

خداداد مصطفوی^۱، عبدالهادی حسین زاده^۲، حسن زینالی خانقاه^۳

امروزه گندم غذای اصلی مردم بسیاری از کشورها می‌باشد. به طور متوسط سالیانه ۱۵٪ تا ۱۶٪ زمین‌های زیر کشت جهان به این محصول اختصاص داده می‌شود.

۱، ۲ و ۳: به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، استادیار و دانشیار دانشگاه تهران.

۷۵٪ پروتئین و ۶۵٪ کالری دریافتی روزانه هر فرد از نان تأمین می‌شود (بی‌نام، ۱۳۸۰؛ عبد میثانی و بوشهری، ۱۳۷۶).

به‌نژادگران می‌توانند با استفاده از طرح‌های مختلف آمیزشی اجزای ژنتیکی کنترل‌کننده صفات را در جمعیت گیاهان مورد مطالعه برآورد کنند. این طرح‌های تلاقی از حیث مواد ژنتیکی برای برآورد پارامترها، متفاوت هستند. نوع مواد ژنتیکی قدرت برآورد اجزای افزایشی، غالبیت و اپیستاتیک را تعیین می‌کند (فهر، ۱۳۷۵). مرور جامعی را هالور و میراندا (Hallauer and Miranda, 1985) از روش‌های ارزیابی اجزای واریانس ژنتیکی ارائه داده‌اند. در تمامی این روش‌ها بر اساس شباهت بین والدین و نتاج و سایر خویشاوندان امکان شناسایی اجزاء واریانس ژنتیکی به وجود می‌آید. از جمله این روش‌ها می‌توان به روش تجزیه دای آلل، رگرسیون نتاج-والدین، تلاقی دی آلل، طرح‌های I, II, III رابینسون و کامستاک (Robinson and Comstock, 1955)، تلاقی سه جانبه و تجزیه لاین $\times$ تستر اشاره نمود. در اغلب روش‌های یاد شده ارزیابی تغییرات ژنتیکی بر مبنای بررسی یک نسل صورت می‌گیرد. ولی در تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها برای محاسبه اثرات ژنتیکی از میانگین نسل‌های متفاوت استفاده می‌گردد (Hallauer and Miranda, 1985)؛ واعظی و همکاران، ۱۳۷۸).

سینگ و همکاران (Singh et al., 1998) با تجزیه میانگین نسل‌ها از طریق مدل شش پارامتری وراثت صفاتی مثل تعداد دانه در سنبله، وزن دانه، و طول سنبله را مورد بررسی قرار داده، این محققین به این نتیجه رسیدند که در بیشتر تلاقی‌ها اثر افزایشی و افزایشی-افزایشی معنی‌دار می‌باشد و اثر غالبیت و غالبیت-ژن هم اهمیت زیادی دارند به طوری که در ۳۳٪ از تلاقی‌ها این نوع اپیستازی مشاهده شدند، اما به دلیل وجود اثر اپیستازی مضاعف غیر قابل بهره‌برداری می‌باشند.

یاداو و همکاران (Yadava et al., 1998) با مطالعه‌ای که روی شش رقم گندم و نتاج حاصل از تلاقی این ارقام

انجام دادند از طریق تجزیه‌های ژنتیکی نشان دادند که اثر افزایشی و غیرافزایشی برای صفات تعداد پنجه در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد بوته معنی‌دار می‌باشد. هم‌چنین این پژوهشگران از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها نشان دادند که مدل افزایشی و غالبیت برای توجه تمام صفات در کلیه تلاقی‌ها کافی نمی‌باشد.

هم‌چنین ادواردز و همکاران (Edwards et al., 1976) با استفاده از تجزیه ژنتیکی در دو تلاقی گندم نان عمل ژن را در تعدادی از صفات مانند زمان ظهور سنبله، ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه مورد بررسی قرار دادند و نتیجه گرفتند که اثر افزایشی ژن برای ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته و وزن دانه معنی‌دار می‌باشد که نشان دهنده امکان اصلاح این صفات به واسطه گزینش در نسل‌های اولیه می‌باشد. هم‌چنین این پژوهشگران بیان داشتند که زمان ظهور سنبله و تعداد دانه در سنبله به وسیله اثر افزایشی و غالبیت و نیز اثر اپیستازی کنترل می‌شود که این امر نشان دهنده این واقعیت است که گزینش برای این صفات در نسل‌های بعدی مؤثرتر خواهد بود.

مدل‌های مختلف برای تجزیه میانگین نسل‌ها ارائه شده است (Mather, 1949). این نوع تجزیه ژنتیکی با وجود مزایایی که دارد دارای محدودیت‌هایی نیز می‌باشد. تجزیه میانگین نسل‌ها را می‌توان با تعداد متفاوتی نسل اجرا کرد (Anderson and Kempthorns, 1971).

هدف از این بررسی شناسایی آثار ژن‌ها بر نحوه توارث صفات کمی از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد.

