University of Birjand

Journal homepage:
https://escs.birjand.ac.ir

تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses In Crop Sciences

Vol. 16, No. 4, pp. 887-904 (Winter 2024)

http://dx.doi.org/10.22077/ESCS.2023.5120.2110

Original article

Generation mean analysis for some agronomic traits at two bread wheat crosses under two different moisture conditions

R. Amiri[1,2], S. Bahraminejad[3*], K. Cheghamirza[4]

1. Ph.D. graduated of Plant Breeding, Razi University, Kermansha, Iran
2. Assistant Professor, Crop and Horticultural Science Research Department, Lorestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Khorramabad, Iran
3. Professor of Plant Breeding, Department of Plant Production Engineering and Genetic, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran
4. Associated Professor of Plant Breeding, Department of Plant Production Engineering and Genetic, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

Received 8 February 2022; Accepted 8 March 2022

Extended abstract

Introduction

In Iran, as in most poor and developing countries, wheat is the most important food in the diet of the people. Therefore, the field of study and research on various aspects of this important and strategic crop is still open to relevant researchers and experts. Given that the achievement of yield potential in crops, including wheat, is influenced by genetics, environmental conditions, their interaction and the application of proper management in the optimal use of available resources, so the genetic capacity of the existing germplasm should be used to produce suitable breeding lines in order to make the most of natural and climatic resources. Therefore, screening genotypes, selecting the proper parents, and modifying them through conventional and new methods can still be helpful. Estimating genetic effects and studying the inheritance pattern of important agronomic traits and in general knowledge of germplasm genetic information and knowledge of the genetic system of the studied trait is one of the most useful tools in designing breeding methods to improve target traits. This study aimed to estimate the genetic model controlling important agronomic traits and also to estimate heterosis and heritability in two bread wheat cross under normal and terminal drought stress conditions using generation mean analysis method and multivariate regression analysis.

Materials and methods

A field investigation materials consisted of basic generations obtained from the crosses of a local cultivar “Marvdasht” (female parent) with two cultivars “Sistan” and “Norstar” (male parents). Both the crosses and resultant progenies were performed and developed under field conditions. All the six generations derived from the above two crosses were sown under two distinct conditions, normal (non-stress) and terminal drought stress in a randomized complete blocks design with three replicates at the Research Farm of Razi University, Kermanshah, Iran during the next cropping season (2015-2016). Terminal drought stress was imposed in Mid-May; while non-stress plots were irrigated whenever required. Weeds were controlled manually when necessary. The rainfall in 2015-2016 was 653 mm. Data from 10 plants in each of P_1, P_2 and F_1 generations, 30 plants in F_2 and 15 plants in each of BC_1 and BC_2 were randomly recorded per replication. Statistical analyses were done using different methods and software.

* Corresponding author: Sohbat Bahraminejad; E-Mail: sohbah72@hotmail.com

© 2024, The Author(s). Published by University of Birjand. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0).

Results and discussion

Significant differences between the generations were found for most of the traits which indicated the presence of genetic variation in the plant populations and scope of improvement through breeding methods such as selection and expression of heterosis. The scaling and joint scaling tests revealed that the simple additive-dominance model was not sufficient to explain the genetic variation in the crosses for all the studied traits apart from the number of spike per plant, main stem diameter and number of spikelet per spike at Marvdasht × Sistan, and hundred kernel weight and peduncle length at Marvdasht × Norstar. It could be concluded that the inheritance of these traits is governed by epistasis gene action. The results of analysis of variance obtained by regression method showed that fixable genetic effects had the highest relative contribution of the generation sum of squares for most of the traits in both crosses and under both normal and drought stress conditions. High estimates of broad-sense heritability for hundred kernel weight (0.67) in normal conditions at Marvdasht × Sistan cross and plant height (normal: 0.76 and stress: 0.67) and peduncle length (normal: 0.72 and stress: 0.67) at the Marvdasht × Norstar cross shows that the effects of dominance have a greater role in the inheritance pattern of these traits and therefore it is possible to produce hybrid varieties to improve these traits.

Conclusion

The results of generation mean analysis showed that the type and action of genetic effects were variable in both crosses and for different traits and indicate the need to adopt a special breeding method to improve them. The presence of duplicate mode of gene interactions signified the involvement of epistatic effects for most of the traits. Based on the present investigation, it could be inferred that the genetic control model was somewhat similar for most of the traits under both conditions at both crosses, and it has not been largely affected by drought stress.

Keywords: Dominance, Heritability, Heterosis, Non-allelic interaction, Six parameters model, Variance components

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد شانزدهم، شماره چهارم، زمستان ۱۴۰۲

http://dx.doi.org/10.22077/ESCS.2023.5120.2110

مقاله پژوهشی

تجزیه میانگین نسل‌ها برای برخی صفات زراعی در دو تلاقی گندم نان تحت دو شرایط رطوبتی مختلف

رضا امیری[۱،۲]، صحبت بهرامی‌نژاد[۳*]، کیانوش چقامیرزا[۴]

۱. دانش‌آموخته دکتری اصلاح نباتات، دانشگاه رازی، کرمانشاه
۲. استادیار پژوهشی، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، خرم‌آباد
۳. استاد گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
۴. دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه

مشخصات مقاله

واژه‌های کلیدی:
اثرات متقابل غیرآللی
اجزای واریانس
غالبیت
مدل شش پارامتری
وراثت‌پذیری
هتروزیس

تاریخ دریافت:
۱۴۰۰/۱۱/۱۹

تاریخ پذیرش:
۱۴۰۰/۱۲/۱۷

تاریخ انتشار:
زمستان ۱۴۰۲

۱۶(۴): ۸۸۷-۹۰۴

چکیده

به‌منظور فهم چگونگی کنترل عمل ژن در صفات زراعی گندم، شش نسل اصلی از دو جمعیت اصلاحی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در دو شرایط نرمال و تنش خشکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها، در دانشگاه رازی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ موردبررسی قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس وزنی نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین نسل‌های مختلف ازنظر اکثر صفات تحت هر دو شرایط وجود دارد. اغلب اثرات ژنی شامل افزایشی، غالبیت و اپیستازی در تبیین وراثت اکثر صفات نقش داشتند. در هر دو تلاقی، در خصوص اکثر صفات، اثر غالبیت بزرگ‌تر و معنی‌دار بود. ازاین‌رو، گزینش در نسل‌های پیشرفته و نیز استفاده از روش بالک – شجره‌ای برای بهبود این صفات در جمعیت حاصل از این دو تلاقی پیشنهاد می‌شود. البته، با توجه به نقش بیشتر ژن‌های با اثر افزایشی در تبیین صفات تعداد سنبله در بوته و قطر ساقه اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان و صفات وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک تحت شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار، استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمیع این ژن‌ها و سپس انتخاب لاین‌های با خصوصیات زراعی مطلوب قابل توصیه است. مدل کنترل ژنتیکی اغلب صفات، در هر دو شرایط تقریباً مشابه بود و چندان تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت. طبق نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی، مقدار R^2 برای همه صفات در این مطالعه بزرگ‌تر از ۰/۸۱ بود که حاکی از توجیه تنوع فنوتیپی توسط مدل مربوطه است. بالاترین وراثت‌پذیری عمومی، برای وزن صد دانه (۰/۶۷) در شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و برای صفات ارتفاع بوته اصلی (نرمال: ۰/۷۶ و تنش: ۰/۶۷) و طول پدانکل (نرمال: ۰/۷۲ و تنش: ۰/۶۷) در تلاقی مرودشت × نورستار و بالاترین وراثت‌پذیری خصوصی برای وزن صد دانه (۰/۴۱) در شرایط تنش در تلاقی مرودشت × سیستان برآورد گردید.

مقدمه

بر اساس پیش‌بینی‌های به‌عمل‌آمده مبنی بر افزایش جمعیت جهان در سال‌های آتی، مقدار غذایی که امروزه تولید می‌شود ازنظر کمی (زنده ماندن انسان‌ها) و کیفی (سلامت انسان‌ها) جوابگوی نیازهای آینده نخواهد بود و این موضوع سبب تحت‌فشار قرار گرفتن سیستم تولید کشاورزی خواهد شد (Singh and Kumar, 2016)؛ بنابراین باید نگاه محققان، متخصصان و متصدیان بخش‌های مختلف کشاورزی بیش‌ازپیش به افزایش کمی و کیفی محصولات کشاورزی معطوف گردد. در این میان، گندم به دلیل نقش مهمی که در تغذیه انسان دارد و نیز به دلیل قابلیت تبدیل به انواع غذاها،

* نگارنده پاسخگو: صحبت بهرامی‌نژاد. پست الکترونیک: sohbah72@hotmail.com

یک غله منحصربه‌فرد در میان غلات است (Pojić and Mastilović, 2013). در ایران نیز همانند اغلب کشورهای فقیر و درحال‌توسعه، گندم مهم‌ترین ماده غذایی موجود در الگوی غذایی مردم است. ازاین‌رو، مطالعه و تحقیق روی جنبه‌های مختلف این محصول مهم و راهبردی کشور دارای اهمیت ویژه‌ای است.

نظر به این موضوع که دستیابی به پتانسیل عملکرد در محصولات زراعی ازجمله گندم، متأثر از ژنتیک، شرایط محیطی، اثر متقابل آن‌ها و اعمال مدیریت‌های صحیح بهنژادی و بهزراعی در استفاده بهینه از منابع موجود است (Sasani et al., 2019)، می‌بایست کماکان علاوه بر اعمال مدیریت‌های مربوطه، از ظرفیت ژنتیکی ژرم‌پلاسم موجود برای تولید لاین‌های مناسب اصلاحی به هدف بهره‌گیری حداکثری از منابع طبیعی و اقلیمی استفاده نمود؛ بنابراین غربال ژنوتیپ‌ها، گزینش والدین مناسب و سپس اصلاح از طریق روش‌های مرسوم و جدید، همچنان می‌تواند راهگشا باشد.

