

برآورد مدل کنترل ژنتیکی صفات زراعی در تلاقی ارقام گندم مرودشت و MV-17 تحت شرایط نرمال و تنش خشکی آخرفصل

رضا امیری^۱، صحبت بهرامی‌نژاد^{۳*} و کیانوش چقامیرزا^۳

- ۱- دانش‌آموخته دکتری، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
 - ۲- استادیار، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان لرستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، خرم‌آباد
 - ۳- دانشیار، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
- (تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۴/۱۵ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۱/۲۰)

چکیده

بررسی نظام ژنتیکی کنترل‌کننده صفات زراعی، یکی از مقدمات انتخاب روش به‌نژادی مناسب است. به‌منظور تجزیه ژنتیکی برخی صفات زراعی گندم نان با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها، والدین و نسل‌های ایجاد شده از تلاقی مرودشت × MV-17 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس وزنی حاکی از وجود اختلاف معنی‌دار بین نسل‌های مختلف از نظر اغلب صفات مورد مطالعه تحت هر دو شرایط بود. تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، انواعی از اثرات اپیستازی نیز در وراثت اغلب صفات نقش داشتند و بنابراین نمی‌توان به موفقیت‌گزینش در نسل‌های اولیه جمعیت‌های در حال تفرق امیدوار بود. برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول ریشک، نقش اثر افزایشی ژن‌ها بیشتر از اثر غالبیت بود که نشان‌دهنده سودمندی استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمع این ژن‌ها و سپس انتخاب لاین‌های با خصوصیات زراعی مطلوب می‌باشد. مدل کنترل ژنتیکی اغلب صفات تحت هر دو شرایط از نظر وجود یا عدم وجود اثرات متقابل غیرآلی، تقریباً مشابه هم بود و چندان تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت. وراثت‌پذیری عمومی برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول ریشک تحت هر دو شرایط بالا بود. برای عملکرد دانه، وراثت‌پذیری عمومی تحت هر دو شرایط در حد متوسط اما وراثت‌پذیری خصوصی بسیار پایین بود. در مجموع با توجه به نقش بارزتر اثرات ژنی غیرافزایشی در کنترل اغلب صفات، گزینش در نسل‌های پیشرفته و پس از رسیدن به خلوص نسبی پیشنهاد می‌شود.

واژگان کلیدی: اپیستازی، عمل ژن، واریانس ژنتیکی، وراثت‌پذیری، هتروزیس

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: bahraminejad@razi.ac.ir

مقدمه

انواع گندم، خوراک اصلی بیش از یک سوم از جمعیت جهان به ویژه اغلب کشورهای فقیر و در حال توسعه از جمله ایران است که در این کشورها حدود ۵۰ درصد از انرژی و پروتئین مورد نیاز روزانه مردم از آن تأمین می شود (Cakmak, 2008). در ایران، گندم به عنوان یکی از محصولات راهبردی که جایگاه خاصی در الگوی تغذیه مردم دارد، دارای اهمیت ویژه ای می باشد. از این رو، همواره انجام مطالعات علمی روی جنبه های مختلف این محصول مهم و بهبود آن، ضامن امنیت غذایی و رفاه اجتماعی، به ویژه برای طبقات متوسط و ضعیف جامعه است. بنابراین اهمیت اقتصادی آن ایجاب می کند تا هرگونه راهکاری برای بهینه کردن سیستم تولید این محصول در کشور مورد ارزیابی و کاربرد احتمالی قرار گیرد.

نظر به این که، وجود تنوع ژنتیکی پایه و اساس تولید ارقام اصلاح شده در تحقیقات به نژادی گیاهی است، توسعه روش های به نژادی و استفاده بهتر از ژرم پلاسما غنی شده، از جمله کارآمدترین و پایدارترین رویکردهای مطالعاتی در این زمینه است. انتخاب روش های گزینش و انجام برنامه های به نژادی جهت بهبود صفات زراعی و بهره بردن بهتر از توانایی ژنتیکی آن ها، اغلب مستلزم شناخت جامع و کافی از ساختار ژنتیکی، نوع عمل ژن، نوع و مقدار نسبی اجزای ژنتیکی و الگوی وراثت و سایر پارامترهای ژنتیکی است (Novoselovic et al., 2004; Amiri et al., 2020). این امر از طریق استفاده از روش های ژنتیک کمی متعددی که برای به دست آوردن اطلاعات مربوط به کنترل ژنتیکی صفات مختلف معرفی شده اند، میسر می شود. تجزیه میانگین نسل ها یکی از بهترین روش ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی است (Mather and Jinks, 1982) که همواره توسط متخصصان اصلاح نباتات به منظور کسب اطلاعاتی مفید از نحوه عمل ژن در کنترل صفات اقتصادی گیاهان زراعی از جمله گندم استفاده می شود. در این روش برآوردهایی از اثرات اصلی (افزایشی و غالبیت) و اثرات متقابل بین آن ها فراهم می شود و نیز کمک می کند که والدین مطلوب جهت استفاده در تلاقی هایی که برای بهره گیری از هتروزیس انتخاب می شوند، شناسایی شوند (Sharma et al., 2003).

در مطالعه کنترل ژنتیکی برخی صفات گندم در شرایط تنش خشکی با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها، نقش اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی در وراثت همه صفات در تلاقی ارقام روشن در کویر گزارش شده است (Aminizadeh Bezenjani et al., 2017). همچنین، برای اغلب صفات، درجه غالبیت بیشتر از یک بود که بیانگر نقش و اهمیت بیشتر اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی صفات می باشد. دامنه وراثت پذیری عمومی و خصوصی نیز به ترتیب بین ۶۷ تا ۹۷ و ۳۷ تا ۹۶ درصد برآورد گردید (Aminizadeh Bezenjani et al., 2017). اسدی و همکاران (Asadi et al., 2019) در بررسی پارامترهای ژنتیکی و با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها در تلاقی گندم گاسپارد × DN-11 در دو شرایط نرمال و تنش خشکی آخر فصل نشان دادند که علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات اپیستازی نیز در وراثت همه صفات مطالعه شده نقش داشتند. شایان و همکاران (Shayan et al., 2019) نیز در تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و فیزیولوژیک گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها در شرایط تنش خشکی نشان دادند که اگرچه هر دو اثر افزایشی و غالبیت در کنترل صفات مورد مطالعه معنی دار بودند، اما اهمیت اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی بیشتر بود. علاوه بر این، میانگین درجه غالبیت برای همه صفات بیشتر از یک به دست آمد که بیانگر پدیده فوق غالبیت بود (Shayan et al., 2019). در آزمایشی دیگر، ماهیت عمل ژن در وراثت عملکرد دانه و اجزای آن در چهار تلاقی گندم نان مورد بررسی قرار گرفت و نشان داده شد که علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت، اثرهای اپیستازی افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت نیز در توجیه وراثت اکثر صفات در تلاقی ها معنی دار بودند (Ljubcic et al., 2016). نتایج بررسی اثرات ژنی عملکرد و کیفیت محصول در دو تلاقی گندم پاییزه با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها نشان داد که اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی در وراثت تمام صفات مطالعه شده نقش دارند. همچنین عدم کفایت مدل ساده افزایشی-غالبیت در توجیه ژنتیکی اغلب صفات اثبات شد. اثرات غالبیت و غالبیت × غالبیت برای اغلب صفات مهم تر از اثرات افزایشی و انواع دیگر اپیستازی بود (Bilgin et al., 2016).

هدف از این پژوهش، ارزیابی پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده صفات مهم زراعی در تلاقی ارقام گندم مرودشت و MV-17 در

عملکرد دانه و وزن صد دانه، همگی بر اساس بوته و صفات قطر ساقه، ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، طول ریشک، وزن سنبله و تعداد سنبلهچه در سنبله بر اساس ساقه اصلی و در تک‌تک بوته‌ها اندازه‌گیری شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌ها: نظر به متفاوت بودن تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی در نسل‌ها، از تجزیه واریانس وزنی با استفاده از عکس واریانس درون هر نسل، برای آزمون وجود اختلاف معنی‌دار بین نسل‌ها استفاده گردید (Mather and Jinks, 1982). میانگین نسل‌های مختلف با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال آماری پنج درصد مورد بررسی قرار گرفت. تجزیه و تحلیل‌های ژنتیکی فقط برای صفاتی انجام شد که در آن بین نسل‌ها اختلاف معنی‌داری مشاهده گردید.