رقم سرداری و لاین ۱۴ (یک accession نگهداری شده در بانک ژن مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر) با خصوصیات مختلف در سال زراعی ۸۰-۱۳۷۹ کاشته و در بهار در موقع مناسب تلاقی بین آن‌ها انجام شد. از جمله خصوصیات که مورد بررسی و

شدند. صفاتی که به صورت کمی قابل اندازه گیری نبودند بر اساس دستورالعمل (Descriptor) موجود در بانک ژن مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر به صورت زیر ارزیابی و رتبه دهی شدند: وضعیت ریشک (بدون ریشک=۰، ریشک کوتاه=۳، ریشکدار=۵)، پوشیدگی دانه توسط گلوم و گلومل (گلومل باز=۱، گلومل نیمه پوشیده=۲، گلومل پوشیده=۳)، تراکم سنبلچه یا تعداد سنبلچه در واحد طول سنبله (خیلی تنک=۱، تنک=۳، متوسط=۵، فشرده=۷، خیلی فشرده=۹)، رنگ دانه (سفید=۱، زرد=۲، قرمز=۳)، رنگ گلوم (سفید=۱، قرمز مایل به قهوه‌ای=۲ و ارغوانی تا سیاه=۳). چون تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی برای نسل‌های مورد نظر متفاوت بود یک تجزیه وزنی با استفاده از عکس واریانس درون هر نسل برای تجزیه میانگین نسل‌ها استفاده گردید. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل‌ها به قرار زیر بود.

$$Y = m + \alpha d + \beta h + \alpha^2 i + 2\alpha\beta j + \beta^2 l$$

در این فرمول «Y» میانگین یک نسل، «m» میانگین همه نسل‌ها در یک تلاقی، [d] مجموع اثرات افزایشی، [h] مجموع اثرات غالبیت، [i] مجموع اثر متقابل بین آثار افزایشی، [j] مجموع اثر متقابل بین آثار افزایشی و غالبیت، [l] مجموع اثر متقابل بین آثار غالبیت. α ، β ، α^2 و $2\alpha\beta$ حاصل ضرب‌های پارامترهای ژنتیکی می‌باشند. ضرایب اجزاء ژنتیکی از ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) گرفته شده است. روش استاندارد شامل تخمین آثار ژنی از میانگین انواع میانگین‌های قابل دسترس است که به وسیله مقایسه میانگین نسل‌های مشاهده شده با میانگین‌های مورد انتظار (که از شش پارامتر یاد شده برآورد شده‌اند) انجام می‌گیرد.

برآورد‌های شش پارامتری یا کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی (Weighted least square) به دست آمد. در این مطالعه هر شش نسل با دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتر امتحان شدند تا مشاهده شود که کدام مدل به عنوان بهترین مدل می‌تواند میانگین‌ها را توجیه نماید.

توجه بودند این که در رقم سرداری گلوم بدون کرک، دانه توسط گلوم کاملاً پوشیده، تراکم سنبلچه (تعداد سنبلچه در واحد طول سنبله) به صورت تنک، رنگ دانه تیره و رنگ گلوم قرمز مایل به قهوه‌ای است ولی در لاین ۱۴، گلوم کرکدار، پوشیدگی دانه توسط گلوم به صورت نیمه پوشیده، تراکم سنبلچه فشرده، رنگ دانه زرد و رنگ گلوم نیز روشن‌تر از رقم سرداری می‌باشد. از نظر وزن هزار دانه، وزن دانه در سنبله، ارتفاع بوته و وزن سنبله رقم سرداری مقادیر بزرگتری را نسبت به لاین ۱۴ از خود نشان می‌دهد. سنبله‌های والدی و بذور F1 هر تلاقی به طور جداگانه برداشت گردید و تجزیه‌های آماری انجام گرفت. بر اساس نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین، این دو ژنوتیپ برای ادامه آزمایش‌ها انتخاب شدند. در سال بعد بذور F1 برای تلاقی برگشتی با هر والد و نیز تولید F2 کاشته شدند. گیاهان F1 به عنوان والد گرده دهنده یا والد پدری با والدین اخته شده به عنوان مادر تلاقی داده شدند تا نسل‌های تلاقی برگشتی ایجاد شود. سنبله‌های تلاقی داده شده در تمامی موارد با پاکت در زمان گلدهی پوشیده شدند تا از دگرگشتی جلوگیری به عمل آید. دو والد به همراه نتایج F1، F2، BC1 و BC2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران در سال زراعی ۸۱-۱۳۸۰ کشت گردیدند. نحوه کشت برای نتایج مختلف، متفاوت بود، هر کدام از والدین و F1 به خاطر همگن بودن (عدم تفرق در نتایج) در یک ردیف با فاصله بذور پنج سانتیمتر روی ردیف کشت شدند. نتایج F2، BC1 و BC2 به خاطر دارا بودن هتروزیگوتی با فاصله ده سانتیمتر کشت شدند. نتایج بک کراس هر کدام در دو خط و نتایج F2 هر کدام در شش خط کشت گردیدند. برای تمام تیمارها طول خط ۱/۵ متر، فاصله خطوط ۲۵ سانتیمتر و عمق کاشت چهار سانتیمتر بود. تعداد بوته‌های ارزیابی شده برای نسل‌های مختلف بدین ترتیب بود که برای هر والد و نسل F1 پنج بوته، برای هر توده F2، ۳۰ بوته و برای هر توده بک کراس ۱۵ بوته ارزیابی