تخمین اثرات ژنی و بررسی الگوی وراثت صفات مهم زراعی و به‌طورکلی آگاهی از اطلاعات ژنتیکی ژرم‌پلاسم و اطلاع از سیستم ژنتیکی صفات موردبررسی، یکی از سودمندترین پیش اقدامات در طراحی روش‌های بهنژادی به‌منظور بهبود صفات هدف است. روش‌های متعددی برای به دست آوردن اطلاعات مربوط به کنترل ژنتیکی صفات مختلف معرفی‌شده‌اند. یکی از بهترین روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی، تجزیه میانگین نسل‌ها[1] است (Mather and Jinks, 1982) که عموماً توسط متخصصان اصلاح نباتات جهت مطالعه نحوه عمل ژن در کنترل صفات اقتصادی گیاهان زراعی ازجمله گندم استفاده می‌شود. در این روش به‌جای برآورد تنوع ژنتیکی نسل‌های مختلف، اهمیت نسبی اثرات ژنتیکی بر اساس میانگین نسل‌های مختلف برآورد می‌گردد (Singh and Singh, 1992). برآورد اجزای افزایشی، غالبیت و نیز تعیین اپیستازی برای انتخاب روش اصلاحی مناسب و تشخیص لزوم تولید دورگ یا لاین خالص و نیز پیش‌بینی احتمال به دست آمدن لاین‌هایی که بهتر از لاین‌های اولیه هستند، مهم است (Jinks and Pooni, 1979).

نتایج پژوهش شایان و همکاران (Shayan et al., 2019) در تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش خشکی حاکی از اهمیت اثرهای غیرافزایشی در کنترل صفات موردمطالعه بود و ابراز داشتند که این نتایج لزوم گزینش در نسل‌های در حال تفکیک پیشرفته و استفاده از روش بالک شجره‌ای یا تولید هیبرید را پیشنهاد می‌کند. نتایج ارزیابی وراثت عملکرد دانه و اجزای آن در نسل‌های مختلف تلاقی گندم ارقام گاسپارد × کارچیا در شرایط تنش خشکی آخر فصل نشان داد که در وراثت همه صفات حداقل یک نوع اپیستازی معنی‌دار وجود داشت که حاکی از اهمیت اثرهای اپیستازی در کنترل این صفات تحت شرایط تنش خشکی است (Zanganeh Asadabadi et al., 2012). علاوه بر این، هتروزیس نسبت به میانگین والدین برای تعداد دانه در سنبله و هتروزیس نسبت به والد برتر برای سایر صفات مشاهده شد که بیانگر نقش غالبیت در کنترل آن‌ها بود. نتایج مطالعه نحوه توارث عملکرد و اجزای عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که برای صفات تعداد دانه در سنبله، ارتفاع بوته، عملکرد و تعداد گلچه‌های عقیم، اثرات افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت، برای صفات روز تا گلدهی، طول پدانکل و طول سنبله، انواع اثرات اپیستازی و برای صفات وزن دانه در سنبله و وزن هزار دانه اثرات افزایشی و غالبیت مهم‌ترین عوامل کنترل‌کننده معرفی شدند (Abdi et al., 2016). نتایج بررسی ساختار ژنتیکی صفات مختلف در دو تلاقی گندم با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که اثرات افزایشی و غالبیت به همراه اثرات اپیستازی، همگی در کنترل ژنتیکی صفات زراعی نقش دارند (Miri et al., 2020). یافته‌های حاصل از تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک در گندم دوروم از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که صفات مختلف توسط مدل‌های مختلف کنترل می‌شوند اما اثر غالبیت نقش اصلی را در الگوی وراثت آن‌ها دارد (Salmi et al., 2019).

هدف این مطالعه، برآورد مدل ژنتیکی کنترل‌کننده صفات مهم زراعی و نیز برآورد هتروزیس و وراثت‌پذیری در دو تلاقی گندم نان تحت شرایط نرمال و تنش خشکی آخر فصل با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها و از طریق تجزیه رگرسیون چندمتغیره بود.

[1] Generation mean analysis

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی

نسل‌های مورداستفاده در این مطالعه شامل P_1، P_2، F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ حاصل از دو تلاقی جداگانه رقم مرودشت به‌عنوان والد مادری با رقم‌های سیستان و نورستار به‌عنوان والد پدری بود (جدول ۱). والدین بر اساس نتایج مطالعات گذشته انتخاب شدند (Amiri et al., 2015, 2018).

خصوصیات طرح آزمایشی و عملیات زراعی

پس از انجام تلاقی‌های موردنظر و تولید نسل‌های مختلف در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی (سال‌های ۱۳۹۲ تا ۱۳۹۴)، ارزیابی آن‌ها به‌عنوان تیمارهای آزمایشی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط نرمال و تنش خشکی آخر فصل در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی انجام شد. کاشت بذرها در نیمه آبان ماه در واحدهای آزمایشی متشکل از ۱۰ ردیف کاشت برای نسل F_2، پنج ردیف برای والدین و نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ و سه ردیف برای نسل F_1 به‌صورت دستی انجام گردید. در هر واحد آزمایشی فاصله بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر، فاصله بین بذرها روی ردیف، ۱۰ سانتی‌متر و طول ردیف‌های کاشت برابر دو متر در نظر گرفته شد. آبیاری تا انتهای اردیبهشت که مصادف با اتمام گرده‌افشانی بود، طبق دور آبیاری رایج در منطقه انجام و پس‌ازآن، ادامه آبیاری فقط برای محیط نرمال تداوم یافت. پس از قطع آبیاری در سایت تنش خشکی، هیچ‌گونه بارندگی نیز رخ نداد. در سال زراعی اجرای آزمایش درمجموع حدود ۶۵۳ میلی‌متر بارش حادث گردید.

جدول ۱. خصوصیات والدین مورداستفاده در تلاقی‌ها

Table 1. Characteristics of the crossed parents.

Trait	صفت	والد مادری Maternal parent		والد پدری Paternal parent			
		مرودشت	Marvdasht	سیستان	Sistan	نورستار	Norstar
Plant height	ارتفاع بوته	متوسط	Medium	متوسط	Medium	بسیار بلند	Very high
Awnedness	وضعیت ریشک	ریشک‌دار	Awned	ریشک‌دار	Awned	ریشک‌دار	Awned
Spike colour	رنگ سنبله	سفید	White	سفید	White	سفید	White
Grain colour	رنگ دانه	سفید	White	سفید	White	قرمز	Red
Growth class	تیپ رشد	بهاره	Spring	بهاره	Spring	زمستانه	Winter
Heading time	زمان ظهور سنبله	زودرس	Early	متوسط	Medium	دیررس	Late
Grain yield	عملکرد دانه	بالا	High	بالا	High	بسیار پایین	Very low
Year of release	سال معرفی	۱۹۹۹	1999	۲۰۰۶	2006	۱۹۷۷	1977
Origin	منشأ	ایران	Iran	سیمیت	CIMMYT	کانادا	Canada

صفات مورد ارزیابی

به‌منظور برآورد واریانس بین نسل‌ها برای تمامی صفات، برداشت به‌صورت تک بوته انجام شد. صفات موردنظر شامل وزن بوته، تعداد سنبله در بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، قطر ساقه، ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، طول ریشک، وزن سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله، برای والدین و نسل بدون تفرق (F_1) در ۱۰ بوته، برای نسل F_2 در ۳۰ بوته و برای نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ در ۱۵ بوته در هر واحد آزمایشی از هر تکرار اندازه‌گیری گردید.

تجزیه‌وتحلیل داده‌ها

با توجه به متفاوت بودن تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی در نسل‌های مختلف، تجزیه واریانس وزنی روی داده‌ها انجام شد. از تقسیم تعداد افراد هر نسل بر واریانس همان نسل (و یا تقسیم عدد یک بر واریانس میانگین هر نسل) به‌عنوان وزن استفاده شد (Mather and Jinks, 1982).

از آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($P<0.05$) برای مقایسه میانگین نسل‌های مختلف استفاده گردید. تجزیه میانگین نسل‌ها تنها برای صفاتی انجام شد که در آن‌ها اختلاف معنی‌داری بین نسل‌ها مشاهده گردید. نظر به اختلاف واریانس‌های هر نسل، برآورد پارامترهای ژنتیکی از طریق

کمترین مربعات موازنه‌شده[۲] انجام گرفت. در ابتدا مدل سه پارامتری شامل اثرات میانگین (m)، افزایشی [d] و غالبیت [h] برازش و کفایت آن با استفاده از آزمون‌های مقیاس انفرادی[۳] شامل A، B، C و D و آزمون مقیاس مشترک[۴] (از طریق آزمون کای‌اسکوئر[۵]) موردبررسی قرار گرفت (Cavalli, 1952; Mather and Jinks, 1982; Singh and Chaudhary, 1985). آزمون t برای بررسی معنی‌دار بودن یا نبودن این معادلات بکار گرفته شد.

در صورت معنی‌دار شدن حداقل یکی از آزمون‌های یادشده، جهت برآورد پارامترهای ژنتیکی و شناسایی نحوه عملکرد ژن‌ها در وراثت صفات، تمام مدل‌ها با استفاده از تجزیه رگرسیون گام‌به‌گام چندمتغیره و اضافه کردن یک پارامتر در هر مرحله، مورد برازش قرار داده شد. پس از مشخص شدن اثرات ژنتیکی موجود در مدل، مجموع مربعات هر پارامتر با توجه به مجموع مربعات کل تعیین و به‌عنوان اهمیت نسبی هر یک از اثرات ژنتیکی در نظر گرفته شد. در روش تجزیه میانگین نسل‌ها، میانگین کلی هر صفت به‌صورت $Y= m+\alpha[d]+\beta[h]+\alpha 2[i]+2\alpha\beta[j]+\beta 2[l]$ نشان داده می‌شود که اجزای آن عبارت‌اند از میانگین مشاهده‌شده برای یک نسل (Y)، میانگین فرضی جمعیت پس از بی‌نهایت نسل خودباروری (m)، مجموع اثرات افزایشی (d)، مجموع اثرات غالبیت (h)، مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی (i)، مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت (j)، مجموع اثر متقابل بین اثرات غالبیت (l). همچنین α، β، α^2، $2\alpha\beta$ و β^2 ضرایب پارامترهای ژنتیکی مدل می‌باشند.

