chapman and Hall, Landon.
40. Mohammadi, A.E., M.R. Majidi and H. Heidari Sharifabad. 2006. Evaluation of drought stress on agro-morphological characteristics in some wheat cultivars. Euphytica, 163: 381-390.
41. Morgan, J.M. 1991. A gene controlling difference in osmoregulation in wheat. Australian Jurnal of Plant Physiology, 18: 249-257.
42. Nakhjavan, S., M.R. Bihamta, F. Darvish, B. Sorkhi, and M. Zahravi. 2008. The inheritance of some barley traits in normal irrigation and drought stress of the end of the season using the generations means analysis. New Finding in Agriculture, 3(2): 204-223 (In Persian).
43. Prakash, V., R.V. Singh. and D.D. Saini. 2005. Gene action for grain yield and its related traits in barley (*Hordeurn Vulgare* L.). Crop Improvement, 32(1): 40-43.
44. Quarrie, S.A., J. Stojanovic and S. Pekic. 1999. Improving drought resistance in small-grained cereals: A case study, progress and prospects. Plant Growth Regulation, 29: 1-21.
45. Rasmusson, D.C. 1985. An evaluation of ideotype breeding. Crop Science, 27: 1140-1146.
46. Rezaie, A.M. 1995. Harvest Index and vegetative growth rate as selection criteria in wheat breeding programmes, Iranean Journal of Africultural Science, 26(1): 8-19 (In Persian).
47. Richards, R.A. 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water used, and water use efficiency. Australian Journal of Agricultural Research, 43: 529-539.
48. Richards, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. Plant Growth Regulation, 20: 157-166.
49. Sangwan, V.P. and B.D. Chaudhary. 1999. Diallel analyis in wheat (*T. aestivum*). Annals of Biology Ludhiana, 15(2): 181-183.
50. Shakiba, M.R., B. Ehdaie, M.A. Madore and J.G. Waines. 1996. Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semidwarf spring wheat. Journal of Genetic and Breeding, 50: 91-100.
51. Shanahan, J.F., D.H. Smith and J.R. Welsh. 1984. An analysis of post-anthesis sink-limited winter wheat grain yields under various environments. Agronomy Journal, 76: 611-615.
52. Sharma, S. N., R.S. Sain and R.K. Sharma. 2002. Gene system governing grain yield per spike in macaroni wheat. Wheat Information Service, 94: 14-18.
53. Sharma, S.N., R.S. Sain and R.K. Sharma. 2003. The genetic control of flag leaf length in normal and late sown durum wheat. The journal of Agricultural Science, 141: 323-331.
54. Shirkavand, Z., M. Ebrahimi, M.R. Bihamta, G. Najafian and H.A. Ramshini. 2012. Genetic analysis of yield and grain traits of bread wheat under normal and drought stress conditions. Iranean Journal of Field Crop Science, 43: 61-80 (In Persian).
55. Smithe, O.P., G.L. Peterson, R.J. Beej, N.W. Schaad and M.R. Bonde. 1996. Development of PCR based method for identifying *Tilletia indica*, causal agent of Karnal bunt of wheat. Phytopathology, 86: 115-122.
56. Syme, J.R. 1969. A comparison of semi-dwarf and standard height wheat varieties at two levels of water supply. Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry, 9(40): 528-531.
57. Taleei, A.R. and A. Beighi. 1995. Study of combing ability and hetrosis in bread wheat diallel cross. Iranean Journal of Agricultural Science, 27(2): 67-75 (In Persian).
58. Topal, A., C. Aydin, N. Akgun and M. Babaoglu. 2004. Diallel cross analysis in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) identification of best parents for some kernel physical features. Field Crops Research, 87: 1-12.
59. Yadav, R.K. and V.G. Narsinghani. 1999. Gene effects for yield and its components in wheat. Rachis Newsletter, 18: 79-81.
60. Zalewski, D., W. Lonc and R. Dolinski. 1997. Diallel analysis of stem morphological features and some yield components related to lodging resistance in winter wheat. Biuletyn Institute Hodowli Aklimatyzacji Roslin, 204: 57-65.
61. Zhao, X., M. Kang, M. Ren, and S. Chen. 1995. Analysis on combining ability of yield characters in common wheat. Acta Agriculture Boreali Sinica, 10: 38-41.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]

Genetic Analysis of Response to Water Deficit Stress in Wheat Yield Traits with Generation Means and Variance Analysis

Ali Akbar Asadi[1], Mostafa Valizadeh[2], Seyed Abolghasem Mohammadi[2] and Manochehr Khodarahmi[3]

1- Assistant of Professor Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Zanjan (Corresponding author: asadipm@gmail.com)
2- Professor of Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Iran
3- Assistant of Professor Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran
Received: February 24, 2019 Accepted: July 10, 2019

Abstract

Drought stress is the most important environmental stress that affects many morphological, physiological and, especially, yield traits of arable crops. In this research, a cross between the cultivar Gaspard (dehydrated susceptible parent) and DN11 line (drought resistant parent) was performed. F_1, F_2, F_3, BC_1 and BC_2 generations along with parents, were planted and compared in a randomized complete block design with three replications in normal and water deficit conditions for two years. Then, using generation means analysis and generation variance analysis; genetic parameters were investigated in normal and water deficit conditions. Weighted analysis of variance showed that water deficit stress had a significant effect on the reduction of 100 grains weight, volumetric weight and seed yield per plant. The results of mean generation analysis for 100 grains weight and volumetric weight were the same and the same regression models were obtained for two environments. In addition to additive and dominant effects, epistatic effects also played a role in the inheritance of all studied traits. Additive and dominant effects along with additive×dominant and dominant×dominant interactions effects had played a role in the inheritance of single plant yield, moreover, in biological yield, dominant and dominant×dominant interaction effects had played a role, too. Generations variance analysis showed that the gene action for plant height, 100 grains weight (both conditions), spike length, spikelet number per spike and number of seeds per spike were additive. For the number of spikes and grain yield per plant were dominant and for the volumetric weight (both conditions), overdominance was observed. The results of two generations mean and variance analysis in traits such as biological yield were not the same, which can be attributed to the degree of genetic dispersion and bi-directional dominance. In harvest index and grain yield, due to high environmental variability, narrow sense and broad sense heritability was low.

Keyword: Generations Means Analysis, Generations Variance Analysis, Water Deficit Stress, Wheat

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-13]

[DOI: 10.29252/jcb.11.32.88]