برازش تمام مدل‌ها به وسیله آزمون نیکویی برازش بر مبنای توزیع کاسکوئر (Chi-square) با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی ارزیابی شد که به آن‌ها آزمون مقیاس وزنی گویند (Mather, 1949). عکس و ضرب کردن ماتریس‌های مربوطه به وسیله نرم‌افزار آماری MINITAB انجام گرفت. اجزای تنوع (Variation) از شش نسل به قرار زیر محاسبه می‌شود (Mather and Jinks, 1982):

$$E_W = 1/4 (V_{p1} + V_{p2} + 2V_{f1})$$

$$D = 4V_{F2} - 2(V_{BC1} + V_{BC2} - E_W)$$

$$H = 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - E_W)$$

$$F = V_{BC1} - V_{BC2}$$

در فرمول‌های بالا « E_W » جزء غیر ژنتیکی تنوع، « D » جزء افزایشی، « H » جزء غالبیت تنوع، « F » سهم غیر مستقل « d » و « h » روی تمام مکان‌های ژنی می‌باشند. مقادیر $1/2 (H/D)$ و $1/2 (F/(D \times H))$ به ترتیب متوسط غالبیت و انحرافات غالبیت در هر مکان ژنی را نشان می‌دهند. هم‌چنین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و کمترین تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات مورد بررسی به وسیله فرمول‌های مختلف برآورد شدند (Mather and jinks, 1982؛ فرشادفر، ۱۳۷۷).

نتایج تجزیه واریانس وزنی (جدول ۱) نشان می‌دهد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال ۱٪ وجود دارد و لذا تجزیه میانگین نسل‌ها بلامانع می‌باشد. میانگین صفات اندازه‌گیری شده در شش نسل در جدول ۲ نشان داده شده است. همان‌طور که قابل انتظار می‌باشد و از این جدول هم بر می‌آید با توجه به خطای معیار نسل‌های مختلف تنوع موجود در F_2 و نسل‌های BC_1 و BC_2 بیشتر از والدین و F_1 می‌باشد. این جدول هم‌چنین نشان می‌دهد که تفکیک متجاوز در نسل F_2 بسوی دو والد اتفاق افتاده است که در برنامه‌های اصلاحی حائز اهمیت بالایی می‌باشد. برآوردهای اثر ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کاسکوئر در جدول ۳ آمده است. اگر

در مدل سه پارامتری کاسکوئر معنی‌دار نگردد بدین مفهوم است که مدل افزایشی- غالبیت m ، d و h برای صفت موردنظر مناسب بوده و هیچ اثر متقابل وجود ندارد. برای تمامی صفات مورد بررسی مدل سه پارامتری معنی‌دار بود که بیانگر این امر است که این مدل مناسب نبوده و حتی انواع تبدیل‌ها نتوانست به این امر کمک کند و لذا ممکن است اثر متقابل غیر آللی (Non-allelic interaction) وجود داشته باشد (قنادها، ۱۳۷۷). سپس تمام مدل‌های ممکنه برای میانگین‌های مشاهده شده برازش داده شدند تا بهترین مدل پیدا شود. ماطر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) پیشنهاد می‌کنند که برداشتن اجزاء غیر معنی‌دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزاء به عنوان مدل، منجر به برازش مناسب‌تری می‌گردد. باید توجه کرد که در مدل‌های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری، خطای معیار تمام اجزاء کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بوده و در ضمن کاسکوئر آن معنی‌دار نگردیده است که این امر نشان می‌دهد که دقت مدل افزایش یافته است. درجه غالبیت نیز بر طبق انحراف F_1 از میانگین والدین برای تمام صفات در جدول ۳ آمده است. مثبت بودن درجه غالبیت ($0 < h/d < +1$) بدین مفهوم است که غالبیت نسبی برای صفت مورد بررسی به طرف والدی که دارای میانگین بالاتری است اتفاق افتاده است و در صورت منفی بودن این نسبت ($-1 < h/d < 0$) مفهوم آن این است که غالبیت نسبی به طرف والدی اتفاق افتاده که دارای میانگین کوچک‌تری برای صفت مورد بررسی می‌باشد.

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ آمده است. وراثت‌پذیری خصوصی (VA/VP) درجه شباهت بین خویشاوندان را معین می‌کند و در نتیجه در برنامه‌های اصلاحی بیشترین اهمیت را دارا می‌باشد. در حالی که وراثت‌پذیری عمومی (VG/VP) بیشتر از لحاظ نظری جالب توجه است تا از لحاظ عملی. در نتیجه واریانس افزایشی تعیین کننده اصلی ویژگی‌های ژنتیکی

نتایج تجزیه واریانس وزنی (جدول ۱) نشان می‌دهد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال ۱٪ وجود دارد و لذا تجزیه میانگین نسل‌ها بلامانع می‌باشد. میانگین صفات اندازه‌گیری شده در شش نسل در جدول ۲ نشان داده شده است. همان‌طور که قابل انتظار می‌باشد و از این جدول هم بر می‌آید با توجه به خطای معیار نسل‌های مختلف تنوع موجود در F_2 و نسل‌های BC_1 و BC_2 بیشتر از والدین و F_1 می‌باشد. این جدول هم‌چنین نشان می‌دهد که تفکیک متجاوز در نسل F_2 بسوی دو والد اتفاق افتاده است که در برنامه‌های اصلاحی حائز اهمیت بالایی می‌باشد. برآوردهای اثر ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کاسکوئر در جدول ۳ آمده است. اگر

برای صفات وزن هزاردانه، طول ریشک و رنگ گلوم اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت [J]، معنی دار نگردید (جدول ۳)، که این امر ممکن است به علت خنثی کردن اثر مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد. این نوع اپیستازی نمی‌تواند به وسیله انتخاب (خصوصاً در نسل‌های اولیه در حال تفرق) تثبیت گردد. برای تمامی صفات به جز وزن هزار دانه، وضعیت ریشک و رنگ گلوم، اثر افزایشی معنی دار گردید، این مشاهدات با نتایج ادواردز و همکاران (Edwards et al., 1976) مطابقت خوبی دارد.

اصولاً با توجه به اثر اپیستازی و هم‌چنین کفایت نداشتن مدل افزایشی- غالبیت می‌توان بیان کرد که هر چه عوامل ژنتیکی کنترل کننده صفات افزایش می‌یابند تعداد اثر متقابل بین آن‌ها نیز افزایش می‌یابد (قنادها، ۱۳۷۸). معنی دار شدن مقدار کاسکوئر برای ارتفاع بوته (جدول ۳) نشان می‌دهد که مدل‌های مورد بررسی برای توجیه نحوه توارث این صفت کافی نمی‌باشد و اثر متقابل دیگری نظیر اثر متقابل سه ژنی و چهار ژنی بین ژن‌های کنترل کننده این صفت وجود دارد. نتایج حاصل از این آزمایش با نتایج چایودهاری و همکاران (Chaudhary et al., 1996) نیز مطابقت دارد. این محققین با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در سه تلاقی گندم ژنتیک تعدادی از صفات کمی از جمله عملکرد و اجزاء آن را مورد بررسی قرار دادند که هم آزمون وزنی و هم آزمون مقیاس مشترک، حضور عمل اپیستازی را در کنترل اکثر صفات و در هر سه تلاقی آشکار ساخت.

کولاکو (Collaku, 1994) در آزمایشی که به منظور گزینش برای عملکرد و اجزاء آن در یک جمعیت گندم زمستانه انجام داد نتیجه گرفت که عمل اپیستازی ژن در وراثت وزن دانه، ارتفاع بوته، طول سنبه و تعداد دانه در سنبه نقش دارد.

قابل مشاهده در جمعیت و نیز پاسخ این جمعیت در مقابل گزینش است. به علاوه واریانس افزایشی تنها جزئی است که می‌توان به سادگی آن را از طریق مشاهده‌های روی جمعیت برآورد کرد (Mather, 1949).

اجزاء تنوع بر اساس شش نسل یعنی V_{p1} ، V_{p2} ، V_{f1} ، V_{f2} ، V_{C1} و V_{C2} در جدول ۵ آمده است. جزء افزایشی (D) در هفت صفت بیشتر از جزء غالبیت (H) بوده و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در همان صفات کمتر از یک می‌باشد که بیانگر اهمیت جزء افزایشی می‌باشد. در این آزمایش مقادیر انحراف غالبیت $F/(H \times D)^{1/2}$ دامنه‌ای بین $-4/27$ تا $0/86$ برای تمام صفات داشته است. هم‌چنین کمترین تعداد ژن کنترل کننده صفات مورد بررسی نیز که با استفاده از فرمول‌های مختلف برآورد گردید در جدول ۶ آمده است.

در یک برنامه اصلاحی اطلاعات در باره نحوه عمل ژن مهم می‌باشد. چون اطلاعات کمی در این باره در منابع وجود داشت این تحقیق انجام گرفت. تجزیه میانگین نسل‌ها به ما اجازه می‌دهد که اثر افزایشی، غالبیت و حضور اپیستازی را تعیین نمائیم. و در این زمینه آزمون مقیاس وزنی قوی‌ترین آزمون می‌باشد.

به منظور ساده کردن روش‌های آماری، تمام مدل‌های ژنتیکی دارای فرضیاتی می‌باشند که بر اساس ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) فرضیات تجزیه میانگین نسل‌ها عبارتند از: الف- والدین باید هموزیگوت باشند. ب- اثر متقابل ژنوتیپ در محیط وجود نداشته باشد. ج- ژن‌های مقاومت در یک والد وجود داشته باشد. د- تعادل لینکاژی برای مدل‌های اپیستازی وجود داشته باشد. اصولاً اگر مدل افزایشی- غالبیت کفایت نکند معنی آن این است که حداقل یک فرضیه معتبر نمی‌باشد (Mather, 1949).

جدول ۱ - تجزیه واریانس وزنی صفات مورد نظر در نسل‌های مختلف برای تلاقی سرداری × لاین شماره ۱۴ در گندم نان

Table 1. Weighted analysis of variance for measured traits in different generations of cross of Sardari × line No. 14 in bread wheat

میانگین مربعات (MS)												
منابع تغییرات (S.O.V)	درجه آزادی	وزن سنبله Spike weight (g)	ارتفاع بوته Plant height (cm)	تعداد دانه در سنبله Kernel no./spike	وزن دانه در سنبله Kernel wt./spike (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه 1000 KW (g)	طول ریشک Awn length (cm)	طول سنبله Spike length (cm)	وضعیت ریشک Awn state	تراکم سنبلهچه Spikelet density	رنگ دانه Kernel color	تعداد پنجه No. of tiller
Replication	۲ بلوک	86.16 ^{ns}	0.13 ^{ns}	0.09 ^{ns}	185.11*	0.1	4.02 ^{ns}	0.14 ^{ns}	0.17 ^{ns}	11.95 ^{ns}	348.87 ^{ns}	9.84 ^{ns}
Generations	۵ نسل‌ها	350.21**	18.01**	10.32**	813.41**	112.0	448.41**	345.01**	463.30**	251.52**	828.02**	600.89**
Error	۱۰ خطا	35.51	0.23	0.13	33.95	0.2	11.67	17.41	16.93	31.40	283.63	10.56
C.V%		17.12	8.55	14.37	8.68	9.9	17.79	6.65	20.56	32.16	16.83	6.65