برای بررسی وجود اثرات متقابل غیرآلی (اپیستازی)، از آزمون‌های مقیاس انفرادی^۱ A, B, C و D استفاده گردید (Mather and Jinks, 1982; Singh and Chaudhary, 1985) و معنی‌دار بودن یا نبودن آن‌ها، با استفاده از آزمون *t* بررسی شد. کفایت مدل افزایشی-غالبیت توسط آزمون مقیاس مشترک^۲ (Cavalli, 1952) و با استفاده از آزمون کای‌اسکوئر^(۳) مورد بررسی قرار گرفت. پس از اثبات عدم کفایت مدل افزایشی-غالبیت، مدل‌های مختلف چهار، پنج و شش پارامتری جهت برآورد پارامترهای دخیل در وراثت صفات مورد برازش قرار گرفتند.

نظر به متفاوت بودن واریانس نسل‌های مختلف، از روش حداقل مربعات وزنی^۳ برای برآورد پارامترهای ژنتیکی استفاده شد. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل‌ها به صورت

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

میانگین مشاهده شده برای یک نسل، m = میانگین فرضی جمعیت بعد از بی‌نهایت نسل خودگشنی، $[d]$ = مجموع اثرات افزایشی، $[h]$ = مجموع اثرات غالبیت، $[i]$ = مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، $[j]$ = مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، $[l]$ = مجموع اثر متقابل بین اثرات غالبیت. علائم α ، β ، α^2 و $2\alpha\beta$ نیز بیانگر ضرایب هر یک از پارامترهای ژنتیکی مدل می‌باشند.

شرایط نرمال و تنش خشکی آخرفصل با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها و از طریق تجزیه رگرسیون چندمتغیره بود.

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی: نسل‌های مختلف (F_1 ، F_2 ، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$) حاصل از تلاقی رقم مرودشت به‌عنوان والد مادری (P_1) با رقم MV-17 به‌عنوان والد پدری (P_2) که بر اساس نتایج مطالعات قبلی (Amiri *et al.*, 2018; *et al.*, 2015) و تفاوت آشکار در برخی خصوصیات مهم زراعی انتخاب شدند. مواد گیاهی مورد مطالعه را تشکیل دادند (جدول ۱).

طرح آزمایشی و عملیات زراعی: نسل F_1 در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ از طریق تلاقی دو والد در شرایط مزرعه تولید گردید. در سال زراعی ۹۴-۱۳۹۳، نسل F_2 از خودلقاحی تعدادی از بوته‌های F_1 به‌دست آمد. والدین و نسل F_1 (به‌عنوان والد مادری) نیز برای تولید نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ در مزرعه کشت و به‌کار برده شدند. بذر والدین به‌همراه نسل‌های حاصل از آن‌ها به‌عنوان تیمارهای آزمایشی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط نرمال و تنش خشکی آخرفصل در مزرعه آموزشی-پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ کشت شدند. بذرها و والدین و نسل‌های $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ هرکدام روی پنج ردیف، نسل F_1 روی سه ردیف و نسل F_2 روی ۱۰ ردیف دو متری کشت شدند. فاصله بین ردیف‌های کاشت، ۵۰ سانتی‌متر و فاصله بین بذرها روی ردیف، ۱۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. خاک مزرعه دارای بافت لوم رسی بود و درصد کربن آلی، اسیدیته و هدایت الکتریکی آن به ترتیب برابر ۱/۲۰ درصد، ۸/۲ و ۱/۴ دسی‌زیمنس بر متر ثبت گردید. در طول دوره اجرای آزمایش از هیچ‌گونه کودی استفاده نشد. در تاریخ ۳۰ اردیبهشت ۱۳۹۵ فقط محیط نرمال آبیاری شد و تنش در محیط تنش رطوبتی، اعمال گردید. پس از این تاریخ، هیچ‌گونه بارندگی مؤثری رخ نداد. مجموع بارندگی در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ حدود ۶۵۳ میلی‌متر و با توزیع مناسب بود. تعداد بوته‌های ارزیابی شده برای والدین و نسل بدون تفرق (F_1) شامل ۱۰ بوته برای نسل F_2 شامل ۳۰ بوته و برای هریک از یک‌کراس‌ها شامل ۱۵ بوته در هر کرت آزمایشی از هر تکرار بود. در این مطالعه اندازه‌گیری صفات در هر کرت آزمایشی به‌صورت تک‌بوته و بر اساس دستورالعمل‌های استاندارد انجام شد. صفات مختلف شامل وزن، تعداد سنبله، وزن سنبله‌ها،

1- Scaling test
2- Joint scaling test
3- Weighted least squares

جدول ۱- مشخصات والدین مورد استفاده در تلاقیها

Table 1. Distinctive characteristics of the crossed parents

صفت	Trait	والد مادری (Maternal parent)		والد پدری (Paternal parent)	
		مرودشت	Marvdasht	MV-17	MV-17
ارتفاع بوته	Plant height	متوسط	Medium	کوتاه	Short
وضعیت ریشک	Awnedness	ریشکدار	Awned	تیغک	Awnless
رنگ سنبله	Spike colour	سفید	White	سفید	White
رنگ دانه	Grain colour	سفید	White	قرمز	Red
تیپ رشد	Growth class	بهاره	Spring	زمستانه	Winter
زمان ظهور سنبله	Heading time	زودرس	Early	متوسط	Medium
عملکرد دانه	Grain yield	بالا	High	بالا	High
سال معرفی	Year of release	1999	1999	1993	1993
منشاء	Origin	ایران	Iran	مجارستان	Hungary

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

$$H = 4(V_{BC_{1.1}} + V_{BC_{1.2}} - V_{F_2} - E_w) \quad (\text{رابطه ۳})$$

$$F = V_{BC_{1.2}} - V_{BC_{1.1}} \quad (\text{رابطه ۴})$$

در این روابط $V_{BC_{1.2}}$ و $V_{BC_{1.1}}$ ، V_{F_2} ، V_{F_1} ، V_{P_2} ، V_{P_1} به ترتیب نشان‌دهنده واریانس نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، $BC_{1.1}$ و $BC_{1.2}$ می‌باشند. همچنین $E_w =$ جزء غیر قابل وراثت یا جزء محیطی واریانس، $D =$ جزء افزایشی واریانس، $H =$ جزء غالبیت واریانس و $F =$ ناشی از همبستگی بین a و d در برآیند تمام مکان‌های ژنی می‌باشد. مثبت بودن پارامتر F بیانگر این است که بیشتر ژن‌های غالب در والدی هستند که ارزش بزرگتر صفت اندازه‌گیری شده متعلق به آن است و مقدار منفی این پارامتر نشان‌دهنده این است که بیشتر ژن‌های غالب در والدی هستند که ارزش کمتر صفت اندازه‌گیری شده به آن تعلق دارد. اگر F صفر باشد، هر دو والد به تعداد مساوی دارای ژن‌های غالب هستند (Mather and Jinks, 1977; Kearsy, 1993). نسبت غالبیت^۱ با استفاده از $\sqrt{H/D}$ محاسبه گردید. پارامتر $F/\sqrt{D \times H}$ نیز به‌عنوان معیاری از انحرافات غالبیت^۲ در مکان‌های ژنی مختلف محاسبه شد. اگر پارامتر $F/\sqrt{D \times H}$ برابر با یک باشد،

