

ارزیابی وراثت پذیری و پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و صفات مهم زراعی در لاین های ذرت (*Zea mays* L.) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل ها

Evaluation of heritability and genetic parameters of grain yield and important agronomic traits in maize (*Zea mays* L.) lines using generations mean analysis method

سید سعید موسوی^۱، فریرز قنبری^۲، محمدرضا عبداللهی^۳، علی رضا کیانی^۴ و سید افشین مساوات^۵

چکیده

موسوی، س. س.، ف. قنبری، م. ر. عبداللهی، ع. ر. کیانی و س. ا. مساوات. ۱۳۹۷. ارزیابی وراثت پذیری و پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و صفات مهم زراعی در لاین های ذرت (*Zea mays* L.) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل ها. مجله علوم زراعی ایران. ۲۰(۲): ۹۳-۱۰۷.

اولین گام در به نژادی یک صفت، داشتن آگاهی کافی از پارامترهای ژنتیکی شامل نحوه وراثت پذیری و نوع عمل ژن ها برای آن صفت می باشد. روش تجزیه میانگین نسل ها به دلیل خطای برآورد کم تر، یکی از بهترین روش های برآورد پارامترهای ژنتیکی محسوب می شود. هدف تحقیق حاضر برآورد وراثت پذیری، تعیین تعداد و نوع عمل ژن ها برای برخی از صفات مهم اگرومورفولوژیک در ذرت بود. برای این منظور بذور شش نسل P1، P2، F1، F2، BC1 و BC2 در طی دو سال متوالی تهیه و در سال ۱۳۹۴ در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس وزنی نشان دهنده تفاوت معنی دار بین نسل ها و امکان اجرای تجزیه میانگین نسل ها برای کلیه صفات مورد نظر بود. صفات طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، قطر چوب بلال و درصد چوب بلال توسط اثرات افزایشی و غالبیت نسبی کنترل می شدند و در کنترل سایر صفات، علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی نیز نقش داشت. برای اغلب صفات، تفاوت بین دو جزء غالبیت و افزایشی زیاد و میانگین درجه غالبیت ژنی، بزرگ تر از یک بود که این موضوع نشان دهنده سهم بیش تر اثرات غیرافزایشی و در نتیجه اهمیت هتروزیس در بروز این صفات بود. بیش ترین مقدار هتروزیس نسبی و هتروبلتیوسیس مثبت و معنی دار به ترتیب مربوط به صفات زیست توده بلال و عملکرد دانه در بلال بود. وراثت پذیری عمومی و خصوصی صفات، به ترتیب در دامنه ۶۲/۴۱ تا ۹۰/۰۶ و ۳/۴۳ تا ۶۰/۴۰ درصد برآورد شدند. حداقل تعداد ژن کنترل کننده صفات در دامنه ۰/۰۳ تا ۴/۷۴ برآورد شدند. به طور کلی، برخلاف عملکرد دانه، گزینش در نسل های اولیه برای صفات مرتبط با عملکرد با وراثت پذیری خصوصی بالا از جمله طول بلال، قطر چوب بلال، وزن ۲۵۰ دانه و تعداد ردیف دانه در بلال، منجر به بهبود عملکرد دانه در نسل های پیشرفته خواهد شد. علاوه بر این، با توجه به وراثت پذیری خصوصی بالا برای صفت درصد چوب بلال (۶۰/۴ درصد)، انتخاب در نسل های اولیه برای کاهش درصد چوب بلال، تا حدی که منجر به کاهش معنی دار وزن کلی بلال نشود، باعث افزایش شاخص برداشت بلال و در نتیجه بهبود عملکرد دانه ذرت خواهد شد.

واژه های کلیدی: اپیستازی، اثر غالبیت، تجزیه ژنتیکی، تجزیه میانگین نسل ها و ذرت.

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۰۴/۱۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۵/۰۳ این مقاله مستخرج از پایان نامه کارشناسی ارشد نگارنده دوم می باشد.

۱- استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا همدان (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: s.moosavi@basu.ac.ir)

۲- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا همدان

۳- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا همدان

۴- استاد بخش تحقیقات فنی و مهندسی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی

۵- مربی پژوهش بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

مقدمه

ذرت یکی از مهم‌ترین گیاهان خانواده غلات است که از نظر سطح زیر کشت، بعد از گندم و برنج، مقام سوم دنیا را به خود اختصاص داده است (Ashofteh-Beyraghi *et al.*, 2011). تولید کنندگان ذرت، همواره به دنبال راه‌هایی برای افزایش عملکرد دانه، کاهش هزینه‌ها یا ترکیبی از هر دو بوده‌اند (Farnham, 2001) و در این راستا، افزایش عملکرد از طریق به‌نژادی، کارآمدترین و پایدارترین روش می‌باشد. در واقع اولین گام در هر برنامه به‌نژادی، داشتن آگاهی از میزان وارث‌پذیری صفات و نوع عمل ژن‌ها است (Akhtar and Chaudhry, 2006). یکی از موانع مهم در تولید ارقام با عملکرد بالا، درک ناکافی از عمل ژن‌های مربوط به عملکرد و اجزای عملکرد است (Roff and Emerson, 2006)، بنابراین جهت برآورد پارامترهای (فراسنجه‌های) ژنتیکی از روش‌های مختلفی استفاده می‌شود (Lamkey and Lee, 2005) که یکی از بهترین آنها، روش تجزیه میانگین نسل‌ها است (Kearsey and Pooni, 1996; Iqbal and Nadeem, 2003). این روش در مقایسه با روش‌های مبتنی بر سایر روش‌ها (تجزیه واریانس) از خطای برآورد کمتری برخوردار است (Hallauer and Miranda, 1985). تعدادی از تحقیقات قبلی در ذرت (Dorri *et al.*, 2014; Shahrokhi *et al.*, 2013; Zare *et al.*, 2008; Azizi *et al.*, 2006)، استفاده از پدیده هتروزیس جهت بهبود عملکرد دانه را گزارش کرده‌اند. تخمین وراثت‌پذیری یک صفت، اطلاعات لازم برای انتقال آن از والدین به نتاج را فراهم کرده، به به‌نژادگران امکان می‌دهد که پیشرفت ژنتیکی در شرایط گزینش را در شدت‌های مختلف گزینش، پیش‌بینی کنند (Ghannadha, 1998). ارشاد الحق و همکاران (Irshad-ul-Haq *et al.*, 2010) نشان دادند که اثرات غیرافزایشی اهمیت بیش‌تری در توارث و کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع بوته، تعداد روز تا ۵۰ درصد کاکل‌دهی، طول بلال

و عملکرد دانه ذرت دارند. میهایلوف و چرنوف (Mihailov and Chernov, 2006) اظهار داشتند که اثر ایستازی ژن‌ها در کنترل صفات عملکرد دانه، قطر بلال، تعداد دانه در بلال، تعداد بلال، تعداد روز تا گل‌دهی و تعداد روز تا رسیدگی، دارای اهمیت هستند، اما برای صفات وزن چوب بلال، وزن صدانه، تعداد روز از گرده‌افشانی تا ظهور کاکل و طول کاکل، اثر افزایشی و غالبیت بیش‌ترین تأثیر را داشتند. هینز و لامکی (Hinz and Lamkey, 2003) گزارش کردند که اثر ایستازی برای عملکرد دانه در ذرت ناچیز است. حسین و همکاران (Hussain *et al.*, 2009) نشان دادند که اثر غالبیت و فوق‌غالبیت ژن‌ها برای صفات تعداد روز تا ظهور کاکل، تعداد دانه در ردیف بلال، وزن صدانه، طول بلال و عملکرد دانه در ذرت دارای اهمیت هستند. عزیزی و همکاران (Azizi *et al.*, 2006) گزارش کردند که در کنترل عملکرد دانه و تعداد دانه در بلال در ذرت، اثر غالبیت اهمیت بیش‌تری نسبت به اثر ایستازی دارد. باتریل و همکاران (Butruille *et al.*, 2004) اظهار داشتند که برای صفت عملکرد دانه در ذرت، اثر غالبیت نقش بیش‌تری نسبت به اثر افزایشی دارد. چوکان (Choukan, 2002) گزارش کرد که در ذرت، درجه غالبیت بالا برای عملکرد دانه و عمق دانه حاکی از نقش اثر غالبیت و فوق‌غالبیت ژن‌ها در کنترل صفات می‌باشد. ولف و پترنلی (Wolf and Peternelli, 2000) اظهار داشتند که برای عملکرد دانه در ذرت، واریانس غالبیت مهم‌تر از واریانس افزایشی است و برای سایر صفات مرتبط با عملکرد، واریانس افزایشی مهم‌تر از واریانس غالبیت بوده و اثر ایستازی اهمیت کم‌تری داشت. زارع و همکاران (Zare *et al.*, 2011) اظهار داشتند که برای صفات روز از کاکل‌دهی تا رسیدگی فیزیولوژی، روز از گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژی، ارتفاع بوته، عمق دانه، تعداد ردیف دانه در بلال و عملکرد دانه در ذرت، بیش‌ترین سهم مربوط به اثرات فوق‌غالبیت بوده و در صفات روز از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژی و تعداد

تعیین نوع عمل ژن‌ها و برآورد تقریبی تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات اگرومورفولوژیک مهم با استفاده از روش تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها بود. نتایج حاصله برای طراحی برنامه‌های به‌نژادی جهت تهیه ارقام هیبرید با عملکرد بالا قابل استفاده است.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه پژوهشی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان، ایستگاه تحقیقاتی عراقی محله - گرگان انجام شد. مواد گیاهی (جدول ۱) طی سه سال تهیه شدند. پس از تلاقی دو اینبرد لاین $(P_1) \times ILYH0231$ (P_2) S0200237 (به‌عنوان والدین نسل‌ها که مبنای انتخاب آنها تفاوت در عملکرد دانه و برخی از صفات مهم زراعی بود) در سال اول (۱۳۹۲)، نسل F_1 حاصل از تلاقی والدین بدست آمد. در تیرماه سال ۱۳۹۳، والدین و F_1 ‌ها در دو تاریخ کاشت، جهت ایجاد F_2 ‌ها و برای ایجاد BC_1 و BC_2 کشت شدند. پس از تهیه شش نسل (P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2)، در تیرماه سال سوم (۱۳۹۴)، بذره‌ای شش نسل فوق در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد ارزیابی قرار گرفتند. هر نسل در هر بلوک در ردیف‌های پنج متری در ۳۰ کپه کشت و در هر کپه دو تا سه بذر برای اطمینان از سبز شدن بذرها کاشته شده و در مرحله سه برگی، یک بوته در هر کپه حفظ و بوته‌های اضافی تنک شدند. در هر بلوک فاصله بین ردیف‌ها ۷۵ سانتی‌متر و فاصله بوته‌ها روی ردیف‌ها ۱۷/۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد.

پس از حذف اثر حاشیه، نمونه برداری‌ها از دو خط برای F_1 ، P_1 ، P_2 ، BC_1 و BC_2 و در سه خط (به دلیل تنوع بیشتر) برای F_2 انجام شد. برای اندازه‌گیری هر صفت از کلیه نسل‌ها (بجز F_2) تعداد ۱۰ بوته و برای نسل F_2 تعداد ۲۰ بوته در هر تکرار انتخاب شدند. صفات مورد مطالعه عبارت بود از؛ روز از سبز شدن تا ظهور کاکل،

دانه در ردیف بلال، غالبیت کامل نقش بیش‌تری داشت. شاه‌رخ‌ی و همکاران (Shahrokhi et al., 2011) اظهار داشتند که برای عملکرد دانه ذرت، طول بلال، تعداد دانه در ردیف بلال و تعداد ردیف دانه در بلال، واریانس غالبیت مهم‌تر از واریانس افزایشی بوده، برای صفات طول بلال، ارتفاع بوته و وزن صد دانه، واریانس افزایشی مهم‌تر از واریانس غالبیت بود. علی و همکاران (Ali et al., 2007)، اهمیت بیش‌تر اثرات افزایشی در کنترل صفات تعداد دانه در بلال و وزن صد دانه و همچنین سهم مؤثر اثرات غیر افزایشی را در کنترل صفات ارتفاع بوته، طول بلال، روز تا کاکل‌دهی و روز تا رسیدگی فیزیولوژی گزارش کردند. آلوک و همکاران (Alok et al., 1998) گزارش کردند که اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در تظاهر صفات کمی مثل ارتفاع بوته، طول بلال، تعداد دانه در ردیف بلال و عملکرد دانه در ذرت مؤثر است. اثر غیرافزایشی ژن‌ها نیز برای صفات قطر بلال و تعداد ردیف دانه در بلال به‌صورت غالبیت جزئی گزارش شد. لامکی و لی (Lamkey and Lee, 2005)، بتران و همکاران (Betran et al., 2003) به اهمیت اثر افزایشی در توارث عملکرد دانه، طول بلال، قطر بلال و وزن دانه در بلال در آزمایش خود اشاره کرده‌اند. ملانی و کارینا (Melani and Carena, 2003) گزارش کردند که در کنترل دو صفت عملکرد دانه و رطوبت دانه، اثرات افزایشی ژن‌ها نقش مهم‌تری از اثرات غیر افزایشی آن‌ها دارند. دُری و همکاران (Dorri et al., 2014) میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای صفت عملکرد دانه ذرت به‌ترتیب ۸۸ و ۱۶ درصد گزارش کردند. شاه‌رخ‌ی و همکاران (Shahrokhi et al., 2013) در دو تلاقی، میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای صفت عملکرد دانه ذرت، در تلاقی اول به‌ترتیب ۸۷ و ۱۶ درصد و در تلاقی دوم به‌ترتیب ۸۷ و ۳۰ درصد گزارش کردند. هدف از این تحقیق، برآورد پارامترهای ژنتیکی، تخمین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی،

جدول ۱- مشخصات اینبرد لاین‌های والدینی ذرت

Table 1. Characteristics of the parental maize inbred lines		
والدین Parents	کد لاین Code of lines	طول دوره رویش Growth duration
والد پدری P ₁ (male)	S0200237	دیررس (۱۱۰-۱۲۰ روزه) Late maturity (110-120 days)
والد مادری P ₂ (female)	ILYH0231	متوسط‌رس (۱۰۰-۱۱۰ روزه) Semi-early maturity (100-110 days)

ژنتیکی با استفاده از روابط کانگ (Kang, 1994) و متزینگر (Matzinger, 1963) محاسبه گردید. برای آزمون وجود یا عدم وجود اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی از آزمون مقیاس مشترک استفاده شد (Kearsey and Pooni, 1996). بعد از به‌دست آوردن میانگین نسل‌ها، پارامترهای مختلف ژنتیکی با استفاده از نسل‌های P₁, P₂, F₁, F₂, BC₁ و BC₂ با استفاده از روش حداقل مربعات موازنه شده تخمین زده شدند. برای نشان دادن اثرات ژنی و اجرای واریانس ژنتیکی از علائم معرفی شده توسط کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1996) استفاده شد. از مدل‌های دو، سه، چهار و پنج پارامتری در تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد تا مشخص شود که کدام مدل به‌عنوان بهترین مدل می‌تواند میانگین‌ها را توجیه نماید. برازش تمام مدل‌ها با استفاده از آزمون نیکویی برازش بر مبنای توزیع کای اسکوئر به ترتیب با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی ارزیابی شد. عکس و ضرب کردن ماتریس‌های مربوطه با استفاده از نرم‌افزار Minitab انجام شد. در نهایت بهترین مدل (مدلی که): ۱- تمام اجزای آن معنی‌دار باشد، ۲- خطای استاندارد آن کم‌تر بوده، و ۳- کای اسکوئر آن معنی‌دار نباشد، برای هریک از صفات مشخص شد. اجزای تنوع هر صفت با استفاده از روابط مدر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) محاسبه شدند. میانگین انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی مختلف و میانگین درجه غالبیت از روش مدر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) با استفاده از اجزای تنوع ژنتیکی، وراثت‌پذیری‌های عمومی و خصوصی از روش

روز از ظهور کامل تا رسیدگی فیزیولوژی (طول دوره پر شدن دانه)، روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژی، ارتفاع بوته تا زیر کامل، ارتفاع بوته تا اولین بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، تعداد دانه در هر ردیف بلال، قطر بلال، قطر چوب بلال، عمق دانه، وزن ۲۵۰ دانه با رطوبت ۱۴ درصد، میزان رطوبت دانه در زمان برداشت، درصد چوب بلال، زیست توده بلال (با رطوبت دانه حدود ۱۴ درصد)، عملکرد دانه (با رطوبت ۱۴ درصد) و شاخص برداشت بلال بودند. پس از ارزیابی صفات و بررسی توزیع نرمال بودن باقی‌مانده داده‌ها، تجزیه واریانس انجام شد و با مشاهده تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات، با استفاده از آزمون مقیاس مشترک (که حساس‌ترین آزمون برای آشکارسازی ایستازی بوده و اطلاعات تمام نسل‌ها را مورد نظر قرار می‌دهد) و با استفاده از نرم افزار Minitab و هم‌چنین مدل پیشنهادی مدر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) روی داده‌های حاصل از شش نسل، P₁, P₂, F₁, F₂ و BC₂ صورت گرفت.

$$Y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l] \quad (\text{رابطه ۱})$$

میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها، [d]: مجموع اثرات افزایشی، [h]: مجموع اثرات غالبیت، [i]: مجموع اثرات متقابل بین اثرات افزایشی، [l]: مجموع اثرات متقابل بین اثرات غالبیت، [j]: مجموع اثرات متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، α , β , α^2 , $2\alpha\beta$ و β^2 : ضرایب هر یک پارامترهای مدل می‌باشند (Mather and Jinks, 1982). درصد هتروزیس با هتروزیس نسبی روی میانگین داده‌ها و پس‌روی

حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده هر صفت با استفاده از رابطه ۲ (Lande, 1981) محاسبه شد؛ در رابطه فوق؛ n ، μ_{p1} ، μ_{p2} ، σ^2_{BC1} ، σ^2_{BC2} ، σ^2_{F1}

محمود و کرامر (Mahmud and Krammer, 1951) محاسبه شدند. به دلیل واقعی‌تر بودن تعداد ژن‌های برآوردی و داشتن حداقل اریب (Ghannadha, 1998)،

$$n = (\mu_{p2} - \mu_{p1})^2 / \{[\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2}] - (\sigma^2_{F1} + 0.5\sigma^2_{P1} + 0.5\sigma^2_{P2})\} \quad \text{(رابطه ۲)}$$

گزارش نمودند. هتروزیس مثبت برای صفات نشان دهنده برتری F_1 نسبت به میانگین والدین و مناسب بودن تلاقی جهت تولید دورگ می‌باشد. منفی بودن هتروزیس نشان دهنده این است که F_1 به طرف والد واجد مقدار کم‌تر صفت گرایش داشته است، از این رو استنباط می‌شود که در این تلاقی، روش اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری می‌تواند جهت بهبود این صفات و بهبود عملکرد دانه مؤثر واقع شود. نتایج مقایسه میانگین نسل‌ها نشان دهنده اختلاف معنی‌دار بین صفات بود (جدول ۲). میانگین نسل‌ها و خطای معیار صفات مورد مطالعه در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی نشان داد که میانگین صفات طول بلال، ارتفاع بوته، تعداد ردیف دانه در بلال، قطر چوب بلال، درصد چوب بلال، درصد رطوبت دانه و شاخص برداشت بلال تقریباً در حد واسط دو والد بوده و به یکی از والدین گرایش داشت که نشان دهنده وجود آثار افزایشی ژن‌ها تا غالبیت نسبی در کنترل این صفات و عدم وجود غالبیت کامل می‌باشد، بنابراین روش اصلاحی مبتنی بر گزینش می‌تواند مؤثرتر از دورگ‌گیری باشد. در سایر صفات مورد مطالعه، میانگین F_1 حاصل از تلاقی دو والد، از حد واسط دو والد بزرگ‌تر بود که نشان دهنده وجود آثار فوق‌غالبیت در کنترل این صفات می‌باشد، از این رو چنین استنباط می‌شود که در این صفات، روش اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری می‌تواند جهت بهبود صفات و در نهایت عملکرد دانه، مؤثرتر از انتخاب باشد. در صفات تعداد ردیف دانه در بلال، قطر چوب بلال، درصد رطوبت دانه و درصد چوب بلال، پدیده تفکیک متجاوز مشاهده گردید (جدول ۲) که نشان دهنده برتری نتاج F_2 نسبت به والدین آن‌ها (F_1)

σ^2_{P1} ، σ^2_{P2} و σ^2_{F2} به ترتیب نشان دهنده حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفت مورد نظر، میانگین والدین شماره اول، میانگین والدین شماره دوم، واریانس نسل تلاقی برگشتی اول، واریانس نسل تلاقی برگشتی دوم، واریانس افراد F_1 ، واریانس افراد F_2 ، واریانس والدین اول و واریانس والدین دوم می‌باشند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که برای کلیه صفات اختلاف معنی‌داری ($P < 0.05$) در بین نسل‌ها وجود داشت، در نتیجه امکان اجرای تجزیه میانگین نسل‌ها فراهم شد. نتایج نشان داد که بیش‌ترین میزان هتروزیس نسبی مثبت، بر اساس میانگین والدین و والد برتر به ترتیب مربوط به صفت زیست توده و عملکرد دانه در بوته و بیش‌ترین میزان هتروزیس نسبی منفی برای هر دو هتروزیس مربوط به درصد چوب بلال بودند. صفاتی که دارای هتروزیس بیش‌تر (عملکرد دانه، زیست توده بلال و تعداد دانه در ردیف بلال) بودند، جزء غالبیت بیش‌تری را نسبت به جزء افزایشی در تجزیه ژنتیکی نسل‌ها داشتند، بنابراین والدین دورگ، دارای آلل‌های متفاوتی در هر مکان ژنی بودند که در بین آن‌ها آلل‌هایی با اثر غالبیت تا فوق‌غالبیت وجود داشتند. شاه‌رخی و همکاران (Shahrokhi et al., 2013) و عزیزی و همکاران (Azizi et al., 2006)، بیش‌ترین میزان هتروزیس را برای صفات عملکرد دانه و تعداد دانه در ردیف بلال گزارش نمودند. ذری و همکاران (Dorri et al., 2014)، بیش‌ترین میزان هتروزیس را در ذرت در صفات عمق دانه، عملکرد دانه و طول بلال

بوده که ارزش فنوتیپی بالاتری نسبت به والدین خود داشته و نشانه پلی ژنیک بودن این صفات در نسل های در حال تفکیک می باشد. وقوع این پدیده می تواند نقش مؤثر اثرات افزایشی ژن ها را در کنترل ژنتیکی این صفات نشان دهد و بنابراین می توان این صفات را از طریق خود گشتی و گزینش تثبیت کرد. میزان خطای معیار در نسل های مختلف نشان دهنده تفاوت افراد در داخل نسل ها می باشد. در صفات روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، روز از سبز شدن تا رسیدن فیزیولوژی، ارتفاع بوته، طول بلال، تعداد دانه در ردیف بلال، قطر بلال، عمق دانه، وزن ۲۵۰ دانه، زیست توده بلال، عملکرد و شاخص برداشت بلال (جدول ۲)، میانگین هیبریدهای F_1 ، بیش از جمعیت های F_2 بود که دلیل آن را می توان به اثر منفی ناشی از خویش آمیزی ربط داد که باعث کاهش نمود نتایج به علت افزایش هموزیگوسیتی در نسل در حال تفرق می شود، ولی در صورت نامطلوب نبودن آلل های مغلوب، درصد صفات پس از خویش آمیزی افزایش می یابد (Golabadi *et al.*, 2008). نتایج نشان داد که بر اساس آزمون کای اسکوتر، اجزای ژنتیکی میانگین برای صفات روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، روز از ظهور کاکل تا رسیدن فیزیولوژی، طول بلال، قطر چوب بلال، عمق دانه، درصد چوب بلال، درصد رطوبت دانه و شاخص برداشت بلال در بوته معنی دار بودند (جدول ۳). درجه آزادی کای اسکوتر برابر صفر است، بنابراین نمی توان نیکویی برازش مدل را آزمون نمود. برای تعیین دقت مدل و معنی داری یا غیر معنی داری کای اسکوتر، نمی توان از مدل شش پارامتری استفاده نمود و برای این منظور نیاز به نسل های بیش تری می باشد، بنابراین در ارتباط با این صفات پیشنهاد می شود از نسل های پیشرفته تر و از مدل هایی با تعداد پارامتر بیش تر استفاده شود تا چنانچه اثر متقابل سه گانه ای وجود داشته باشد، آشکار شود. در این تلاقی معنی دار شدن پارامتر [d] در تمام صفات، به جز صفت تعداد دانه در ردیف بلال، نشان دهنده سهم مؤثر اثر

افزایشی ژن ها در کنترل ژنتیکی این صفت و منفی بودن علامت [d] نشان دهنده این است که والد P_2 ، والد برتر بوده، و بیش ترین تعداد ژن را برای بهبود صفات دارد. معنی دار شدن اثر غالبیت [h] در کلیه صفات، به جز صفت تعداد دانه در ردیف بلال نیز نشان دهنده سهم اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات و علامت منفی پارامتر غالبیت [h] نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش صفات می باشد. این موضوع با نتایج رضایی و روحی (Rezaie and Roohi, 2004) و بتران و همکاران (Betran *et al.*, 2003) مطابقت دارد. در بیش تر صفات ارزش مقداری پارامتر غالبیت بیش تر از پارامتر افزایشی می باشد که نشان دهنده سهم مؤثر اثرات غالبیت و فوق غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات می باشد. نتایج نشان داد که برای کلیه صفات علاوه بر اثر افزایشی، اثر افزایشی $\times$ افزایشی [i] نیز معنی دار بود و نقش مهمی در کنترل توارث ایفا می کند (جدول ۳). این ایستازی به وسیله گزینش در شرایط خود گشتی قابل تثبیت است. معنی دار شدن اثر ایستازی افزایشی $\times$ غالبیت [j] در بیش تر صفات نشان دهنده این است که این نوع ایستازی به وسیله گزینش در شرایط خود گشتی (خصوصاً در نسل های اولیه در حال تفرق) قابل تثبیت نیست و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی باید به تأخیر افتد و در مورد این صفات، گزینش در خصوص [j] نباید انجام شود. علامت منفی پارامتر [j] بستگی به جایگاه والدین دارد و با عوض شدن جای والدین، علامت آن نیز تغییر خواهد کرد، ولی علامت سایر پارامترها بدون تغییر باقی می ماند. معنی دار نبودن اثر [j]، ممکن است به علت خنثی کردن اثر مثبت و منفی در مکان های ژنی متفاوت باشد که امکان گزینش موفقیت آمیز گیاهان برای صفات می باشد (Ghaed Rahmat *et al.*, 2007). در صفات طول بلال، تعداد دانه در ردیف بلال، وزن ۲۵۰ دانه، درصد چوب بلال، عملکرد دانه و شاخص برداشت بلال، اثرات افزایشی [d] و افزایشی در افزایشی [i] دارای علامت

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات گیاهی لاین‌های ذرت در نسل‌های حاصل از تلاقی S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂)

Table 2. Mean comparison of plant traits of maize lines in generations of S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂) crossing

نسل Generation	روز از سبز شدن تا ظهور کامل Days from emergence to tasseling	روز از ظهور کامل تا رسیدگی فیزیولوژیکی Days from tasseling to physiological maturity	روز از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیکی Days from emergence to physiological maturity	ارتفاع بوته Plant height (cm)	طول بلال Ear length (cm)	تعداد ردیف دانه در بلال No. of row.ear ⁻¹	تعداد دانه در ردیف بلال No. of grain.row ⁻¹	قطر بلال Ear diameter (mm)
P ₁	47.0 ^b ± 0.18	71.0 ^{cd} ± 0.18	118.0 ^c ± 0.02	203.0 ^d ± 1.75	129.1 ^{bc} ± 1.35	13.2 ^{ab} ± 0.06	20.5 ^c ± 0.06	36.9 ^c ± 0.03
P ₂	48 ^{ab} ± 0.02	69.6 ^d ± 0.11	118.6 ^{bc} ± 0.21	253.9 ^a ± 1.75	131.1 ^{ab} ± 1.46	12.4 ^b ± 0.15	30.1 ^b ± 0.14	43.7 ^b ± 0.13
F ₁	48.6 ^a ± 0.11	73.0 ^{ab} ± 0.37	119.6 ^a ± 0.11	249.4 ^{ab} ± 3.12	130.8 ^{ab} ± 1.42	13.2 ^{ab} ± 0.15	35.0 ^a ± 0.15	48.6 ^a ± 0.5
F ₂	48.3 ^a ± 0.11	71.3 ^{bc} ± 0.11	119.6 ^a ± 0.11	241.4 ^{bc} ± 0.23	112.0 ^c ± 0.48	14.8 ^a ± 0.11	28.7 ^b ± 0.17	48.2 ^a ± 0.23
BC ₁	45.6 ^c ± 0.11	73.3 ^a ± 0.1	118.6 ^{bc} ± 0.11	234.9 ^b ± 1.93	116.8 ^c ± 1.60	12.2 ^b ± 0.11	29.1 ^b ± 0.54	42.1 ^b ± 0.18
BC ₂	48.0 ^{ab} ± 0.18	71.3 ^{bc} ± 0.11	119.3 ^{ab} ± 0.11	250.3 ^{ab} ± 0.69	139.0 ^a ± 0.63	14.6 ^a ± 0.13	31.7 ^b ± 0.30	48.4 ^a ± 0.09

در هر ستون میانگین‌هایی که با حروف مشترک نشان داده شده‌اند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's Multiple Range Test

ادامه جدول ۲

Table 2. Continued

نسل Generation	قطر چوب بلال Cob diameter (mm)	عمق دانه Grain depth (mm)	وزن ۲۵۰ دانه 250 grain weight (g)	درصد رطوبت دانه Grain moisture content (%)	درصد چوب بلال Cob percent	زیست توده بلال Ear biomass (g.plant ⁻¹)	عملکرد دانه Grain yield (g.plant ⁻¹)	شاخص برداشت بلال Ear harvest index (%)
P ₁	23.5 ^d ± 0.04	25.2 ^c ± 0.04	63.7 ^c ± 0.14	25.1 ^b ± 0.42	24.7 ^a ± 0.20	77.7 ^e ± 1.19	68.4 ^e ± 1.68	88.1 ^b ± 2.76
P ₂	27.9 ^{bc} ± 0.06	30.3 ^b ± 0.10	86.5 ^{ab} ± 0.70	30.2 ^a ± 0.24	20.8 ^c ± 0.07	149.8 ^{cd} ± 6.67	138.1 ^{bc} ± 5.13	92.7 ^{ab} ± 7.10
F ₁	28.6 ^{ab} ± 0.39	34.3 ^a ± 0.31	90.4 ^a ± 0.44	25.8 ^b ± 0.39	20.2 ^c ± 0.26	213.4 ^a ± 15.27	174.9 ^a ± 6.72	82.6 ^b ± 5.86
F ₂	30.0 ^a ± 0.09	33.7 ^a ± 0.22	75.9 ^c ± 0.98	31.0 ^a ± 0.26	22.2 ^b ± 0.07	161.9 ^{bc} ± 5.72	110.8 ^{de} ± 5.68	68.4 ^c ± 2.69
BC ₁	26.1 ^c ± 0.30	29.0 ^b ± 0.11	70.2 ^d ± 0.58	25.4 ^b ± 0.17	19.5 ^c ± 0.08	126.0 ^d ± 5.21	131.7 ^{cd} ± 8.09	104.3 ^a ± 2.98
BC ₂	29.8 ^a ± 0.15	33.4 ^a ± 0.11	82.9 ^b ± 0.32	28.8 ^a ± 0.09	20.2 ^c ± 0.22	184.7 ^b ± 2.57	149.9 ^{ab} ± 5.26	81.1 ^b ± 1.75

در هر ستون میانگین‌هایی که با حروف مشترک نشان داده شده‌اند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری ندارند

Means in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's Multiple Range Test

مخالف بودند که نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفات است (جدول ۳). بعلاوه علامت مخالف اثرات غالبیت $[h]$ و غالبیت $\times$ غالبیت $[I]$ در بیش‌تر صفات مورد بررسی، دلیلی بر وجود اپیستازی دوگانه است و واریانس صفت برای نسل‌ها و جمعیت‌های در حال تفرق کاهش می‌یابد. این نوع اپیستازی در جهت گزینش گیاهان مطلوب مشکل ایجاد می‌کند و روند اصلاحی را کند کرده و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی باید به تأخیر افتد (Dorri et al., 2014; Zare et al., 2008). نتایج اجزای تنوع صفات نشان داد که در بیش‌تر صفات، مقدار پارامتر F منفی بود که بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر بر آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر می‌باشد (جدول ۴). به عبارتی برتری ژن‌های مسئول این صفات، در جهت کاهش مقدار این صفات می‌باشد و کم‌تر از یک بودن پارامتر F به مفهوم عدم وجود واریانس غالبیت و فوق‌غالبیت نیست، بلکه نشان دهنده پراکندگی آلل‌های غالب در والدین است (Dorri et al., 2014).

اگر مقدار این پارامتر صفر (یا نزدیک به صفر) باشد، نشان‌دهنده این است که غالبیت وجود نداشته و یا این که غالبیت غیر جهت‌دار می‌باشد (غالبیت در مکان-های ژنی مختلف مشابه نیست) و ژن‌های غالب بیش‌تر در والدی هستند که مقدار بیش‌تری را از لحاظ صفت اندازه‌گیری شده (نسبت به والد دیگر) دارا هستند (Roy, 2000)، بنابراین در صفات روز از سبز شدن تا ظهور کاکل، تعداد ردیف دانه در بلال و درصد چوب بلال، علامت F مثبت می‌باشد (جدول ۴) که نشان دهنده غالبیت آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر (P_2) بر آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر (P_1) است و ژن‌های مسئول صفات مورد نظر در جهت افزایش صفات برتری دارند. واریانس افزایشی $[D]$ در صفات طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، قطر چوب بلال و درصد چوب بلال، بزرگ‌تر از واریانس غالبیت

$[H]$ و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ کم‌تر از یک بود (جدول ۴) که نشان‌دهنده غالبیت نسبی و اهمیت جزء افزایشی در کنترل ژنتیکی و توارث این صفات بوده و در تطابق با مقادیر مربوط به واریانس افزایشی و غالبیت می‌باشد، زیرا در این صفات مقدار واریانس افزایشی بیش‌تر از واریانس غالبیت بود. در سایر صفات، واریانس غالبیت $[H]$ ، بزرگ‌تر از واریانس افزایشی $[D]$ بود (جدول ۴). با توجه به این که متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ بیش‌تر از یک بود، با توجه به تفاوت وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی که ناشی از نقش بیش‌تر واریانس غالبیت می‌باشد، انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل بوده و تلاقی دو والد به‌همراه گزینش دوره‌ای یا تلاقی دی‌آلل جهت یافتن والدین برتر در نسل‌های بعدی قابل توصیه است. بعلاوه جهت دستیابی به اهداف اصلاحی مورد نظر برای صفات مذکور، دورگ‌گیری مؤثرتر از گزینش خواهد بود. در صفت ارتفاع بوته، میانگین غالبیت ژنی یک بود که نشان دهنده غالبیت کامل در کنترل ژنتیکی این صفت است. در صفات عمق دانه و درصد چوب بلال، قدر مطلق متوسط غالبیت ژنی $F/(H \times D)^{1/2}$ بزرگ‌تر از یک بود (جدول ۴) که نشان‌دهنده عدم تفاوت در علامت و بزرگی اثر ژن‌های مسئول صفات در مکان‌های مختلف می‌باشد. در این حالت $(H/D)^{1/2}$ می‌تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد. در سایر صفات، قدر مطلق نسبت $F/(H \times D)^{1/2}$ کوچک‌تر از یک (و یا صفر) بود که نشان‌دهنده متفاوت بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌های مسئول صفات در مکان‌های مختلف می‌باشد و آلل‌های غالب در هر دو والد پراکنده شده‌اند. در این حالت مقدار نسبت h/d کاهش یا افزایش پیدا می‌کند و این نسبت نمی‌تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد، بنابراین $(H/D)^{1/2}$ ، میانگین غالبیت را نشان می‌دهد (Mather and Jinks, 1982). در بیش‌تر صفات مورد بررسی، درجه غالبیت (h/d) بزرگ‌تر از یک بود که نشان دهنده سهم اثرات غالبیت و فوق‌غالبیت در کنترل صفات

مورد نظر می‌باشد. بعلاوه مقدار متوسط درجه غالبیت در بیش‌تر صفات بزرگ‌تر از یک بود که این موضوع نشان دهنده اهمیت غالبیت برای این صفات است و مطابق با وراثت‌پذیری خصوصی پایین برای آن صفات است. کومار و گوپتا (Kumar and Gupta, 2003) در تجزیه ژنتیکی صفات تعداد روز تا ظهور گل تاجی، ارتفاع بوته، طول بلال و عملکرد دانه در لاین‌های اینبرد ذرت دریافتند که اجزای واریانس غالبیت و افزایشی نقش مهم و معنی‌داری در کنترل کلیه صفات دارند.

اطلاع از نحوه کنترل ژنتیکی صفات (تک ژنی و یا چند ژنی) برای تعیین روش به‌نژادی بسیار مهم است. برآورد حداقل تعداد ژن کنترل‌کننده هر صفت بر اساس فرمول‌های مختلف و وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مختلف در جدول ۵ ارائه شده است. نتایج روش‌های مختلف محاسبه حداقل تعداد ژن، نیاز به پیش‌فرض‌های خاصی چون عدم وجود لینکاژ، عدم وجود رابطه بین میانگین و واریانس، عدم وجود اپیستازی، عدم وجود غالبیت یا اثرهای نامساوی در تمام مکان‌های ژنی، وجود آلل‌های مثبت در یک والد و آلل‌های منفی در والد دیگر و بالاخره درجه غالبیت مساوی برای همه آلل‌های مثبت دارد، بنابراین با انحراف از این مفروضات، برآورد تعداد ژن‌های در حال تفرق از میزان واقعی تفاوت خواهد داشت. با توجه به این‌که هر کدام از روش‌های یاد شده دارای فرضیاتی متفاوت از سایر روش‌ها هستند، برآورد تعداد ژن‌های در حال تفرق از هر روش، با سایر روش‌ها متفاوت است و در برخی از روش‌ها به‌دلیل این‌که تعدادی از فرضیات صادق نیستند (به‌ویژه اگر تمام عوامل دارای اثر مساوی باشند)، برآورد تعداد عوامل مؤثر در حال تفرق غیر قابل توصیه است (Ghannadha, 1998). حداقل تعداد ژن کنترل‌کننده صفات در محدوده ۰/۰۳ تا ۴/۷۴ برآورد شدند. حداقل تعداد ژن کنترل‌کننده صفات در محدوده ۱ تا ۱۹ برآورد شد. تفاوت کم وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در برخی از صفات

نشان دهنده اهمیت نسبتاً زیاد اثرات افزایشی ژن‌ها و تفاوت زیاد برآورد دو نوع وراثت‌پذیری، نشان‌دهنده سهم بیش‌تر اثرات غیر افزایشی ژن‌ها و وجود فوق-غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات است که با نتیجه حاصل از درجه غالبیت مطابقت دارد. در تلاقی‌های آزمایش حاضر، صفت تعداد دانه در ردیف بلال و عمق دانه (به‌ترتیب ۹۰/۰ و ۸۹/۷) دارای بیش‌ترین وراثت‌پذیری عمومی و صفت تعداد ردیف دانه در بلال دارای کم‌ترین (۶۲/۴۱) وراثت‌پذیری عمومی بودند. مقدار پایین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی ممکن است ناشی از اهمیت اثرات محیطی و اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در بروز صفات باشد (Dorri *et al.*, 2014). وراثت‌پذیری خصوصی نیز بیش‌ترین مقدار را در صفت درصد چوب بلال (۶۰/۴) و کم‌ترین مقدار را در صفت شاخص برداشت بلال در بوته (۳/۴) نشان داد. بر این اساس هر قدر میزان وراثت‌پذیری صفتی بالاتر باشد، بیش‌تر تحت تأثیر و کنترل عوامل ژنتیکی بوده و تنوع ژنتیکی بیش‌تری را باعث شده و این موضوع نشان می‌دهد که نرخ نسبی انتقال صفات از والدین به نتاج بالا است.

اگر چه وراثت‌پذیری عمومی به خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید، اما بالا بودن میزان آن معرف انتقال نسبی بهتر صفات از والدین به نتاج می‌باشد (Golabadi *et al.*, 2008). بالا بودن وراثت‌پذیری نشان‌دهنده سهم بسیار بالایی جزء افزایشی در صفت عملکرد دانه می‌باشد که با مقادیر مربوط به D و H مطابقت دارد. سرعت پیشرفت اصلاح صفت تحت گزینش، بستگی به وراثت‌پذیری خصوصی آن دارد، البته وراثت‌پذیری خصوصی پایین در بیش‌تر صفات این تحقیق نشان می‌دهد که گزینش در نسل‌های اولیه اصلاحی به‌منظور بهبود این صفات، بازده ژنتیکی مطلوبی نداشته و بهتر است به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول شود تا همراه با افزایش سهم اثرات افزایشی

جدول ۳- برآورد اجزای ژنتیکی برای صفات گیاهی لاین‌های ذرت در نسل‌های حاصل از تلاقی S0200237 (P₁) × IL YH0231 (P₂)

Table 3. Estimation of genetic components for plant traits of maize lines in generations of S0200237 (P₁) × IL YH0231 (P₂) crossing

Traits	صفات	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	χ^2
Day from emergence to tasseling	روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	53.5±0.06 ^{ns}	** -0.5±0.09	** -14.83±1.55	** -6±1.54	** -3.66±0.59	** 9±0.98	0.00
Day from tasseling to physiological maturity	روز از ظهور کاکل تا رسیدگی فیزیولوژیکی	66.33±0.5 ^{ns}	** 0.66±0.1	** 13.33±1.32	** 4±0.52	** 2.66±0.37	** -6.67±1.05	0.00
Day from emergence to physiological maturity	روز از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیکی	121.11±0.52 ^{ns}	** -0.44±0.08	** -4.33±1.26	** -2.66±0.52	-	** 2.88±0.78	3.32 ^{ns}
Plant height	ارتفاع بوته	230.21±2.6 ^{ns}	** -25.47±1.24	** 22.58±5.10	** -1.22±2.66	** 15.71±4.12	-	3.31 ^{ns}
Ear length	طول بلال	** 51.03±4.06	** -13.5±0.1	** 162.1±11.49	** 63.6±11.49	** -17.4±3.97	** -80.3±7.9	0.00
No. of grain-row per ear	تعداد ردیف دانه در بلال	16.33±0.25 ^{ns}	** -0.57±0.08	** -3.19±0.36	** -4.51±0.27	** -3.60±0.38	-	6.5 ^{ns}
No. of grain per row	تعداد دانه در ردیف بلال	22.61±0.36 ^{ns}	-4.79±0.07 ^{ns}	12.46±0.46 ^{ns}	** 2.70±0.37	-	-	13 ^{ns}
Ear diameter	قطر بلال	** 22.74±1.43	** -3.71±0.58	** -12.86±1.55	** -13.07±1.61	** -7.15±2.24	-	1.59 ^{ns}
Cob diameter	قطر چوب بلال	** 52.13±1.01	** -3.41±0.06	** -12.22±2.30	** -11.75±1.01	** -5.77±0.43	** 8.72±1.60	0.00
Grain depth	عمق دانه	** 35.38±0.92	** -2.55±0.05	** -7.79±1.98	** -7.63±0.92	** -3.75±0.32	** 6.73±1.23	0.00
250 grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	** 71.74±4.14	** -11.70±0.32	** -1.80±8.80	** 3.68±4.11	-	** 20.53±4.8	2.90 ^{ns}
Cob percent	درصد چوب بلال	** 32.33±0.55	** 1.98±0.1	** -28.17±1.56	** -9.54±0.54	** -5.45±0.52	** 16.06±1.13	0.00
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	** 43.15±1.12	** -2.51±0.24	** -31.31±2.50	** -15.47±1.09	** -1.9±0.62	** 14.03±1.59	0.00
Ear-biomass per plant	زیست توده بلال در بوته	* 116.29±18.53	* -35.48±3.35	* 83.69±29.02	* -3.16±3.35	* -46.56±13.2	-	1.70 ^{ns}
Grain yield per plant	عملکرد دانه در بوته	** -5.17±29.13	** -33.66±2.59	** 284.04±71.40	* 107.50±18.70	-	** -103.9±44	2.74 ^{ns}
Ear harvest index	شاخص برداشت بلال	** -6.62±13.33	** -2.31±3.81	** 211.12±32.50	** 97.06±12.77	** 50.98±10.3	** 121.85±22.4	0.000

ns, * and **: Not significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

[m]: میانگین والدین، [d]: مجموع اثرهای افزایشی، [h]: مجموع اثر متقابل اثرهای افزایشی و غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل اثرهای غالبیت و χ^2 : آزمون کای اسکوئر

[m]: mid-parent value, [d]: pooled additive effects, [h]: pooled dominance effects, [i]: pooled interactions between additive effects, [j]: pooled interactions between additive and dominance effects,

[l]: pooled interactions between dominance effects

جدول ۴- اجزای واریانس برای صفات گیاهی لاین های ذرت در نسل های حاصل از تلاقی S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂)

Table 4. Variance components for plant traits of maize lines in generations of S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂) crossing

Traits	صفات	D	H	F	E _w	(H/D) ^{1/2}	F/(H×D) ^{1/2}	(h/d)
Day from emergence to tasseling	روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	1.23	2.32	0.67	0.42	1.32	0.38	29.66
Day from tasseling to physiological maturity	روز از ظهور کاکل تا رسیدگی فیزیولوژیکی	3.14	8	-	2.33	1.5	0	20.19
Day from emergence to physiological maturity	روز از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیکی	0.17	0.68	-	0.5	2	0	9.84
Plant height	ارتفاع بوته	244.88	272.37	-97.08	192.18	1.05	-0.38	-0.88
Ear length	طول بلال	148.96	85.11	-64.4	60.20	0.75	-0.75	-12
No. of grain-row per ear	تعداد ردیف دانه در بلال	0.53	0.3	0.1	0.5	0.75	0.25	5.59
No. of grain per row	تعداد دانه در ردیف بلال	18.38	38.15	-6.94	0.54	1.44	-0.26	-2.60
Ear diameter	قطر بلال	3.76	16.75	-0.76	3.91	2.11	-0.09	3.46
Cob diameter	قطر چوب بلال	5.95	3.55	-2	2.31	0.77	-0.43	3.58
Grain depth	عمق دانه	4.32	9.09	-0.01	1.53	1.45	10.77	3.05
250 grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	89.18	89.50	-7.2	6.85	1.35	-0.001	0.15
Cob percent	درصد چوب بلال	2.73	0.37	1.28	1.42	0.36	1.27	-14.22
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	5.51	19.48	-0.65	4.07	1.88	-0.06	12.43
Ear-biomass per plant	زیست توده بلال در بوته	189.43	1524.15	-61.68	384.31	2.84	-0.11	-2.35
Grain yield per plant	عملکرد دانه در بوته	171.22	371.94	-113.3	89.58	1.47	-0.45	-8.43
Ear harvest index	شاخص برداشت بلال	14.82	323.12	-17.41	95	4.67	-0.25	-91.39

D: additive variance, H: dominance variance, F: the correlation of D and H on all loci of any trait, V_E: environmental variance or non-genetic variance, (H/D)^{1/2}: average of gene dominance, (F/ (H×D)^{1/2}): modulus of dominance deviation and h/d: dominance degree

جدول ۵- برآورد تعداد ژن و وراثت پذیری صفات گیاهی لاین های ذرت در نسل های حاصل از تلاقی S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂)

Table 5. Estimation of gene number and heritability for plant traits of maize lines in generations of S0200237 (P₁) × ILYH0231 (P₂) crossing

Traits	صفات	برآورد تعداد ژن Estimation of the gene number	وراثت پذیری عمومی Broad sense heritability (Hb)	وراثت پذیری خصوصی Narrow sense heritability (Hn)
Day from emergence to tasseling	روز از سبز شدن تا ظهور کاکل	0.06	89.68	32.68
Day from tasseling to physiological maturity	روز از ظهور کاکل تا رسیدگی فیزیولوژیکی	1.11	82.70	22.31
Day from emergence to physiological maturity	روز از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیکی	0.21	62.96	12.59
Plant height	ارتفاع بوته	1.01	72.91	34.52
Ear length	طول بلال	0.03	79.54	50.62
No. of grain-row per ear	تعداد ردیف دانه در بلال	0.14	62.41	39.85
No. of grain per row	تعداد دانه در ردیف بلال	0.34	90.06	32.21
Ear diameter	قطر بلال	1.30	83.99	15.40
Cob diameter	قطر چوب بلال	0.09	80.44	50.38
Grain depth	عمق دانه	4.74	89.76	28.92
250 grain weight	وزن ۲۵۰ دانه	1.81	89.31	48.07
Cob percent	درصد چوب بلال	0.54	68.58	60.40
Grain moisture content	درصد رطوبت دانه	0.06	85.99	18.96
Ear-biomass per plant	زیست توده بلال در بوته	2.10	81.68	9.03
Grain yield per plant	عملکرد دانه در بوته	0.84	85.84	27.06
Ear harvest index	شاخص برداشت بلال	0.16	78.06	3.43

ژن‌ها، بازده ژنتیکی گزینش نیز افزایش یابد (Dorri *et al.*, 2014)، بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که برای صفاتی که وراثت‌پذیری خصوصی بالایی دارند، انتخاب در نسل‌های اولیه می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی صفات می‌تواند به‌علت بیش‌تر بودن سهم اثرات غیر افزایشی ژن‌ها نسبت به افزایشی، در کنترل صفات مورد مطالعه باشد. ضمن این‌که پایین بودن نسبی این برآوردها باعث خواهد شد که گزینش در نسل‌های در حال تفکیک، از موفقیت‌چندانی برخوردار نباشد، بنابراین باید گزینش را تا نسل‌های پیشرفته اصلاحی به تعویق انداخت (Kumar and Gupta, 2003). بالا بودن وراثت‌پذیری عمومی احتمالاً معرف زیاده‌تر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و همچنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ و محیط در جامعه مورد نظر است. زارع و همکاران (Zare *et al.*, 2008) در دو تلاقی، میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای صفت عملکرد دانه ذرت، در تلاقی اول به ترتیب ۶۱ و ۴۲ درصد و در تلاقی دوم به ترتیب ۵۷ و ۳۰ درصد گزارش کردند. ذری و همکاران (Dorri *et al.*, 2014) میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای صفت عملکرد دانه ذرت، به ترتیب ۸۸ و ۱۶ درصد گزارش کردند. شاه‌رخ‌ی و همکاران (Shahrokhi *et al.*, 2013) در دو تلاقی، میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای صفت عملکرد دانه ذرت، در تلاقی اول به ترتیب ۸۷ و ۱۶ درصد و در تلاقی دوم به ترتیب ۸۷ و ۳۰ درصد گزارش نمودند.

نتیجه‌گیری

با توجه به انتخاب والدین تلاقی در این آزمایش بر اساس بیش‌ترین تفاوت از نظر صفات عملکرد دانه و اجزای عملکرد، نتایج حاصله تفاوت بین میانگین P_1 و P_2 را برای صفات فوق یاد شده تأیید نمود. در حالی‌که صفات طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، قطر چوب

بلال و درصد چوب بلال توسط اثرات افزایشی و غالبیت نسبی کنترل شدند، در کنترل سایر صفات بویژه عملکرد دانه، علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثر اپیستاری نیز نقش داشت، عبارت دیگر در بیش‌تر صفات مورد مطالعه از جمله عملکرد دانه، اثرات غیرافزایشی در مقایسه با اثرات افزایشی، نقش بیش‌تری در کنترل این صفات داشتند که مفهوم آن این است که گزینش این صفات باید در نسل‌های پیشرفته‌تر صورت گیرد. در تأیید نتایج فوق، در بیش‌تر صفات، تفاوت بین دو جزء غالبیت و افزایشی زیاد و متوسط درجه غالبیت ژنی، بزرگ‌تر از یک بود که این موضوع بیانگر سهم بیش‌تر اثرات غیرافزایشی و در نتیجه اهمیت هتروزیس در بروز این صفات بود. بیش‌ترین مقدار هتروزیس نسبی و هتروبلتیوسیس مثبت و معنی‌دار به ترتیب مربوط به صفات زیست توده بلال و عملکرد دانه بود. در مجموع نتایج کلی این آزمایش نشان دهنده نقش بیش‌تر اثرات غیرافزایشی در کنترل صفت عملکرد دانه و در نتیجه وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً پایین آن (۲۷/۰۶) بود که نشان دهنده مطلوب نبودن گزینش مستقیم برای عملکرد بالا در نسل‌های اولیه می‌باشد. بر اساس نتایج تحقیق حاضر، گزینش در نسل‌های اولیه برای صفات مرتبط با عملکرد که دارای وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً مطلوبی می‌باشند؛ از جمله طول بلال (۵۰/۶)، قطر چوب بلال (۵۰/۳)، وزن ۲۵۰ دانه (۴۷/۰۷) و تعداد ردیف دانه در بلال (۳۹/۸)، می‌توان انتظار داشت که این کار باعث بهبود عملکرد دانه در نسل‌های پیشرفته شود. با توجه به اینکه بیش‌ترین وراثت‌پذیری خصوصی مربوط به صفت درصد چوب بلال (۶۰/۴) است، به نظر می‌رسد که انتخاب در نسل‌های اولیه برای کاهش درصد چوب بلال تا حدی که منجر به کاهش چشمگیر وزن کلی بلال نشود، باعث افزایش شاخص برداشت بلال و در نتیجه بهبود عملکرد دانه ذرت خواهد شد.

References

- Akhtar, N and M. A. Chowdhry. 2006.** Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *Int. J. Agric. Biol.* 4:523-527.
- Ali, G., A. C. Rather, A. Ishfaq, S. A. Dar, S. Wani and M. N. Khan. 2007.** Gene action for grain yield and its attributes in maize (*Zea mays* L.). *Int. J. Agric. Sci.* 3(2): 278-289.
- Alok, K., M. G. Gangashetli and A. Kumar. 1998.** Gene effects in some metric traits of maize (*Zea mays* L.). *Ann. Agric. Biol. Res.* 3: 139-143.
- Ashofteh-Beiragi, M., M. Ebrahimi, Kh. Mostafavi, M. Golbashy and S. Khavari-Khorasani. 2011.** A study of morphological basis of maize (*Zea mays* L.) yield under drought stress condition using correlation and path coefficient analysis. *J. Cereals Oilseeds.* 2(2): 32-37.
- Azizi, F., A. M. Rezai and G. Saeidi. 2006.** Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of maize inbred lines at three planting densities. *J. Agric. Sci. Technol.* 8(2): 153-169.
- Betran, F. J., J. M. Ribaut, D. Beck and D. Gonzalez de leon. 2003.** Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and non-stress environments. *Crop Sci.* 43: 797-806.
- Butruille, D. V., H. D. Silva, S. M. Kaeppler and J. G. Coors. 2004.** Response to selection and genetic drift in three populations derived from the golden glow maize population. *Crop Sci.* 44:1527-1534.
- Choukan, R. 2002.** Genetic analysis of grain yield and yield components in maize. *Seed Plant Improve. J.* 18: 170-178 (In Persian with English abstract).
- Dorri, P., S. Khavari- Khorasani, M. Valizadeh and P. Taheri. 2014.** The study of inheritance and gene effects on yield and agronomic traits of early generations of genetic maize Dehghan (KSC400). *Plant Gen. Res.* 1 (2): 33-42. (In Persian with English abstract).
- Farnham, D. E. 2001.** Row spacing, plant density and hybrid effects on maize grain yield and moisture. *Agron. J.* 93: 1049-1053.
- Ghaed-Rahmat, M., R. Choukan, B. A. Siasar, M. Zamani, 2007.** The study genetic control of resistance to common smut in corn (*Zea Mays* L.). *J. Crop Sci.*, 9: 21-33 (In Persian).
- Ghannadha, M. R. 1998.** Gene action for latent period of stripe rust in five cultivars of wheat. *Iran. J. Crop Sci.* 1: 53-71. (In Persian with English abstract).
- Golabadi, M., A. Arzani and A. M. Meybodi. 2008.** The effect of finally water stress on yield and morpho-physiological traits in F₃ families of durum wheat. *J. Agric. Res.* 6: 405-418 (In Persian with English abstract).
- Hallauer, A. R and J. B. Miranda. 1985.** Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- Hinze, L. L. and K. R. Lamkey. 2003.** Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. *Crop Sci.* 43:46-56.
- Hussain, I., M. Ahsan, M. Saleem and A. Ahmad. 2009.** Gene action studies for agronomic traits in maize under

- normal and water stress conditions. Pak. J. Agric. Sci., 46: 65-78.
- Iqbal, M. Z and M. A. Nadeem. 2003.** Behavior of some polygenic characters in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Asia. J. Plant Sci. 2(6): 485-490.
- Irshad-ul-Haq, M., S. Ajmal, M. Munir and M. Gulfaraz. 2010.** Gene action studies of different quantitative traits in maize. Pak. J. Bot. 42(2): 1021-1030.
- Kang, M. S. 1994.** Applied Quantitative Genetics. Baton Rouge, LA 70810-6966 USA.
- Kearsey, M. J and H. S. Pooni. 1996.** Genetic Analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall Press.
- Kumar, P. and S. C. Gupta. 2003.** Genetic analysis in maize. J. Res: Birsa Agric. Univ. 15: 107-110.
- Lamkey, K. R and M. Lee. 2005.** Quantitative genetics, molecular markers and plant improvement <http://maize2.agron.iastate.edu/Lamkey/Publications/PDF/australia.htm>.
- Lande, R. 1981.** The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population. Genetics. 99: 541-553.
- Mahmud, I. and H. S. Krammer. 1951.** Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agric. J. 43: 605-609.
- Mather, K and J. L. Jinks. 1982.** Biometrical genetics. The study of continuous variation. (Third Ed.). Chapman and Hall, London. UK.
- Matzinger, D. F. 1963.** Experimental estimates of genetic parameters and their applications in self fertilizing plants. In: Hanson, W.D and Robinson, H.F (Eds.). Statistical Genetics and Plant Breeding. No. 982. NAS-NRC.
- Melani, M. D and M. J. Carena. 2003.** Alternative maize heterotic patterns for the northern maize belt. Plant Genet. Resour. 35(2): 87-96.
- Mihailov, M. E and A. A. Chernov. 2006.** Using double haploid lines for quantitative trait analysis. Maize Genet. Cooper. Newsl. 80: 30.
- Roff, D. A and K. Emerson. 2006.** Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life history versus morphological traits. Evolution, 60: 1981-1990.
- Roy D, 2000.** Plant breeding analysis and exploitation of variation. Alpha Science International LTD.
- Shahrokhi, M., S. Khavari-Khorasani and A. Ebrahimi. 2013.** Study of genetic components in various maize (*Zea mays* L.) traits, using generation mean analysis method. Int. J. Agron. Plant Prod. 4(3): 405-412.
- Shahrokhi, M., S. Khorasani and A. Ebrahimi. 2011.** Generation mean analysis for yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). J. Plant Physiol. Breed. 1(2): 59-72.
- Wolf, D. P and L. A. Peterelli. 2000.** Estimate of genetic variance in F₂ maize population. J. Hered. 95: 384-391.
- Zare, M., R. Choukan, E. Majidi-Heravan and M. R. Bihamta. 2008.** Generation mean analysis for grain yield and its associated traits in maize. Seed Plant Improv. J. 24: 1.63-81. (In Persian with English abstract).
- Zare, M., R. Choukan, M. R. Bihamta, E. Majidi Heravan and M. M. Kamelmanesh. 2011.** Gene action for some agronomic traits in maize (*Zea mays* L.). Crop Breed. J. 1(2): 133-141.

Evaluation of heritability and genetic parameters of grain yield and important agronomic traits in maize (*Zea mays* L.) lines using generations mean analysis method

Moosavi, S. S.¹, F. Ghanbari², M. R. Abdollahi³, A. R. Kiani⁴ and
S. A. Mosavat⁵

ABSTRACT

Moosavi, S. S., F. Ghanbari, M. R. Abdollahi, A. R. Kiani and S. A. Mosavat. 2018. Evaluation of heritability and genetic parameters of grain yield and important agronomic traits in maize (*Zea mays* L.) lines using generations mean analysis method. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 20(2): 93-107. (In Persian).

Enough information about genetic parameters, including heritability and gene action, is the first step in breeding of a trait. Among different methods, generation mean analysis, with lower estimation error, is one of the best methods for estimation of genetic parameters. The present experiment was carried out to estimate heritability, number of genes and gene action for some agro-morphological traits in maize. The seeds of the generations of P₁, P₂, F₁, F₂, BC₁ and BC₂ were prepared during two successive years and were evaluated based on randomized complete block design in Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Iran during 2015. Results of weighted ANOVA showed significant differences between the generations for all traits, therefore, generation mean analysis was performed. While, additive effect and relative dominance controlled ear length, number of row ear⁻¹, cob diameter and cob percentage, the additive, dominance and epistatic effects controlled the other traits simultaneously. Difference between dominance and additive components and the average of gene dominance was greater than unity which indicated the role of non-additive and the importance of heterosis effects in expression of these traits. The maximum heterosis and heterobeltiosis belonged to ear biomass and grain yield respectively. The broad and narrow sense heritability of the traits was ranged from 62.41 to 90.06 and 3.46 to 60.40, respectively. The average number of genes was ranged from 0.03 to 4.74 for different traits. In general, unlike grain yield, selection in early generations for yield-related traits with high narrow sense heritability such as ear length, cob diameter, 250-grain weight and number of grain row⁻¹, may improve grain yield in advanced generations. In addition, due to the high narrow sense heritability for cob percent (60.4%), selection in early generations for reduction in percentage of cob, with no significant increase the overall weight of the ear, may increase the ear harvest index and improving grain yield of maize.

Key words: Additive effect, Dominance effect, Epistasis, Genetic analysis and Generation mean analysis.

Received: July, 2017

Accepted: July, 2018

1. Assistant Prof., Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran (Corresponding author)
(Email: s.moosavi@basu.ac.ir)

2. Former MSc. Student, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran

3. Associate Prof., Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran

4. Professor, Agricultural Engineering Department, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Gorgan, Iran

5. Instructor, Agronomy & Horticulture Research Department, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Gorgan, Iran