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

ns, * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۲ - میانگین و خطای معیار صفات اندازه گیری شده در تلاقی سرداری × لاین شماره ۱۴ گندم نان

Table 2. Mean along with standard error of measured traits in cross of Sardari * line No. 14 in bread wheat

نسل	وزن سنبله	ارتفاع بوته	وزن دانه در سنبله		وزن ۱۰۰۰ دانه	طول ریشک	طول سنبله	وضعیت	تراکم سنبلچه	رنگ دانه	تعداد پنجه
Generation	Spike	Plant			1000 KW	Awn	Spike	ریشک	Spikelet	Kernel	No.
	weight	height	Kernel	Kernel	(g)	length	length	Awn	density	color	of tiller
	(g)	(cm)	no./spike	wt./spike		(cm)	(cm)	state			
				(g)							
P ₁	2.84±0.79	57.06±9.70	49.80±7.08	1.77±0.39	32.37±5.99	4.18±1.68	9.68±1.33	3.80±1.79	3.00±1.41	1.80±0.45	14.80±1.30
P ₂	4.22±0.86	74.20±9.93	68.60±6.79	2.96±0.44	38.60±5.89	7.04±1.66	10.38±1.22	4.20±1.79	6.60±1.67	2.80±0.45	19.20±1.48
F ₁	2.68±0.86	78.48±7.61	47.00±5.87	2.05±0.40	39.71±6.19	5.54±1.48	11.04±1.27	3.20±1.79	4.20±1.10	2.20±0.45	15.60±1.14
F ₂	3.18±1.38	66.21±14.16	71.37±9.76	3.09±0.98	36.55±7.42	7.34±2.32	11.21±1.88	5.00±2.03	3.93±1.87	2.00±0.59	17.17±2.67
BC ₁	3.50±1.36	59.97±12.82	74.13±8.14	3.41±0.97	35.50±6.55	4.61±2.09	11.58±1.37	4.13±1.83	4.33±1.80	2.40±0.51	14.80±2.54
BC ₂	3.42±1.34	58.00±13.21	69.27±7.71	2.77±0.91	40.99±7.06	5.01±1.71	10.83±1.35	4.93±1.81	3.93±1.83	2.13±0.52	17.00±2.54

P₁ = لاین ۱۴، P₂ = رقم سرداری، F₁ = ۱۴ × سرداری، BC₁ = سرداری (۱۴ × سرداری)، BC₂ = ۱۴ (۱۴ × سرداری).

P₁ = 14, P₂ = Sardari, F₁ = 14 × Sardari, F₂ = Selfing generation of F₁, BC₁ = Sardari (14 × Sardari), BC₂ = 14 (14 × Sardari).

جدول ۳- برآورد میانگین و اجزاء ژنتیکی برای صفات اندازه گیری شده در تلاقی سرداری × لاین شماره ۱۴ گندم نان

Table 3. Estimation of mean and genetical components for measured traits in cross of Sardari × line No. 14 in bread wheat

Trait	صفت	میانگین (Mean) m	اثر افزایشی Additive effect [d]	اثر غالبیت Dominant effect [h]	اثر افزایشی × افزایشی Additive × Additive [i]	اثر افزایشی × غالبیت Additive × Dominant [j]	اثر غالبیت × غالبیت Dominant × Dominant [L]	کاسکوئر χ^2	درجه غالبیت Dominant degree [h/d]
Spike weight (g)	وزن سنبله	3.61±0.15**	-0.72±0.25*	-0.49±0.86 ^{ns}	-	1.59±0.04**	-0.33±0.07**	0.79 ^{ns}	
Spike length (cm)	طول سنبله	10.36±0.21**	-1.44±0.32**	3.02±0.96*	-	4.86±0.32**	-2.28±0.27**	0.28 ^{ns}	-2.09
Kernel no./spike	تعداد دانه در سنبله	56.21±2.67**	-15.49±4.41*	73.56±12.92**	-	37.62±2.31**	-84.83±1.38**	0.07 ^{ns}	-4.74
Kernel wt./ spike (g)	وزن دانه در سنبله	2.37±0.08**	-0.59±0.13**	3.21±0.51*	-	2.47±0.06*	-3.52±0.06**	0.00 ^{ns}	-5.44
1000 kw (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	33.35±3.87**	-3.11±1.88 ^{ns}	7.20±6.04 ^{ns}	2.52±4.26 ^{ns}	-4.55±6.23 ^{ns}	-	0.51 ^{ns}	-2.31
Awn length (cm)	طول ریشک	10.36±0.21*	-1.44±0.32**	3.02±0.95*	-	4.86±0.32 ^{ns}	-2.28±0.27 ^{ns}	0.28 ^{ns}	-2.09
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	63.71±1.89**	-8.53±3.10*	-13.11±8.47 ^{ns}	-	20.14±1.27**	25.57±1.05**	5.47*	1.51
No. of tiller	تعداد پنجه	22.07±1.38**	-2.30±0.19**	-13.13±1.81**	5.07±2.86 ^{ns}	-	3.67±31.03 ^{ns}	0.00 ^{ns}	0.96
Awn state	وضعیت ریشک	3.70±1.09*	-0.95±0.43 ^{ns}	3.23±1.72 ^{ns}	1.64±1.21 ^{ns}	-	-	4.71 ^{ns}	-3.40
Spikelet density	تراکم سنبله	3.64±0.83**	-1.80±0.49*	0.53±1.19 ^{ns}	1.13±0.97 ^{ns}	4.39±1.65*	-	0.04 ^{ns}	-0.29
Glume color	رنگ گلوم	1.19±0.27**	-0.30±0.14 ^{ns}	0.65±0.43 ^{ns}	0.33±0.30 ^{ns}	0.74±0.46 ^{ns}	-	0.34 ^{ns}	-2.16
Kernel color	رنگ دانه	1.81±0.29**	-0.50±0.14**	0.48±0.45 ^{ns}	0.53±0.33 ^{ns}	1.54±0.47*	-	1.31 ^{ns}	0.96
Kernel coverage	پوشیدگی دانه	1.85±0.10**	-0.69±0.19**	0.13±0.49 ^{ns}	-	1.48±0.14**	1.00±0.15**	1.70 ^{ns}	0.18

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

ns, * و ** به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد.

Dash (-): These effects did not enter to the model.

خط تیره (-): نشان می دهد که اثر مربوط وارد مدل نشده است.

جدول ۴- برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مورد نظر

در تلاقی سرداری × ۱۴ گندم نان

Table 4. Estimation of broadsense and narrow sense heritabilities of measured traits for cross of Sardari × 14 in bread wheat.

Trait	صفت	وراثت پذیری خصوصی (h^2n)	وراثت پذیری عمومی (h^2b)
Spike weight (g)	وزن سنبله	0.10	0.64
Spike length (cm)	طول سنبله	0.75	0.78
Kernel no./ spike	تعداد دانه در سنبله	0.41	0.54
Kernel wt./ spike (g)	وزن دانه در سنبله	0.17	0.83
1000 KW (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	0.31	0.33
Awn length (cm)	طول ریشک	0.25	0.81
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	0.31	0.62
No. of tiller	تعداد پنجه	0.19	0.77
Kernel coverage	پوشیدگی دانه	0.58	0.70
Awn state	وضعیت ریشک	0.23	0.40
Spikelet density	تراکم سنبلچه	0.12	0.49
Glume color	رنگ گلوم	0.48	0.72
Kernel color	رنگ دانه	0.42	0.48

بزرگتر بودن مقادیر [d] در مقایسه با [h] که برای صفات ارتفاع بوته و تعداد پنجه مشاهده می شود (جدول ۳) همبستگی ژن ها (Gene association) را بیان می کند. به عبارت دیگر ژن های افزایش دهنده صفت در یک والد و ژن های کاهش دهنده در والد دیگر جمع شده اند. ماهیت متضاد نیز در این آزمایش برای صفات وزن هزار دانه، تعداد پنجه، وضعیت ریشک، تراکم سنبلچه، رنگ گلوم و رنگ دانه

جدول ۵- اجزای تنوع برای صفات مختلف در تلاقی سرداری × ۱۴ گندم نان

Table 5. Variation components for measured traits for cross of Sardari × 14 in bread wheat

Trait	صفت	واریانس محیطی (EV)	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F)	واریانس غالبیت (H)	واریانس افزایشی (D)	انحراف غالبیت $F/(D \times H)^{1/2}$	متوسط غالبیت $(H/D)^{1/2}$
Spike weight (g)	وزن سنبله	0.69	-0.03	1.03	0.19	-0.06	2.32
Spike length (cm)	طول سنبله	0.76	0.37	0.13	2.64	0.63	0.22
Kernel no./ spike	تعداد دانه در سنبله	181.55	-19.24	47.76	161.13	-0.21	0.54
Kernel wt./ spike (g)	وزن دانه در سنبله	0.17	-0.005	0.63	0.17	-0.15	1.92
1000 KW (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	36.78	3.47	0.93	17.28	0.86	0.23
Awn length (cm)	طول ریشک	1.01	0.25	2.97	1.31	0.12	1.50
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	77.10	5.04	61.00	62.54	0.08	0.98
No. of tiller	تعداد پنجه	-1.63	-0.01	4.15	1.33	-4.27	1.76
Kernel coverage	پوشیدگی دانه	0.23	0.03	0.08	0.43	0.16	0.43
Awn state	وضعیت ریشک	3.20	-0.04	-0.72	1.66	-	0.00
Spikelet density	تراکم سنبلچه	1.80	0.06	1.28	0.43	0.08	1.72
Glume color	رنگ گلوم	0.20	0.01	0.04	0.02	0.50	1.41
Kernel color	رنگ دانه	0.20	0.00	-0.02	0.17	-	0.00

مهم‌ترین خصوصیات یک صفت کمی است، مهم‌ترین نقش وراثت‌پذیری در مطالعه ژنتیکی صفات کمی نقش پیش‌بینی کننده آن است که حد اطمینان ارزش فتوتیپی افراد را به عنوان راهنمایی برای ارزش زادآوری آن‌ها نشان می‌دهد. برآوردهای وراثت‌پذیری از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین ارزیابی اثرات ژنتیکی و محیطی در تنوع فتوتیپی را تسهیل و به گزینش کمک می‌کند. (فالدکونر، ۱۳۷۷).

دیده می‌شود چرا که علامت [d] و [i] متضاد می‌باشند (جدول ۳). وراثت‌پذیری عمومی متوسطی برای کلیه صفات مورد بررسی به دست آمد، حداقل این مقدار برابر با ۳۳ درصد برای وزن هزار دانه و حداکثر ۸۳ درصد برای وزن دانه در سنبله می‌باشد (جدول ۴).

مقادیر وراثت‌پذیری خصوصی متفاوتی برای صفات مورد بررسی به دست آمد که حداقل آن ۱۰ درصد برای وزن سنبله و حداکثر ۷۵ درصد برای طول سنبله می‌باشد (جدول ۴). وراثت‌پذیری یکی از

جدول ۶- برآورد تعداد ژن (فاکتورهای) مؤثر برای صفات مورد نظر در تلاقی سرداری × ۱۴ گندم نان

Table 6. Estimation of gene number (effective factors) for measured traits in cross of Sardari × 14 in bread wheat

Trait	صفت	فرمول ^۱ (Formula ¹)					
		1	2	3	4	5	6
Spike weight (g)	وزن سنبله	1	1	2	1	1	1
Spike length (cm)	طول سنبله	1	1	1	1	2	1
Kernel no./ spike	تعداد دانه در سنبله	1	1	1	1	1	2
Kernel wt./ spike (g)	وزن دانه در سنبله	1	1	2	1	1	1
1000 KW (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	1	1	2	1	3	1
Awn length (cm)	طول ریشک	1	1	1	1	1	1
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	1	1	2	1	2	1
No. of tiller	تعداد پنجه	1	1	1	1	1	1
Kernel coverage	پوشیدگی دانه	1	1	1	1	2	1
Awn state	وضعیت ریشک	1	1	4	4	4	1
Spikelet density	تراکم سنبلهچه	1	1	1	1	1	2
Glume color	رنگ گلوم	1	1	3	1	3	1
Kernel color	رنگ دانه	1	1	1	1	1	2

$$1- 1: n = (\mu_{P2} - \mu_{P1})^2 / [8 (\delta^2_{F2} - \delta^2_{F1})]$$

$$2: n = (\mu_{P2} - \mu_{P1})^2 / \{ 8 [\delta^2_{F2} - (0.5 \delta^2_{F1} + 0.25 \delta^2_{P2})] \}$$

$$3: n = (\mu_{P2} - \mu_{P1})^2 / \{ 8 [(\delta^2_{BC1} + \delta^2_{BC2})] \}$$

$$4: n = (\mu_{P2} - \mu_{P1})^2 / \{ 8 [(\delta^2_{BC1} + \delta^2_{BC2}) - (\delta^2_{F1} + 0.5 \delta^2_{P1} + 0.5 \delta^2_{P2})] \}$$

$$5: n = (\mu_{F1} - \mu_{P1})^2 / \{ 4 [(\delta^2_{BC1} - 0.5 (\delta^2_{F1} + \delta^2_{P1}))] \}$$

$$6: n = (\mu_{P2} - \mu_{F1})^2 / \{ [4 (\delta^2_{BC2} - 0.5 (\delta^2_{F1} + \delta^2_{P2}))] \}$$

محقق نشان دهد (Mulitze and Baker, 1985). تعداد عوامل ژنتیکی در حال تفرق که به وسیله ژنتیک کمی شناسایی می‌گردد بسیار مهم می‌باشد و در این جا تعداد

دانستن این که یک صفت با تعداد کمی ژن اصلی و یا تعداد زیادی ژن فرعی کنترل می‌شود، بسیار با اهمیت می‌باشد، چون این امر استراتژی انتخاب را می‌تواند به

را به محقق می‌دهد (Mulitze et al., 1985). به این دلیل است که مقادیر عددی مربوط به تعداد ژن توسط فرمول‌های مختلف، متفاوت می‌باشد. یکی از راه‌های موفقیت در برنامه اصلاحی و تعیین روش اصلاحی داشتن اطلاعات از نحوه توارث صفت در نسل‌های مختلف می‌باشد. لذا تعیین اثر ژن و اجزاء ژنتیکی شرکت کننده در کنترل صفات از عوامل اصلی برای موفقیت در برنامه‌های اصلاحی می‌باشد (Yadava et al., 1995).

با تشکر از حوزه معاونت پژوهش دانشگاه تهران مرکز پژوهش‌های علمی ریاست محترم جمهوری که بودجه لازم را برای اجرای این تحقیق که قسمتی از طرح ملی به شماره ۹۸۵ می‌باشد را فراهم نمودند.

واحدها (عوامل مؤثر) که در حال تفرق هستند برآورد می‌شوند که الزاماً مشابه با تعداد متفاوت مکان‌های ژنی نمی‌باشد که به همین دلیل تعداد عوامل مؤثر به جای تعداد ژن بایستی به کار برده شود (Lande, 1981). در برآورد تعداد ژن فرضیاتی باید مد نظر باشد همچون: (۱) هیچ رابطه سیستماتیک بین میانگین و واریانس وجود نداشته باشد. (۲) عدم وجود اپیستازی. (۳) عدم پیوستگی ژن‌ها. (۴) ژن‌های مورد نظر اثر مساوی داشته باشند. (۵) یک والد فقط دارای آلل‌های مثبت ژن‌هایی که دو والد از لحاظ آن‌ها متفاوت هستند باشد در حالی که والد دیگر آلل‌های منفی را دارا باشد. (۶) درجه مساوی برای همه آلل‌های مثبت وجود داشته باشد. چون در عمل محتمل نیست که همه فرض‌های یاد شده صادق باشند لذا برآورد تعداد فاکتور مؤثر در حال تفرق برآورد صحیحی را ارائه نمی‌دهد هر چند الگوئی نه چندان دقیق

References

- بی‌نام. ۱۳۸۰. آمارنامه وزارت جهاد کشاورزی. ۳۶۵ صفحه.
- عبد میثانی، س. و ع. بوشهری. ۱۳۷۶. اصلاح نباتات تکمیلی (جلد اول)، انتشارات دانشگاه تهران. ۳۲۲ صفحه.
- فالكونر، د. اس. ۱۳۷۷. آشنایی با ژنتیک کمی. ترجمه: ولی زاده، م. و م. مقدم. انتشارات دانشگاهی تهران. ۵۴۸ صفحه.
- فهر، و. آر. ۱۳۷۵. اصول اصلاح گیاهان زراعی. ترجمه: صدرآبادی حقیقی، د.، س. ح، مرعشی و م. نصیری محلاتی. انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. ۵۳۸ صفحه.
- قنادها، م. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث طول دوره کمون در چهار رقم گندم نسبت به زنگ زرد. مجله علوم زراعی ایران. جلد ۱، شماره ۱: صفحات ۷۱-۵۳.
- قنادها، م. ۱۳۷۸. عمل ژن برای مقاومت در مرحله بلوغ نسبت به زنگ زرد در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۰، شماره ۲: صفحات ۴۰۷-۳۹۷.
- واعظی، ش. س، عبد میثانی، ب، یزدی صمدی، و م. ر. قنادها. ۱۳۷۸. تجزیه ژنتیکی بعضی از خصوصیات کمی ذرت. ۱- تجزیه میانگین عملکرد و صفات وابسته به آن. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۰، شماره ۴: صفحات ۸۵۰-۸۳۹.

Anderson. V. L and D. Kempthorns. 1971. A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics* **39**: 883-898.

- Bushuk, W. and V. F. Rasper. 1994. Wheat production, properties and quality. Blakie Academic and Professional - An important Chapman and Hall. 295 pp.
- Chaudhary, B. D., R. K. Pannu, D. P. Singh, and P. Jinh. 1996. Genetic of metric traits related with biomass partitioniny in wheat under drought stress. Annats of Biology. **12**: 361-367.
- Collaku, A. 1994. Selection for yield and its components in a winter wheat population under different environmental condition in Albania. Plant Breeding. **112**: 1, 401-406.
- Edwards, L., H. Ketata and E. L. Smith. 1976. Gene action of heading date , plant height and other characters in two winter wheat crosses. Crop Sci .**16**: 275-279.
- Hallauer, A. R. and J. B. Miranda. 1985. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames Iowa. 275 pp.
- Lande R. 1981. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. Genetics **90**: 541-553.
- Mather, K. 1949 . Biometrical Genetics. Methuen, London , 162PP.
- Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical genetics- the study of continuous variation. Chapman and Hall. London. 390 pp.
- Mulitze, D. K. and R. J. Baker. 1985. Evaluation of biometrical methods for estimation the number of genes 1-effect of sample size. Theor. Appl. Genet. **69**: 553-558.
- Robinson, H. S. and R. E. Comstock. 1955. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. Genetics **40**: 45-60.
- Singh, G., G. S. Manda and V. Sohu. 1998. Genetics effects for grains per spike, grain weight and grains per spikelet in a set of nineteen crosses of wheat. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding **58 (1)**: 83-89.
- Yadava, B., C. Tyagi and D. Singh. 1998. Genetics of transgressive segregation for yield and yield components in wheat. Annals of Applied Biology **133 (2)**: 227-235.
- Yadava, R., N. Maherchandani, M. Singh. And R. Singh. 1995. Comparison of the observed and predicted frequencies of transgressive segregates for yield and related traits in two bread wheat populations. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding **55(3)**: 266-272.

Gene action for some quantitative traits in bread wheat: Sardari * Line No.14 Cross

K. Mostafavi¹, A. Hosseinzadeh², H. Zeinali Khanghah³

ABSTRACT

Increasing of yield is the most important objective of plant breeders in breeding programs. However, yield is a complex trait and includes several quantitative components. Its inheritance is polygenic, hence studying and improving the associated components to yield would promote yield. The objective of this study was to study the inheritance of quantitative traits in bread wheat using generations mean analysis (GMA). Sardari cultivar and inbred line 14, with different characteristics were crossed to develop the F1 generation. The F1 plants were selfed and backcrossed to both parents to produce F2 and backcross generations, respectively. All generations (F1, F2, BC1 and BC2) along with relevant parents were planted in field experimental station, Faculty of agricultural Tehran University, using a randomized complete block design (RCBD) with three replications. Generation mean analysis was performed using scaling test which assesses all generations simultaneously. The generations mean squares of the following traits: spike weight, plant height, number of kernel per spike, kernel weight per spike, 1000-kernel weight, awn length, spike length, awn status, spikelet compactness, kernel color, and number of tillers, were significant. The minimum number of genes controlling these traits, were 2, 2, 2, 2, 5, 1, 2, 4, 2, 2, 2 and 1, respectively. The average of broadsense and narrowsense heritabilities were 62% and 33%, respectively. Gene effects including mean, additive, dominance, epistasis effects as well as additive × additive, additive × dominance and dominance × dominance were observed for all traits. For awn length and number of tillers, additive and dominance effects and for other traits except awn status and glume color, the epistasis effects (specially additive × dominance and dominance × dominance) were determined as the most important effects in controlling the heritability of these traits. For spike weight, spike length, kernel weight per spike, awn length, plant height, spikelet compactness, and kernel color additive effect was more important than dominant effect. However, for number of kernel per spike dominant effect was more important than additive effect.

Key words: Generations mean analysis, Bread wheat, Gene effects, Number of gene, Heritability.

1, 2 and 3: Former MSc. student, Assistant Professor and Associate Professor, University of Tehran, Karaj, Respectively