در این مطالعه از روش تجزیه رگرسیون چندمتغیره و از طریق حذف اجزای غیرمعنی‌دار از مدل شش پارامتری، جهت تعیین بهترین مدل برای هر صفت استفاده شد. پس از تعیین پارامترهای (اثرات ژنتیکی) موجود در مدل، مجموع مربعات هر پارامتر به‌صورت نسبی از مجموع مربعات کل، تعیین و از آن به‌عنوان اهمیت نسبی هر یک از اثرات ژنتیکی استفاده گردید. برای تعیین کفایت مدل رگرسیونی از پارامتر R^2 و جهت تشخیص معنی‌دار بودن پارامترهای ژنتیکی وارد شده به مدل از آزمون t استفاده شد. با معنی‌دار شدن اثرات غالبیت $[h]$ و غالبیت \times غالبیت $[I]$ ، نوع اپیستازی تعیین گردید، بدین ترتیب که اپیستازی دوگانه بیانگر مخالف بودن علامت آن‌ها و اپیستازی مکمل نشان‌دهنده هم‌علامت بودن این اثرات می‌باشد (Kearsy and Pooni, 1996). از نرم‌افزار SAS برای انجام تجزیه واریانس وزنی، مقایسه میانگین نسل‌ها و برآورد اثرات ژنتیکی و از نرم‌افزار Excel 2016 برای انجام عملیات ماتریسی مربوط به آزمون‌های مقیاس، برآورد وراثت‌پذیری و هتروزیس استفاده شد. اجزاء واریانس با استفاده از روابط ۱ تا ۴ برآورد گردیدند (Mather and Jinks, 1977):

$$E_w = \frac{1}{4} (V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1}) \quad (\text{رابطه ۱})$$

1- Dominance ratio
2- Dominance deviations

پارامترهای ژنتیکی توجیه‌کننده تغییرات صفات در بین نسل‌ها را با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها فراهم می‌آورد.

تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، میانگین نسل F_1 برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، طول سنبله، وزن سنبله، تعداد دانه‌ها در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله بیشتر از هر دو والد بود (جدول ۲). میانگین نسل F_2 از نظر صفات وزن بوته، عملکرد دانه در بوته و وزن سنبله تحت هر دو شرایط، از نظر صفات طول سنبله و تعداد دانه‌ها در سنبله تحت شرایط نرمال، و از نظر صفات وزن سنبله‌ها در بوته، تعداد سنبله‌چه در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله تحت شرایط تنش به صورت معنی‌داری کمتر از میانگین نسل F_1 بود (جدول ۲) که بیانگر آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی در این صفات است (Shirkavand *et al.*, 2012). خودگشتی افراد ممکن است منجر به افزایش هموزیگوسیتی و در نتیجه ظهور اثرات ژن‌های مغلوب نامطلوبی گردیده باشد که توسط آلل‌های غالب والد پوشانده شده بودند و سبب بروز پسروی ناشی از خویش‌آمیزی شده‌اند (Golabadi *et al.*, 2008). برای صفات تعداد سنبله در بوته، طول پدانکل و طول دانه تحت هر دو شرایط رطوبتی، میانگین نسل F_1 در دامنه میانگین والدین و اغلب متمایل به والد مادری قرار داشت که بیانگر وجود غالبیت نسبی^۱ و یا غالبیت کامل^۲ در وراثت این صفات است (Abdi *et al.*, 2016). صفات مورد مطالعه چندان تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفتند و درصد افزایش یا کاهش آن‌ها در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط نرمال کمتر از ۱۰ درصد بود که علت آن را می‌توان به نمونه‌گیری برخی صفات بر اساس بوته و ساقه اصلی و نیز ظهور اغلب این صفات پیش از اعمال تنش خشکی نسبت داد. میانگین نسل‌های بک‌کراس مطابق انتظار، برای اغلب صفات متمایل به والد برگشتی مربوطه بود (جدول ۲).

بیانگر آن است که بزرگی و علامت غالبیت برای ژن‌های کنترل‌کننده صفت مربوطه یکسان هستند (Mather and Jinks, 1977).

جهت برآورد وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) از رابطه پیشنهادی وارنر (Warner, 1952) و وراثت‌پذیری عمومی (h_p^2) از چندین رابطه متفاوت ارائه شده توسط محققان (Mahmud and Kramer, 1951; Burton, 1951; Weber and Moorthy, 1952; Kearsley and Pooni, 1996) استفاده شد و میانگین آن‌ها به‌عنوان وراثت‌پذیری عمومی در نظر گرفته شد. برای محاسبه درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین (HMP) و هتروزیس نسبت به والد برتر ($H\bar{P}_1$) از روابط ارائه شده توسط هالوئر و همکاران (Hallauer *et al.*, 2010) استفاده گردید. جهت بررسی معنی‌دار بودن هتروزیس (نسبت به متوسط والدین و والد برتر)، از آزمون t طبق روش پیشنهاد شده محققان (Soehendi and Srinives, 2005) استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس وزنی و مقایسه میانگین‌ها: بر اساس نتایج تجزیه واریانس وزنی (جدول ۲)، اختلاف نسل‌ها در شرایط نرمال از نظر صفات وزن صد دانه، قطر ساقه و تعداد دانه‌ها در سنبله معنی‌دار نبود اما اختلاف آن‌ها از نظر تعداد سنبله در بوته و وزن دانه‌ها در سنبله در سطح احتمال پنج درصد و از نظر سایر صفات در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد. در شرایط تنش خشکی اختلاف نسل‌ها از نظر تمام صفات به‌جز ارتفاع بوته، طول سنبله و قطر ساقه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، ارتفاع بوته دارای کمترین و طول ریشک دارای بیشترین ضریب تغییرات بودند (جدول ۲) که علت آن می‌تواند قرابت ژنتیکی دو والد از نظر ارتفاع بوته (متوسط و کوتاه) و زیاد بودن فاصله ژنتیکی از نظر طول ریشک (ریشک‌دار و بدون ریشک یا حاوی سیخک کوتاه) باشد. وجود اختلاف آماری بین شش نسل اصلی برای برخی صفات مطالعه شده، حاکی از وجود تنوع ژنتیکی بین آن‌ها می‌باشد. بنابراین، امکان تجزیه و تحلیل ژنتیکی آن‌ها و برآورد

1- Partial dominance
2- Complete dominance

جدول ۲- میانگین (± خطای استاندارد) و اطلاعات آماری نسل‌های حاصل از تلاقی مطالعه شده تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 2. Mean (±SE) and statistical information for generations of the studied cross normal (N) and drought stress (S) conditions

صفت	سایت	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	BC _{1.1}	BC _{1.2}	میانگین	CV%	P value
Trait	Site							Mean		
وزن بونه (گرم)	N	40.42 ^{ab} ±1.76	28.14 ^d ±2.53	43.50 ^a ±2.45	34.47 ^c ±2.40	37.54 ^{bc} ±0.90	38.75 ^{abc} ±0.69	34.17	3.36	**
Plant weight (g)	S	40.06 ^{ab} ±2.74	30.90 ^a ±1.21	47.38 ^a ±1.68	38.41 ^b ±1.43	42.57 ^{ab} ±2.17	39.18 ^b ±3.78	37.46	4.12	**
تعداد سنبله در بونه	N	8.60 ^a ±0.47	6.42 ^b ±0.51	7.84 ^{ab} ±0.53	6.84 ^{bc} ±0.18	7.43 ^{abc} ±0.11	7.58 ^{abc} ±0.12	7.26	18.73	*
Number of spike per plant	S	10.01 ^a ±0.81	6.80 ^b ±0.61	9.41 ^{ab} ±0.57	8.04 ^{abc} ±0.23	8.61 ^{abc} ±0.57	7.45 ^{bc} ±0.62	8.00	25.37	*
وزن سنبله‌ها در بونه (گرم)	N	26.24 ^a ±1.17	17.66 ^b ±1.63	27.75 ^{ab} ±2.23	21.42 ^{bc} ±1.80	24.93 ^{abc} ±0.46	25.14 ^{abc} ±0.47	21.39	5.44	**
Weight of spikes per plant (g)	S	24.92 ^a ±1.31	18.95 ^b ±1.22	28.82 ^a ±1.28	22.72 ^b ±0.51	26.71 ^{ab} ±1.34	24.09 ^{ab} ±2.22	23.26	6.01	**
عسکردانه در بونه (گرم)	N	20.00 ^a ±1.05	14.05 ^b ±1.33	21.76 ^a ±1.86	16.72 ^b ±1.34	19.38 ^{ab} ±0.38	20.07 ^a ±0.36	16.90	7.01	**
Kernel yield per plant (g)	S	17.76 ^b ±0.68	15.09 ^b ±1.04	22.69 ^a ±1.05	17.51 ^b ±0.26	20.36 ^{ab} ±0.90	19.13 ^b ±1.73	18.10	7.34	**
وزن صند دانه (گرم)	N	4.10 ^a ±0.17	3.74 ^b ±0.07	4.18 ^a ±0.04	4.06 ^a ±0.04	4.02 ^{ab} ±0.07	4.04 ^a ±0.07	4.04	44.63	ns
100 kernel weight (g)	S	3.28 ^b ±0.14	3.44 ^{bc} ±0.05	3.77 ^a ±0.03	3.58 ^{ab} ±0.07	3.85 ^a ±0.11	3.79 ^a ±0.04	3.67	45.21	**
ارتفاع بونه (سانتی‌متر)	N	92.44 ^a ±2.32	77.35 ^b ±3.04	90.21 ^a ±3.01	87.44 ^b ±3.04	88.82 ^a ±0.81	77.94 ^a ±2.04	86.01	2.18	**
Plant height (cm)	S	94.88 ^a ±3.74	84.51 ^b ±4.33	96.11 ^{ab} ±3.19	99.59 ^a ±3.97	92.10 ^{ab} ±4.96	89.40 ^{ab} ±1.59	92.17	2.84	ns
طول پدانکل (سانتی‌متر)	N	37.34 ^a ±1.31	28.84 ^b ±2.12	37.06 ^a ±0.90	34.48 ^b ±0.82	35.83 ^a ±1.17	30.84 ^b ±1.29	34.94	4.07	**
Peduncle length (cm)	S	38.27 ^{ab} ±0.41	33.48 ^b ±1.72	38.16 ^{ab} ±0.95	39.82 ^a ±1.43	39.34 ^a ±1.86	35.43 ^{bc} ±1.52	37.50	2.99	**
طول سنبله (سانتی‌متر)	N	11.20 ^{ab} ±0.18	9.63 ^b ±0.16	11.50 ^a ±0.26	10.75 ^b ±0.06	11.25 ^{ab} ±0.18	10.54 ^b ±0.12	10.99	12.54	**
Spike length (cm)	S	11.84 ^a ±0.36	10.45 ^b ±0.53	11.94 ^a ±0.05	10.92 ^b ±0.39	11.06 ^{ab} ±0.31	11.22 ^{ab} ±0.25	11.28	16.05	ns
قطر ساقه (میلی‌متر)	N	4.25 ^a ±0.03	4.50 ^a ±0.13	4.49 ^a ±0.07	4.38 ^a ±0.06	4.29 ^a ±0.11	4.45 ^a ±0.13	4.38	29.12	ns
Stem diameter (mm)	S	4.41 ^a ±0.19	4.81 ^a ±0.22	4.70 ^a ±0.22	4.67 ^a ±0.06	4.47 ^a ±0.10	4.63 ^a ±0.08	4.61	44.29	ns
طول ریشک (سانتی‌متر)	N	8.42 ^a ±0.20	0.73 ^b ±0.19	2.72 ^b ±0.17	4.82 ^b ±0.39	6.05 ^b ±0.28	1.66 ^b ±0.17	1.59	64.15	**
Awn length (cm)	S	8.38 ^a ±0.23	1.15 ^b ±0.03	1.87 ^{cd} ±0.13	2.78 ^b ±0.36	5.78 ^b ±0.63	1.60 ^{cd} ±0.38	1.59	103.22	**
وزن سنبله (گرم)	N	4.11 ^{ab} ±0.24	3.30 ^b ±0.12	4.47 ^a ±0.15	3.96 ^b ±0.23	4.28 ^{ab} ±0.01	4.15 ^{ab} ±0.03	4.07	27.04	**
Spike weight (g)	S	4.10 ^a ±0.12	3.45 ^b ±0.14	4.16 ^a ±0.25	3.69 ^b ±0.05	4.05 ^a ±0.07	4.26 ^a ±0.07	3.98	26.08	**
تعداد سنبله در سنبله	N	22.14 ^a ±0.00	23.74 ^b ±0.64	24.35 ^{ab} ±0.45	23.69 ^b ±0.12	23.41 ^a ±0.28	24.95 ^a ±0.26	23.58	4.12	**
Number of spikelet per spike	S	22.44 ^a ±0.18	25.02 ^a ±0.22	24.84 ^a ±0.43	23.69 ^b ±0.23	22.93 ^a ±0.04	24.94 ^a ±0.24	23.90	3.67	**
تعداد دانه‌ها در سنبله	N	78.46 ^{ab} ±1.14	69.91 ^c ±3.17	85.26 ^a ±2.66	77.48 ^b ±4.10	83.01 ^{ab} ±1.92	80.87 ^{ab} ±2.14	79.08	1.74	ns
وزن دانه‌ها در سنبله (گرم)	S	86.77 ^{ab} ±0.98	75.01 ^c ±0.282	86.82 ^{ab} ±4.72	79.41 ^b ±1.57	82.31 ^{ab} ±1.01	89.69 ^a ±2.00	82.99	1.43	**
Number of kernels per plant	N	3.13 ^a ±0.19	2.64 ^b ±0.15	3.49 ^a ±0.15	3.17 ^a ±0.15	3.34 ^a ±0.02	3.28 ^a ±0.07	3.18	40.27	*
وزن دانه‌ها در سنبله (گرم)	S	2.98 ^{bc} ±0.12	2.70 ^d ±0.12	3.27 ^{ab} ±0.19	2.85 ^c ±0.06	3.11 ^{abc} ±0.05	3.37 ^a ±0.06	3.02	39.19	**
Weight of kernels per spike (g)	N	6.55 ^a ±0.09	6.06 ^b ±0.04	6.46 ^a ±0.02	6.45 ^a ±0.05	6.60 ^a ±0.09	6.50 ^a ±0.06	6.47	25.24	**
طول دانه (میلی‌متر)	S	6.51 ^a ±0.07	6.20 ^b ±0.04	6.49 ^a ±0.06	6.41 ^b ±0.02	6.73 ^a ±0.07	6.46 ^b ±0.05	6.46	20.87	**
Kernel length (mm)										

ns، * and **: Non significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively; Means in each column with similar letter are not significantly different (Duncan's multiple range test, P < 0.05).

ns، * و **: غیربزرگ‌تر از 5% و 1% احتمال دار و معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد، میانگین‌های هر دو ستون، فاقد تفاوت معنی‌دار بر اساس آزمون دانکن (P < 0.05) هستند.

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 \times غالبیت برای صفات تعداد سنبله در بوته، وزن صد دانه، وزن سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله در شرایط تنش و برای صفت طول دانه تحت هر دو شرایط نرمال و تنش مخالف هم بود که نشان‌دهنده وجود اپیستازی دوگانه^۱ (مضاعف) در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد. اپیستازی مضاعف معمولاً با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن (کاهش واریانس خانواده‌ها و جمعیت‌های درحال تفرق)، موجب اختلال در فرآیند گزینش می‌گردد و بنابراین بهتر است انتخاب تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی به تأخیر انداخته شود (Mather, 1967; Mather and Jinks, 1982). برای اغلب صفات (به‌جز تعداد سنبله در بوته در شرایط نرمال و تعداد سنبلچه در سنبله در شرایط تنش) که اپیستازی افزایشی \times غالبیت در کنترل آن‌ها نقش داشت، این اثر (اپیستازی افزایشی \times غالبیت) معنی‌دار نشد (جدول ۴) که ممکن است به دلیل خنثی شدن اثرهای مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد (Shayan *et al.*, 2019). امکان تثبیت اپیستازی افزایشی \times غالبیت از طریق گزینش در نسل‌های اولیه در حال تفرق وجود ندارد (Shayan *et al.*, 2017).

برآوردهای بالای وراثت‌پذیری عمومی برای ارتفاع بوته در شرایط نرمال و برای صفات طول پدانکل و طول ریشک تحت هر دو شرایط (جدول ۵) حاکی از این است که اثرهای غالبیت دارای نقش بیشتری در تبیین این صفات داشته و بنابراین می‌توان از طریق تولید واریته‌های هیبرید، بهره‌برداری لازم را به‌عمل آورد (Molaei *et al.*, 2017). اختلاف کم وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات ارتفاع بوته، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله در شرایط نرمال و صفات وزن بوته، طول ریشک و طول دانه در شرایط تنش نشان‌دهنده این است که واریانس افزایشی بخش اعظم واریانس ژنتیکی را تشکیل می‌دهد (جدول ۵).

تحلیل‌های ژنتیکی: آزمون‌های کفایت مدل افزایشی-غالبیت و تجزیه ژنتیکی برای صفاتی که تفاوت بین نسل‌ها بر اساس تجزیه واریانس وزنی معنی‌دار نشد، انجام نگرفت. برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله در شرایط نرمال، برای صفات وزن بوته، وزن سنبله‌ها در بوته و عملکرد دانه در بوته در شرایط تنش و برای صفت طول پدانکل تحت هر دو شرایط، علی‌رغم معنی‌دار شدن برخی از آزمون‌های مقیاس انفرادی در سطح احتمال پنج درصد، مقدار کای‌اسکوئر آزمون مقیاس مشترک کاوالی (χ^2) معنی‌دار نشد که بیانگر کفایت مدل ساده افزایشی-غالبیت (شامل میانگین، اثر افزایشی و اثر غالبیت) و عدم وجود اثرات متقابل غیرآلی در تبیین وراثت این صفات بود (جدول ۳). با توجه به اینکه آزمون مقیاس مشترک از اطلاعات هر شش نسل جهت تعیین کفایت و یا عدم کفایت این مدل استفاده می‌کند، نتایج این آزمون ملاک عمل قرار گرفت (Mather and Jinks, 1977). بر اساس نتایج حاصل از برآورد اثرات مختلف ژنی، پارامتر اثر میانگین (m) برای اغلب صفات مطالعه شده بسیار معنی‌دار بود که نشان‌دهنده وجود ژن‌های مشترک بین دو والد و کمی بودن وراثت صفات می‌باشد (Amiri *et al.*, 2020). مقدار R^2 برای همه صفات و تحت هر دو شرایط بزرگتر از ۰/۸۳ بود که بیانگر توجیه تنوع فنوتیپی توسط مدل مربوطه می‌باشد. بر اساس نتایج تجزیه واریانس حاصل از روش رگرسیون، سهم نسبی (به‌صورت درصد مجموع مربعات نسل) اثرات ژنی تثبیت‌پذیر برای ارتفاع بوته در شرایط نرمال و برای صفات تعداد سنبله در بوته، طول ریشک و تعداد سنبلچه در سنبله تحت هر دو شرایط نرمال و تنش بیش از سه برابر اثرات ژنی غیرتثبیت‌پذیر بود (جدول ۴). علامت مخالف اثر افزایشی و اپیستازی افزایشی \times افزایشی برای صفات وزن بوته، تعداد سنبله در بوته و عملکرد دانه در بوته در شرایط نرمال و صفات وزن سنبله، تعداد دانه‌ها در سنبله، وزن دانه‌ها در سنبله و طول دانه در شرایط تنش، نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر

شرایط نرمال بود که می‌تواند به‌علت زیادتر بودن تنوع ژنتیکی در نسل‌های در حال تفکیک و یا احتمال بروز برخی ژن‌ها در شرایط تنش خشکی باشد. این نتایج با نتایج مطالعه اسدی و همکاران (Asadi *et al.*, 2019) روی گندم مطابقت دارد. در شرایط نرمال برای صفات تعداد سنبله در بوته، ارتفاع بوته، طول ریشک، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله و در شرایط تنش نیز برای تمامی صفات بجز طول پدانکل، واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بود (جدول ۶) و حاکی از آن است که تولید لاین‌های خالص برای رسیدن به اهداف به‌نژادی مدنظر در این صفات ممکن است نسبت به تولید ارقام هیبرید، مؤثرتر باشد (Shayan *et al.*, 2017).

اهمیت وراثت‌پذیری خصوصی به این دلیل است که اصلاح گندم اغلب با روش‌های گزینش بعد از دورگ‌گیری انجام می‌شود و در انتقال ارزش‌ها از والدین به نتاج، اثرات افزایشی مؤثر می‌باشند. بنابراین محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی صفات، قبل از انجام گزینش بسیار اهمیت دارد (Asadi *et al.*, 2019). برای صفات تعداد سنبله در بوته، طول سنبله و طول ریشک تحت شرایط نرمال و صفات تعداد سنبله در بوته، عملکرد دانه در بوته، وزن صد دانه، وزن سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه‌ها در سنبله و وزن دانه‌ها در سنبله تحت شرایط تنش، برآورد صحیح و نااریبی از وراثت‌پذیری خصوصی به‌دست نیامد (جدول ۵). وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای همه صفات در شرایط تنش بیشتر از

جدول ۳- آزمون‌های بررسی کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 3. The simple additive-dominance model adequacy testing for the studied traits under normal (N) and drought stress (S) conditions

صفت	Trait	سایت Site	آزمون‌های مقیاس انفرادی Scaling test				آزمون کای اسکوئر χ^2
			A	B	C	D	
وزن بوته	Plant weight	N	-10.21 [*] ±4.10	4.69±4.30	-19.61 ^{**} ±7.05	-7.05±3.71	14.95 ^{**}
		S	-2.88±4.77	-0.21±4.31	-14.13±7.96	-5.52±4.14	3.42
تعداد سنبله در بوته	Number of spike per plant	N	-2.18 ^{**} ±0.72	0.27±0.74	-4.07 ^{**} ±1.23	-1.08±0.56	18.23 ^{**}
		S	-1.83±0.93	-2.01 [*] ±0.78	-3.93 ^{**} ±1.44	-0.05±0.70	11.00 [*]
وزن سنبله‌ها در بوته	Weight of spikes per plant	N	-5.62 [*] ±2.79	3.72±2.90	-14.25 ^{**} ±4.66	-6.17 [*] ±2.43	16.10 ^{**}
		S	-0.86±3.07	0.74±2.68	-11.91 [*] ±4.83	-5.90 [*] ±2.47	7.79
عملکرد دانه در بوته	Kernel yield per plant	N	-4.26±2.18	3.24±2.35	-11.58 ^{**} ±3.72	-5.28 ^{**} ±1.94	16.90 ^{**}
		S	0.12±2.29	0.73±2.12	-8.93 [*] ±3.85	-4.89 [*] ±1.94	7.49
وزن صد دانه	Hundred kernel weight	N	-	-	-	-	-
		S	0.47 ^{**} ±0.13	0.31 [*] ±0.14	-0.20±0.24	-0.49 ^{**} ±0.13	21.57 ^{**}
ارتفاع بوته	Plant height	N	-3.96±4.09	-8.62 [*] ±4.03	3.64±7.67	8.11 [*] ±4.13	6.34
		S	-	-	-	-	-
طول پدانکل	Peduncle length	N	-1.51±2.58	-3.13±2.58	-1.33±4.03	1.66±2.15	1.77
		S	1.67±2.44	0.26±2.57	8.74 [*] ±4.19	3.40±2.49	4.56
طول سنبله	Spike length	N	-0.41±0.34	-0.31±0.44	-1.32±0.67	-0.30±0.30	4.01
		S	-	-	-	-	-
طول ریشک	Awn length	N	1.14±0.89	-0.25±0.37	4.43 ^{**} ±1.40	1.77 [*] ±0.82	12.52 ^{**}
		S	1.50±0.90	0.80 [*] ±0.33	-1.65±1.28	-1.98 ^{**} ±0.76	11.14 [*]
وزن سنبله	Spike weight	N	-0.15±0.33	0.44±0.33	-0.35±0.54	-0.32±0.27	3.46
		S	-0.21±0.28	0.75 [*] ±0.31	-1.36 ^{**} ±0.52	-0.95 ^{**} ±0.26	20.78 ^{**}
تعداد سنبلچه در سنبله	Number of spikelet per spike	N	0.29±0.64	1.34±0.70	-0.19±1.15	-0.92±0.56	4.92
		S	-1.96 ^{**} ±0.67	0.01±0.61	-3.56 ^{**} ±1.14	-0.81±0.57	16.53 ^{**}
تعداد دانه‌ها در سنبله	Number of kernels per plant	N	-	-	-	-	-
		S	-11.74 [*] ±5.22	10.49±5.43	-24.59 [*] ±9.96	-11.67 [*] ±4.86	19.96 ^{**}
وزن دانه‌ها در سنبله	Weight of kernels per spike	N	-0.09±0.26	0.28±0.27	-0.24±0.45	-0.21±0.23	2.08
		S	-0.04±0.23	0.64 ^{**} ±0.24	-0.94 [*] ±0.41	-0.78 ^{**} ±0.21	19.01 ^{**}
طول دانه	Kernel length	N	0.12±0.11	0.47 ^{**} ±0.12	0.24±0.19	-0.18±0.10	15.63 ^{**}
		S	0.45 ^{**} ±0.12	0.18±0.10	-0.15±0.18	-0.39 ^{**} ±0.10	22.27 ^{**}

* 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.

جدول ۴- تجزیه رگرسیون چندمتغیره جهت برآورد اثرات ژنی (± خطای استاندارد) و سهم نسبی (به صورت درصد مجموع مربعات نسل) آن‌ها برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی (Table 4. Multivariate regression analysis for estimating type of gene effects (± SE) and their relative contribution (as a percentage sum of squares of generation) for the studied traits under normal (N) and drought stress (S) conditions)

صفت	Trait	سایت	میانگین (m)	پارامتر ژنتیکی						میانگین مربعات		R ²		
				افزایشی [d]	افزایشی [h]	افزایشی [i]	افزایشی [j]	خالصیت [l]	خالصیت [m]	نوع	سهم نسبی (%)		مدل	باقیمانده
وزن بوته	Plant weight	N	24.88±2.34	-6.98±0.74	20.57±3.33	9.43±2.48	14.61±3.77	-	-	66.71	33.29	23.41	0.31	0.99
تعداد سنبله در بوته	Number of spike per plant	S	35.73±1.21	-4.48±1.19	10.78±2.35	2.04±0.07	2.45±0.11	-	-	49.76	50.24	23.84*	1.14	0.93
وزن سنبله‌ها در بوته	Weight of spikes per plant	S	8.83±0.04	-1.47±0.03	3.47±0.14	-	3.91±0.14	Duplicate	-	76.81	23.19	8.52*	0.01	0.99
عملکرد دانه در بوته	Kernel yield per plant	N	21.34±1.46	-4.63±1.55	6.16±3.03	-	8.54±8.08	-	-	69.84	30.16	32.50	5.16	0.90
وزن صد دانه	Hundred kernel weight	S	11.56±2.62	-3.44±0.79	12.09±3.81	5.50±2.75	7.05±4.18	-	-	49.77	50.23	24.02*	2.60	0.86
ارتفاع بوته	Plant height	N	16.07±0.86	-1.42±0.84	6.51±1.74	-	-	-	-	18.57	81.43	21.46*	2.50	0.85
طول پداندکل	Peduncle length	N	2.43±0.23	0.04±0.04	3.12±0.56	0.98±0.23	-	-1.77±0.35	Duplicate	2.30	97.70	12.34	0.79	0.98
طول سنبله	Spike length	N	85.52±0.99	-8.07±1.33	-	-	-	-	-	100.00	0.00	95.12**	2.57	0.90
طول ریشک	Awn length	S	32.40±0.53	-4.16±0.53	3.72±0.89	-	-	-	-	73.32	26.68	19.43**	0.59	0.96
وزن سنبله	Spike weight	S	38.90±0.68	-2.70±0.70	2.98±1.07	-	-	-	-	64.35	35.65	16.56*	1.52	0.88
تعداد سنبله در سنبله	Number of spikelet per spike	N	10.28±0.14	-0.82±0.13	1.22±0.26	-	-	-	-	58.79	42.11	34.38*	1.34	0.94
تعداد دانه در سنبله	Number of kernels per plant	S	4.73±0.20	-3.70±0.20	-1.91±0.38	-	-	-	-	92.38	7.62	697.41**	4.17	0.99
وزن دانه در سنبله	Weight of kernels per spike	S	4.71±0.21	-3.56±0.21	-2.76±0.34	-	-	-	-	76.61	23.39	537.92**	3.71	0.99
طول دانه	Kernel length	N	3.74±0.09	-0.37±0.09	0.80±0.18	1.90±0.52	0.95±0.37	-2.44±0.83	Duplicate	38.61	61.39	19.06*	1.15	0.92
		S	1.92±0.53	-0.25±0.09	4.78±1.29	-	-	-	-	27.43	72.57	5.52	0.00	1.00
		N	23.22±0.24	1.10±0.23	1.37±0.46	1.79±0.11	1.95±0.15	-	-	81.18	18.82	38.84*	1.64	0.94
		S	21.95±0.10	1.15±0.04	3.25±0.14	-	-	-	-	82.60	17.40	25.08*	0.03	0.99
		N	72.17±6.70	-3.88±2.19	17.81±9.63	11.19±7.13	22.19±9.44	-	-	37.88	62.12	5.08	2.10	0.91
		S	2.93±0.06	-0.21±0.06	0.66±0.11	-	-	-	-	16.93	83.07	14.03*	0.69	0.93
		N	1.38±1.00	-0.01±0.14	4.00±2.45	1.51±0.99	-	-2.04±1.56	Duplicate	13.79	86.21	7.07	5.66	0.83
		S	6.34±0.07	-0.24±0.07	0.54±0.28	0.36±0.27	-0.44±0.27	Duplicate	60.79	39.21	9.55	3.03	0.93	
		N	5.67±0.36	-0.19±0.06	2.13±0.90	0.72±0.35	-1.28±0.57	Duplicate	56.76	43.24	15.00	3.63	0.94	

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively

جدول ۵- وراثت‌پذیری و هتروزیس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 5. Heritability and heterosis for the studied traits under normal (N) and drought stress (S) conditions

صفت	Trait	سایت	وراثت‌پذیری عمومی (h^2_b)				h^2_n	H_{MP}	$H\bar{p}_i$	
			a	b	c	d				میانگین (Mean)
وزن بوته	Plant weight	N	0.71	0.36	0.62	0.52	0.55	0.21	31.76**	9.55
		S	0.71	0.59	0.67	0.64	0.66	0.65	31.99**	16.42*
تعداد سنبله در بوته	Number of spike per plant	N	0.36	-0.24	0.20	0.05	0.09	-	7.36	-6.06
		S	0.37	0.45	0.40	0.40	0.41	-	4.99	-9.75
وزن سنبله‌ها در بوته	Weight of spikes per plant	N	0.70	0.23	0.59	0.44	0.49	0.03	34.14**	9.78
		S	0.65	0.45	0.59	0.55	0.56	0.42	35.15**	17.83*
عملکرد دانه در بوته	Kernel yield per plant	N	0.70	0.21	0.59	0.44	0.49	0.05	36.58**	13.80*
		S	0.69	0.46	0.63	0.58	0.59	-	43.02**	30.88**
وزن صد دانه	Hundred kernel weight	N	-	-	-	-	-	-	-	-
		S	0.47	0.83	0.63	0.65	0.64	-	10.89**	8.66**
ارتفاع بوته	Plant height	N	0.84	0.63	0.79	0.73	0.75	0.73	5.08*	-3.96
		S	-	-	-	-	-	-	-	-
طول پدانکل	Peduncle length	N	0.48	0.63	0.54	0.53	0.84	0.31	11.20**	-0.44
		S	0.80	0.89	0.83	0.84	0.84	0.55	8.30**	0.81
طول سنبله	Spike length	N	0.24	-0.08	0.15	0.04	0.09	-	13.20**	5.05*
		S	-	-	-	-	-	-	-	-
طول ریشک	Awn length	N	0.95	0.91	0.94	0.93	0.93	-	-41.39**	-67.03**
		S	0.97	0.94	0.96	0.93	0.95	0.87	-61.52**	-78.10**
وزن سنبله	Spike weight	N	0.52	0.21	0.43	0.36	0.38	0.02	21.82**	9.26*
		S	0.67	0.53	0.63	0.58	0.60	-	11.47**	4.73
تعداد سنبلچه در سنبله	Number of spikelet per spike	N	0.50	0.23	0.42	0.32	0.37	0.34	5.86**	1.76
		S	0.61	0.57	0.59	0.58	0.59	-	6.15**	1.26
تعداد دانه‌ها در سنبله	Number of kernels per plant	N	-	-	-	-	-	-	-	-
		S	0.73	0.50	0.67	0.60	0.62	-	6.85	1.85
وزن دانه‌ها در سنبله	Weight of kernels per spike	N	0.57	0.29	0.49	0.42	0.44	0.44	22.88**	13.33**
		S	0.71	0.54	0.66	0.62	0.63	0.63	16.34**	13.28**
طول دانه	Kernel length	N	0.41	0.52	0.45	0.43	0.45	0.45	1.58	-2.10*
		S	0.50	0.65	0.56	0.58	0.57	0.57	2.08*	-0.45

a: Mahmud and Kramer, 1951; b: Burton, 1951; c: Weber and Moorthy, 1952; d: Kearsy and Pooni, 1996; h^2_n : Warner, 1952.* 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)

جدول ۶- برآورد اجزای واریانس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

Table 6. The estimation of genetic variance components for the studied traits under normal (N) and drought stress (S) conditions

سایت Site	صفت Trait	واریانس محیطی Ew	واریانس افزایشی D	واریانس غالبیت H	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت F	نسبت غالبیت $\sqrt{H/D}$	انحرافات غالبیت $F/\sqrt{D \times H}$	
نرمال Normal	وزن بوته	Plant weight	68.45	60.90	174.36	38.55	1.69	0.37
	تعداد سنبله در بوته	Number of spike per plant	3.01	0.63	-0.60	0.76	-	-
	وزن سنبله‌ها در بوته	Weight of spikes per plant	32.55	3.67	96.56	16.77	5.13	0.89
	عملکرد دانه در بوته	Kernel yield per plant	20.77	3.55	59.03	13.56	4.08	0.94
	ارتفاع بوته	Plant height	54.11	296.31	-2.48	-13.68	-	-
	طول پدانکل	Peduncle length	23.12	30.56	42.53	4.84	1.18	0.13
	طول سنبله	Spike length	0.93	0.85	-1.53	0.50	-	-
	طول ریشک	Awn length	0.58	15.55	-0.21	-6.72	-	-
	وزن سنبله	Spike weight	0.48	0.04	0.99	-0.03	5.21	-0.16
	تعداد سنبلچه در سنبله	Number of spikelet per spike	2.27	2.29	-0.24	-0.11	-	-
تنش Stress	وزن بوته	Plant weight	80.01	293.11	-7.49	-32.21	-	-
	تعداد سنبله در بوته	Number of spike per plant	3.70	6.55	-3.32	-1.97	-	-
	وزن سنبله‌ها در بوته	Weight of spikes per plant	34.00	63.15	37.28	-21.2	0.77	-0.44
	عملکرد دانه در بوته	Kernel yield per plant	20.58	58.36	-4.81	-8.58	-	-
	وزن صد دانه	Hundred kernel weight	0.08	0.39	-0.19	0.01	-	-
	طول پدانکل	Peduncle length	12.45	87.47	91.52	4.82	1.02	0.05
	طول ریشک	Awn length	0.54	14.22	2.00	-7.37	0.37	-1.38
	وزن سنبله	Spike weight	0.38	1.28	-0.50	-0.02	-	-
	تعداد سنبلچه در سنبله	Number of spikelet per spike	1.83	6.73	-3.26	-1.36	-	-
	تعداد دانه‌ها در سنبله	Number of kernels per plant	132.45	592.70	-384.93	-23.80	-	-
وزن دانه‌ها در سنبله	Weight of kernels per spike	0.22	0.86	-0.29	0.04	-	-	
طول دانه	Kernel length	0.05	0.10	0.05	-0.05	0.67	-0.69	

شدن مقدار عددی پارامتر $F/\sqrt{D} \times H$ از یک بیانگر وجود تفاوت در اثر ژن‌های واقع در مقرهای ژنی مختلف از نظر علامت و بزرگی است.

تعداد سنبله در بوته: در شرایط نرمال، مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی \times غالبیت در شرایط تنش مدل چهار پارامتری مسئول وراثت این صفت بودند (جدول ۴). وجود اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار تحت هر دو شرایط، حاکی از این واقعیت است که در کنترل تعداد سنبله در بوته به تناسب، هر دو نوع اثرات ژنتیکی نقش دارند که در این میان اثر غالبیت مؤثرتر بود. اسدی و همکاران (Asadi et al., 2019) ابراز داشتند که اثرات غالبیت نقش بارزتری در وراثت تعداد سنبله در بوته داشته و بنابراین استفاده از گزینش در نسل‌های بعدی را مفیدتر دانستند. علامت اثر غالبیت در دو شرایط متفاوت بود؛ به‌طوری که علامت مثبت در شرایط نرمال نشان از غالبیت نسبی در جهت افزایش و علامت منفی در شرایط تنش حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش تعداد سنبله در بوته است. اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار شد. این اثر از نظر به‌نژادی دارای اهمیت است زیرا نشان‌دهنده امکان بهبود صفت از طریق گزینش می‌باشد (Asadi et al., 2019). وراثت‌پذیری عمومی در شرایط نرمال برابر ۰/۰۹ و در شرایط تنش برابر ۰/۴۱ بود. در هر دو شرایط، هیچ‌کدام از دو نوع هتروزیس معنی‌دار نشد (جدول ۵).

وزن سنبله‌ها در بوته: مدل چهار پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی \times غالبیت در شرایط نرمال و مدل ساده افزایشی-غالبیت در شرایط تنش برازش مناسبی در کنترل وراثت این صفت داشتند (جدول ۴). در هر دو شرایط اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود. بنابراین، اثر غالبیت در جهت افزایش و اثر افزایشی در جهت کاهش وزن سنبله‌ها در بوته عمل نمودند. وراثت‌پذیری عمومی در هر دو شرایط

وزن بوته: در شرایط نرمال رطوبتی، بهترین مدل توجیه‌کننده تغییرات وزن بوته، مدل پنج پارامتری شامل میانگین، افزایشی، غالبیت، اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اپیستازی افزایشی \times غالبیت بود (جدول ۴). در هر دو شرایط نرمال و تنش، اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود. از این‌رو اثرهای افزایشی در جهت کاهش و اثرهای غالبیت در جهت افزایش وزن بوته عمل کردند و اثرهای غالبیت تأثیر بیشتری داشتند. احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2007) گزارش دادند که اثر غالبیت نقش اصلی را در وراثت وزن بوته در گندم دارد. در شرایط نرمال، میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت به‌ترتیب برابر با ۰/۵۵ و ۰/۲۱ و در شرایط تنش به‌ترتیب برابر با ۰/۶۶ و ۰/۶۵ بود (جدول ۵). درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین تحت هر دو شرایط، مثبت و بسیار معنی‌دار بود اما درصد هتروزیس نسبت به والد برتر فقط در شرایط تنش مثبت و معنی‌دار شد. مقادیر برآورد شده اجزای تنوع برای وزن بوته در جدول ۶ آمده است. علامت منفی F در شرایط تنش نشان داد که ژن‌های مسئول وزن بوته در جهت کاهش آن نقش داشتند. به عبارت دیگر، ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار کمتری را از نظر صفت وزن بوته دارد و ژن‌های مغلوب اکثراً در والدی هستند که وزن بوته بیشتری دارند. همچنین، $D > H$ است و بنابراین، تفاوت هموزیگوت‌ها بیشتر از انحراف هتروزیگوت‌ها از میانگین دو هموزیگوت بوده و در نتیجه بهبود صفت از طریق روش‌های به‌نژادی کلاسیک مانند روش توده‌ای نیز امکان‌پذیر است. علاوه‌براین، بزرگتر بودن واریانس افزایشی (D) نسبت به اثرهای افزایشی (d) بیانگر این است که ژن‌های کنترل‌کننده این صفت به صورت پراکنده هستند و این امر سبب کوچک‌تر شدن اثرهای افزایشی نسبت به واریانس افزایشی شده است. متفاوت بودن مقدار پارامتر $F/\sqrt{D} \times H$ از یک در شرایط نرمال نشان می‌دهد که انحراف‌های غالبیت از یک مکان به مکان دیگر متفاوت است. به عبارت دیگر کوچک‌تر

افزایشی \times افزایشی نسبت به اثر غالبیت، نشان‌دهنده امکان بهبود این صفت در نسل‌های پیشرفته است (Zabet *et al.*, 2017). احمدی و همکاران (Ahmadi *et al.*, 2007) گزارش دادند که اثر غالبیت نقش اصلی را در وراثت عملکرد دانه گندم دارد. در بررسی وراثت عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان نشان داده شد که گزینش برای عملکرد دانه به دلیل اثرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته مؤثر خواهد بود (Erkul *et al.*, 2010). در مطالعات انجام شده روی گندم نشان داده شده است عمل اپیستازی ژن بر کنترل عملکرد دانه نقش دارد (Shayan *et al.*, 2019). اگرچه وراثت‌پذیری عمومی تحت هر دو شرایط نرمال (۰/۴۹) و تنش (۰/۵۹) مقادیر متوسط و وراثت‌پذیری خصوصی مقادیر پایین (۰/۰۵) برآورد گردید، اما هر دو نوع هتروزیس در هر دو شرایط مثبت و اغلب بسیار معنی‌دار گردید (جدول ۵). تفاوت زیاد بین برآودهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این صفت نشان‌دهنده سهم بیشتر اثر غالبیت است. در شرایط نرمال، $D < H$ بود که حاکی از بیشتر بودن سهم واریانس غالبیت نسبت به افزایشی بوده و در نتیجه در صورت فراهم شدن شرایط تولید واریته هیبرید، بهبود صفت از طریق به‌دست آوردن هیبرید امکان‌پذیر خواهد بود. علامت F مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار بیشتری را از نظر صفت اندازه‌گیری شده دارد و ژن‌های مغلوب اکثراً در والدی هستند که مقدار کمتری از آن صفت را دارد. پارامتر $\sqrt{H/D}$ از یک بیشتر بود که نشان‌دهنده فوق‌غالبیت است. در این تلاقی مقدار عددی پارامتر $F/\sqrt{D \times H}$ از یک کوچکتر برآورد گردید (جدول ۶) که نشان‌دهنده متفاوت بودن ژن‌های مسئول کنترل این صفت از نظر بزرگی و علامت در مکان‌های گوناگون ژنی می‌باشد. پارامتر D (مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی)، مجموع مربعات انحراف دو هموزیگوت از نقطه میانی والدین در مکان ژنی مورد نظر را نشان می‌دهد، این نوع از واریانس قابل تثبیت است. اما پارامتر H (مقدار واریانس غالبیت)،

نرمال (۰/۴۹) و تنش (۰/۵۶) مقادیری متوسط برآورد گردید اما وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط نرمال و تنش به‌ترتیب برابر با ۰/۰۳ و ۰/۴۲ بود (جدول ۵). درصد هتروزیس نسبت به متوسط والدین در هر دو شرایط مثبت و معنی‌دار (سطح احتمال یک درصد) برآورد گردید. هتروزیس نسبت به والد برتر فقط در شرایط تنش مثبت و معنی‌دار بود. در شرایط نرمال، مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی (D) کوچکتر از مقدار واریانس غالبیت (H) بود که نشان می‌دهد سهم واریانس غالبیت بیشتر از افزایشی بوده و در نتیجه بهبود صفت از طریق آمیزش‌های دو والدینی و به‌دست آوردن هیبرید (در صورت فراهم شدن شرایط تولید واریته هیبرید) امکان‌پذیر خواهد بود. در شرایط نرمال، پارامتر $\sqrt{H/D}$ از یک بیشتر بود (جدول ۶) که نشان‌دهنده فوق‌غالبیت و اهمیت اثر غالبیت ژنی و نیز توجیه‌کننده مقدار پایین وراثت‌پذیری خصوصی است. این مهم در جدول ۲ نیز نشان داده شد به‌طوری‌که میانگین نسل F_1 برای این صفت از هر دو والد بیشتر بود. در چنین شرایطی، بهتر است گزینش را به نسل‌های F_3 یا F_4 موکول کرد تا در اثر خودگشنی واریانس افزایشی و غیرافزایشی، به‌ترتیب افزایش و کاهش یابند (Shayan *et al.*, 2017). در شرایط تنش، علامت منفی F نشان داد که ژن‌های مسئول وزن سنبله‌ها در بوته در جهت کاهش آن نقش داشتند. پارامتر $\sqrt{H/D}$ از یک کمتر بود که نشان‌دهنده غالبیت نسبی به طرف والد بزرگتر (مروودشت) است و اهمیت بیشتر واریانس افزایشی را در این صفت نشان می‌دهد، بنابراین می‌توان گزینش را در نسل‌های اولیه انجام داد (جدول ۶).

عملکرد دانه در بوته: مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی \times غالبیت در شرایط نرمال و مدل ساده افزایشی-غالبیت در شرایط تنش بهترین برازش را برای تبیین وراثت عملکرد دانه در بوته داشتند (جدول ۴). تحت هر دو شرایط، اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود. کمتر بودن مجموع اثر افزایشی و اثر

در برآورد واریانس‌های ژنتیکی نسبت داد (Shayan *et al.*, 2019).

ارتفاع بوته: پس از بررسی مدل‌های مختلف در شرایط نرمال، مدل دو پارامتری شامل میانگین و اثر افزایشی از بهترین برازش برخوردار بود (جدول ۴). با توجه به نقش پررنگ اثر ژنی تثبیت‌پذیر، احتمالاً انتخاب در نسل‌های اولیه جمعیت اصلاحی با موفقیت همراه خواهد بود. شیخ و همکاران (Sheikh *et al.*, 2000) نشان دادند ارتفاع بوته در گندم نان توسط ژن‌هایی با اثر افزایشی کنترل می‌شود، بنابراین امکان اصلاح آن از طریق گزینش در نسل‌های اولیه وجود خواهد داشت. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی ارتفاع بوته در شرایط نرمال در این مطالعه به ترتیب ۰/۷۵ و ۰/۷۳ برآورد گردید. هتروزیس نسبت به متوسط والدین مثبت و معنی‌دار و نسبت به والد برتر، منفی و غیرمعنی‌دار شد (جدول ۵). در مطالعه‌ای، قابلیت وراثت‌پذیری عمومی برای ارتفاع بوته (۰/۷۵) نسبت به سایر صفات بیشترین مقدار را نشان داد که احتمالاً معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و همچنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در جامعه مورد نظر است (Golabadi *et al.*, 2008). مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی (D) بزرگ‌تر از مقدار واریانس غالبیت (H) بود و بنابراین گزینش در نسل‌های درحال تفرق و روش شجره‌ای برای بهبود این صفت پیشنهاد می‌گردد. علامت منفی F، نشان داد که ژن‌های مسئول ارتفاع بوته ممکن است در جهت کاهش آن نقش داشته باشند. به عبارت دیگر، ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار کمتری را از نظر صفت ارتفاع بوته دارد و ژن‌های مغلوب اکثراً در والدی هستند که ارتفاع بوته بیشتری دارند (جدول ