

تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان (*Triticum aestivum* L.) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش خشکی و کشت بهاره در اقلیم سرد
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

سهیلا شایان^۱، محمد مقدم واحد^۲، مجید نورزی^۳، سیدابوالقاسم محمدی^۴ و محمود تورچی^۵
چکیده

شایان، س.، م. مقدم واحد، م. نورزی، س.۱. محمدی و م. تورچی. ۱۳۹۸. تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان (*Triticum aestivum* L.) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش خشکی و کشت بهاره در اقلیم سرد. نشریه علوم زراعی ایران. ۲۱(۳): ۲۲۴-۲۱۰.

بررسی نحوه توارث و نوع عمل ژن‌ها در راستای بهبود صفات زراعی و فیزیولوژیک، به ویژه در شرایط تنش خشکی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. هدف این پژوهش، مطالعه وراثت صفات مهم زراعی و برخی از صفات فیزیولوژیک در تلاقی دو رقم گندم بهاره بود. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار با استفاده از نسل‌های مختلف (BC1, BC2, F3, RF3) حاصل از تلاقی دو رقم ارگ (والد متحمل به شوری و خشکی) و مغان ۳ در شرایط تنش خشکی در سال ۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز اجرا شد. جهت اعمال تنش خشکی، پس از مرحله گرده‌افشانی، آبیاری کرت‌ها تا انتهای فصل قطع شد. تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها به منظور برآورد اثرهای ژنی، اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت پذیری صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم در شرایط تنش خشکی به عمل آمد. بر اساس نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها، اختلاف معنی‌داری در بین نسل‌ها از نظر طول پدانکل، طول سنبله، عرض برگ، مساحت برگ، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل برگ، روز تا ظهور سنبله، وزن سنبله، وزن کاه، زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت وجود داشت که نشان دهنده تفاوت ژنتیکی بین والدین بود. با توجه به نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها برای عرض برگ، مساحت برگ، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل برگ، روز تا ظهور سنبله، وزن سنبله، وزن کاه، زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت بود، در حالی که برای صفات طول سنبله، عرض برگ، مساحت برگ، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل برگ و روز تا ظهور سنبله، واریانس افزایشی بزرگ‌تر از واریانس غالبیت به دست آمد. میانگین درجه غالبیت برای کلیه صفات بیش‌تر از یک بود که نشان دهنده پدیده فوق غالبیت بود. بر اساس نتایج این پژوهش، اهمیت اثرهای غیرافزایشی در کنترل صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی انتهای فصل، لزوم گزینش در نسل‌های در حال تفکیک پیشرفته (بعد از رسیدن به خلوص نسبی) و استفاده از روش بالک-شجره‌ای یا تولید ارقام هیبرید در گندم نان را در صورت رفع موانع گرده‌افشانی و نرعیمی، نشان می‌دهد.

واژه‌های کلیدی: اجزای واریانس ژنتیکی، تجزیه میانگین نسل‌ها، تنش خشکی، عمل ژن، گندم و وراثت پذیری.

مقدمه

برای تدوین یک برنامه اصلاحی کارآمد جهت تولید ارقام متحمل به خشکی، شناسایی نحوه توارث صفات و نوع و میزان اثرهای ژنی ضروری است. این اطلاعات کمک می‌کند تا تصمیم‌گیری صحیح برای اصلاح یک صفت در برنامه اصلاحی بعمل آورده شود. در صورت وجود اثر غالبیت و برخی از شکل‌های اپیستازی، تولید ارقام هیبرید توصیه می‌شود، ولی اگر صفات عمدتاً توسط ژن‌های بر خوردار از اثرهای افزایشی کنترل شوند، می‌توان از لاین‌های خاص به عنوان رقم زراعی استفاده کرد (Iqbal et al., 2007). تا کنون مدل‌های مختلفی برای برآورد اثرهای ژنتیکی ابداع شده‌اند. با این حال، اکثر این مدل‌ها بر اساس مدل‌های افزایشی - غالبیت بوده و اثر متقابل اپیستازی اغلب نادیده گرفته می‌شود. تجزیه میانگین نسل‌ها یک روش مفید جهت برآورد اثرهای ژنی یک صفت چند ژنی محسوب می‌شود که شایستگی آن در توانایی برآورد اثرهای افزایشی $\times$ افزایشی، غالبیت $\times$ غالبیت و افزایشی $\times$ غالبیت نهفته است (Singh and Sing, 1992). بر اساس گزارش فتحی و محمد (Fethi and Mohammed, 2010) در توارث صفات تعداد سنبله، تعداد سنبلهچه و تعداد دانه در سنبله، سهم اثرهای غالبیت و اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت مهم‌تر از اثرهای افزایشی و سایر اجزای اپیستازی در گندم دوروم بودند. عباسی و همکاران (Abbasi et al., 2013) با ارزیابی نسل‌های مختلف گندم حاصل از تلاقی ارقام گاسپارد $\times$ کارچیا برای کنترل صفات زراعی دریافتند که اثرهای افزایشی، غالبیت و افزایشی $\times$ افزایشی، کنترل اکثر صفات مورد مطالعه را برعهده دارند. آنان میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی صفات را به ترتیب بین ۰/۵ تا ۰/۹۸ و بین ۰/۴۶ تا ۰/۸۸ گزارش کردند. لیوپیچیچ و همکاران (Ljubicic et al., 2016) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در چهار تلاقی گندم نان، ماهیت عمل ژن را در

وراثت صفات عملکرد و اجزای آن مورد بررسی قرار دادند و نتیجه گرفتند که علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت، اثرهای اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی و غالبیت $\times$ غالبیت نیز در توجیه وراثت اکثر صفات مورد مطالعه و تلاقی‌ها معنی‌دار بودند. اگرچه هر دو نوع اثر افزایشی و غالبیت در وراثت صفات نقش داشتند، ولی اثر غالبیت مهم‌تر از اثر افزایشی بود. حماد و همکاران (Hammad et al., 2013) با اجرای تجزیه ژنتیکی در گندم بهاره دریافتند که در توارث صفات تعداد پنجه در بوته، تعداد روز تا ظهور سنبله و عملکرد دانه در بوته، اثر افزایشی مهم‌ترین نقش را ایفا می‌کند و در وراثت ارتفاع بوته اثر غیر افزایشی مهم‌تر بود. کاتلو و اولقون (Kutlu and Olgun, 2015) در یک آزمایش جهت برآورد پارامترهای ژنتیکی عملکرد و اجزای عملکرد در گندم نان نتیجه گرفتند که اثرهای افزایشی و غیرافزایشی در وراثت کلیه صفات مورد مطالعه نقش ایفا می‌کنند. درجه غالبیت برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد سنبلهچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله کوچک‌تر از یک بود که نشان دهنده غالبیت ناقص بود. از سوی دیگر، درجه غالبیت برای شاخص برداشت و عملکرد دانه در بوته بزرگ‌تر از یک برآورد شد که حاکی از وجود پدیده فوق غالبیت بود. در یک آزمایش، تجزیه ژنتیکی برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد در گندم بهاره نشان داد که عمل ژن برای تعداد پنجه از نوع غالبیت ناقص و برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، طول پدانکل و عملکرد دانه از نوع فوق غالبیت بود (Kaukab et al., 2014). اختر و چودری (Akhtar and Chowdhry, 2006) با استفاده از تجزیه میانگین شش نسل پایه در گندم گزارش کردند که اثر اپیستازی، نقش مهمی در کنترل صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ پرچم و وزن هزار دانه داشت. جوکوویچ و همکاران (Dvojkojovic et al., 2010)، ارکول و همکاران (Erkul et al., 2010) و سلطان و همکاران

نسل‌ها انجام دادند به این نتیجه رسیدند که مدل افزایشی- غالبیت قادر به توجیه تنوع کلیه صفات مورد مطالعه نیست و اثرهای اپیستازی نیز در کنترل اکثر صفات مورد مطالعه نقش دارند و برای برخی از صفات، فوق غالبیت در هر دو شرایط عادی و کمبود آب مشاهده شد.

به طور کلی نتایج اکثر پژوهش‌ها نشان داده است که علاوه بر اثرهای افزایشی، اثرهای غیر افزایشی نیز کنترل صفات مهم زراعی در گندم را، هم در شرایط بدون تنش و هم در شرایط تنش خشکی به عهده دارند. بنابراین، استفاده از روش‌های مبتنی بر اثرهای غیر افزایشی، می‌تواند افزایش بیش از پیش عملکرد گندم را در پی داشته باشد. هدف از این تحقیق، برآورد اثرها و واریانس‌های ژنتیکی و نیز وراثت‌پذیری صفات زراعی در تلاقی حاصل از ارقام گندم نان مغان ۳ و ارگ در شرایط تنش خشکی در نظام کشت بهاره در اقلیم سرد (تبریز) بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده در این تحقیق شامل دو رقم بهاره گندم ارگ (به عنوان والد اول) و مغان ۳ (به عنوان والد دوم) و نسل‌های مختلف (BC₁, BC₂, F₃, RF₃) (نسل سوم حاصل از تلاقی معکوس والدین RF₃; Reciprocal F₃) حاصل از تلاقی این دو والد بودند. رقم ارگ علاوه بر دارا بودن ویژگی مقاومت به شوری (Amini Sefidab et al., 2012)، متحمل به تنش خشکی نیز می‌باشد (Anonymous, 2013). بذره‌های ارقام والدینی از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تأمین شدند. بعد از تلاقی والدین و تولید نسل‌های مورد نظر در ایستگاه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، ارزیابی نسل‌ها در سال ۱۳۹۳ انجام شد. این ایستگاه در ۱۲ کیلومتری شرق تبریز، مسیر فعلی جاده تبریز- باسمنج، در اراضی کرکج با مختصات ۱۷

(Sultan et al., 2011) نیز با مطالعه ماهیت عمل ژن در برخی از صفات در گندم با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها گزارش دادند که اثر اپیستازی در کنترل برخی صفات نقش دارد. ارکول و همکاران (Erkul et al., 2010) برای صفات تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد دانه وراثت‌پذیری پایین، برای طول سنبله و تعداد دانه در سنبله وراثت‌پذیری متوسط و برای تعداد سنبله در سنبله، عملکرد تک سنبله و تعداد پنجه بارور وراثت‌پذیری بالا برآورد کردند.

زنگنه اسدآبادی و همکاران (Zanganeh Asadabadi et al., 2012) با تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش خشکی انتهای فصل، وراثت عملکرد دانه و اجزای آن را در نسل‌های مختلف گندم حاصل از تلاقی ارقام گاسپارد × کارچیا مورد ارزیابی قرار دادند. برای تعداد دانه در سنبله هتروزیس متوسط والدین و برای سایر صفات هتروزیس والد برتر مشاهده شد که نشان دهنده نقش غالبیت در کنترل این صفات بود. بعلاوه، درجه غالبیت برای کلیه صفات بزرگتر از یک بود. در وراثت کلیه صفات حداقل یک نوع اپیستازی معنی‌دار وجود داشت که این موضوع نشان دهنده اهمیت اثرهای اپیستازی را در کنترل عملکرد دانه و اجزای آن در تنش خشکی انتهای فصل است. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مورد بررسی، به ترتیب ۰/۴۲-۰/۳۱ و ۰/۴۲-۰/۱۰ به دست آمد. ایجاز و همکاران (Ijaz et al., 2013) با بررسی نسل‌های مختلف گندم در شرایط تنش خشکی، وجود اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی را در کنترل عملکرد دانه و اجزای آن گزارش کردند. در یک آزمایش دیگر نیز بر اهمیت هر سه نوع اثر افزایشی، غالبیت و اپیستازی در گندم در شرایط تنش خشکی تأکید شد (Saleem et al., 2016). اسدی و همکاران (Asadi et al., 2015) در آزمایشی که روی هفت جمعیت گندم با استفاده از روش تجزیه میانگین

دقیقه و ۴۶ درجه طول جغرافیایی، ۵ دقیقه و ۳۷ درجه عرض جغرافیایی و ارتفاع ۱۳۶۰ متر از سطح آب‌های آزاد با اقلیم نیمه خشک سرد و با میانگین بارندگی ۲۷۵ میلی‌متر در سال واقع شده است. به دلیل کم بودن بذر نسل F_1 و لزوم تولید نسل‌های F_2 و نسل‌های بعدی، این نسل و نسل F_2 در ارزیابی مزرعه‌ای کشت نشدند. تلاقی‌ها در سال ۱۳۹۲-۱۳۹۱ در مزرعه و گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز انجام گرفت. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار و شش نسل اجرا شد. کاشت بذرها پس از شخم و دیسک‌زنی زمین در اوایل فروردین سال ۱۳۹۳ صورت گرفت. در هر واحد آزمایشی فاصله بین خطوط کشت ۱۵ سانتی‌متر، فاصله بین بوته‌ها ۵ سانتی‌متر و طول خط‌ها یک متر در نظر گرفته شد. برای نسل‌های والدین و تلاقی‌های برگشتی (BC_1 و BC_2) تعداد ۶۰ بوته در سه خط، F_3 ۱۲۶۰ بوته در ۶۳ خط و RF_3 ۸۴۰ بوته در ۴۲ خط کاشته شدند. آبیاری تا زمان گرده‌افشانی به طور معمول انجام و پس از آن، آبیاری تا انتهای فصل رشد قطع شد. مراقبت‌های معمول زراعی (آبیاری، وجین، کوددهی و مبارزه با آفات و بیماری‌ها طبق دستورالعمل زراعی و عرف منطقه اجرا شد. جهت برآورد واریانس بین نسل‌ها برای کلیه صفات، برداشت در هر واحد آزمایشی به صورت تک تک بوته‌ها انجام شده و صفات مورد ارزیابی در تک تک بوته‌ها اندازه‌گیری شدند. صفات و شاخص‌های اندازه‌گیری شده شامل دمای برگ، میزان کلروفیل برگ، طول و عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، روز تا ظهور سنبله (فاصله زمانی کاشت تا ظهور سنبله در ۵۰ درصد از بوته‌های هر واحد آزمایشی)، ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، وزن صد دانه، تعداد پنجه‌های بارور، تعداد دانه در سنبله، وزن کاه، وزن سنبله، عملکرد دانه، زیست توده و شاخص برداشت بودند که در کلیه بوته‌ها اندازه‌گیری و یا محاسبه شدند. با درداشت داشتن مساحت تحت اشغال هر بوته، وزن کاه، وزن سنبله،

عملکرد دانه و زیست توده (وزن اندام‌های هوایی) به کیلوگرم در هکتار تبدیل شدند. علت اندازه‌گیری عملکرد دانه تک بوته‌ها در هر واحد آزمایشی، محاسبه واریانس درون کرتی برای استفاده در روش کمترین مربعات وزنی جهت انجام تجزیه میانگین نسل‌ها و نیز انجام تجزیه واریانس نسل‌ها بود. اندازه‌گیری دمای برگ با استفاده از دماسنج مادون قرمز و میزان کلروفیل با دستگاه کلروفیل‌متر (SPAD502, Minolta, Japan) (James et al., 2002) روی کلیه بوته‌ها انجام شد. مساحت برگ پرچم با استفاده از حاصل ضرب طول در عرض برگ پرچم در ضریب ثابت ۰/۷۴ برآورد شد (Muller, 1991).

هم‌زمان با تجزیه واریانس نسل‌ها، صادق بودن فرض‌های تجزیه واریانس شامل نرمال بودن خط‌ها با استفاده از آزمون شاپیرو-ویلک، مستقل بودن خط‌ها با استفاده از معیار دوربین-واتسون و یکنواختی واریانس‌های درون تیماری با استفاده از آزمون بارتلت مورد بررسی قرار گرفتند. پس از تجزیه واریانس، در صورت وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها برای هر یک از صفات، تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها با روش مینکس (Mather and Jinks, 1982) انجام شد. پارامترهای مختلف ژنتیکی با استفاده از روش کم‌ترین مربعات وزنی (Weighted least squares) برآورد شدند. در این روش میانگین کل هر صفت به صورت رابطه ۱ نشان داده می‌شود:

رابطه ۱) $Y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l]$
 Y ، d ، h ، i ، j و l به ترتیب میانگین مشاهده شده برای یک نسل، میانگین فرضی جمعیت بعد از بی‌نهایت نسل خودباروری، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر متقابل بین اثرهای افزایشی، اثر متقابل افزایشی در غالبیت و اثر متقابل بین اثرهای غالبیت هستند و α ، β ، α^2 ، β^2 و $2\alpha\beta$ ضرایب پارامترهای ژنتیکی می‌باشند (Mather and Jinks, 1982). آزمون مقیاس

مشترک برای میانگین‌ها با روش متر و جینکر (Mather and Jinks, 1982)، برای تعیین مناسب‌ترین مدل ژنتیکی مورد استفاده قرار گرفت. نیکویی برآزش هر مدل با استفاده از آماره کای اسکوتر و با مقایسه مقادیر مشاهده شده و مقادیر مورد انتظار، آزمون شد. در این آزمایش، ابتدا مدل سه پارامتری بررسی شد و در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری، مدل شش پارامتری مورد استفاده قرار گرفت. معنی‌داری هر یک از پارامترهای برآورد شده با استفاده از آزمون t انجام شد. با توجه به وجود تعداد شش نسل، اجزای غیرمعنی‌دار از مدل شش پارامتری حذف شدند تا درجه آزادی لازم برای آزمون مدل مناسب به دست آید. بنابراین، از مدل‌های چهار و پنج پارامتری، برای تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد. این مدل‌ها به کمک آزمون کای اسکوتر با یک و دو درجه آزادی مورد بررسی قرار گرفته و بهترین مدل برای هر یک از صفات مشخص شد. افزون بر این، تجزیه واریانس نسل‌ها به منظور برآورد اجزای واریانس برای هر صفت شامل واریانس افزایشی (V_A) و غالبیت (V_D) به طور جداگانه و با استفاده از روش کم‌ترین مربعات انجام شد (Mather and Jinks, 1982). واریانس محیطی (V_E) و مقادیر وراثت‌پذیری عمومی (h^2_{bs})، وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_{ns}) در واحد میانگین و متوسط درجه غالبیت ($\bar{a}$) نیز با استفاده از واریانس‌های برآورد شده و مطابق رابطه‌های زیر برآورد شدند که در آن‌ها V_{P1} واریانس محیطی والد اول، V_{P2} واریانس محیطی والد دوم، r تعداد تکرار و V_G واریانس ژنتیکی هستند.

(رابطه ۲)

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{2V_D}{V_A}} \quad \text{(رابطه ۳)}$$

$$h^2_{ns} = \frac{V_A}{V_G + \frac{V_E}{r}} \quad \text{(رابطه ۴)}$$

$$V_E = \sqrt{V_{P1} \times V_{P2}} \quad \text{(رابطه ۵)}$$

نتایج و بحث

نتایج آزمون‌های نرمال بودن خطاها، مستقل بودن خطاها و یکنواختی واریانس خطاها، صادق بودن این فرض‌ها را برای همه صفات نشان داد. در تجزیه واریانس، بین نسل‌ها تفاوت معنی‌داری برای صفات طول پدانکل، طول سنبله، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، تعداد پنجه‌های بارور، میزان کلروفیل برگ، تاریخ ظهور سنبله، وزن سنبله، وزن کاه، زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت وجود داشت، بنابراین تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفات امکان‌پذیر شد. از نظر صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم، دمای برگ، تعداد دانه در سنبله و وزن صد دانه اختلاف معنی‌داری بین نسل‌ها مشاهده نشد.

میانگین نسل‌های مختلف برای صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی در جدول ۱ ارائه شده است. بر اساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، والد ارگ (P_1) از نظر عملکرد دانه، زیست توده، وزن کاه، وزن سنبله، تعداد پنجه‌های بارور، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل و طول سنبله به طور معنی‌دار برتر از والد مغان (P_2) در شرایط تنش خشکی بود. بیش‌تر بودن عملکرد دانه رقم ارگ را می‌توان به ارزش بالای آن از نظر زیست توده، وزن کاه، وزن سنبله، تعداد پنجه‌های بارور، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل و طول سنبله نسبت داد. هر چند که عملکرد دانه رقم ارگ بیشتر از رقم مغان ۳ در شرایط تنش خشکی بود، ولی شاخص برداشت رقم مغان ۳ به طور معنی‌دار بیشتر از ارگ بود که این موضوع با زیست توده بالای رقم ارگ در این شرایط ارتباط دارد. براساس انتظار بیشتر ویژگی‌های نسل BC_1 به والد ارگ و خصوصیات نسل BC_2 به والد مغان ۳ متمایل بودند. اگر چه میانگین نسل F_3 از لحاظ عملکرد دانه، زیست توده، وزن کاه، وزن سنبله، تعداد پنجه‌های بارور، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل و طول سنبله بیشتر از والد ارگ بود، ولی اختلاف بین آنها معنی‌دار نبود.

"نشریه علوم زراعی ایران"، جلد بیست و یکم، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۸

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها همراه با آزمون مقیاس
مشترک و کای اسکوئر مربوطه، برای صفات مورد

جدول ۱- میانگین صفات زراعی و فیزیولوژیک در نسل‌های گندم نان در شرایط تنش خشکی

Table1. Mean of agronomic and physiological traits of bread wheat generations under drought stress condition

نسل‌ها Generations	طول پدانکل Peduncle length (cm)	طول سنبله Spike length (cm)	عرض برگ پرچم Flag leaf width (cm)	مساحت برگ پرچم Flag leaf area (cm ²)	تعداد پنجه بارور No. of fertile tillers	میزان کلروفیل Chlorophyll content	روز تا ظهور سنبله Days to heading	وزن سنبله Spike weight (kg.ha ⁻¹)	وزن کاه Straw weight (kg.ha ⁻¹)	زیست توده Biomass (kg.ha ⁻¹)	عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	شاخص برداشت Harvest index (%)
P ₁ (Argh)	21.085	8.711	1.185	15.501	2.581	51.745	70.601	4882.855	4756.205	9639.060	2247.211	22.085
P ₂ (Moghan3)	16.481	7.631	0.545	7.201	1.845	49.221	58.751	3071.201	2080.625	5151.826	1535.831	29.585
BC ₁	20.085	8.865	1.305	13.315	2.431	49.335	71.401	4308.695	4186.865	8495.560	2215.515	25.625
BC ₂	17.965	7.331	0.945	11.561	2.075	46.635	62.651	2999.241	2823.325	5822.566	1658.021	28.311
F ₃	22.431	8.941	1.161	15.871	2.765	51.461	66.181	4989.295	4801.725	9791.020	2666.911	27.961
RF ₃	21.321	8.265	0.905	10.471	2.291	47.415	61.525	3701.325	3040.031	6741.356	2151.161	32.915
LSD (5%)	2.377	0.813	0.726	4.722	0.115	3.538	6.598	748.966	1659.874	2310.197	489.745	1.772

جدول ۲- برآورد پارامترهای ژنتیکی برای صفات زراعی و فیزیولوژیک در نسل‌های گندم نان در شرایط تنش خشکی با روش تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 2. Estimates of genetic parameters for agronomic and physiological traits of bread wheat generations under drought stress condition using generation mean analysis

Traits	صفات گیاهی	[m]	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	x ²
Peduncle length	طول پدانکل	18.769**±0.698	2.262*±0.602	24.868*±4.682	-	-	-48.842*±9.254	0.441 ^{ns}
Spike length	طول سنبله	8.171**±0.184	0.632**±0.175	3.808*±1.163	-	-	-8.967*±2.769	1.654 ^{ns}
Flag leaf width	عرض برگ پرچم	0.876**±0.036	0.322**±0.038	0.535**±0.109	-	-	-	2.145 ^{ns}
Flag leaf area	مساحت برگ پرچم	11.252**±0.542	3.865**±0.512	7.331**±2.276	-	-	-	3.757 ^{ns}
No. fertile tillers	تعداد پنجه بارور	2.633**±0.368	0.365**±0.172	0.987*±0.319	-	-	1.321*±0.389	1.236 ^{ns}
Chlorophyll content	میزان کلروفیل برگ	50.555**±0.767	1.793**±0.508	9.064**±3.016	-	-	8.144*±4.006	4.702 ^{ns}
Days to heading	روز تا ظهور سنبله	64.715**±0.574	6.641**±0.497	10.847**±3.171	-	-	29.464**±7.681	3.147 ^{ns}
Spike weight	وزن سنبله	4025.943**±472.935	1003.658**±424.719	1822.724**±606.886	-	-	-5434.839**±1782.027	5.003 ^{ns}
Straw weight	وزن کاه	3424.761**±185.081	645.437**±186.221	898.919**±301.101	-	-	-1243.563*±576.134	2.565 ^{ns}
Biomass	زیست توده	7396.608**±353.814	1745.072**±433.011	2243.041**±368.555	-1843.332**±521.136	-	-3560.652**±997.497	10.315**
Grain yield	عملکرد دانه	1952.217**±198.775	418.815**±125.883	2058.362**±602.754	-2089.974**±695.067	-	-3980.717*±941.209	13.835**
Harvest index	شاخص برداشت	26.821**±1.958	6.631**±2.045	16.356**±4.007	-	-	-23.578**±6.599	4.145 ^{ns}

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

-: The parameter was not included in the model

[m]: میانگین فرضی کلیه لاین‌های هموزیگوت بعد از بی‌نهایت نسل خودباروری، [d]: برآیند اثرهای افزایشی، [h]: برآیند اثرهای غالبیتی، [i]: برآیند اثرهای متقابل بین اثرهای افزایشی، [j]: برآیند اثرهای متقابل بین اثرهای افزایشی و غالبیتی، [l]: برآیند اثرهای متقابل بین اثرهای غالبیتی، x²: کای اسکوتر

"نشریه علوم زراعی ایران"، جلد بیست و یکم، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۸

[m]: F_{∞} metric, [d]: Sum of additive effects, [h]: Sum of dominance effects, [i]: Sum of additive by additive interactions, [j]: Sum of additive by dominance interactions, [l]: Sum of dominance by dominance interactions, χ^2 : Chi- square

مطالعه در جدول ۲ ارائه شده است. مدل سه پارامتری [شامل m-d-h] تنها برای صفات عرض برگ پرچم و مساحت برگ پرچم برازش یافت. برای سایر صفات برای مدل سه پارامتری مقدار کای اسکوئر معنی دار بود که نشان دهنده عدم کفایت مدل افزایشی و غالبیت و وجود اثرهای متقابل غیرآللی برای صفات مورد بررسی بود. ازاین رو، از مدل شش پارامتری برای برازش بهترین مدل استفاده شد. وجود تعداد شش نسل، منجر به درجه آزادی صفر برای آماره کای اسکوئر در مدل شش پارامتری شد. به منظور حفظ درجه آزادی برای آماره کای اسکوئر، بعد از حذف اجزای غیرمعنی دار از مدل شش پارامتری، بهترین مدل برای هر صفت تعیین شد. در عین حال در مورد صفات عملکرد دانه و زیست توده، بعد از حذف اجزای غیرمعنی دار در مدل شش پارامتری، مقدار کای اسکوئر هنوز معنی دار بود (جدول ۲). این موضوع می تواند ناشی از اپیستازی بیش از دو مکان ژنی، پیوستگی ژنی و اثرهای مادری باشد. اختر و چودری (Akhtar and Chowdhry, 2006)، سلطان و همکاران (Sultan et al., 2011)، زنگنه اسدآبادی و همکاران (Zanganeh Asadabadi et al., 2012)، ایجاز و همکاران (Ijaz et al., 2013)، اسدی و همکاران (Asadi et al., 2015)، بیلگین و همکاران (Bilgin et al., 2016) و سلیم و همکاران (Saleem et al., 2016) در آزمایش روی عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نشان دادند که عمل اپیستازی ژن در کنترل این صفات نقش دارد. در آزمایش حاضر، سه پارامتر [m-d-h] در مورد کلیه صفات مندرج در جدول ۲ (وجود اختلاف معنی دار بین نسل ها در مورد این صفات) مثبت و معنی دار بودند. معنی دار بودن اثرهای افزایشی و غالبیت، نشان دهنده اهمیت هر دو اثر در وراثت صفات یاد شده است. نتایج تجزیه میانگین نسل ها (جدول ۲) نشان داد که برای صفات طول

پدانکل، طول سنبله، تعداد پنجه های بارور، میزان کلروفیل برگ، تعداد روز تا ظهور سنبله، وزن سنبله، وزن کاه و شاخص برداشت، مدل چهار پارامتری [m-d-h-l] و برای صفات زیست توده و عملکرد دانه مدل پنج پارامتری [m-d-h-l-i] بهترین برازش را داشتند. مقدار کای اسکوئر برای زیست توده و عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود که نشان دهنده عدم کفایت مدل پنج پارامتری در اثر وجود اثرهایی مانند پیوستگی ژن، اثر متقابل در بیش از دو مکان ژنی و یا اثرهای مادری بود. اثر متقابل افزایشی × افزایشی از طریق گزینش در نسل های اولیه در حال تفرق جهت بهبود ژنتیکی صفات قابل تثبیت است. برای کلیه صفات مورد استفاده در تجزیه میانگین نسل ها، اپیستازی افزایشی × غالبیت غیر معنی دار بود. معنی دار نبودن اپیستازی افزایشی × غالبیت در صفات ممکن است به دلیل خنثی شدن اثرهای مثبت و منفی در مکان های ژنی متفاوت باشد. در کلیه صفات مندرج در جدول ۲، اپیستازی غالبیت × غالبیت بیش تر از سایر اجزای اپیستازی بود که نشان دهنده اهمیت بیش تر این اثر اپیستازی نسبت به سایر اجزای اپیستازی در وراثت صفات مورد مطالعه است. علامت پارامترهای d و h بستگی به این دارد که کدام والد P_1 یا P_2 در نظر گرفته می شود (Mather and Jinks, 1982). در این پژوهش رقم ارگک به عنوان والد P_1 و رقم مغان ۳ به عنوان والد P_2 در نظر گرفته شدند. علامت پارامتر d در کلیه صفات مورد بررسی مثبت بود. مثبت بودن پارامتر d به معنی برتری والد غالب در کنترل صفت مربوطه است. علامت مثبت پارامتر h برای کلیه صفات مشاهده شد. مثبت بودن پارامتر h به این مفهوم است که غالبیت ناقص برای صفت مورد بررسی به طرف والدی که دارای میانگین بالاتری است، رخ داده است. علامت مخالف [d] و [i] نیز نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل (برای زیست توده و عملکرد دانه) بوده و علامت

مخالف [h] و [l] وجود اپیستازی از نوع مضاعف را در برخی از صفات نشان داد.

در این تحقیق، نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها اهمیت اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی را در وراثت اکثر صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی نشان داد. در کلیه صفات مورد مطالعه سهم اثر غالبیت [h] و اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت [l] بیش‌تر از اثر افزایشی [d] و سایر اجزای اپیستازی بودند که این موضوع لزوم گزینش در نسل‌های تفرق پیشرفته بعد از رسیدن به خلوص نسبی و در نتیجه استفاده از روش بالک-پدیگری یا تولید ارقام هیبرید را در اصلاح این صفات (در صورت رفع موانع تولید این ارقام) نشان می‌دهد. اثر افزایشی کوچک‌تر برای صفات پلی‌ژنیک قابل پیش‌بینی است، زیرا پارامترهایی که اثر ژن را مشخص می‌کنند در حقیقت برآیند کلیه جایگاه‌های ژنی در حال تفرق هستند. از این‌رو، اثرهای افزایشی و یا اثرهای متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت بین والدین هستند. به این علت اثرهای افزایشی می‌توانند کوچک‌تر برآورد شوند (Mather and Jinks, 1982). عباسی و همکاران (Abbasi et al., 2013) وجود اثرهای افزایشی، غالبیت و افزایشی $\times$ افزایشی معنی‌دار را در کنترل عملکرد دانه، وزن سنبله و کاه در گندم گزارش کردند. در آزمایش حاضر، برای عملکرد دانه اثرهای افزایشی بیش‌تر از اثرهای غالبیت بودند، در حالی که برای وزن سنبله و وزن کاه، اثرهای غالبیت بیش‌تر از اثرهای افزایشی بودند. بر اساس گزارش ارکول و همکاران (Erkul et al., 2010) نیز مدل سه پارامتری بهترین برازش را برای صفات طول سنبله، تعداد سنبلچه، وزن هزار دانه، تعداد پنجه‌های بارور و عملکرد دانه در شرایط خشکی در گندم نشان داد. از طرف دیگر بیلگین و همکاران (Bilgin et al., 2016) نشان دادند که مدل شش پارامتری باید در کنترل اکثر صفات مورد مطالعه در گندم منظور شود. اثر اپیستازی در توجیه

وراثت کلیه صفات به جز عملکرد دانه، میزان پروتئین و شاخص گلوتن در تلاقی Pehlivan $\times$ Bezostaja-1 و به غیر از صفات طول سنبله و عملکرد دانه در تلاقی Sana Krasunia $\times$ ، نقش مهم‌تری داشت. ایجاز و همکاران (Ijaz et al., 2013) اظهار داشتند که برای صفات طول سنبله و تعداد پنجه‌ها در بوته مدل دو پارامتری [m-d]، برای ارتفاع بوته مدل پنج پارامتری [m-d-h-i-l]، برای تعداد دانه در سنبله مدل چهار پارامتری [m-d-h-l]، برای عملکرد دانه مدل دو پارامتری [m-l] و برای وزن هزار دانه مدل چهار پارامتری [m-h-i-l] بهترین برازش را دارند. در این آزمایش، آنان با وجود عدم معنی‌دار شدن اثرهای افزایشی و غالبیت برای عملکرد دانه، اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت معنی‌داری گزارش کردند. بر اساس گزارش زنگنه اسدآبادی و همکاران (Zanganeh Asadabadi et al., 2012) اگرچه اثر افزایشی برای اکثر صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود، ولی اثرهای غالبیت و غالبیت $\times$ غالبیت بیش‌تر از مجموع اثرهای افزایشی و افزایشی $\times$ افزایشی بودند که نشان‌دهنده اهمیت اثرهای غالبیت در وراثت عملکرد و اجزای عملکرد گندم بود. نتایج متفاوت در آزمایش‌های مختلف را می‌توان به تفاوت در مواد ژنتیکی، اندازه نمونه و محیط آزمایشی نسبت داد.

در تفسیر تجزیه میانگین نسل‌ها، پارامترهایی که اثر ژن را مشخص می‌کنند در حقیقت برآیند کلیه جایگاه‌های ژنی در حال تفرق هستند. مفهوم آن این است که اثرهای افزایشی و یا اثرهای متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت بین والدین هستند، در حالی که اثرهای غالبیت برآیند جهت غالبیت (Direction of dominance) در هر مکان ژنی هستند. برآوردهای اثر افزایشی ممکن است به علت وجود درجه بالایی از پراکندگی کوچک باشند. بعلاوه اگر غالبیت جهت‌دار نباشد مقدار آن به علت خنثی شدن اثرهای متضاد مکان‌های ژنی کوچک خواهد بود. به

طور کلی اثر ژن‌ها در جهت‌های مختلف ممکن است به برآوردهای کمتر از مقدار حقیقی منجر شود. از طرف دیگر، واریانس ژنتیکی به وسیله اثرهای متضاد تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد، زیرا واریانس از مجموع مربعات اثرهای هر مکان ژنی به دست می‌آید و بنابراین به صورت مجموع تغییرات اثرهای افزایشی یا غالبیت بیان می‌شود. از این رو، تجزیه واریانس نسل‌ها می‌تواند اطلاعات تکمیلی در کنار تجزیه میانگین نسل‌ها را برای تفسیر ساختار ژنتیکی فراهم نماید. هر چند که این برآوردها احتمالاً به علت وجود اثرهای اپیستازی، دارای اریب به طرف مقادیر بالاتر واریانس‌های افزایشی و غالبیت و در نتیجه وراثت‌پذیری‌های عمومی و خصوصی خواهند بود. نتایج برآورد اجزای واریانس، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و متوسط درجه غالبیت برای هر صفت بر اساس تجزیه واریانس نسل‌ها در جدول ۳ ارائه شده است. برای صفات طول سنبله، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، تعداد پنجه‌های بارور، میزان کلروفیل برگ و روز تا ظهور سنبله، مقدار واریانس افزایشی از واریانس غالبیت بیش‌تر بود، درحالی‌که در مورد صفات طول پدانکل، وزن سنبله، وزن کاه، زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت مقدار واریانس افزایشی از واریانس غالبیت کمتر بود. در عین حال، بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها برای کلیه صفات، اثر غالبیت بیش‌تر از اثر افزایشی بود. چنانکه قبلاً عنوان شد، در تجزیه میانگین نسل‌ها، اثرهای افزایشی و یا اثر متقابل مرتبط با اثرهای افزایشی، تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت در بین والدین است و اثرهای غالبیت برآیند جهت غالبیت در هر مکان ژنی هستند. در محاسبه واریانس‌های ژنتیکی، اثرهای ژنتیکی به توان دو می‌رسند و اثرهای متضاد مکان‌های ژنی، نقش خنثی کننده در برآورد واریانس‌های ژنتیکی ندارند، بنابراین نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها با بخشی از نتایج به دست

آمده از تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که این موضوع را می‌توان به خنثی شدن اثر ژن‌های مثبت و منفی مسئول غالبیت در بیش‌تر مکان‌های ژنی، خطای نمونه‌گیری و نیز نادیده گرفتن اثرهای اپیستازی در برآورد واریانس‌های ژنتیکی منتسب کرد. عباسی و همکاران (Abbasi et al., 2013) واریانس افزایشی را برای صفات طول ساقه و زیست توده بیش‌تر از واریانس غالبیت برآورد کردند ولی برای صفات وزن کاه و سنبله، عملکرد دانه و شاخص برداشت واریانس غالبیت بیش‌تر از واریانس افزایشی برآورد شد. محمد (Mohamed, 2014) نیز در گندم مقدار واریانس افزایشی را بیش‌تر از واریانس غالبیت برای صفات وزن صد دانه، زیست توده و محتوای آب نسبی برگ در تلاقی اول (Sakha 94 × Tokwie) و برای صفات تعداد پنجه، وزن صد دانه، زیست توده، عملکرد دانه و محتوای آب نسبی برگ در تلاقی دوم (Giza 168 × Tokwie) در شرایط تنش خشکی برآورد کرد. افزون بر این مقدار واریانس غالبیت برای صفات تعداد پنجه، عملکرد دانه و میزان کلروفیل در تلاقی اول و برای میزان کلروفیل در تلاقی دوم بیش‌تر از واریانس افزایشی به دست آمد. از طرف دیگر عبدالرحمان (Abd EL-Rahman, 2013) با برآورد پارامترهای ژنتیکی در گندم نان عنوان کرد که برای همه صفات مورد مطالعه در اکثر تلاقی‌ها، واریانس افزایشی بیش‌تر از واریانس غالبیت بود. سلطان و همکاران (Sultan et al., 2011) برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله، وزن دانه و عملکرد دانه در گندم، واریانس افزایشی را بیش‌تر از واریانس غالبیت برآورد کردند. نتایج متفاوت در آزمایش‌های مختلف را می‌توان به نوع مواد آزمایشی، اندازه نمونه و شرایط محیطی نسبت داد. وراثت‌پذیری شاخص ارزشمندی برای پیش‌بینی میزان پیشرفت ژنتیکی و پاسخ به گزینش محسوب

می‌شود. برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی در این
آزمایش بین ۰/۷۵۴ تا ۰/۹۴۱ و وراثت‌پذیری خصوصی
بین ۰/۱۴۴ تا ۰/۵۷۹ برای صفات مورد مطالعه، متغیر
بودند. عرض برگ پرچم از بیش‌ترین وراثت‌پذیری

جدول ۳- برآوردهای واریانس‌های ژنتیکی، وراثت پذیری عمومی، وراثت پذیری خصوصی و متوسط درجه غالبیت برای صفات زراعی و فیزیولوژیک در نسل‌های گندم نان در شرایط تنش خشکی

Table 3. Estimates of genetic variances, broad sense and narrow sense heritability and average degrees of dominance for agronomic and physiological traits of bread wheat generations under drought stress condition

Traits	صفات گیاهی	A	D	V _A	V _D	h ² _{bs}	h ² _{ns}	V _E	$\bar{a}$
Peduncle length	طول پدانکل	18.498	53.491	9.249	13.373	0.837	0.342	8.831	1.701
Spike length	طول سنبله	3.268	5.726	1.634	1.431	0.923	0.492	0.510	1.324
Flag leaf width	عرض برگ پرچم	0.187	0.233	0.093	0.058	0.941	0.579	0.019	1.118
Flag leaf area	مساحت برگ پرچم	26.482	33.583	13.241	8.396	0.914	0.559	4.091	1.126
No. fertile tillers	تعداد پنجه بارور	0.996	1.758	0.498	0.439	0.801	0.426	0.466	1.328
Chlorophyll content	میزان کلروفیل برگ	90.466	119.179	45.233	29.795	0.878	0.529	20.827	1.148
Days to heading	روز تا ظهور سنبله	16.610	29.977	8.305	7.494	0.877	0.461	4.427	1.343
Spike weight	وزن سنبله	3781282.731	12766919.471	1890641.366	3191729.868	0.819	0.305	2249790.293	1.837
Straw weight	وزن کاه	3613076.749	9041655.402	1806538.374	2260413.850	0.894	0.397	965080.466	1.582
Biomass	زیست توده	16074115.286	43980899.007	8037057.643	10995224.752	0.895	0.378	4448778.503	1.654
Grain yield	عملکرد دانه	551217.705	4653220.730	275608.852	1163305.183	0.754	0.144	937518.144	2.905
Harvest index	شاخص برداشت	219.062	509.548	109.531	127.387	0.870	0.402	70.565	1.525

A, D, V_A, V_D, h²_{bs}, h²_{ns}, V_E and $\bar{a}$: Additive variance component, dominance variance component, additive variance, dominance variance, broad sense heritability, narrow sense heritability, environmental variance and average degree of dominance, respectively

عمومی و خصوصی برخوردار بود. عملکرد دانه دارای کم‌ترین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بود (جدول ۳). وجود تفاوت بین برآوندهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در صفات نشان‌دهنده سهم بیشتر اثر غالبیت است. گل‌آبادی و همکاران (Golabadi et al., 2005) علت وراثت‌پذیری عمومی کم تا متوسط در شرایط تنش خشکی انتهای فصل در گندم دوروم را به کاهش تنوع ژنتیکی در محیط تنش نسبت دادند. سکارلی (Ceccarelli, 1996) نیز اظهار داشت که وراثت صفات زراعی در جو در محیط‌های پربازده بیش‌تر از محیط‌های کم‌بازده است. محمد (Mohamed, 2014) و سعید (Said, 2014) نیز نتایج مشابهی را برای شرایط خشکی در گندم نان گزارش کردند. بر اساس گزارش زنگنه اسدآبادی و همکاران (Zanganeh Asadabadi et al., 2012) برای صفات زراعی در گندم، مقدار وراثت‌پذیری خصوصی کم تا متوسط (۰/۱۰ تا ۰/۴۲) و وراثت‌پذیری عمومی متوسط (۰/۳۱ تا ۰/۴۲) بودند. در آزمایش آن‌ها، عملکرد دانه از کمترین وراثت‌پذیری خصوصی و تعداد دانه در سنبله از کمترین وراثت‌پذیری عمومی برخوردار بودند. وزن هزار دانه نیز دارای بیش‌ترین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بود. عبدالرحمان (Abd EL-Rahman, 2013) هر دو وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را در آزمایش روی گندم نان متوسط به بالا گزارش کرد. عباسی و همکاران (Abbasi et al., 2013) میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن را به ترتیب ۰/۵ تا ۰/۹۸ و ۰/۴۶ تا ۰/۸۸ به دست آوردند و شاخص برداشت کم‌ترین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و وزن کاه در سنبله اصلی بیش‌ترین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را دارا بودند. عدم تطابق نتایج آزمایش‌های مختلف می‌تواند به عواملی مانند نوع والدین مورد استفاده در تلاقی و شرایط آزمایش وابسته باشد.

متوسط درجه غالبیت در کلیه صفات بزرگ‌تر از یک بود که نشان‌دهنده اهمیت اثر غالبیت در تبیین این صفات در نسل‌های مورد مطالعه است (جدول ۳). با این حال برآوردها ممکن است به دلیل اپیستازی و عدم تعادل پیوستگی، به ویژه در نسل‌های اولیه تفرق، دارای اریب باشند و این موضوع باعث ظهور پدیده فوق‌غالبیت کاذب به جای غالبیت کامل یا ناقص شود (Hill and Maki-Tanila, 2015). چلوئی و همکاران (Cheloei et al., 2012) و سعید (Said, 2014) نیز متوسط درجه غالبیت را برای کلیه صفات مورد مطالعه در گندم بزرگ‌تر از یک به دست آوردند. محمد (Mohamed, 2014) نیز متوسط درجه غالبیت را برای اکثر صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم در شرایط بدون تنش و نمش خشکی بزرگ‌تر از یک گزارش کرد. عباسی و همکاران (Abbasi et al., 2013) در آزمایشی در شرایط تنش خشکی در گندم متوسط درجه غالبیت را برای صفات طول ساقه، زیست توده، وزن کاه و سنبله اصلی و وزن کل کاه و سنبله اصلی بزرگ‌تر از یک و برای صفات عملکرد دانه و شاخص برداشت کوچک‌تر از یک گزارش کردند. متوسط درجه غالبیت در اکثر صفات مورد مطالعه گندم نان، توسط عبدالرحمان (Abd EL-Rahman, 2013) کمتر از یک گزارش شد.

نتیجه‌گیری

به طور کلی نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها در گندم در شرایط تنش خشکی انتهای نشان داد که هر دو اثر افزایشی و غالبیت در وراثت کلیه صفات مورد مطالعه نقش دارند. هم‌چنین اثر اپیستازی علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت در کنترل صفات از جمله عملکرد دانه نقش دارند. هرچند اثرهای افزایشی در تجزیه میانگین نسل‌ها برای کلیه صفات معنی‌دار بود، ولی مقادیر آن‌ها کوچک‌تر از اثرهای غالبیت بوده و اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت

مته و همکاران (Mette *et al.*, 2015) با پیشرفت‌های اخیر در زمینه سیستم‌های تولید بذر هیبرید، تغییر از لاین‌های خالص به ارقام هیبرید در گندم امکان پذیر به نظر می‌رسد. یکی دیگر از محدودیت‌های اصلی برای استفاده گسترده از ارقام هیبرید گندم، ظرفیت و هزینه تولید بذر است. با این حال، پیشرفت‌هایی در راستای بهبود قابلیت استفاده و رقابت اقتصادی گندم هیبرید رخ داده است (Whitford *et al.*, 2013). با توجه به این که ارقام هیبرید نسبت به لاین‌های خالص گندم از نظر عملکرد و پایداری برتر هستند (Longin *et al.*, 2012) جهت فراهم کردن امکان تجارت بذر گندم، برنامه‌های گسترده‌ای در دنیا در مورد گندم هیبرید از جمله در بیش از ۱۶ کشور به ویژه چین، آلمان، انگلستان، مکزیک، کانادا، روسیه، ژاپن، هندوستان و پاکستان در حال اجرا هستند (Singh *et al.*, 2010). افزون بر این، بنا بر اظهار برخی از موسسات (Ledbetter, 2016) ارقام هیبرید گندم در عرض چند سال آینده با قیمت مناسب به بازار عرضه خواهند شد.

اهمیت بیش‌تری نسبت به سایر اجزای اپیستازی در وراثت صفات مورد مطالعه داشت. افزون بر این، در کلیه صفات مورد بررسی متوسط درجه غالبیت بزرگ‌تر از یک به دست آمد. براساس نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها، از یک طرف بهتر است جهت تولید ارقام پرمحصول گندم در شرایط تنش خشکی، تا رسیدن ژنوتیپ‌ها به خلوص نسبی، گزینش را برای صفات مورد مطالعه، به ویژه عملکرد دانه، به تأخیر انداخت و چنان که در گندم معمول است از روش بالک-پدیگری به جای روش پدیگری استفاده کرد. از طرف دیگر تولید ارقام هیبرید در گندم برای شرایط تنش خشکی توصیه می‌شود. هر چند که تولید تجاری ارقام هیبرید در حال حاضر به علت نوع گرده افشانی گندم و مشکلات انتقال گرده و ایجاد سیستم نرعیمی در آن دشوار است (Kempe *et al.*, 2014)، ولی ارقام هیبرید گندم به مقدار محدود در امریکا، فرانسه، استرالیا و آفریقای جنوبی به طور تجاری تولید می‌شوند (Edwards, 2001). بنا بر نظر

References

- Abbasi, S., A. Baghizadeh and G. Mohammadinejad. 2013.** Genetic analysis of traits related to grain yield in wheat under drought stress condition by generation mean analysis. *Iran. J. Genet. Plant Breed.* 2(1): 42-46.
- Abd EL-Rahman, M. E. 2013.** Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in three bread wheat crosses. *Alexandria J. Agric. Res.* 58(3): 183-195.
- 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.
- Amini Sefidab, A., M. Vahabzadeh, E. Majidi Heravan, A. Akbari, D. Afiuni, M. H. Saberi, M. T. Tabatabaee, H. Hajiakhondi Meybodi, S. A. Koohkan and G. A. Lotfali Ayeneh. 2012. **Arg, a new bread wheat cultivar for moderate climate zones of Iran with salinity of soil and water. Seed Plant Improv. J.** 28-1(4): 724-726 (In Persian with English abstract).
- Anonymous. 2013.** Identification and releasing of nine new wheat and barley cultivars adapted to drought prone environments of South Khorasan Province, Iran (In Persian). <http://www.yjc.ir/fa/news/4338180>.
- Asadi, A. A., M. Valizadeh, S. A. Mohammadi and M. Khodarahmi. 2015.** Genetic analysis of some

منابع مورد استفاده

- physiological traits in wheat by generations mean analysis under normal and water deficit conditions. Biol. Forum. 7: 722-733.
- Bilgin, O., I. Kutlu and A. Balkan. 2016.** Gene effects on yield and quality traits in two bread wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses. Int. J. Crop Sci. Techno. 2: 1-10.
- Ceccarelli, S. 1996.** Adaptation to low/high input cultivation conditions. Euphytica, 92: 203-214.
- Cheloei, G. H. R., A. Mohammadi, M. R. Bihamta, H. A. Ramshini and G. Najafian. 2012.** Inheritance of drought tolerance in bread wheat using generation mean analysis. J. Plant Prod. 19(1): 43-66 (In Persian with English abstract).
- Dvojkovic, K., G. Drezner, A. Lalic, J. Kovacevic, D. Babic and M. Baric. 2010.** Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in two winter wheat crosses. Period. Biol. 112(3): 247-251.
- Edwards, I. B. 2001.** Hybrid wheat. In: A. P. Bonjean, and W. J. Angus, (Eds.). The World Wheat Book, A History of Wheat Breeding. Pp. 1017-1045. Lavoisier Inc., Paris, France.
- Erkul, A., A. Unay and C. Konak. 2010.** Inheritance of yield and yield components in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. Turk. J. Field Crops 15: 137-140.
- Fethi, B. and E. G. Mohamed. 2010.** Epistasis and genotype by environment interaction of grain yield related traits in durum wheat. Plant Breed. Crop Sci. 2(2): 024-029.
- Golabadi, M., A. Arzani and S. M. M. Maibody. 2005.** Evaluation of variation among durum wheat F₃ families for grain yield and its components under normal and water-stress field conditions. Czech J. Genet. Plant Breed. 41: 263-267.
- Hammad, G., M. Kashif, M. Munawar, U. Ijaz, M. Muzaffar Raza, M. Saleem and A. Saleem. 2013.** Genetic analysis of quantitative yield related traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci. 13(9): 1239-1245.
- Hill, W. G. and A. Maki-Tanila. 2015.** Expected influence of linkage disequilibrium on genetic variance caused by dominance and epistasis on quantitative traits. J. Animal Breed. Genet. 132 (2): 176-186.
- Ijaz, U., S. Kashif and M. Kashif. 2013.** Genetic study of quantitative traits in spring wheat through generation means analysis. Am. Eurasian J. Agric. Environ. Sci. 13(2): 191-197.
- Iqbal, M., A. Navabi, D. F. Salmon, R. C. Yang, B. M. Murdoch, S. S. Moore and D. Spaner. 2007.** Genetic analysis of flowering and maturity time in high latitude spring wheat. Euphytica 154(1): 207-218.
- James, R. A., A. R. Rivelli, R. Munns and S. V. Caemmerer. 2002.** Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. Func. Plant Biol. 29: 1393-1403.
- Kaukab, S., M. S. Saeed and A. Rehman. 2014.** Genetic analysis for yield and some yield traits in spring wheat. Univ. J. Agric. Res. 2(7): 272-277.
- Kempe, K., M. Rubtsova and M. Gils. 2014.** Split-gene system for hybrid wheat seed production. In: W. J. Peacock (Ed.). Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Canberra, ACT, Australia.

- Kutlu, I. and M. Olgun. 2015.** Determination of genetic parameters for yield components in bread wheat. *Int. J. Biosci.* 6(12): 61-70.
- Ledbetter, K. 2016.** Hybrid wheat time has come. AgriLife Research, Department of Soil and Crop Sciences, College of Agriculture and Life Sciences, Texas A&M University, Texas, USA. <https://today.agrilife.org/2016/02/25/hybrid-wheat-time-has-come/>
- Ljubicic, N., S. Petrovic, M. Dimitrijevic and N. Hristov. 2016.** Gene actions involved in the inheritance of yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Emirates J. Food Agric.* 28(7): 477-484.
- Longin, C. F. H., J. Mühleisen, H. P. Maurer, H. Zhang, M. Gowda and J. C. Reif. 2012.** Hybrid breeding in autogamous cereals. *Theor. Appl. Genet.* 125: 1087-1096.
- Mather, K. and J. L. Jinks. 1982.** Biometrical Genetics. The Study of Continuous Variation. Chapman and Hall, USA. Pp. 279.
- Mette, M. F., M. Gils, C. F. H. Longin and J. C. Reif. 2015.** Hybrid breeding in wheat. *In: Y. Ogihara, S. Takumi, and H. Handa (Eds.). Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field.* Springer.
- Mohamed, N. 2014.** Genetic control for some traits using generation mean analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Int. J. Plant Soil Sci.* 3(9): 1055-1068.
- Muller, J. 1991.** Determining leaf surface area by means of a wheat osmoregulation water use: the challenge. *Agric. Meteor.* 14: 311-320.
- Said, A. A. 2014.** Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition. *Annal. Agric. Sci.* 59(2): 177-184.
- Saleem, S., M. Kashif, M. Hussain, A. S. Khan and M. F. Saleem. 2016.** Genetics of water deficit tolerance for some physiological and yield variables in *Triticum aestivum* L. *The J. Animal Plant Sci.* 26(3): 731-738.
- Singh, S. K., R. Chatrath and B. Mishra. 2010.** Perspective of hybrid wheat research: a review. *Indian J. Agric. Sci.* 80 (12): 1013-1027.
- Singh, R. P. and S. Sing. 1992.** Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genet. Plant Breed.* 52: 369-375.
- Sultan, M. S., A. H. Abd El-Latif, M. A. Abd El-Moneam and M. N. A. El-Hawary. 2011.** Genetic parameters for some yield and yield components characters in four cross of bread wheat under two water regime treatments. *J. Plant Prod.* 2(2): 351-366.
- Whitford, R., D. Fleury, J. C. Reif, M. Garcia, T. Okada, V. Korzun and P. Langridge. 2013.** Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production. *J. Exp. BOT.* 64: 5411-5428.
- Zanganeh Asadabadi, Y., M. Khodarahmi, S. M. Nazeri, A. Mohamadi and S. A. Peyghambari. 2012.** Genetic study of grain yield and its components in bread wheat using generation mean analysis under water stress condition. *J. Plant Physiol. Breed.* 2(2): 55-60.

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

Shayan, S.¹, M. Moghaddam Vahed², M. Norouzi³, S. A. Mohammadi⁴
and M. Toorchi⁵

ABSTRACT

Shayan, S., M. Moghaddam Vahed, M. Norouzi, S. A. Mohammadi and M. Toorchi. 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(3):210-224. (In Persian).

Study of heritability and gene action to improve agronomic and physiological traits, especially under drought stress conditions, are very important. The objectives of this study were to investigate heritability for important agronomic traits and some physiological characters in a cross between two spring wheat cultivars. The experiment was carried out using different generations (BC₁, BC₂, F₃, RF₃) derived from crosses between two cultivars, Arg (tolerant to salinity and drought) and Moghan3, under drought stress conditions using randomized complete block design with two replications in 2014 cropping season at the University of Tabriz research station, Iran. In all plots, irrigation was withheld after anthesis until the end of season. Generation mean and generation variance analyses were used to estimate gene action and genetic variance components, respectively, for agronomic and physiological traits of wheat under water deficit conditions. Based on the analysis of variance, significant differences were observed between generations for peduncle length, spike length, flag leaf width, flag leaf area, number of fertile tillers, leaf chlorophyll content, days to heading, spike weight, straw weight, biomass, grain yield and harvest index which revealed the presence of genetic differences between two parents. The generation mean analysis for the flag leaf width and flag leaf area showed that the three-parameter model was the best fit. However, for other traits chi-square of the three parameter model was significant, indicating the presence of non-allelic interactions in the inheritance of these traits. Although both types of additive and dominance effects were significant in control of the studied traits, but dominance component was larger than the additive effect. The dominance × dominance epistasis was also more important than other epistasis components for the studied traits. The broad-sense and narrow-sense heritability of the traits ranged from 0.754 to 0.941 and from 0.144 to 0.579, respectively. Estimates of variance components revealed that dominance variance was greater than additive variance for peduncle length, spike weight, straw weight, biomass, grain yield and harvest index. While, the additive genetic variance was higher than the dominance genetic variance for spike length, flag leaf width, flag leaf area, fertile tiller number, chlorophyll content and days to heading. The average degree of dominance was more than one for all of the traits which indicated the presence of over-dominance gene action in controlling these traits. Presence of non-additive genetic effects in controlling the traits showed the necessity of selection in advanced segregating generations, when populations are relatively fixed line, using bulk-pedigree method or for development of hybrid varieties in wheat, should the pollination and male sterility barriers will be overcome.

Key words: Drought stress, Gene action, Generation mean analysis, Genetic variance components, Heritability and Wheat.

Received: October, 2017 Accepted: December, 2019

1. Ph.D. Student, University of Tabriz, Tabriz, Iran

2. Professor, University of Tabriz, Tabriz, Iran (Corresponding author) (Email: mmoghaddam@tabrizu.ac.ir)

3. Associate Prof., University of Tabriz, Tabriz, Iran

4. Professor, University of Tabriz, Tabriz, Iran

5. Professor, University of Tabriz, Tabriz, Iran