پارامتر r^2 و آزمون t به ترتیب برای تعیین کفایت مدل رگرسیونی و تشخیص معنی‌دار بودن پارامترهای ژنتیکی واردشده به مدل مورداستفاده قرار گرفتند. هم علامت بودن اثرات غالبیت و غالبیت × غالبیت نشان‌دهنده اپیستازی مکمل و مخالف بودن علامت آن‌ها بیانگر اپیستازی دوگانه است (Kearsey and Pooni, 1996). از نرم‌افزار SAS برای انجام تجزیه واریانس وزنی، مقایسه میانگین نسل‌ها، برآورد اثرات ژنتیکی و گزینش مدل‌های رگرسیونی و از برنامه نوشته‌شده در نرم‌افزار Excel 2016 برای انجام آزمون‌های مقیاس، برآورد وراثت‌پذیری و هتروزیس و محاسبه اجزای واریانس استفاده شد.

برای برآورد وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) از رابطه وارنر (Warner, 1952) و از میانگین روابط ارائه شده توسط محققان مختلف (Mahmud and Kramer, 1951; Burton, 1951; Weber and Moorthy, 1952; Kearsey and Pooni, 1996) به‌عنوان وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) استفاده شد. از روابط ارائه شده توسط هالوئر و همکاران (Hallauer et al., 2010) برای محاسبه هتروزیس نسبت به متوسط والدین (H_{MP}) و هتروزیس نسبت به والد برتر ($H_{\bar{P}_i}$) استفاده گردید. جهت بررسی معنی‌دار بودن هتروزیس، از آزمون t و برای میزان هتروزیس طبق روش پیشنهاد شده محققان (Soehendi and Srinives, 2005) استفاده شد.

اجزاء واریانس از شش نسل با استفاده از روابط ۱ تا ۴ برآورد گردیدند (Mather and Jinks, 1977):

$$E_W = \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1}) \quad [۱]$$

$$D = 4V_{F_2} - 2(V_{BC_{1.1}} + V_{BC_{1.2}}) \quad [۲]$$

$$H = 4(V_{BC_{1.1}} + V_{BC_{1.2}} - V_{F_2} - E_W) \quad [۳]$$

$$F = V_{BC_{1.2}} - V_{BC_{1.1}} \quad [۴]$$

در این روابط E_W: جزء غیر ژنتیکی واریانس، D: جزء افزایشی، H: جزء غالبیت و F: کوواریانس اجزای افزایشی و غالبیت روی تمام مکان‌های ژنی است. همچنین پارامترهای V_{P_1}، V_{P_2}، V_{F_1}، V_{F_2}، V_{BC_1} و V_{BC_2} به‌ترتیب بیانگر واریانس نسل‌های P_1، P_2، F_1، F_2، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ می‌باشند. مثبت شدن پارامتر F نشان می‌دهد که بیشتر ژن‌های غالب در والدی هستند که ارزش بزرگ‌تر صفت اندازه‌گیری شده متعلق به آن است و منفی شدن آن نشان‌دهنده این است که بیشتر ژن‌های غالب در والدی هستند که ارزش کمتر صفت اندازه‌گیری شده را دارد. اگر F صفر باشد، هر دو والد به تعداد مساوی دارای ژن‌های غالب هستند (Mather and Jinks, 1977; Kearsey, 1993). درجه غالبیت[۶] و میزان انحرافات غالبیت[۷] با استفاده از روابط $\sqrt{H/D}$ و $F/\sqrt{D \times H}$ محاسبه گردیدند. اگر میزان انحراف از غالبیت برابر با یک باشد، بدین معنی است که بزرگی و علامت غالبیت برای ژن‌های کنترل‌کننده صفت مربوطه یکسان هستند (Mather and Jinks, 1977).

[2] Weighted least squares
[3] Scaling test
[4] Joint scaling test
[5] Joint scaling test
[6] Dominance ratio
[7] Dominance deviations

نتایج و بحث

تجزیه واریانس وزنی و مقایسه میانگین‌ها

اطلاعات آماری مربوط به نسل‌های حاصل از دو تلاقی مطالعه شده تحت شرایط نرمال و تنش خشکی (جدول ۲) نشان داد که در تلاقی مرودشت × سیستان، اختلاف معنی‌داری بین نسل‌ها از لحاظ اغلب صفات مورد مطالعه به‌جز صفات وزن بوته، تعداد سنبله در بوته، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل و طول سنبله اصلی در شرایط نرمال و صفات وزن بوته، قطر ساقه اصلی، ارتفاع بوته، طول سنبله اصلی و طول ریشک در شرایط تنش وجود دارد. در تلاقی مرودشت × نورستار اختلاف بین نسل‌ها ازنظر همه صفات به‌جز صفات تعداد سنبله در بوته تحت هر دو شرایط و صفات طول سنبله اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط تنش، بسیار معنی‌دار بود؛ بنابراین این اختلافات آماری مشاهده‌شده بین نسل‌ها برای برخی از صفات، بیانگر وجود تنوع ژنتیکی بین آن‌ها و توجیه‌کننده انجام تجزیه ژنتیکی از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها است.

جدول ۲. اطلاعات آماری نسل‌های حاصل از دو تلاقی مطالعه شده تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 2. Statistical information for generations of the two crosses under normal and drought stress conditions.

Trait صفت	Site سایت	مرودشت × سیستان Marvdasht × Sistan			مرودشت × نورستار Marvdasht × Norstar		
		Mean	CV%	*P* value	Mean	CV%	*P* value
Plant weight (g) وزن بوته (گرم)	Normal نرمال	35.64	4.67	ns	34.66	3.55	**
	Stress تنش	36.85	2.64	ns	29.70	5.12	**
Number of spike per plant تعداد سنبله در بوته	Normal نرمال	7.53	25.46	ns	8.22	20.97	ns
	Stress تنش	8.46	12.84	**	8.25	23.58	ns
Weight of spikes per plant (g) وزن سنبله‌ها در بوته (گرم)	Normal نرمال	23.52	7.26	*	19.83	5.20	**
	Stress تنش	22.50	3.86	*	16.00	8.60	**
Kernel yield per plant (g) عملکرد دانه در بوته (گرم)	Normal نرمال	17.85	10.02	*	14.65	8.62	**
	Stress تنش	16.20	5.89	*	11.75	11.09	**
Hundred kernel weight (g) وزن صد دانه (گرم)	Normal نرمال	4.71	38.21	**	3.94	55.25	**
	Stress تنش	3.78	45.04	**	3.23	76.68	**
Main stem diameter (mili) قطر ساقه اصلی (میلی‌متر)	Normal نرمال	3.96	35.34	*	3.90	17.10	**
	Stress تنش	4.14	43.86	ns	3.97	46.38	**
Main plant height (cm) ارتفاع بوته اصلی (سانتی‌متر)	Normal نرمال	92.18	3.14	ns	106.25	1.99	**
	Stress تنش	98.65	1.66	ns	116.58	2.03	**
Peduncle length (cm) طول پدانکل (سانتی‌متر)	Normal نرمال	39.14	4.18	ns	48.09	2.16	**
	Stress تنش	42.65	3.52	*	49.09	3.27	**
Main spike length (cm) طول سنبله اصلی (سانتی‌متر)	Normal نرمال	11.04	15.53	ns	11.20	6.92	**
	Stress تنش	11.65	11.77	ns	11.47	12.70	ns
Awn length (cm) طول ریشک (سانتی‌متر)	Normal نرمال	8.22	15.52	*	8.97	12.99	**
	Stress تنش	8.36	17.09	ns	8.82	17.06	**
Main spike weight (g) وزن سنبله اصلی (گرم)	Normal نرمال	4.08	35.48	*	3.58	40.48	**
	Stress تنش	3.78	25.19	**	3.19	70.49	**
Number of spikelet per spike تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	Normal نرمال	21.09	5.65	**	22.91	2.89	**
	Stress تنش	21.41	6.85	**	23.14	6.90	ns

در تلاقی مرودشت × سیستان، میانگین نسل F_1 برای صفات طول سنبله اصلی، طول ریشک و وزن سنبله اصلی در هر دو شرایط نرمال و تنش و صفت وزن صد دانه در شرایط تنش، بیشتر از هر دو والد بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند) که می‌تواند مؤید وجود غالبیت در این صفات باشد (Abdi et al., 2016). در خصوص سایر صفات، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین P_1 و P_2 قرار داشت. در این تلاقی میانگین نسل F_2 ازنظر صفت طول سنبله اصلی در شرایط نرمال، صفات وزن سنبله‌ها در بوته و عملکرد دانه در بوته در شرایط تنش و صفات طول ریشک، وزن سنبله اصلی و وزن صد دانه

در هر دو شرایط به‌طور معنی‌داری کمتر از میانگین نسل F_1 بود که نشان می‌دهد در این صفات، پس‌روی ناشی از خویش‌آمیزی وجود دارد. به عبارتی، این امکان وجود دارد که بیشتر بودن میانگین هیبریدهای F_1 از F_2 مربوطه به علت عمل غیرافزایشی ژن‌ها و افزایش هموزیگوسیتی در نسل‌های درحال تفرق باشد (Mather and Jinks, 1982). شاید بتوان گفت که خودگشنی سبب افزایش هموزیگوسیتی و در نتیجه بروز اثرات ژن‌های مغلوب نامطلوبی گردیده است که پیش‌تر توسط آلل‌های غالب والد پوشانده شده بودند. بنابراین کاهش میانگین صفات در F_2 در اثر خویش‌آمیزی رخ داده است (Golabadi et al., 2008).

در تلاقی مرودشت× نورستار در شرایط نرمال، برای صفات وزن بوته، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، تعداد سنبلچه در سنبله اصلی، وزن سنبله اصلی، تعداد سنبله در بوته و وزن صد دانه و در شرایط تنش برای صفات ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، تعداد سنبلچه در سنبله اصلی و وزن صد دانه، میانگین نسل F1 بیشتر از هر دو والد بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند).در خصوص سایر صفات، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین P_1 و P_2 قرار داشت. میانگین نسل F_2 ازنظر صفت وزن صد دانه در هر دو شرایط و از لحاظ صفات وزن بوته، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، طول ریشک، تعداد سنبلچه در سنبله اصلی، وزن سنبله اصلی، وزن سنبله‌ها در بوته و عملکرد دانه در بوته در شرایط نرمال به‌طور معنی‌داری کمتر از میانگین نسل F_1 بود. در هر دو تلاقی، میانگین نسل‌های بک‌کراس برای اغلب صفات متمایل به والد برگشتی مربوطه بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). برای صفت عملکرد دانه در بوته در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط رطوبتی، میانگین نسل F1 در دامنه میانگین والدین و اغلب متمایل به والد مادری قرار داشت که نشان می‌دهد وراثت این صفات متأثر از وجود غالبیت نسبی[8] و یا غالبیت کامل است[9] (Abdi et al., 2016). این وضعیت تحت هر دو شرایط رطوبتی در تلاقی مرودشت × نورستار برای صفات قطر ساقه اصلی، طول ریشک و وزن سنبله‌ها در بوته نیز وجود داشت. درصد افزایش یا کاهش همه صفات موردمطالعه در شرایط تنش نسبت به شرایط نرمال کمتر از ۲۰ درصد و برای اغلب آن‌ها کمتر از ۱۰ درصد بود که علت آن می‌تواند نمونه‌گیری صفات بر اساس بوته و ساقه اصلی، کم بودن شدت تنش و نیز پیدایش اغلب این صفات پیش از اعمال تنش خشکی باشد.

آزمون‌های مقیاس

نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی و مقیاس مشترک کاوالی نشان داد که برای صفات تعداد سنبله در بوته، قطر ساقه اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان و برای صفات وزن صد دانه در هر دو شرایط و طول پدانکل (فقط در شرایط نرمال) در تلاقی مرودشت × نورستار، مقدار کای‌اسکوئر آزمون مقیاس مشترک کاوالی (χ^2) معنی‌دار نشد که نشان‌دهنده کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت شامل m (میانگین)، [d] (اثر افزایشی) و [h] (اثر غالبیت) و عدم وجود اثرات اپیستازی در الگوی وراثت این صفات است (جدول ۳). برای صفاتی که مدل ساده افزایشی- غالبیت، فاقد نکویی برازش بود، مدل‌های مختلف حاوی برهمکنش‌های غیرآللی مورد برازش قرار گرفت که نتایج آن در جدول‌های ۴ و ۵ ارائه شده است. طبق نتایج، مدل کنترل ژنتیکی صفات موردمطالعه تحت شرایط آبی و تنش در هر دو تلاقی، اغلب مشابه هم بود.

اثرات ژنی

پارامترهای ژنتیکی در تمام صفات و هر دو تلاقی، با علامت منفی و مثبت به ترتیب بیانگر کاهش و افزایش در میانگین نسل است. تخمین بیشتر مقادیر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی برای اغلب صفات به‌جز تعداد سنبله در بوته (در شرایط تنش) و قطر ساقه اصلی (در شرایط نرمال) در تلاقی مرودشت × سیستان (جدول ۴) و وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک در شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۵) نشان داد که ژن‌های غالب موجود در والدین در هیبریدهای حاصل از این دو والد تجمع یافته است. در چنین شرایطی، استفاده از روش شجره‌ای و گزینش در نسل‌های بعدی قابل توصیه است (Attri et al., 2021). در مطالعات مختلف مشخص شده است که مدل‌های حاوی اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی جهت توصیف تنوع میانگین نسل‌ها در گندم دخیل می‌باشند (Abdi et al., 2016; Salmi et al., 2019; Miri et al., 2020). در مطالعه تخمین ژنتیکی عملکرد دانه و خصوصیات آن در سه تلاقی گندم نان با

[8] Partial dominance

[9] Complete dominance

جدول ۳. آزمون‌های بررسی کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای صفات مورد ارزیابی در دو تلاقی مطالعه شده

Table 3. The simple additive-dominance model adequacy testing for the studied traits in the two crosses.

تلاقی Cross	آزمون Test	وزن بوته Plant weight		تعداد سنبله در بوته Number of spike per plant		وزن سنبله‌ها در بوته Weight of spikes per plant	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
مرودشت × سیستان	A	-	-	-	1.72±0.93	-9.58**±2.69	-2.18±2.58
	B	-	-	-	-1.19±0.76	-14.10**±2.42	-6.18**±2.30
	C	-	-	-	-0.73±1.34	-17.64**±4.13	-14.99**±3.89
	D	-	-	-	-0.63±0.67	3.02**±2.07	-3.31±2.09
	χ^2	-	-	-	7.44	42.54**	17.65**
مرودشت × نورستار	A	-11.75**±3.86	-12.61**±4.09	-	-	-7.22**±2.35	-7.34**±2.35
	B	-13.21**±3.89	-8.52*±4.00	-	-	-7.94**±2.14	-4.36*±1.98
	C	-32.88**±6.37	2.19±6.66	-	-	-21.70**±3.72	-4.46±3.68
	D	-3.96±3.21	11.66**±3.31	-	-	-3.27±1.82	3.62*±1.83
	χ^2	30.80**	14.10**	-	-	37.41**	9.17*

		عملکرد دانه در بوته Kernel yield per plant		وزن صد دانه Hundred kernel weight		قطر ساقه اصلی Main stem diameter	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
مرودشت × سیستان	A	-7.34**±2.05	-1.09±1.91	-0.43**±0.14	-0.61**±0.18	-0.02±0.16	-
	B	-11.35**±1.84	-4.25*±1.66	-1.10**±0.19	-0.38±0.20	-0.22±0.16	-
	C	-14.37**±3.11	-11.13**±2.81	-1.31**±0.27	-1.95**±0.34	-0.48±0.25	-
	D	2.16±1.58	-2.90±1.53	0.11±0.15	-0.48**±0.16	-0.12±0.13	-
	χ^2	47.81**	18.16**	47.99**	34.92**	4.45	-
مرودشت × نورستار	A	-4.69*±1.80	-5.47**±1.72	0.21±0.12	0.01±0.16	-0.22±0.16	-0.05±0.16
	B	-5.98**±1.61	-3.90**±1.48	-0.08±0.13	0.10±0.13	-0.16±0.16	-0.68**±0.16
	C	-14.98**±2.92	-3.21±2.78	-0.10±0.20	-0.25±0.24	0.32±0.26	0.10**±0.28
	D	-2.16±1.42	3.08*±1.36	-0.12±0.10	-0.08±0.12	0.36**±0.13	0.42**±0.13
	χ^2	30.92**	11.62**	5.44	6.98	8.08*	25.69**

		ارتفاع بوته اصلی Main plant height		طول پدانکل Peduncle length		طول سنبله اصلی Main spike length	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
مرودشت × سیستان	A	-	-	-	1.78±1.51	-	-
	B	-	-	-	-1.18±1.65	-	-
	C	-	-	-	2.18±2.72	-	-
	D	-	-	-	0.79±1.27	-	-
	χ^2	-	-	-	2.87	-	-
مرودشت × نورستار	A	-9.88*±4.04	-6.48±4.27	-0.36±2.20	0.92±2.22	-1.53**±0.40	-
	B	-8.08*±3.84	-3.38±4.14	0.67±1.98	3.64±1.93	-1.12*±0.43	-
	C	13.52±7.33	46.99**±7.85	4.34±3.88	18.03**±3.35	-3.53**±0.68	-
	D	15.74**±3.90	28.65**±4.06	2.02±2.05	6.74**±1.90	-0.44±0.33	-
	χ^2	18.33**	60.27**	1.47	38.98**	31.56**	-

		طول ریشک Awn length		وزن سنبله اصلی Main spike weight		تعداد سنبلچه در سنبله اصلی Number of spikelet per main spike	
		نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
مرودشت × سیستان	A	-1.00**±0.35	-	-1.34**±0.30	-1.36**±0.23	-0.58±0.60	-0.99±0.59
	B	-0.56±0.37	-	-1.44**±0.27	-1.01**±0.28	-0.28±0.53	-1.07*±0.50
	C	-1.10±0.58	-	-1.86**±0.51	-3.24**±0.41	0.02±0.89	-1.28±0.88
	D	0.23±0.30	-	0.46**±0.24	-0.44*±0.22	0.44±0.44	0.39±0.46
	χ^2	9.43*	-	38.17**	74.20**	1.37	6.53
مرودشت × نورستار	A	-0.07±0.35	0.31±0.37	-0.07±0.25	-0.51*±0.24	-1.41**±0.48	-
	B	-1.13**±0.37	-0.68±0.40	-0.25±0.23	-0.65**±0.23	-2.13**±0.64	-
	C	-3.22**±0.59	-2.60**±0.67	-2.03**±0.39	-1.42**±0.42	-2.84**±0.92	-
	D	-1.01**±0.28	-1.12**±0.31	-0.85**±0.19	-0.14±0.21	0.35±0.49	-
	χ^2	36.32**	25.68**	31.88**	24.46**	19.37**	-

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد، χ^2: آزمون مقیاس مشترک کاوالی.

* and ** = Significant at 5% and 1% probability levels, respectively; χ^2 = Joint scaling test.

استفاده از مدل شش پارامتری، مشخص شد که اثر ژنی غالبیت بسیار مهم‌تر از اثرات ژنی افزایشی در توارث عملکرد دانه و اغلب صفات زراعی مطالعه شده است (Attri et al., 2021). منفی بودن ارزش اثر افزایشی برای همه صفات به‌جز وزن صد دانه تحت هر دو شرایط، طول پدانکل در شرایط تنش و وزن سنبله اصلی در شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و برای همه صفات به‌جز ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل، طول سنبله اصلی، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × نورستار بیانگر ارزش بیشتر والد مغلوب نسبت به والد غالب در کنترل صفت است.

بزرگ‌تر بودن مقدار اثر افزایشی در مقایسه با اثر غالبیت برای صفات تعداد سنبله در بوته و قطر ساقه اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان (جدول ۴) و صفات وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک تحت شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۵)، بیانگر این است که ژن‌هایی که دارای اثرات کاهشی هستند در یک والد جمع شده‌اند، به‌عبارت‌دیگر ژن‌های تشدیدکننده صفت در یک والد تجمع پیداکرده‌اند. به‌طورکلی نظر به بارز بودن نقش اثر افزایشی در وراثت صفات قطر ساقه اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان (جدول ۴) و صفات قطر ساقه اصلی تحت هر دو شرایط و طول پدانکل تحت شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۵)، ممکن است گزینش پس از چندین نسل خودگشنی در جمعیت اصلاحی حاصل از این تلاقی‌ها موفقیت‌آمیز باشد. در تلاقی مرودشت × سیستان برای صفات وزن صد دانه و طول پدانکل در شرایط تنش (جدول ۴) و در تلاقی مرودشت × نورستار برای صفات طول پدانکل و طول سنبله اصلی در شرایط نرمال و طول ریشک تحت هر دو شرایط (جدول ۵)، همه پارامترهای مدل مثبت بودند و نشان می‌دهد همگی در جهت افزایش این صفات نقش دارند.

بیشتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت برای صفات وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک در تلاقی مرودشت × نورستار بیانگر تأثیر بیشتر اثرهای افزایشی است و بنابراین، گزینش در نسل‌های اولیه قابل پیشنهاد است. کمتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر افزایشی × افزایشی نسبت به اثر غالبیت برای عملکرد دانه در بوته تحت شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و صفات وزن بوته تحت شرایط تنش و ارتفاع بوته اصلی تحت هر دو شرایط در تلاقی مرودشت × نورستار، بیانگر این است اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشته و امکان بهبود این صفات در نسل‌های پیشرفته وجود دارد (Asadi et al., 2019). اساساً چنانچه اثرات افزایشی بزرگ‌تر از اثرات غیرافزایشی باشد، گزینش در نسل‌های در حال تفرق و روش شجره‌ای قابل پیشنهاد است اما اگر اثرات غیرافزایشی بزرگ‌تر باشد، توصیه می‌شود برای بهبود صفت موردنظر از روش‌های گزینش دوره‌ای متقابل[10]، تولید واریته‌های هیبرید و یا تلاقی‌های انتخابی دی‌آلل استفاده گردد. چراکه هتروزیگوتی در این روش‌ها برای مدت طولانی حفظ شده و بنابراین امکان شکستن همبستگی‌ها و استفاده از این خصوصیات وجود خواهد داشت (Kiani et al., 2015). البته باید توجه داشت که در صورت وجود اپیستازی، برآورد اثرات غالبیت و افزایشی اریب‌دار خواهد بود و اهمیت نسبی اثرات متقابل به‌طور دقیق قابل تشخیص نیست (Moroni et al., 2013).

علامت مخالف اثر افزایشی و اپیستازی افزایشی × افزایشی در تلاقی مرودشت × سیستان برای صفات وزن سنبله‌ها در بوته و عملکرد دانه در بوته در شرایط تنش و در تلاقی مرودشت × نورستار برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، ارتفاع بوته اصلی، عملکرد دانه در بوته و وزن سنبله اصلی در شرایط نرمال و صفات وزن سنبله‌ها در بوته، ارتفاع بوته اصلی و طول پدانکل در شرایط تنش، نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفات و مخالف هم عمل نمودن ژن‌های افزایشی در والدین است (Aminizadeh Bezenjani et al., 2017). علامت اثرات غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت برای برخی از صفات در هر دو تلاقی مخالف هم بود که بیانگر وجود اپیستازی دوگانه[11] (مضاعف) در کنترل ژنتیکی این صفات است (جدول‌های ۴ و ۵). مثبت بودن اثر متقابل غالبیت × غالبیت در هر دو تلاقی برای تمام صفاتی که این نوع اپیستازی را دارند، نشان می‌دهد که غالبیت در تمامی مکان‌های ژنی در جهت مثبت و در راستای افزایش صفت عمل کرده است.

بر اساس نتایج برآورد اثرات مختلف ژنی که به‌طور مجزا برای هر دو تلاقی در جدول‌های ۴ و ۵ ارائه شده است، برای تمام صفات مطالعه شده به‌جز عملکرد دانه در بوته در شرایط

[10] Reciprocal Recurrent Selection

[11] Duplicate

جدول ۴. تجزیه رگرسیون چندمتغیره جهت برآورد اثرات ژنی (± خطای استاندارد) و سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) آن‌ها برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در تلاقی مرودشت (P_1) × سیستان (P_2)

Table 4. Multivariate regression analysis for estimating type of gene effects (± SE) and their relative contribution (as a percentage of generation sum of squares) for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in Marvdasht × Sistan cross.

Trait صفت	Site سایت	پارامتر ژنتیکی Genetic parameters						نوع اپیستازی Type of epistasis	سهم نسبی (٪) Relative contribution (%)		میانگین مربعات Mean Squares		r^2
		میانگین (m)	افزایشی [d]	غالبیت [h]	افزایشی× افزایشی [i]	افزایشی× غالبیت [j]	غالبیت× غالبیت [l]		اثرات تثبیت‌پذیر Fixable effects	اثرات غیرتثبیت‌پذیر Non-Fixable effects	مدل Model	باقیمانده Residual	
Number of spike per plant	Normal نرمال	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
تعداد سنبله در بوته	Stress تنش	9.34**±0.41	-1.36*±0.40	-1.27±0.72	-	-	-	-	76.62	23.38	16.85	2.48	0.81
Weight of spikes per plant	Normal نرمال	27.16**±1.23	-0.17±1.06	-21.28*±5.08	-	-	21.29*±5.18	Duplicate	0.36	99.64	13.55	2.25	0.90
وزن سنبله‌ها در بوته	Stress تنش	16.49**±1.56	-1.59±0.64	7.68±2.09	7.67*±1.76	-	-	-	99.95	0.05	6.86	0.84	0.92
Kernel yield per plant	Normal نرمال	25.54±5.17	-0.13±0.87	-28.87±13.14	-4.83±5.07	-	24.10±8.50	Duplicate	51.61	48.39	11.93	2.60	0.95
عملکرد دانه در بوته	Stress تنش	11.74**±0.11	-0.53±0.05	5.52*±0.15	5.55*±0.13	-3.13*±0.22	-	-	91.22	8.78	5.27*	0.009	0.99
Hundred kernel weight	Normal نرمال	4.86**±0.03	0.84*±0.03	-1.07±0.15	-	-0.63±0.15	1.42±0.15	Duplicate	86.62	13.38	111.58*	0.52	0.99
وزن صد دانه	Stress تنش	2.83**±0.11	0.50**±0.04	1.46*±0.17	0.98*±0.12	-	-	-	95.56	4.44	47.50*	0.53	0.99
Main stem diameter	Normal نرمال	4.02**±0.06	-0.19*±0.06	-0.09±0.10	-	-	-	-	93.14	6.86	9.46	1.48	0.81
قطر ساقه اصلی	Stress تنش	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Peduncle length	Normal نرمال	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
طول پدانکل	Stress تنش	41.03**±0.42	2.16*±0.40	2.41±0.85	-	-	-	-	74.34	25.66	14.85*	0.96	0.91
Awn length	Normal نرمال	8.08**±0.10	-0.17±0.09	-0.60±0.42	-	-	1.35±0.43	Duplicate	16.81	83.19	7.68	0.80	0.94
طول ریشک	Stress تنش	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Main spike weight	Normal نرمال	4.18**±0.13	0.0008±0.11	-1.73±0.54	-	-	2.43*±0.59	Duplicate	0.37	99.63	12.63	2.01	0.90
وزن سنبله اصلی	Stress تنش	4.00**±0.11	-0.04±0.10	-2.47*±0.50	-	-	2.81*±0.52	Duplicate	2.02	97.98	23.66	2.35	0.94
Number of spikelet per spike	Normal نرمال	21.14**±0.06	-0.90**±0.09	-	-	-	-	-	100.00	0.00	39.02**	0.43	0.96
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	Stress تنش	21.74**±0.10	-0.89**±0.09	-1.94*±0.43	-	-	1.72±0.45	Duplicate	81.38	18.62	14.82*	0.39	0.98

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and ** = Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۵. تجزیه رگرسیون چندمتغیره جهت برآورد اثرات ژنی (± خطای استاندارد) و سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) آن‌ها برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در تلاقی مرودشت (P_1) × نورستار (P_2)

Table 5. Multivariate regression analysis for estimating type of gene effects (± SE) and their relative contribution (as a percentage of generation sum of squares) for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in Marvdasht × Norstar cross.

Trait صفت	Site سایت	Genetic parameters پارامتر ژنتیکی						نوع اپیستازی Type of epistasis	سهم نسبی (٪) Relative contribution (%)		میانگین مربعات Mean Squares		
		میانگین (m)	افزایشی [d]	غالبیت [h]	افزایشی×افزایشی [i]	افزایشی× غالبیت [j]	غالبیت× غالبیت [l]		اثرات تثبیت‌پذیر Fixable effects	اثرات غیرتثبیت‌پذیر Non-Fixable effects	مدل Model	باقیمانده Residual	r^2
Plant weight	Normal	17.76*±3.33	-6.22*±1.19	25.78*±4.82	16.84*=3.64	-	-	-	87.21	12 79	24.54*	1.31	0.97
وزن بوته	Stress	56.21±5.41	-7.87±0.87	-66.69±13.70	-23.45=5.32	-	44.46±8.90	Duplicate	75.89	24.11	16.72	0.65	0.99
Weight of spikes per plant	Normal	9.71*±1.75	-5.81*±0.64	16.08*±2.57	11.01*=1.91	-	-	-	94.87	5.13	44.46*	1.06	0.98
وزن سنبله‌ها در بوته	Stress	15.21*±3.79	-6.29*±5.41	2.74±5.41	2.68±4.15	-	-	-	99.93	0.07	38.17	5.21	0.92
Kernel yield per plant	Normal	7.61*±1.45	-5.04**±0.49	11.77*±2.12	7.71*±1.57	-	-	-	95.51	4.49	57.45*	1.18	0.99
عملکرد دانه در بوته	Stress	13.01**±0.83	-4.57*±0.73	-5.19±03.53	-	-	6.69=3.71	Duplicate	92.23	7.77	41.19*	2.77	0.96
Hundred kernel weight	Normal	3.63**±0.05	-0.44**±0.05	0.60**±0.09	-	-	-	-	73.16	26 84	149.81**	1.81	0.98
وزن صد دانه	Stress	3.01**±0.03	-0.32**±0.03	0.53**±0.05	-	-	-	-	66.14	33 86	78.69**	0.53	0.99
Main stem diameter	Normal	3.96**±0.05	-0.44**±0.07	-	-0.21±0.10	-	-	-	100.00	0.00	52.94*	2.36	0.94
قطر ساقه اصلی	Stress	4.09**±0.10	-0.50*±0.12	-	-0.06±0.19	-	-	-	100.00	0.00	72.24*	8.16	0.86
Main plant height	Normal	135.54*±2.67	11.75*±0.45	-64.15±6.43	-31.05*±2.61	-	48.91*±3.92	Duplicate	72.19	27.81	93.34*	0.12	0.99
ارتفاع بوته اصلی	Stress	165.50*±3.96	14.32*±0.58	-103.45*±9.55	-56.87*±3.89	-	67.08*±5.90	Duplicate	68.63	31 37	105.34*	0.23	0.99
Peduncle length	Normal	44.23**±0.38	7.43**±0.38	8.61**±0.70	-	-	-	-	71.03	28 97	128.21**	0.49	0.99
طول پدانکل	Stress	51.95**±0.42	5.00**±0.53	-	-9.15**±0.75	-	-	-	100.00	0.00	121.38**	1.00	0.99
Main spike length	Normal	9.62**±0.38	0.30±0.15	2.29*±0.56	1.80*±0.42	-	-	-	97.42	2.58	11.25	1.56	0.92
طول سنبله اصلی	Stress	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Awn length	Normal	7.75**±0.48	0.84*±0.19	1.50±0.71	1.60±0.54	-	-	-	97.15	2.85	33.26	3.32	0.94
طول ریشک	Stress	8.20**±0.59	0.93±0.24	0.62±0.84	1.30±0.67	-	-	-	88.65	11.35	30.31	4.07	0.92
Main spike weight	Normal	2.39*±0.27	-0.81*±0.11	1.89*±0.40	1.02±0.30	-	-	-	84.74	15.26	62.22*	2.38	0.98
وزن سنبله اصلی	Stress	3.18**±0.04	-0.89**±0.03	-0.97*±0.17	-	-	1.26*±0.18	Duplicate	93.81	6.19	82.92**	0.31	0.99
Number of spikelet per spike	Normal	22.89**±0.14	0.70*±0.12	-1.70±0.57	-	-	3.10*±0.57	Duplicate	42.48	57.52	20.88*	0.62	0.98
تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	Stress	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and ** = Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۶. وراثت‌پذیری و هتروزیس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در دو تلاقی مطالعه شده

Table 6. Heritability and heterosis for the studied traits under normal irrigation (N) and drought stress (S) conditions in the two crosses.

Trait	صفت	Site	سایت	مرودشت × سیستان Marvdasht × Sistan				مرودشت × نورستار Marvdasht × Norstar			
				h^2_b	h^2_n	H_{MP}	$H\bar{p}_i$	h^2_b	h^2_n	H_{MP}	$H\bar{p}_i$
Plant weight	وزن بوته	Normal	نرمال	-	-	-	-	0.45	0.32	26.90**	8.09
		Stress	تنش	-	-	-	-	0.37	0.31	3.36	17.60*
Number of spike per plant	تعداد سنبله در بوته	Normal	نرمال	-	-	-	-	-	-	-	-
		Stress	تنش	0.28	0.19	-12.53*	-20.48**	-	-	-	-
Weight of spikes per plant	وزن سنبله‌ها در بوته	Normal	نرمال	0.43	0.29	0.13	-1.60	0.39	0.35	25.73**	-1.10
		Stress	تنش	0.52	0.33	-0.19	-3.17	0.45	-	2.01	-25.26**
Kernel yield per plant	عملکرد دانه در بوته	Normal	نرمال	0.45	0.24	0.23	-1.54	0.46	-	28.40**	-2.69
		Stress	تنش	0.53	0.27	-0.19	-3.17	0.45	-	11.00	-18.50**
Hundred kernel weight	وزن صد دانه	Normal	نرمال	0.67	0.33	7.27**	-8.57**	0.26	0.08	16.88**	5.29*
		Stress	تنش	0.45	-	12.84**	0.34	0.47	0.41	18.44**	7.32*
Main stem diameter	قطر ساقه اصلی	Normal	نرمال	0.47	0.13	-1.96	-5.77	0.35	0.35	7.19**	-4.06
		Stress	تنش	-	-	-	-	0.29	-	4.62	-5.23
Main plant height	ارتفاع بوته اصلی	Normal	نرمال	-	-	-	-	0.76	-	15.31**	3.85
		Stress	تنش	-	-	-	-	0.67	-	19.06**	5.47*
Peduncle length	طول پدانکل	Normal	نرمال	-	-	-	-	0.72	-	19.20**	2.17
		Stress	تنش	0.32	-	5.74*	-0.58	0.67	0.34	21.92**	9.65**
Main spike length	طول سنبله اصلی	Normal	نرمال	-	-	-	-	0.36	0.26	4.84*	2.52
		Stress	تنش	-	-	-	-	-	-	-	-
Awn length	طول ریشک	Normal	نرمال	0.49	0.21	9.14**	6.16*	0.31	-	-1.41	-10.96**
		Stress	تنش	-	-	-	-	0.23	-	-7.19**	-17.33**
Main spike weight	وزن سنبله اصلی	Normal	نرمال	0.45	-	16.51**	15.84**	0.21	0.17	24.74**	0.78
		Stress	تنش	0.49	0.24	8.74*	6.86	0.53	-	9.08*	-14.46**
Number of spikelet per spike	تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	Normal	نرمال	0.35	0.001	-0.51	-4.55**	0.55	0.32	6.02**	2.58
		Stress	تنش	0.49	0.25	-1.01	-4.82**	-	-	-	-

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد؛ h^2_b: وراثت‌پذیری عمومی؛ h^2_n: وراثت‌پذیری خصوصی؛ H_{MP}: درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین؛ $H_{\bar{P}_i}$: درصد هتروزیس نسبت به والد برتر.

* and ** = Significant at 5% and 1% probability levels, respectively; h^2_b = Broad-sense heritability; h^2_n = Narrow-sense heritability; H_{MP} = Mid parent heterosis; $H\bar{p}_i$ = Heterobeltiosis (better parents heterosis).

نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و وزن بوته در شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار، پارامتر اثر میانگین (m) معنی‌دار بود که بیانگر وجود ژن‌های مشترک بین والدین و وراثت کمی این صفات است. مقدار R^2 برای همه صفات در این مطالعه بزرگ‌تر از ۰/۸۱ بود و حاکی از توجیه تنوع فنوتیپی توسط مدل معرفی‌شده است. طبق نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی، سهم نسبی اثرات ژنی تثبیت‌پذیر (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل)، برای همه صفات به‌جز وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک در شرایط نرمال و وزن سنبله اصلی تحت هر دو شرایط در تلاقی مرودشت × سیستان (جدول ۴) و برای صفت تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۵)، بیشتر و یا بسیار بیشتر از اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بود.

وراثت‌پذیری و هتروزیس

برآورد وراثت‌پذیری عمومی بالا برای وزن صد دانه (۰/۶۷) در شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و برای صفات ارتفاع بوته (نرمال: ۰/۷۶ و تنش: ۰/۶۷) و طول پدانکل (نرمال: ۰/۷۲ و تنش: ۰/۶۷) در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۶) نشان می‌دهد اثرهای غالبیت نقش بیشتری در الگوی وراثت این صفات دارند و می‌توان نسبت به تولید واریته‌های هیبرید در راستای بهبود این صفات اقدام نمود (Molaei et al., 2017).

در مطالعه عبدی و همکاران (Abdi et al., 2016) مقدار وراثت‌پذیری عمومی برای عملکرد دانه و وزن هزار دانه گندم نان به ترتیب معادل ۵۶ و ۴۰ درصد برآورد گردید.

وراثت‌پذیری خصوصی برای اغلب صفات به‌جز وزن صد دانه (۰/۴۱) در تلاقی مرودشت × نورستار و تحت شرایط تنش، مقادیری پایین برآورد گردید (جدول ۶) و بیانگر این است که گزینش در این جمعیت‌ها نمی‌تواند منجر به بازده ژنتیکی خوبی گردد چراکه فنوتیپ بیان‌کننده ژنوتیپ نیست. ازاین‌رو، توصیه می‌شود از اثرات غالبیت ژنی در جهت تولید واریته هیبرید بهره گرفت. نزدیک بودن وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در تلاقی مرودشت × نورستار برای صفات وزن سنبله‌ها در بوته، قطر ساقه اصلی، طول سنبله اصلی و وزن سنبله اصلی در شرایط نرمال و برای صفات وزن بوته و وزن صد دانه در شرایط تنش بیانگر وجود واریانس افزایشی برای این صفات و تشکیل بخش اعظم واریانس ژنتیکی توسط آن است (جدول ۶). همچنین، تفاوت زیاد بین مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای اغلب صفات در تلاقی مرودشت × سیستان بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت در کنترل صفت مربوطه است (Abdi et al., 2016)؛ به‌عبارت‌دیگر، وراثت‌پذیری خصوصی پایین نشان‌دهنده این است که گزینش در نسل‌های اولیه در حال تفرق بازده کمی دارد و بهتر است گزینش تا نسل‌های پیشرفته به تأخیر انداخته شود. برآورد صحیح و نااریبی از وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی مرودشت × سیستان، برای صفت وزن سنبله اصلی در شرایط نرمال و برای صفات وزن صد دانه و طول پدانکل در شرایط تنش به دست نیامد (جدول ۴). این حالت در تلاقی مرودشت × نورستار، برای صفات عملکرد دانه در بوته، ارتفاع بوته اصلی، طول پدانکل و طول ریشک در شرایط نرمال و برای همه صفات به‌جز وزن بوته، وزن صد دانه و طول پدانکل به وجود آمد (جدول ۶). مشابه با نتایج مطالعه اسدی و همکاران (Asadi et al., 2019)، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای برخی صفات ازجمله وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن سنبله اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان و برای صفات وزن سنبله‌ها در بوته، وزن صد دانه و وزن سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × نورستار، در شرایط تنش بیشتر از شرایط نرمال بود (جدول ۶) که می‌تواند به علت زیادتر بودن تنوع ژنتیکی در نسل‌های در حال تفکیک و یا احتمال بروز برخی ژن‌ها در شرایط تنش خشکی باشد (Amiri et al., 2021). درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر برای صفات طول ریشک و وزن سنبله اصلی تحت شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × سیستان و صفات وزن صد دانه تحت هر دو شرایط، ارتفاع بوته اصلی و طول پدانکل تحت شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار، مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۶) که نشان‌دهنده برتری هیبریدهای F_1 تولیدشده است. همچنین، هر دو نوع هتروزیس برای صفت تعداد سنبله در بوته در تلاقی مرودشت × سیستان و طول ریشک در تلاقی مرودشت × نورستار، منفی و اغلب معنی‌دار برآورد گردید (جدول ۶). عموماً هتروزیس به غالبیت، فوق‌غالبیت یا اثر متقابل غیرآللی در برخی یا همه مکان‌های ژنی کنترل‌کننده یک صفت نسبت داده می‌شود (Heydari Roodballi et al., 2016).

برآورد اجزای تنوع

در تلاقی مرودشت × سیستان برای صفات وزن سنبله‌ها در بوته و وزن سنبله اصلی در شرایط نرمال و صفات تعداد سنبله در بوته، وزن صد دانه و طول پدانکل در شرایط تنش، واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بود (جدول ۷). در تلاقی مرودشت × نورستار نیز برای همه صفات به‌جز وزن صد دانه و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در شرایط نرمال و صفات قطر ساقه اصلی، طول پدانکل و طول ریشک در شرایط تنش، واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت است و بنابراین، تفاوت هموزیگوت‌ها بیشتر از انحراف هتروزیگوت‌ها از میانگین دو هموزیگوت بوده و در نتیجه بهبود صفت از طریق روش‌های بهنژادی کلاسیک نیز امکان‌پذیر است. برای سایر صفات که مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی (D) کوچک‌تر از مقدار واریانس غالبیت (H) بود (جدول ۷)، سهم واریانس غالبیت بیشتر از افزایشی بوده و در نتیجه بهبود صفت از طریق آمیزش‌های دو والدینی و به دست آوردن هیبرید (در صورت فراهم شدن شرایط تولید واریته هیبرید) نیز امکان‌پذیر خواهد بود. صفات عملکرد دانه در بوته، ارتفاع بوته اصلی و طول ریشک در تلاقی مرودشت × نورستار، صفاتی بودند که تحت هر دو شرایط نرمال و تنش، واریانس اثرات غالبیت (H) در آن‌ها منفی به دست آمد که حاکی از کوچک بودن مقدار واریانس داده‌های نسل‌های تلاقی برگشتی است (Khodarahmi et al., 2020).

بر اساس مقادیر برآورد شده اجزای تنوع (جدول ۷)، علامت F برای صفات وزن صد دانه، قطر ساقه اصلی، طول پدانکل، طول ریشک و وزن سنبله اصلی (تنش) در تلاقی مرودشت × سیستان و نیز برای صفات وزن بوته، وزن صد دانه

جدول ۷. برآورد اجزای واریانس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی.

Table 7. The estimation of genetic variance components for the studied traits normal (N) and drought stress (S) conditions.

تلاقی Cross	Trait	صفت	Ew		D		H		F		$\sqrt{H/D}$		$F/\sqrt{D \times H}$	
			Normal نرمال	Stress تنش	Normal نرمال	Stress تنش	Normal نرمال	Stress تنش	Normal نرمال	Stress تنش	Normal نرمال	Stress تنش	Normal نرمال	Stress تنش
مرودشت × سیستان Marvdasht × Sistan	Number of spike per plant	تعداد سنبله در بوته	-	3.60	-	1.87	-	1.83	-	-2.10	-	0.99	-	-1.14
	Weight of spikes per plant	وزن سنبله‌ها در بوته	28.56	24.05	29.82	32.92	28.42	40.14	-12.57	-10.14	0.98	1.10	-0.43	-0.28
	Kernel yield per plant	عملکرد دانه در بوته	16.04	12.45	13.92	14.08	24.11	28.18	-7.61	-7.06	1.32	1.41	-0.42	-0.35
	Hundred kernel weight	وزن صد دانه	0.09	0.19	0.18	0.45	0.37	-0.32	0.20	0.05	1.44	-	0.79	-
	Main stem diameter	قطر ساقه اصلی	0.10	-	0.05	-	0.27	-	0.00	-	2.28	-	0.04	-
	Peduncle length	طول پدانکل	-	13.96	-	20.26	-	-18.17	-	9.75	-	-	-	-
	Awn length	طول ریشک	0.53	-	0.43	-	1.14	-	0.28	-	1.62	-	0.40	-
	Spike weight	وزن سنبله اصلی	0.42	0.27	1.04	0.25	-0.76	0.52	-0.20	0.20	-	1.43	-	0.56
	Number of spikelet per spike	تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	1.41	1.24	0.00	1.21	2.81	2.15	-1.00	-0.73	23.83	1.33	-8.53	-0.45
مرودشت × نورستار Marvdasht × Norstar	Plant weight	وزن بوته	66.24	82.70	75.49	79.97	59.49	29.58	8.38	9.19	0.89	0.61	0.13	0.19
	Weight of spikes per plant	وزن سنبله‌ها در بوته	24.07	23.86	27.30	43.09	3.35	-12.96	-2.24	-8.25	0.35	-	-0.23	-
	Kernel yield per plant	عملکرد دانه در بوته	13.83	13.45	22.82	28.30	-4.12	-15.04	-1.58	-3.74	-	-	-	-
	Hundred kernel weight	وزن صد دانه	0.07	0.10	0.02	0.15	0.07	0.04	0.05	-0.05	1.98	0.49	1.37	-0.71
	Main stem diameter	قطر ساقه اصلی	0.12	0.15	0.13	0.23	0.00	-0.24	-0.01	0.02	-	-	-	-
	Main plant height	ارتفاع بوته اصلی	58.64	83.05	391.26	432.27	-180.00	-261.22	-70.85	-56.01	-	-	-	-
	Peduncle length	طول پدانکل	16.04	14.20	96.30	29.34	-31.72	57.46	-8.22	-13.62	-	1.40	-	-0.33
	Main spike length	طول سنبله اصلی	0.84	-	0.66	-	0.38	-	-0.04	-	0.77	-	-0.07	-
	Awn length	طول ریشک	0.64	0.95	0.60	1.64	-0.07	-2.11	0.17	0.32	-	-	-	-
	Main spike weight	وزن سنبله اصلی	0.31	0.27	0.13	0.76	0.06	-0.37	-0.11	-0.06	0.65	-	-1.30	-
	Number of spikelet per spike	تعداد سنبلچه در سنبله اصلی	1.26	-	1.78	-	2.44	-	1.63	-	1.17	-	0.78	-

(نرمال)، قطر ساقه اصلی (تنش)، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × نورستار، مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های مسئول این صفات در جهت افزایش آن‌ها برتری داشتند؛ به‌عبارت‌دیگر، این موضوع نشان می‌دهد که ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار بیشتری را ازنظر صفت اندازه‌گیری شده دارد و ژن‌های مغلوب اکثراً در والدی هستند که مقدار کمتری از آن صفت را دارد (جدول ۷). پارامتر $\sqrt{H/D}$ در تلاقی مرودشت × سیستان برای اغلب صفات بیشتر از یک بود که بیانگر فوق غالبیت و اهمیت اثر غالبیت ژنی و نیز توجیه‌کننده مقدار پایین وراثت‌پذیری خصوصی است. این پارامتر در تلاقی مرودشت × نورستار نیز برای صفات وزن صد دانه (نرمال)، طول پدانکل و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی بزرگ‌تر از یک بود و بیانگر این است که عمل ژن در این صفات از نوع فوق غالبیت است (جدول ۷). تحت چنین شرایطی، توصیه می‌شود گزینش را به نسل‌های F_3 یا F_4 موکول کرد تا در اثر خودگشنی واریانس افزایشی و واریانس غیر افزایشی به ترتیب افزایش و کاهش یابند (Shayan et al., 2018). در خصوص سایر صفات که پارامتر $\sqrt{H/D}$ برای آن‌ها از یک کمتر بود، غالبیت نسبی به‌طرف والد بزرگ‌تر بوده و نشان از اهمیت بیشتر واریانس افزایشی در آن‌ها دارد.

قدر مطلق انحراف از غالبیت (پارامتر $F/\sqrt{D \times H}$) برای تعداد سنبله در بوته در تلاقی مرودشت × سیستان و برای وزن صد دانه و وزن سنبله اصلی تحت شرایط نرمال در تلاقی مرودشت × نورستار (جدول ۷) بزرگ‌تر از یک بود و بیانگر یکسان بودن ارزش غالبیت، بزرگی و علامت ژن‌های مسئول کنترل این صفات در مکان‌های گوناگون ژنی است.

نتیجه‌گیری نهایی

نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیونی نشان داد که در هر دو تلاقی و تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، اثرات ژنی تثبیت‌پذیر دارای سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) بیشتری نسبت به اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر در اغلب صفات بودند. مدل ساده افزایشی – غالبیت در تمام صفات به‌جز تعداد سنبله در بوته، قطر ساقه اصلی و تعداد سنبلچه در سنبله اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان و صفات وزن صد دانه و طول پدانکل (فقط در شرایط نرمال) در تلاقی مرودشت × نورستار، کفایت لازم را نداشت و در اکثر موارد اجزای مدل معنی‌دار و به‌طورکلی اثرات متقابل غیرآللی دارای اهمیت بودند؛ بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اکثر صفات موردمطالعه از نوع پلی‌ژن هستند. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که نوع و عمل اثرات ژنی شامل افزایشی، غالبیت و اپیستازی، در هر دو تلاقی و برای صفات مختلف، متغیر بود و حاکی از ضرورت اتخاذ روش اصلاحی خاص برای بهبود آن‌ها است. در هر دو تلاقی، علاوه بر وراثت‌پذیری خصوصی پایین، اثر غالبیت مقادیر بزرگ‌تر و اغلب معنی‌داری را در خصوص اکثر صفات به خود اختصاص داد. درحالی‌که اثرهای افزایشی سهم کوچک‌تری از تغییرات را در برگرفتند. ازاین‌رو، گزینش در نسل‌های پیشرفته و نیز استفاده از روش بالک شجره‌ای برای بهبود این صفات در جمعیت حاصل از این دو تلاقی پیشنهاد می‌شود. بااین‌حال، با توجه به اینکه ژن‌های با اثر افزایشی در تبیین صفات تعداد سنبله در بوته و قطر ساقه اصلی در تلاقی مرودشت × سیستان و صفات وزن سنبله‌ها در بوته و طول ریشک تحت شرایط تنش در تلاقی مرودشت × نورستار، دخالت بیشتری داشتند، ابتدا استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمیع این ژن‌ها و سپس انتخاب لاین‌هایی با ویژگی‌های زراعی مطلوب قابل توصیه است.

تشکر و قدردانی

بدین‌وسیله از دانشگاه رازی به خاطر فراهم نمودن منابع مالی و امکانات لازم برای انجام این تحقیق در قالب رساله دکتری نگارنده اول قدردانی می‌گردد.

منابع

Aminizadeh Bezenjani, S., Abdolshahi, R., Mohammadi-Nejad, G., 2017. Study of genetic control of some yield related traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition using generation mean

Abdi, H., Fotokian, M.H., Shabanpour, S., 2016. Studying the inheritance mode of grain yield and yield components in bread wheat genotypes using generations mean analysis. Cereal Research. 6, 283-292. [In Persian with English summary].

analysis. Journal of Crop Breeding. 8, 51-45. [In Persian with English summary].

Amiri, R., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2018. Estimating genetic variation and genetic parameters for grain iron, zinc and protein concentrations in bread wheat genotypes grown in Iran. Journal of Cereal Science. 80, 16-23. https://doi.org/10.1016/j.jcs.2018.01.009.

Amiri, R., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2021. Estimation of genetic control model for agronomic traits in the progeny of Marvdasht and MV-17 wheat cross under normal and terminal drought stress conditions. Plant Genetic Researches. 8, 61-80. [In Persian with English summary].

Amiri, R., Bahraminejad, S., Sasani, S., Jalali-Honarmand, S., Fakhri, R., 2015. Bread wheat genetic variation for grain's protein, iron and zinc concentrations as uptake by their genetic ability. European Journal of Agronomy. 67, 20-26. https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.03.004.

Asadi, A.A., Valizadeh, M., Mohammadi, S.A., Khodarahmi, M., 2019. genetic analysis of response to water deficit stress in wheat yield traits with generation means and variance analysis. Journal of Crop Breeding. 11, 88-99. [In Persian with English summary].

Attri, H., Dey, T., Singh, B., Kour, A., 2021. Genetic estimation of grain yield and its attributes in three wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses using six parameter model. Journal of Genetics. 100, 47. https://doi.org/10.1007/s12041-021-01298-y.

Burton, G.W., 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). Agronomy Journal. 43, 409-417.

Cavalli, L.L., 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: Reeve, E.C.R., Waddington, C.H. (eds.). Quantitative Inheritance. HMSO. London. pp, 135-144.

Golabadi, M., Arzani, A., Mirmohammadi Maibody, S.A.M., 2008. Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. Seed and Plant Journal. 24, 99-116. [In Persian with English summary].

Hallauer, A.R., Carena, M.J., Miranda Filho, J.B., 2010. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Springer, pp:60-66.

Heydari Roodballi, M., Abdolshahi, R., Baghizadeh, A., Ghaderi, M.G., 2016. Genetic analysis of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition. Journal of Crop Breeding. 8(18), 1-6. [In Persian with English summary].

Kearsey, M.J., 1993. Biometrical genetics in breeding. In: Hayward, M.D., Bosemark, N.O., Romagosa, I. (eds). Plant Breeding: Principles and Prospects, 1st edition. Chapman and Hall, London, UK. pp, 163-183.

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

Khodarahmi, M., Dehghan, M., Omrani, A., 2020. Genetic analysis of resistance to wheat fusarium head blight in Morvarid (resistant) × Falat (sensitive) cross. Journal of Crop Breeding. 12, 62-70. [In Persian with English summary].

Kiani, Sh., Babaeian Jelodar, N., Ranjbar, Gh., Kazemitabar, S.K., Nowrozi, M., 2015. The Genetical evaluation of quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) by generation mean analysis. Journal of Crop Breeding. 7(15), 105-114. [In Persian with English summary].

Mahmud, I., Kramer, H.H., 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agronomy Journal. 43, 605-609.

Mather, K., Jinks J.L., 1982. Biometrical genetics - The study of continuous variation, 3rd edition. Chapman and Hall, London, UK. 396 p.

Mather, K., Jinks, J.L., 1977. Introduction to Biometrical Genetics. Chapman and Hall, London, UK.

Miri, A., Sabouri, H., Hosseini Moghaddam, H., Soughi, H., Mollahshahi, M., Sajadi, S.J., 2020. Genetic structure of wheat (*Triticum aestivum* L.) grain characteristics by using image processing and generation mean analysis techniques. Journal of Genetic Resources. 6, 131-141.

Molaei, B., Moghaddam, M., Alvaikia, S.S., Bandeh-Hagh, A., 2017. Generation mean analysis for several agronomic and physiologic traits in bread wheat under normal and water deficit stress conditions. Plant Genetic Researches. 3, 1-10. [In Persian with English summary].

Moroni, J.S., Briggs, K.G., Blenis, P.V., Taylor, G.J., 2013. Generation mean

analysis of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings tolerant to high levels of manganese. Euphytica. 189, 89-100. https://doi.org/10.1007/s10681-012-0714-0.

Pojić, M.M., Mastilović, J.S., 2013. Near infrared spectroscopy-advanced analytical tool in wheat breeding, trade, and processing. Food and Bioprocess Technology. 6, 330-352. https://doi.org/10.1007/s11947-012-0917-3.

Salmi, M., Benmahammed, A., Benderradji, L., Fellahi, Z., Bouzerzour, H., Oulmi, A., Benbelkacem, A., 2019. Generation means analysis of physiological and agronomical targeted traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cross. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín. 72, 8971-8981. https://doi.org/10.15446/rfnam.v72n3.77410.

Sasani, S., Amiri, R., Sharifi, H.R., Lotfi, A., 2019. Study on bread wheat (*Triticum aestivum* L.) growth stages using growing degree day index under early and late planting date in Kermanshah. Cereal Research. 9, 143-156. [In Persian with English summary].

Shayan, S., Moghaddam Vahed, M., Norouzi, M., Mohammadi, A., Tourchi, M., Molaei, B., 2018. Inheritance of agronomical and physiological traits in the progeny of Moghan3 and Arg bread wheat varieties cross. Plant Genetic Researches. 4, 43-60. [In Persian with English summary].

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

Singh, M., Kumar, S., 2016. Introduction. In: Singh, M., Kumar, S., (eds) Broadening the Genetic Base of Grain Cereals. Springer, New Delhi. https://doi.org/10.1007/978-81-322-3613-9_1

Singh, R.K., Chaudhary, B.D., 1985. Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. Kalyani publishers, New Delhi, India. p. 304.

Singh, R.P., Singh, S., 1992. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. Indian Journal of Genetics. 52, 369-375.

Soehendi, R., Srinives, P., 2005. Significance of heterosis and heterobeltiosis in an F1 hybrid of mungbean (*Vigna radiata* L.) Wilczek) for hybrid seed production. SABRAO Journal of Breeding and Genetics. 37, 97-105.

Warner, J.N., 1952. A method for estimating heritability. Agronomy Journal. 44, 427-430.

Weber, C.R., Moorthy, H.R., 1952. Heritable and non-heritable relationship and variability of oil content and agronomic characters in the F2 generation of soybean crosses. Agronomy Journal. 44, 202-209.

Zanganeh Asadabadi, Y., Khodarahmi, M., Nazeri S.M., Mohamadi, A., Peyghambari, S.A., 2012. Genetic study of grain yield and its components in bread wheat using generation mean analysis under water stress condition. Journal of Plant Physiology and Breeding. 2, 55-60.