Sari Agriculture Sciences and Natural Resources University

Journal of Crop Breeding Vol. 18, Issue 2, 2026 p: 146-156

OPEN ACCESS

Research Paper

Generation Mean Analysis for Some Agronomic and Physiological Traits of Bread Wheat under Drought Stress during the Grain Filling Stage

Vali Fasihi Pormehr[1], Amir Fayaz Moghaddam[2], Reza Darvishzadeh[3], and Hossein Abbasi Holasou[4]

1- Ph.D. Student, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran
2- Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran
3- Professor, Department of Plant Production and Genetics, Urmia University, Urmia, Iran,
(Corresponding author: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)
4- Department of Crop and Horticultural Research, Kurdistan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Sanandaj, Iran

Received: 04 November, 2025 Revised: 10 February, 2026 Accepted: 08 March, 2026

Extended Abstract

Background: Bread wheat is one of the most strategic crops for providing a significant portion of the protein and energy needs for the global population. Its high nutritional value, affordability, accessibility, and compatibility with the human digestive system have made this crop a staple in the diets of worldwide populations. Today, wheat has diverse industrial applications, including in the confectionery industry, biofuel production, and alcohol manufacturing, as well as playing a significant role in providing part of livestock nutrition. Drought is the most critical abiotic stress that significantly affects both the quantity and quality of wheat growth and development. Various strategies have been proposed to mitigate the effects of drought stress on plants. To develop an effective breeding program for producing drought-tolerant varieties, it is essential to identify the mode of inheritance, the magnitude of gene effects, and the actions. Generation mean analysis is considered an effective method for estimating genetic parameters.

Methods: Base generations derived from the cross between two wheat cultivars, Tiregan (drought-tolerant parent) and SeriM82 (drought-sensitive parent), were evaluated in a split-plot design based on randomized complete blocks with three replications under non-stress and drought stress conditions at the Pars National Agro-Industry and Animal Husbandry Company Research Farm located in Moghan Plain during the 2021-2022 cropping season. Irrigation treatments were assigned to the main plots, while base generations were arranged in the subplots. Seeds were sown in late November to early December. In each experimental unit, row spacing was set at 15 cm, plant spacing at 5 cm, and the row length at 1 m. Initial irrigation was applied in both environments (non-stress and drought stress) after sowing to promote seed germination and was continued until the pollination stage. After pollination, irrigation was withheld in the drought stress plots until the end of the growing season to impose water deficit stress. Trait measurements, including total plant weight, spike weight per plant, grain yield per plant, 100-grain weight, plant weight, peduncle length, main spike length, the number of fertile tillers, flag leaf length and width, straw weight, harvest index, days to heading, days to maturity, greenness index (SPAD value), initial fluorescence (F0), maximum fluorescence (Fm), variable fluorescence (Fv=Fm-F0), the Fv/Fm ratio (maximum quantum efficiency of photosystem II), and the Fv/F0 ratio (photosynthetic performance), were conducted on individual plants to estimate within-generation variance. The traits were measured on 10 plants per plot for the parental lines (P1, P2) and F1, 30 plants for F2, and 15 plants for each backcross generation (BC1 and BC2), in each replication. In this study, generation mean analysis was conducted based on a mixed linear model to estimate additive, dominance, and epistatic effects. In the mixed linear model framework, genetic effects and genetic variance components were estimated simultaneously using the Restricted Maximum Likelihood (REML) method.

Results: The analysis of variance (ANOVA) revealed significant inter-generational differences for most studied traits, demonstrating substantial genetic divergence between the parents and adequate genetic variability for generation mean analysis. The highly significant ($P \leq 0.01$) mean effect parameter (m) for most traits under both non-stress and drought stress conditions implies shared genes between the parents and further suggests predominantly quantitative inheritance. The Wald-F test was significant for the harvest index, 100-grain weight, and grain yield under both non-stress and drought stress conditions; for peduncle length, flag leaf length and width, Fm,

Copyright ©2026. Fasihi Pormehr et al. Published by Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University.
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non-Commercial 4.0 Unported License, which allows users to read, copy, distribute, and make derivative works for non-commercial purposes from the material, as long as the author of the original work is cited properly.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

Fv, Fv/Fm, Fv/ F0, and SPAD chlorophyll index under non-stress conditions, and for days to maturity under drought stress conditions. Therefore, the six-parameter model was employed to estimate genetic effects. Duplicate epistasis was detected for harvest index, 100-grain weight, and grain yield under both non-stress and drought stress conditions, for peduncle length, flag leaf length and width, Fm, Fv, Fv/F0, and SPAD chlorophyll index under non-stress conditions, and for days to maturity under drought stress conditions.

Conclusion: According to the results of the generation mean analysis, in addition to additive effects, dominance effects and various types of epistasis contributed to the inheritance of most traits. In many cases, dominance effects were more prominent, and effective utilization of these genetic effects remains challenging due to the presence of duplicate epistasis. It is, therefore, recommended to delay selection until later generations of the breeding population.

Keywords: Abiotic stress, Epistasis, Gene action, Mixed linear model

How to Cite This Article: Fasihi Pormehr, V., Fayaz Moghaddam, A., Darvishzadeh, R., & Abbasi Holasou, H. (2026). Generation Mean Analysis for Some Agronomic and Physiological Traits of Bread Wheat under Drought Stress during the Grain Filling Stage. *J Crop Breed,* 18(2), 146-156. DOI: 10.61882/jcb.2026.1621

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

مقاله پژوهشی

تجزیه میانگین نسل‌ها برای برخی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان تحت تنش خشکی در دوره پرشدن دانه

ولی فصیحی پرمهر[۱]، امیر فیاض مقدم[۲]، رضا درویش زاده[۳] و حسین عباسی هولاسو[۴]

۱- دانشجوی دکتری، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران
۲- دانشیار، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران
۳- استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران، (نویسنده مسوول: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)
۴- عضو هیئت علمی، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان کردستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، سنندج، ایران

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۸/۱۳ تاریخ ویرایش: ۱۴۰۴/۱۱/۲۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۲/۱۷
صفحه: ۱۴۶ تا ۱۵۶

چکیده مبسوط

مقدمه و هدف: گندم نان، یکی از راهبردی‌ترین گیاهان زراعی در تامین بخشی از پروتئین و انرژی مردم دنیا است. دارا بودن ارزش غذایی بالا، ارزان و در دسترس بودن و سازگار بودن با سیستم گوارش انسان باعث شده‌اند که این گیاه در برنامه غذایی بسیاری از کشورهای جهان جای گیرد و امروزه گندم کاربردهای متنوعی در صنعت (شیرینی، سوخت و تهیه الکل) و همچنین نقش مؤثر در تامین بخشی از خوراک دامداری‌ها دارد. راهبردهای مختلفی در جهت تقلیل تاثیر تنش خشکی بر گیاهان ارائه شده‌اند. برای تدوین یک برنامه اصلاحی کارآمد به منظور تولید ارقام متحمل به خشکی، شناسایی نحوه وراثت، مقدار اثرهای ژنی و نحوه عمل آن‌ها ضروری است. تجزیه میانگین نسل‌ها روش مطلوبی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی محسوب می‌شود.

مواد و روش‌ها: نسل‌های پایه حاصل از تلاقی بین دو رقم گندم، تیرگان (والد مقاوم به خشکی) و SeriM82 (والد حساس به خشکی)، در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در شرایط عادی و تنش کم‌آبی در مزرعه تحقیقاتی شرکت ملی کشت و صنعت و دامپروری پارس واقع در دشت مغان در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ مورد ارزیابی قرار گرفتند. شرایط آبیاری در کرت‌های اصلی و نسل‌های پایه در کرت‌های فرعی تعبیه شدند. کشت بذور در نیمه اول آذرماه انجام گرفت. در هر واحد آزمایشی، فاصله بین خطها ۱۵ سانتی‌متر، فاصله بین بوته‌ها ۵ سانتی‌متر و طول خطها ۱ متر در نظر گرفته شدند. آبیاری اولیه بعد از کاشت و در هر دو محیط (عادی (شاهد) و تنش خشکی) به‌منظور تسریع در سبز شدن بذرها انجام گرفت و تا مرحله گرده‌افشانی ادامه یافت. پس از گرده‌افشانی به‌منظور اعمال تنش کم‌آبی، قطع آبیاری تا انتهای فصل رشد در کرت‌های تنش کم‌آبی انجام گرفت. اندازه‌گیری صفات، شامل ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، وزن سنبله در بوته، طول سنبله اصلی، وزن کاه و کلش، شاخص برداشت، وزن صد دانه، عملکرد دانه در بوته، تعداد روز تا رسیدگی، تعداد روز تا ظهور سنبله، وزن کل بوته، فلورسانس پایه (F0)، فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv=Fm-F0)، Fv/Fm (کارایی حداکثر فتوسیستم II)، Fv/F0 (عملکرد فتوسنتزی)، و شاخص سبزینگی (عدد SPAD)، در تک‌تک بوته‌ها به‌منظور برآورد واریانس درون نسل‌ها انجام گرفت. صفات والدین و نسل بدون تفرق (F1) روی ۱۰ بوته، نسل F2 روی ۳۰ بوته و نسل‌های BC1 و BC2 روی ۱۵ بوته در هر واحد آزمایشی و در هر تکرار اندازه‌گیری شدند. تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها برای تخمین اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی بر اساس روش مدل خطی مخلوط (Mixed linear model) انجام گرفت. در مدل خطی مخلوط برآورد اثرهای ژنتیکی و اجزای واریانس ژنتیکی به کمک حداکثر درست‌نمایی محدود شده (Restricted maximum likelihood) در یک مرحله انجام شد.

یافته‌ها: بر اساس تجزیه واریانس بین نسل‌های مختلف از نظر اکثر صفات مورد مطالعه اختلاف آماری معنی‌دار مشاهده شد، که نشان‌دهنده وجود اختلاف ژنتیکی بین والدین و تنوع ژنتیکی کافی برای انجام تجزیه میانگین نسل‌ها است. بر اساس نتایج برآورد اثرات مختلف ژنی، برای اغلب صفات مطالعه شده تحت هر دو شرایط عادی و تنش خشکی پارامتر اثر میانگین (m) معنی‌دار ($P \leq 0.01$) بود که حاکی از وجود ژن‌های مشترک بین دو والد و کمی بودن وراثت این صفات است. آزمون عدم برازش (Lack of fit) و آماره Wald- F، برای صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، در صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/Fm، Fv/F0 و شاخص سبزینگی در شرایط عادی و در صفت تعداد روز تا رسیدن دانه در شرایط تنش خشکی، معنی‌دار بود و از مدل شش پارامتری برای تخمین اثرات ژنتیکی استفاده شد. برای صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/F0 و شاخص سبزینگی در شرایط عادی و صفت تعداد روز تا رسیدن دانه در شرایط تنش خشکی، اپیستازی دوگانه یا مضاعف مشاهده شد.

نتیجه‌گیری: بر اساس نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها، علاوه بر اثرات افزایشی، اثرات غالبیت و انواعی از اپیستازی در وراثت اکثر صفات مورد مطالعه نقش داشتند و در بسیاری از موارد نقش اثر غالبیت بیشتر بود. بنابراین و به‌دلیل وجود اپیستازی دوگانه یا مضاعف، بهتر است گزینش تا نسل‌های پیشرفته جمعیت اصلاحی به تاخیر انداخته شود.

واژه‌های کلیدی: اپیستازی، تنش غیر زیستی، عمل ژن، مدل خطی مخلوط

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) یکی از راهبردی‌ترین گیاهان زراعی در تامین بخشی از پروتئین و انرژی مردم دنیا است که هر ساله تقاضای جهانی برای تهیه آن افزایش می‌یابد (Eltaher *et al.*, 2021). حدود ۲۰ درصد کالری و ۵۵ درصدکربوهیدرات جمعیت دنیا توسط گندم تامین می‌شود. دارا بودن ارزش غذایی بالا، ارزان و در دسترس بودن و سازگار بودن با سیستم گوارش انسان، کیفیت مناسب برای نانوایی و سایر خصوصیات خوب دیگر باعث شده‌اند که این گیاه در برنامه غذایی بسیاری از کشورهای جهان (حدود ۴/۶ میلیارد نفر) جای گیرد. حدود ۳۶ درصد از جمعیت جهان به گندم به‌عنوان غذای اصلی وابسته هستند. همچنین، گندم کاربردهای متنوع در صنعت (شیرینی‌پزی، سوخت و تهیه الکل) و نقش مؤثر در تغذیه دام دارد (Giraldo *et al.*, 2019). برآوردها نشان می‌دهند که در سال ۲۰۵۰ میلادی نیاز غذایی مردم جهان نسبت به حال حاضر، ۱۱۰-۷۰ درصد افزایش خواهد یافت و

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

این در حالی است که تولید گندم با افزایش تغییرات آب و هوای جهانی در سال‌های اخیر با چالش‌های جدی مواجه شده است (Ma *et al*., 2022).

تنش خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زیستی است (Bruce *et al*., 2002) که بر بسیاری از جنبه‌های رشدی گیاهان اثر می‌گذارد (Seghatoleslami *et al*., 2008; Jaleel *et al*., 2009). در حدود ۳۲ درصد از مناطق کشت گندم در کشورهای در حال توسعه، انواع مختلفی از تنش خشکی را در طول فصل رشد تجربه می‌کنند (Morris *et al*., 1991)، بنابراین، خشکی اصلی‌ترین تنش غیر زیستی است که تولید محصول در نواحی خشک و نیمه‌خشک جهان را کاهش می‌دهد. استراتژی‌های مختلفی در جهت تقلیل تاثیر تنش خشکی بر گیاهان ارایه شده‌اند. تولید و توسعه ارقام مقاوم یکی از استراتژی‌های مطرح در این زمینه است. به‌منظور طراحی یک برنامه اصلاحی کارا، اطلاع از ساختار ژنتیکی صفات دخیل در تحمل تنش از اهمیت اساسی برخوردار است.

انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌برداری بهتر از ظرفیت ژنتیکی صفات مختلف زراعی در یک گیاه بستگی به نوع عمل ژن‌های کنترل کننده صفات و نحوه توارث آن‌ها دارد (Akhtar & Chowdhry, 2006). کسب اطلاعات در این زمینه کمک می‌کند تا تصمیم صحیح برای اصلاح صفات در برنامه‌های اصلاحی اتخاذ شود. در صورت وجود اثر غالبیت و برخی از شکل‌های اپیستازی، تولید واریته‌های هیبرید می‌تواند در اولویت قرار گیرد؛ ولی در شرایطی که صفات توسط ژن‌های برخوردار از اثرهای افزایشی کنترل شوند، می‌توان از لاین‌های خالص به‌عنوان واریته زراعی استفاده نمود. یکی از روش‌های مفید برای برآورد اثرهای ژنی صفات چند ژنی تجزیه میانگین نسل‌ها است (Mather & Jinks, 1982). در این روش، برای برآورد اثرات ژنتیکی از میانگین اندازه‌گیری‌های صفات کمّی در نسل‌های اصلاحی پایه (والدین، نتاج، نسل‌های در حال تفکیک و تلاقی برگشتی) استفاده می‌شود (Zaazaa *et al*., 2012). به لطف این روش، علاوه بر برآورد اثرهای افزایشی و غالبیت، برآورد اثرهای اپیستازی افزایشی × افزایشی، غالبیت × غالبیت و افزایشی × غالبیت نیز امکان‌پذیر می‌شود. با این روش می‌توان اطلاعاتی در مورد عملکرد والدین منتخب برای تلاقی‌ها و نیز ظرفیت بالقوه جمعیت حاصل از تلاقی به‌دست آورد (Singh & Sing, 1992; Kearsey & Pooni, 1996; Hallauer *et al*., 2010).

وجود غالبیت و اپیستازی مکمل، کارایی انتخاب در نسل‌های اولیه را کاهش می‌دهد، به طوری‌که هر چه سهم اثر غالبیت در وراثت صفات بیشتر باشد، گزینش باید با تأخیر و در نسل‌های پیشرفته اصلاحی انجام شود. چنانچه عمل ژن به‌صورت افزایشی باشد، گزینش ژنوتیپ‌ها در سطوح مختلف اصلاحی می‌تواند مؤثر باشد، چرا که اثرات افزایشی به‌عنوان ارزش اصلاحی صفات، قابلیت انتقال از یک نسل به نسل دیگر را دارند (Houshmand, 2014). با تجزیه واریانس نسل‌ها با فرض عدم اپیستازی می‌توان واریانس‌های افزایشی و غالبیت را برآورد نمود (Mather & Jinks, 1982). با این وجود، این روش که توسط متر و جینکز (Mather & Jinks, 1971) و کرسی و پونی (Kearsey & Pooni, 1998) پیشنهاد شده است چندین عیب دارد که کاربرد آن را محدود می‌سازد. این روش زمانی‌که تعداد پارامترها برابر یا بیشتر از تعداد نسل‌ها باشد کارایی لازم را ندارد. از سوی دیگر، در این روش این امکان وجود دارد که اثرات اصلی و اپیستازی بیش از حد یا کمتر از حد برآورد شوند چرا که این اثرات در روش کم‌ترین مربعات وزنی بدون خطا برآورد می‌شوند (Abbasi Holasou *et al*., 2019; 2023). همچنین در این روش، خطاها بر اساس واریانس داخل کرت‌ها برآورد می‌گردند. در این حالت چون واریانس بین کرت‌ها نادیده گرفته می‌شود نتایج ممکن است دارای اریب باشند (Piepho & Mohring, 2010). به‌علاوه، بسیاری از محققین تجزیه واریانس استاندارد را بر مبنای میانگین کرت انجام می‌دهند که یک خطای ثابت ساده را برای آزمون اثرات در نظر می‌گیرد. در این تجزیه‌ها، واریانس بین پلات‌ها و ناهمگنی واریانس ناشی از تفاوت در تعداد گیاهان اندازه‌گیری شده در هر نسل لحاظ نمی‌شود و همچنین از بخشی از واریانس درون کرت در نسل‌های در حال تفرق (BC1، BC2 و F2) که منشا ژنتیکی دارد، غفلت می‌شود (Piepho, 1997). در مدل خطی مخلوط (Mixed Linear Model) توسعه یافته توسط پیفو و موهرینگ (Piepho & Mohring, 2010) مسائل و مشکلات روش‌های قبلی حل می‌شود و برآورد اثرهای ژنتیکی و اجزای واریانس ژنتیکی به‌طور همزمان انجام می‌گیرد. در این روش، برآورد اثرهای ژنتیکی و اجزای واریانس ژنتیکی به کمک حداکثر درست‌نمایی محدود شده (Restricted Maximum Likelihood) در یک مرحله انجام می‌شود. در حالی‌که در روش معمول متر و جینکز (Mather & Jinks, 1982) تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها به‌صورت جداگانه صورت می‌گیرد که هرکدام شامل چندین مرحله می‌باشند. کفایت مدل افزایشی–غالبیت در روش تحلیلی ارایه شده توسط پی‌فو و موهرینگ (Piepho & Mohring, 2010) به‌وسیله آزمون عدم برازش (Lack of fit) و آماره Wald-F بررسی می‌شود که این آزمون معادل آزمون مقیاس مشترک متر و جینکز (Mather & Jinks, 1982) است. در صورت معنی‌دار نشدن آماره Wald، می‌توان گفت که مدل سه–پارامتری کفایت می‌کند. اما اگر آماره Wald معنی‌دار شود باید از مدل‌های برخوردار از اثرات اپیستازی استفاده شود.

متخصصان اصلاح نباتات از روش تجزیه میانگین نسل‌ها به‌منظور کسب اطلاعاتی مفید از نحوه عمل ژن‌های کنترل صفات اقتصادی در گیاهان زراعی از جمله گندم استفاده می‌کنند. عطائی و همکاران (Ataei *et al*., 2017) از روش تجزیه میانگین نسل‌ها برای مطالعه وراثت صفات نسل‌های حاصل از تلاقی دو رقم گندم متحمل و حساس به تنش کم‌آبی استفاده کردند. نتایج آن‌ها نشان دادند که عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی و طول پدانکل در شرایط آبیاری عادی، تحت کنترل ژن‌های با اثرهای افزایشی بودند و برای وزن هزار دانه در هر دو شرایط آبیاری اثرهای افزایشی و فوق غالبیت گزارش شد. عباسی هولاسو و همکاران (Abbasi Holasou *et al.,* 2019) با استفاده از تجزیه میانگین شش نسل پایه در گندم نشان دادند که اثر اپیستازی نقش مهمی در کنترل صفات

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]
[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، وزن سنبله، شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد دانه در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی دارد. آن‌ها بیان کردند که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه وراثت اکثر صفات مورد مطالعه کافی نیست. شایان و همکاران (Shayan *et al*., 2019) در تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش خشکی مشاهده کردند که نقش اثرهای غیر افزایشی در کنترل صفات مورد مطالعه بیشتر بود. این نتایج لزوم انجام گزینش در نسل‌های در حال تفکیک پیشرفته و استفاده از روش بالک شجره‌ای یا تولید هیبرید را پیشنهاد می‌کنند.

هدف از این پژوهش، برآورد تنوع ژنتیکی، نحوه توارث و نوع عمل ژن و اثرات آن در نسل‌های اصلاحی پایه گندم برای صفات مورفو-فیزیولوژیک در شرایط شاهد و تنش خشکی به‌روش تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها است.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۴۰۱ در مزرعه تحقیقاتی شرکت ملی کشت و صنعت و دامپروری پارس واقع در دشت مغان اجرا شد. نسل‌های والدینی (P1 و P2) و نسل‌های F1، F2، BC1، و BC2 حاصل از تلاقی ارقام تیرگان (مقاوم به خشکی) و seriM82 (حساس به خشکی) گندم در دو شرایط عادی و تنش خشکی از لحاظ صفات مورفو-فیزیولوژیک مورد ارزیابی قرار گرفتند. بذر ارقام والدی از بانک بذر مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شدند. آزمایش در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. سطوح آبیاری در کرت‌های اصلی و نسل‌های اصلاحی پایه در کرت‌های فرعی در نظر گرفته شدند. عملیات کاشت پس از انجام شخم و دیسک‌زنی صورت گرفت. کشت در نیمه اول آذرماه انجام گرفت. در هر واحد آزمایشی از نسل والدین و F1 هرکدام یک خط، از نسل‌های BC1 و BC2 هر کدام دو خط و از نسل F2 نیز سه خط کشت گردید. در هر واحد آزمایشی، فاصله بین خطها ۱۵ سانتی‌متر، فاصله بین بوته‌ها ۵ سانتی‌متر و طول خطها ۱ متر در نظر گرفته شدند. آبیاری اولیه بعد از کاشت و در هر دو محیط (عادی و تنش خشکی) به‌منظور تسریع سبز شدن بذرها انجام گرفت و تا مرحله گرده‌افشانی ادامه یافت. پس از گرده‌افشانی، تنش کم‌آبی با قطع آبیاری در محیط تنش اعمال شد اما آبیاری در شرایط عادی به روال قبل تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیک ادامه یافت. مراقبت‌های معمول زراعی شامل آبیاری، وجین، کوددهی طبق عرف محل انجام شد. به منظور برآورد واریانس درون نسل‌ها، صفات مورد مطالعه، شامل وزن کل بوته (گرم)، وزن سنبله در بوته (گرم)، عملکرد دانه در بوته (گرم)، وزن صد دانه (گرم)، ارتفاع بوته اصلی (سانتی‌متر)، طول پدانکل (سانتی‌متر)، طول سنبله اصلی (سانتی‌متر)، تعداد پنجه بارور، طول برگ پرچم (سانتی‌متر)، عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)، وزن کاه و کلش (گرم)، شاخص برداشت، تعداد روز تا ظهور سنبله، تعداد روز تا رسیدگی، شاخص سبزینگی (عدد SPAD)، فلورسانس پایه (F0)، فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv=Fm-F0)، نسبت Fv/Fm (کارایی حداکثر فتوسیستم II) و نسبت Fv/F0 (عملکرد فتوسنتزی) روی تک‌تک بوته‌ها بر اساس دستورالعمل‌های استاندارد برای گندم اندازه‌گیری شدند. صفت شاخص سبزینگی برگ (عدد SPAD) که برآوردی از مقدار نسبی کلروفیل کل برگ (Total Relative Chlorophyll Content) است، ۱۵ روز پس از گرده‌افشانی در برگ پرچم ساقه اصلی به‌کمک دستگاه کلروفیل‌سنج همراه (Hansatech model CL01) در بازه زمانی ساعت‌های ۱۰ تا ۱۴ در روزهای صاف و آفتابی که بیشترین و عمودی‌ترین تابش خورشیدی بر سطح زمین دریافت می‌شود، اندازه‌گیری شد. فلورسانس کلروفیل ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی توسط دستگاه فلورسانس‌متر (Hanstaech Model Pocket Pea) در بازه زمانی ساعت‌های ۱۰ تا ۱۴ روزهای صاف و آفتابی در برگ پرچم اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری صفات در والدین و نسل بدون تفرق (F1) روی ۱۰ بوته، در نسل F2 روی ۳۰ بوته و در نسل‌های BC1 و BC2 روی ۱۵ بوته در هر واحد آزمایشی در هر تکرار انجام گرفت.

تجزیه آماری

قبل از تجزیه واریانس، صادق بودن فرض‌های تجزیه واریانس شامل نرمال بودن توزیع خطاها توسط آزمون شاپیرو-ویلک (Shapiro & Wilk, 1965)، مستقل بودن خطاها به‌وسیله معیار دوربین-واتسون و یکنواختی واریانس‌های درون تیماری به‌کمک آزمون بارتلت مورد بررسی قرار گرفتند. تجزیه واریانس (Analysis of variance; ANOVA) برای بررسی تفاوت‌های معنی‌دار بین نسل‌ها و تیمار تنش خشکی و همچنین بررسی وجود برهمکنش از لحاظ صفات اندازه‌گیری شده با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.4 انجام شد. تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس مدل افزایشی-غالبیت-اپیستازی متر و جینکز (Mather & Jinks, 1971) انجام شد، اما برآورد پارامترها و استنباط آماری با استفاده از روش مدل خطی مخلوط پیشنهاد شده توسط پی فو و موهرینگ (Piepho & Mohring, 2010) با استفاده از نرم‌افزار SAS طبق مدل زیر انجام گرفت تا ساختار کامل طرح آزمایشی (بلوک، پلات) و ناهمگنی واریانس درون نسلی به‌طور دقیق لحاظ شود.

$$Y = m + \alpha[a] + \beta[d] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l]$$

در این رابطه، Y میانگین یک نسل، m میانگین کلیه نسل‌ها در یک تلاقی، [a] برآیند اثرهای افزایشی، [d] برآیند اثرهای غالبیت، [i] برهمکنش افزایشی× افزایشی، [j] برهمکنش افزایشی × غالبیت، [l] برهمکنش غالبیت × غالبیت و β، α ضرایب پارامترهای ژنتیکی هستند. اجزای واریانس با روش حداکثر درست‌نمایی محدود شده (Restricted maximum likelihood) در مدل مخلوط برآورد شدند. در برنامه SAS توسعه‌یافته توسط پی‌فو و موهرینگ (Piepho & Mohring, 2010)، کفایت مدل افزایشی-غالبیت با استفاده از آزمون عدم برازش (Lack-of-Fit) بر اساس آماره F نوع والد (Wald-type F-test) ارزیابی شد. در صورت معنی‌دار نشدن آزمون آماره Wald در آزمون نیکویی برازش از مدل سه پارامتری (افزایشی- غالبیت) و به هنگام معنی‌دار شدن آن از

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]
[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

مدل‌های گسترش یافته شامل اثرات اپیستازی استفاده شد (Piepho & Mohring, 2010). از آن‌جایی که در این روش برآوردها از طریق حداقل مربعات تعمیم‌یافته (Generalized least squares) انجام می‌گیرد، گاهی برآوردهای حاصل با برآوردهای کم‌ترین مربعات یکسان نیستند.

نتایج و بحث

آزمون نرمال توزیع باقیمانده‌ها توسط روش شاپیرو ویلک و بررسی همگنی خطاهای آزمایشی به وسیله آزمون بارتلت برای صفات اندازه‌گیری شده نشانگر صادق بودن این فرض‌ها برای کلیه صفات بود. بر اساس تجزیه واریانس، اختلاف معنی‌دار ($P \leq 0.01$) بین سطوح تنش خشکی و نسل‌ها در همه صفات به جز صفت Fv/Fm گندم مشاهده شد که نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی کافی برای انجام تجزیه میانگین نسل‌ها است. برهمکنش تنش خشکی × نسل برای اکثر صفات معنی‌دار بود که نشان می‌دهد واکنش نسل‌ها از سطحی به سطح دیگر تنش متفاوت است. به همین دلیل، تجزیه میانگین نسل‌ها جداگانه در هر سطح تنش انجام گرفت (جدول ۱). برای صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه بارور، وزن سنبله، طول سنبله، وزن کاه و کلش، تعداد روز تا ظهور سنبله، وزن کل بوته و F0 در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، برای صفات طول پدانکل، طول و عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/Fm، Fv/F0 و شاخص سبزینگی (عدد SPAD) در شرایط تنش خشکی و برای صفت تعداد روز تا رسیدگی در شرایط عادی به دلیل معنی‌دار نشدن آزمون عدم برازش (Lack-of-fit) مدل سه پارامتری برازش شد. برای صفات ارتفاع بوته و طول سنبله تحت شرایط عادی تنها اثر افزایشی معنی‌دار بود اما برای این صفات تحت تنش خشکی هیچ کدام از اثرات ژنتیکی (اثر افزایشی و غالبیت) معنی‌دار نبود. برای صفات وزن کل بوته و تعداد پنجه بارور تحت هر دو شرایط عادی و تنش خشکی اثر افزایشی معنی‌دار و اثر غالبیت غیر معنی‌دار بود. برای صفات وزن سنبله و تعداد روز تا ظهور سنبله در شرایط عادی هر دو اثر افزایشی و غالبیت غیر معنی‌دار و در شرایط تنش خشکی تنها اثر افزایشی معنی‌دار بود. برای صفات طول پدانکل، طول و عرض برگ پرچم و Fv/Fm در شرایط تنش خشکی هیچکدام از اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار نبودند. در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی در صفت وزن کاه و کلش هیچکدام از اثرات ژنی افزایشی و غالبیت معنی‌دار نبود. برای صفت تعداد روز تا رسیدگی کامل در شرایط عادی هیچکدام از اثرات ژنی افزایشی و غالبیت معنی‌دار نبود. برای صفت F0 در شرایط شاهد هر دو اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار، ولی در شرایط تنش خشکی تنها اثر افزایشی معنی‌دار بود. برای صفات Fm، Fv و Fv/F0 تحت شرایط تنش خشکی تنها اثر افزایشی معنی‌دار بود و اثر غالبیت برای صفات مذکور معنی‌دار نبود. برای صفت شاخص سبزینگی (عدد SPAD) در شرایط تنش خشکی هر دو اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار بود.

برای صفات طول پدانکل، طول و عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/Fm، Fv/F0 و شاخص سبزینگی (عدد SPAD) در شرایط عادی و در صفت تعداد روز تا رسیدن دانه فقط در شرایط تنش خشکی آزمون عدم برازش (Lack-of-fit) معنی‌دار بود. بر اساس این آزمون در صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد دانه اثرات اپیستازی در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی معنی‌دار بود که نشان از عدم کفایت مدل سه پارامتری دارد؛ بنابر این، در این صفات، مدل شش–پارامتری به‌کار گرفته شد. برای صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم و عرض برگ پرچم، اثرات افزایشی × افزایشی با علامت منفی و غالبیت × غالبیت با علامت مثبت در شرایط عادی معنی‌دار بودند. برای صفت تعداد روز تا رسیدگی کامل اثر افزایشی × افزایشی با علامت منفی و اثر غالبیت × غالبیت با علامت مثبت در شرایط تنش خشکی معنی‌دار بود. برای صفت شاخص برداشت به جز برهمکنش افزایشی × غالبیت، همه پارامترهای ژنتیکی در شرایط عادی معنی‌دار بودند.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مختلف نسل‌های اصلاحی پایه حاصل از تلاقی دو رقم تیرگان و seriM82 گندم در دو شرایط عادی و تنش خشکی

Table 1. Analysis of variance for various traits in the base breeding generations obtained from the cross of two wheat varieties, Tirgan and seriM82, under non-stress and drought stress conditions

Source of variation	df	Mean square									
		Plant height	Peduncle length	Flag leaf length	Flag leaf width	Effective tiller number	Spike weight	Spike length	Straw weight	Harvest index	100-grain weight
Block	2	10.20**	2.34*	1.34 ns	0.0001 ns	0.13 ns	3.45**	0.57**	0.08 ns	77.91*	0.06 ns
Drought stress	1	170.49**	134.5**	76.69**	0.28**	14.47**	43.76**	6.25**	32.19**	389.41**	4.37**
Error (a)	2	7.17**	2.3*	0.44 ns	0.01 ns	0.53 ns	0.50	0.09	2.35	24.45	0.001
Generation	5	8.38**	16.5**	5.72**	0.08**	1.11**	2.90**	1.11**	3.79**	158.68**	0.87**
Generation × Drought stress	5	5.20**	4.00**	1.10 ns	0.02**	0.24 ns	0.80**	0.22*	0.63 ns	53.74*	0.16*
Error (b)	10	2.02*	1.64*	1.17*	0.01*	0.23 ns	0.53*	0.15*	1.40 ns	32.54*	0.02 ns
C.V (%)		6.69	11.17	13.48	12.30	22.39	25.16	10.25	23.55	21.50	15.98

Source of variation	df	Mean square									
		Grain yield	Days to maturity	Days to heading	Plant total weight	F0	Fm	Fv	Fv/Fm	Fv/F0	Greenness index (SPAD value)
Block	2	0.35 ns	85.07**	16.93 ns	4.18*	23.61**	62.32 ns	771.85 ns	0.001 ns	0.02 ns	2.93 ns
Drought stress	1	46.05**	1380.6**	1362.14**	151.02**	65446**	64086.32**	74614.81**	0.002*	0.38**	160.74**
Error (a)	2	0.001	40.14**	17.20	4.81*	1.05	1150.50 ns	1688.90*	0.001 ns	0.02 ns	3.94 ns
Generation	5	7.95**	84.57**	47.18*	12.97**	65.95**	12689.93**	10750.44**	0.0005ns	0.08**	38.80**
Generation × Drought stress	5	1.47**	16.69*	8.96 ns	2.09 ns	7.23 ns	951.53ns	592.05 ns	0.0006 ns	0.02 ns	3.22 ns
Error (b)	10	0.18	11.56*	14.32 ns	2.91*	6.68 ns	799.02	407.61	0.0002	0.007	2.97
C.V (%)		39.21	4.31	5.06	23.14	2.37	4.59	5.37	2.60	3.72	9.49

ns، * و **: به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

ns, *, **: Non-significant and significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

ارتفاع بوته اصلی (Plant height)، طول پدانکل (Peduncle length)، طول برگ پرچم (Flag leaf length)، عرض برگ پرچم (Flag leaf width)، تعداد پنجه بارور (Effective tiller number)، وزن سنبله در بوته (Spike weight)، طول سنبله اصلی (Spike length)، وزن کاه و کلش (Straw weight)، شاخص برداشت (Harvest index)، وزن صد دانه (100-grain weight)، عملکرد دانه در بوته (Grain yield)، تعداد روز تا رسیدگی (Days to maturity)، تعداد روز تا ظهور سنبله (Days to heading)، وزن کل بوته (Plant total weight)، فلورسانس پایه (F0)، فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv=Fm-F0)، Fv/Fm (کارایی حداکثر فتوسیستم II)، Fv/F0 (عملکرد فتوسنتزی)، شاخص سبزینگی (عدد SPAD).

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

جدول ۲- برآورد اثرات ژنی (میانگین ± خطای استاندارد) برای صفات مختلف شش نسل پایه حاصل از تلاقی دو رقم تیرگان و seriM82 گندم در دو شرایط عادی و تنش خشکی با استفاده از مدل خطی مخلوط

Table 2. Estimation of genetic effects (mean ± standard error) for various traits of the base breeding generations resulting from the cross of two wheat varieties, Tirgan and seriM82, under non-stress and drought stress conditions using a mixed linear model

Genetic effects	Plant height		Peduncle length		Flag leaf length		Flag leaf width		Effective tiller number	
	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress
[m]	53.62** ±4.55	40.96** ±3.61	37.16** ±3.57	28.99** ±3.13	21.56** ±2.67	13.12** ±2.28	2.34** ±0.22	1.49** ±0.24	6.03** ±1.11	4.04** ±1.02
[a]	2.39** ±0.80	0.54 ns ±0.75	2.95** ±8.58	1.09 ns ±0.64	1.19* ±0.43	0.69 ns ±0.39	0.16** ±0.22	0.11 ns ±0.05	0.74** ±0.21	0.41* ±0.19
[d]	-21.79 ns ±10.94	3.89 ns ±8.67	-29.43** ±8.58	-15.18 ns ±7.51	-16.52* ±6.43	-0.63 ns ±5.49	-2.55** ±0.53	-0.36 ns ±0.57	-4.51 ns ±2.66	-2.38 ns ±2.45
[aa]	-7.42 ns ±4.48	0.35 ns ±3.53	-9.29* ±3.51	-6.37 ns ±3.06	-5.88* ±2.64	-0.55 ns ±2.25	-0.83** ±0.22	-0.22 ns ±0.23	-1.12 ns ±1.08	0.82 ns ±1.00
[ad]	0.38 ns ±3.00	1.78 ns ±2.47	-2.14 ns ±2.37	1.04 ns ±2.13	1.96 ns ±1.74	1.62 ns ±1.50	0.02 ns ±0.15	0.09 ns ±0.17	-0.59 ns ±0.74	0.08 ns ±0.68
[dd]	15.39* ±6.87	-3.89 ns ±5.54	19.43** ±5.40	9.67 ns ±4.79	12.05* ±4.00	0.67 ns ±3.44	1.81** ±0.34	0.15 ns ±0.37	2.83 ns ±1.68	1.85 ns ±1.55
Wald-F	1.67 ns	0.60 ns	5.93**	1.56 ns	3.71*	0.41 ns	9.81**	0.49 ns	1.35 ns	0.51 ns
Epistasis	-	-	Duplicate	-	Duplicate	-	Duplicate	-	-	-

Genetic effects	Spike weight		Spike length		Straw weight		Harvest index		100-grain weight	
	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress
[m]	8.22** ±2.41	5.79** ±1.49	7.87** ±1.04	6.76** ±0.99	9.55** ±2.50	5.04 ns ±2.73	82.28** ±9.67	61.35** ±7.64	6.07** ±0.60	3.89** ±0.38
[a]	0.76 ns ±0.41	1.09** ±0.27	0.82** ±0.18	0.31 ns ±0.16	0.93 ns ±0.48	0.55 ns ±0.44	6.39** ±2.49	1.88 ns ±1.87	0.66** ±0.11	0.31** ±0.07
[d]	-5.86 ns ±5.79	-2.08 ns ±3.59	-3.03 ns ±2.50	-1.33 ns ±2.37	-8.83 ns ±6.01	-0.64 ns ±6.55	-116.65 ns ±23.20	-78.00** ±18.32	-6.03** ±1.45	-2.42* ±0.91
[aa]	-0.71 ns ±2.37	-1.22 ns ±1.47	-0.84 ns ±1.02	-0.65 ns ±0.97	-1.57 ns ±2.46	0.67 ns ±2.69	-41.29** ±9.35	-224.12* ±7.40	-2.05** ±0.59	-0.78 ns ±0.37
[ad]	0.66 ns ±1.58	-1.12 ns ±0.99	-0.55 ns ±0.68	0.04 ns ±0.64	-0.76 ns ±0.66	2.27 ns ±1.77	8.98 ns ±7.00	-5.78 ns ±5.45	-0.18 ns ±0.40	-0.23 ns ±0.25
[dd]	5.16 ns ±3.62	1.25 ns ±2.26	2.74 ns ±1.57	1.01 ns ±1.48	7.23 ns ±3.80	1.52 ns ±4.08	77.96** ±15.31	47.42** ±11.99	3.58** ±0.92	1.66* ±0.57
Wald-F	2.00 ns	0.71 ns	1.83 ns	0.13 ns	2.40 ns	1.13 ns	7.98**	4.54*	5.09*	3.62*
Epistasis	-	-	-	-	-	-	Duplicate	Duplicate	Duplicate	Duplicate

Genetic effects	Grain yield		Days to maturity		Days to heading		Plant total weight		F0	
	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress
[m]	1.58** ±1.46	5.85** ±0.65	210.94** ±13.02	200.17** ±6.19	174.04** ±14.13	145.52** ±5.15	17.78** ±4.05	10.72* ±3.58	260.25** ±6.60	246.39** ±4.19
[a]	1.59** ±0.29	0.87** ±0.19	2.33 ns ±2.19	4.77** ±1.03	3.03 ns ±2.41	2.94* ±1.29	1.69* ±0.73	1.81** ±0.61	4.95** ±1.23	3.22** ±0.89
[d]	-19.68** ±3.51	-7.86** ±1.56	-56.62 ns ±31.29	-49.77** ±14.87	-54.76 ns ±34.68	-8.85 ns ±12.34	-14.69 ns ±9.72	-2.39 ns ±8.60	-39.30* ±15.85	-23.49 ns ±10.06
[aa]	-5.29** ±1.43	-2.38** ±0.62	-14.08 ns ±12.84	-18.31* ±6.08	-16.15 ns ±14.23	-2.19 ns ±4.98	-2.28 ns ±3.98	-0.59 ns ±3.53	-11.45 ns ±6.48	-7.21 ns ±4.09
[ad]	0.83 ns ±0.98	-0.64 ns ±0.49	-1.45 ns ±8.52	4.54 ns ±4.11	-1.74 ns ±9.43	4.23 ns ±3.69	-010 ns ±2.68	0.76 ns ±2.35	3.84 ns ±4.39	-3.10 ns ±2.87
[dd]	14.42** ±2.22	5.28** ±1.05	41.44 ns ±19.56	32.44** ±9.36	35.68 ns ±21.67	5.76 ns ±8.10	12.39 ns ±6.11	2.55 ns ±5.39	27.48* ±10.00	17.14* ±6.45
Wald-F	20.31**	11.28**	1.97 ns	4.78*	1.14 ns	0.96 ns	3.17 ns	0.19 ns	2.87 ns	2.49 ns
Epistasis	Duplicate	Duplicate	-	Duplicate	-	-	-	-	-	-

Genetic effects	Fm		Fv		Fv/Fm		Fv/F0		Greenness index (SPAD value)	
	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress	Non-stress	Stress
[m]	15.81.61** ±41.13	1470.08** ±84.91	1388** ±35.19	1283.03** ±79.09	0.88** ±0.01	0.87** ±0.05	5.34** ±0.16	5.23** ±0.36	59.90** ±5.67	45.74** ±3.83
[a]	48.15** ±8.96	63.58** ±15.56	45.89** ±10.30	65.58** ±4.58	0.004 ns ±0.01	0.009 ns ±0.01	0.09 ns ±0.04	0.21** ±0.06	3.61** ±0.95	2.51** ±0.69
[d]	-435.68** ±98.73	-251.29 ns ±203.93	-364.58** ±84.33	-342.71 ns ±189.98	0.01 ns ±0.07	-0.09 ns ±0.12	-0.65 ns ±0.37	-0.98 ns ±0.86	-51.07** ±13.62	-24.64* ±9.19
[aa]	-119.08* ±40.14	-111.27 ns ±83.47	-159.42** ±33.65	-144.03 ns ±77.79	-0.04 ns ±0.03	-0.04 ns ±0.05	-0.41** ±0.15	-0.47 ns ±0.35	-19.06** ±5.59	-10.08* ±3.76
[ad]	49.40 ns ±28.37	1.37 ns ±56.39	-29.46 ns ±26.60	27.84 ns ±52.41	-0.05* ±0.02	0.019 ns ±0.03	-0.19 ns ±0.12	0.18 ns ±0.24	-0.11 ns ±3.71	-1.74 ns ±2.54
[dd]	352.34** ±63.45	170.83 ns ±128.48	224.06** ±57.05	218.61 ns ±119.54	-0.06 ns ±0.05	0.05 ns ±0.08	0.33 ns ±0.25	0.58 ns ±0.54	31.15** ±8.51	14.65* ±5.79
Wald-F	12.15**	0.49 ns	4.86*	1.27 ns	8.80**	0.17 ns	5.63**	0.66 ns	4.08*	2.63 ns
Epistasis	Duplicate	-	Duplicate	-	Duplicate	-	Duplicate	-	Duplicate	-

ns، *، ** به‌ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد

ns, * and **: Non-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

ارتفاع بوته اصلی (Plant height)، طول پدانکل (Peduncle length)، طول برگ پرچم (Flag leaf length)، عرض برگ پرچم (Flag leaf width)، تعداد پنجه بارور (Effective tiller number)، وزن سنبله در بوته (Spike weight)، طول سنبله اصلی (Spike length)، وزن کاه و کلش (Straw weight)، شاخص برداشت (Harvest index)، وزن صد دانه (100-grain weight)، عملکرد دانه در بوته (Grain yield)، تعداد روز تا رسیدگی (Days to maturity)، تعداد روز تا ظهور سنبله (Days to heading)، وزن کل بوته (Plant total weight)، فلورسانس پایه (F0)، فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv=Fm-F0)، Fv/Fm (کارایی حداکثر فتوسیستم II)، Fv/F0 (عملکرد فتوسنتزی)، شاخص سبزینگی (عدد SPAD).

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

شرایط تنش خشکی برای صفت مذکور (شاخص برداشت) اثرات افزایشی × افزایشی با علامت منفی و غالبیت × غالبیت با علامت مثبت معنی‌دار بودند. برای صفت وزن صد دانه، اثرات افزایشی × افزایشی با علامت منفی و غالبیت × غالبیت با علامت مثبت در شرایط عادی و تنها اثر غالبیت × غالبیت با علامت مثبت در شرایط تنش خشکی معنی‌دار بودند. برای صفت عملکرد دانه برهمکنش افزایشی × افزایشی با علامت منفی و برهمکنش غالبیت × غالبیت با علامت مثبت در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی معنی‌دار بود. در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، عمل ژن برای صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد دانه با توجه به مخالف بودن علامت‌های اثر غالبیت و برهمکنش غالبیت × غالبیت از نوع اپیستازی دوگانه یا مضاعف بودند. در شرایط عادی برای صفات Fm، Fv و شاخص سبزینگی (SPAD) اثرات افزایشی × افزایشی با علامت منفی و اثر غالبیت × غالبیت با علامت مثبت معنی‌دار بودند و اثر افزایشی × غالبیت برای این صفات معنی‌دار نبود. در شرایط عادی برای صفت Fv/Fm تنها اثر افزایشی × غالبیت با علامت منفی معنی‌دار بود و اثرات افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت غیر معنی‌دار بودند. در شرایط عادی برای صفت Fv/F0 تنها اثر افزایشی × افزایشی با علامت منفی معنی‌دار بود و اثرات افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت معنی‌دار نبودند.

مطالعه حاضر به‌منظور تخمین اثرات ژنتیکی افزایشی، غالبیت و اپیستازی صفات مختلف زراعی و فیزیولوژیک در گندم تحت شرایط عادی و تنش خشکی انجام شد. طبق نتایج برآورد اثرات مختلف ژنی، برای اغلب صفات مطالعه شده تحت هر دو شرایط (عادی و تنش خشکی) پارامتر اثر میانگین (m) معنی‌دار ($P \leq 0.01$) بود که حاکی از وجود ژن‌های مشترک بین دو والد و کمی بودن وراثت این صفات است. در تجزیه میانگین نسل‌ها، آزمون عدم برازش (Lack-of-fit) برای صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، در صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/Fm، Fv/F0 و شاخص سبزینگی در شرایط عادی و در صفت تعداد روز تا رسیدن دانه در شرایط تنش خشکی، معنی‌دار بود و از مدل شش–پارامتری برای تخمین اثرات ژنتیکی استفاده شد. معنی‌دار شدن آزمون عدم برازش (Lack-of-fit) عدم کفایت مدل ساده افزایشی–غالبیت را برای صفات مورد اشاره نشان داد. به عبارت دیگر، مدل ساده افزایشی–غالبیت نمی‌تواند واریانس ژنتیکی بین میانگین نسل‌ها را توضیح دهد؛ بنابراین، مدل‌های پیچیده برای این تلاقی لازم است برازش شوند. عباسی هولاسو و همکاران (Abbasi Holasou *et al*., 2019) در تحقیقات خود با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بر روی تلاقی گندم نان، بیان کردند که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه کنترل ژنتیکی تمام صفات کافی نبودند. در تحقیق آنها، اثر اپیستازی در کنترل ژنتیک صفات طول و عرض برگ پرچم، وزن سنبله، شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد دانه در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی و صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد پنجه بارور، طول سنبله و وزن سنبله در شرایط تنش مشاهده شد. شایان و همکاران (Shayan *et al*., 2019) نیز نشان دادند که در هر دو شرایط عادی و تنش کمبود آب اثرهای اپیستازی و غالبیت علاوه بر اثر افزایشی در کنترل صفات زراعی مورد مطالعه نقش داشتند. در صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه بارور، طول سنبله، وزن سنبله، وزن کاه و کلش، تعداد روز تا ظهور سنبله، وزن کل بوته و F0، در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، در صفت تعداد روز تا رسیدن دانه در شرایط عادی و در صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/Fm، Fv/F0 و شاخص سبزینگی در شرایط تنش خشکی آزمون عدم برازش (Lack-of-fit) غیرمعنی‌دار بود و مدل سه پارامتری (مدل افزایشی–غالبیت بدون اپیستازی) در رابطه با این صفات برازش شد. در این صفات که مدل سه پارامتری کفایت می‌کند، اغلب اثرات افزایشی معنی‌دار هستند؛ بنابر این، گزینش در نسل‌های در حال تفرق اولیه برای این صفات می‌تواند مناسب باشد.

اثرات افزایشی برای صفات تعداد پنجه بارور، وزن صد دانه، عملکرد، وزن کل بوته، F0، Fm، Fv و شاخص سبزینگی در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی و برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، طول سنبله و شاخص برداشت فقط در شرایط عادی، و برای صفات وزن سنبله، تعداد روز تا رسیدن دانه، تعداد روز تا ظهور سنبله و Fv/F0 در شرایط تنش خشکی، معنی‌دار بود. اثر افزایشی معنی‌دار و فقدان غالبیت معنی‌دار امکان تثبیت اثرهای ژنی افزایشی را برای بهبود صفات مورد اشاره در لاین‌های خالص و یا اصلاح جمعیت فراهم می‌کند. علامت پارامترهای [a] و [d] بستگی به این دارد که کدام والد، P1 و کدام والد، P2 در نظر گرفته شود (Mather & Jinks, 1982). در این پژوهش رقم تیرگان (والد مقاوم) به عنوان P1 و رقم SeriM82 (والد حساس) به‌عنوان والد P2 در نظر گرفته شد. مثبت بودن پارامتر [d] به این مفهوم است که غالبیت ناقص برای صفت مورد بررسی به طرف والدی که دارای میانگین بالاتری است رخ داده است و غالبیت ناقص در جهت افزایش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. در صورت منفی بودن پارامتر [d] غالبیت ناقص به طرف والدی اتفاق افتاده است که میانگین پایین‌تری برای صفت مورد بررسی دارد و غالبیت ناقص در جهت کاهش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. بنابراین، می‌توان گفت که در شرایط این آزمایش و در تلاقی ارقام گندم تیرگان و SeriM82 برای اکثر صفات مورد مطالعه، غالبیت ناقص در جهت کاهش صفات مورد مطالعه عمل کرده است. مثبت بودن پارامتر [a] به معنی برتری والد غالب و منفی بودن آن نشان‌دهنده ارزش بیشتر والد مغلوب نسبت به والد غالب در کنترل صفت است. معنی‌دار بودن اثرات متقابل افزایشی × افزایشی [aa] و غالبیت × غالبیت [dd] برای صفات عملکرد، شاخص برداشت در هر دو شرایط، برای صفات طول پدانکل، طول و عرض برگ پرچم، وزن صد دانه، Fm، Fv و شاخص سبزینگی در شرایط عادی و برای صفت تعداد روز تا رسیدگی کامل در شرایط تنش بر وجود اثرات اپیستازی در توارث این صفات دلالت دارند. بر اساس جدول ۲، معنی‌دار نشدن برهمکنش افزایشی × غالبیت [ad] ممکن است به‌علت خنثی شدن آثار مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]
[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

باشد (Mostafavi *et al.,* 2005). این نوع اثر اپیستازی نمی‌تواند به‌وسیله گزینش (خصوصاً در نسل‌های اولیه تفرق) تثبیت شود. برای صفات مورد اشاره، علامت اثر غالبیت [d] در مدل برازش‌یافته اپیستاتیک نیز منفی است که تمایل نتاج به‌سمت والد مقاوم را نشان می‌دهد (Darvishzadeh *et al*., 2017; Abbasi Holasou *et al*., 2019; 2023). در مطالعه حاضر، تحت هر دو شرایط برای کلیه صفات، اثر غالبیت منفی و بزرگ‌تر از اثر افزایشی مثبت بود که نقش برتری اثر غالبیت عمل ژن در وراثت این صفات را نشان می‌دهد؛ بنابر این، شدت انتخاب باید در نسل‌های اولیه کم یا متوسط باشد (Ataei *et al*., 2017). کم‌بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت، نشان می‌دهد اثرهای غالبیت تاثیر بیشتری دارند و بیانگر امکان بهبود این صفت از طریق گزینش بعد از دورگیری است (Darvishzadeh *et al*., 2017; Abbasi Holasou *et al*., 2019; 2023). زمانی که اثرات افزایشی بزرگ‌تر از اثرات غیرافزایشی باشند، گزینش در نسل‌های در حال تفرق و روش شجره‌ای پیشنهاد می‌گردد. اما اگر اثرات غیر افزایشی بزرگ‌تر باشند، بهتر است برای بهبود صفت مورد نظر از روش‌های گزینش فشرده در نسل‌های بعدی، انتخاب دوره‌ای متقابل، تلاقی‌های دی‌آلل و یا تولید واریته‌های هیبرید استفاده گردد زیرا در این روش‌ها هتروزیگوتی برای مدت طولانی حفظ شده، در نتیجه امکان شکستن همبستگی‌ها و استفاده از این خصوصیات وجود دارد (Abbasi Holasou *et al*., 2019; 2023). البته این نکته را باید مدنظر داشت که در صورت وجود اپیستازی، برآورد اثرات اصلی افزایشی و غالبیت اریب‌دار خواهد بود و اهمیت نسبی اثرات متقابل به‌طور دقیق قابل تشخیص نیست (Darvishzadeh *et al*., 2017; Moroni *et al*., 2013). علامت متضاد اثر افزایشی و اپیستازی افزایشی × افزایشی در مطالعه حاضر برای اکثر صفات در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، نشان دهنده‌ی ماهیت متفاوت این اثرات در کنترل این صفات و همچنین عدم جورشدگی کامل آلل‌ها در والدین است. برهمکنش غالبیت × غالبیت برای صفات شاخص برداشت، وزن صد دانه و عملکرد در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، در صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، Fm، Fv، Fv/F0 و شاخص سبزینگی در شرایط عادی و در صفت تعداد روز تا رسیدن دانه در شرایط تنش خشکی معنی‌دار و از نظر علامت مخالف اثرات غالبیت بود که نشان‌دهنده‌ی وجود اپیستازی دوگانه یا مضاعف است. اگر اپیستازی دوگانه یا مضاعف وجود داشته باشد، انتخاب باید تا زمانی‌که سطح بالایی از تثبیت ژن حاصل شود، به تأخیر بیفتد (Almeida *et al*., 2018). اپیستازی مضاعف به دو صورت مغلوب مضاعف و غالب مضاعف بروز می‌کند. زمانی که ژن اول به‌صورت مغلوب از بروز ژن دوم جلوگیری نماید و ژن دوم به‌صورت مغلوب از اظهار ژن اول جلوگیری نماید، اپیستازی از نوع مغلوب مضاعف است. زمانی‌که حضور حداقل یک ژن به صورت غالب اثر ژن دیگر را بپوشاند اپیستازی از نوع غالب مضاعف است. اپیستازی دوگانه یا مضاعف با کاهش تنوع در نسل F2 و دیگر نسل‌های در حال تفرق، سبب اختلال در روند انتخاب می‌گردد (Karimi *et al*., 2011). علامت اثرات اپیستازی مختلف مانند افزایشی × افزایشی و افزایشی × غالبیت، جهتی را نشان می‌دهد که اثرات ژنی بر میانگین جمعیت تأثیر می‌گذارد (Samineni *et al*., 2010). در این مطالعه، علامت هر دو برهمکنش افزایشی × افزایشی و افزایشی × غالبیت برای صفات وزن صد دانه و شاخص سبزینگی در هر دو شرایط عادی و تنش خشکی، وزن سنبله، شاخص برداشت، عملکرد و F0، در شرایط تنش خشکی و طول سنبله، وزن کاه و کلش، تعداد روز تا رسیدن دانه، تعداد روز تا ظهور سنبله، ارتفاع بوته، Fv/Fm و Fv/F0 در شرایط آبیاری معمول (عادی) منفی بود که کارآیی انتخاب زودهنگام در نسل‌های در حال تفرق برای این صفات را کاهش می‌دهد.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این مطالعه نشان دادند که تمام اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی در توارث صفات زراعی گندم برای مواد ژنتیکی مورد بررسی دخیل بودند. مطابق با نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها، هر دو مؤلفه واریانس افزایشی و غالبیت، تنوع ژنتیکی صفات اندازه‌گیری شده را تشریح کردند. با این حال، مؤلفه‌های غالبیت و غالبیت × غالبیت از سایر مولفه ها مهم‌تر بودند، اما به‌دلیل وجود اپیستازی دوگانه یا مضاعف، بهره‌برداری از آنها دشوار است. به این ترتیب، توصیه می‌شود که انتخاب به نسل‌های پیشرفته‌تر (مثلاً F3، F4) که در محیط‌های متعدد تکرار می‌شوند، موکول شود.

تشکر و قدردانی

از معاونت محترم پژوهش و فن‌آوری دانشگاه ارومیه برای حمایت مالی در انجام این پروژه تشکر و قدردانی می‌گردد.

References

Abbasi Holasou, H., Alavi Kia, S.S. Mohammadi, S.A., & Moghaddam Vahed, M. (2019). Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit conditions, using mixed linear models. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences,* 14(2), 85-93.

Holasou, H. A., Alavi Kia, S. S., Mohammadi, S. A., & Vahed, M. M. (2023). Mixed linear models for the genetic inheritance of grain zinc and iron content, agronomic and biochemical traits in bread wheat under salinity stress. *Biologia,* 78(12), 3353-3365. https://doi.org/10.1007/s11756-023-01538-9.

Akhtar, N., & Chowdhry, M.A. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture & Biology,* 4, 523-552.

Almeida, V.C., Soriano Viana, J.M., Risso, L.A., Ribeiro, C., & Delima, R.O. (2018). Generation mean analysis for nitrogen and phosphorus uptake, utilization, and translocation indexes at vegetative stage in tropical popcorn. *Euphytica,* 214, 103-114.

Ataei, R., Gholamhoseini, M., & Kamalizadeh, M. (2017). Genetic analysis for quantitative traits in bread wheat exposed to irrigated and drought stress conditions. *Phyton,* 86, 228-235.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]

Bruce, W. B., Edmeades, G. O., & Barker, T. C. (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany,* 53,13–25.

Darvishzadeh, R., Alipour, H., & Sarrafi, A. (2017). Generation mean analysis to Black stem disease resistance in Sunflower (*Helianthus annuus* L.), using Mixed linear models. *Plant Genetic Researches,* 4(2), 29-42. [In Persian]

Eltaher, S., Baenziger, P.S., Belamkar, V., Salem, K.F.M., Alqudah, A.M., & Sallam, A. (2021). GWAS revealed effect of genotype × environment interactions for grain yield of Nebraska winter wheat. *BMC Genomics,* 22, 2. https://doi.org/10.1186/s12864-020-07308-0

Giraldo, P., Benavente, E., Manzano-Agugliaro, F., & Gimenez, E. (2019). Worldwide research trends on wheat and barley: a bibliometric comparative analysis. *Agronomy,* 9, 352.

Hallauer, A.R., Carena, M.J., & Miranda Filho, J.B. (2010). Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, Ames.

Houshmand, S., Arzani, A., & Mirmohammadi-Maibody, S. A. M.,2014. Effects of Salinity and Drought Stress on Grain Quality of Durum Wheat. *Communications in Soil Science and Plant Analysis,* 45, 297-308.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. International *Journal of Agricultural and Biological Engineering,* 11, 100-105.

Karami, E., Sabagh Pur, S.H., Naghavi, M.R., & Taeeb, M. (2011). Genetic analysis of earliness in chickpea (*Cicer arietinum* L.) using generation mean analysis. *Iranian Journal of Pulses Research,* 2(2), 63-68. [In Persian]

Kearsey, M. J., & Pooni, H. S. (1998). The genetical analysis of quantitative traits. Stanley Thornes Publishers, Ltd.

Kearsey, M.J., & H.S. Pooni. (1996). The Genetical Analysis of Quantitative Traits. (1st ed.). Chapman and Hall, London. 381 pp

Ma, J., Zhao, D., Tang, X., Yuan, M., Zhang, D., Xu, M., Duan, Y., Ren, H., Zeng, Q., Wu, J., & Han, D. (2022). Genome-Wide association study on root system architecture and identification of candidate genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Molecular Sciences,* 23(3), 1843. doi.org/10.3390/ijms23031843

Mather, K., & Jinks, J. L. (1971). Biometrical genetics. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.

Mather, K., & Jinks, J.L. (1982). Biometrical Genetics. The Study of Continuous Variation. Chapman and Hall, USA, pp. 279.

Moroni, J.S., Briggs, K.G., Blenis, P.V., & Taylor, G.J. (2013). Generation mean analysis of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings tolerant to high levels of manganese. *Euphytica,* 189, 89-100.

Morris, M.L. Blade, A., & Byerlee, D. (1991). Wheat and barley production in rain fed marginal environment of the developing world. Part I of 1990-91 CIMMYT world wheat fact and trends: Wheat and barley production in rain fed marginal environment of the developing world. CIMMYT, Mexico, D.F.

Mostafavi, K.H., Hosseinzadeh, A.H., & Khaneghah, H.Z. (2005). Genetic analysis of yield and correlated traits in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Iranian Journal of Agriculture Science,* 36(1), 187 197.

Piepho, H.P. (1997). Analysis of a randomized complete block design with unequal subclass numbers. *Agronomy Journal,* 89, 718-723.

Piepho, H.P., & Möhring, J. (2010). Generation means analysis using mixed models. *Crop Science,* 50(5), 1674-1680.

Samineni, S., Gaur, P.M., Colmer, T.D., Krishnamurthy, L., Vadez, V., & Siddique, K.H.M. (2010). Estimation of genetic components of variation for salt tolerance in chickpea using the generation mean analysis. *Euphytica,* 182, 73-86.

Seghatoleslami, M. J., Kafi, M., & Majidi, E. (2008). Effect of drought stress at different growth stage on yield and water use efficiency of five proso millet (*Panicum miliaceum* L.) genotypes. *Pakistan Journal of Botany,* 40, 1427–1432.

Shapiro, S.S., & Wilk, M.B. (1965). An analysis of variance test for normality. *Biometrika,* 52, 591-599.

Shayan, S., Moghaddam Vahed, M., Norouzi, M., Mohammadi, S., & Toorchi, M. (2019). Genetic analysis of agronomic and physiological traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using generation mean analysis under drought stress conditions and spring planting in the cold climate. *Iranian Journal of Crop Sciences,* 21, 210-224. [In Persian]

Singh, R.P., & Sing, S. (1992). Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding,* 52(4), 369-375.

Zaazaa, E.I., Hager, M.A., & El-Hashash, E.F. (2012). Genetical analysis of some quantitative traits in wheat using six parameters genetic model. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences,* 12(4), 456-462.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-06-27]

[DOI: 10.61882/jcb.2026.1621]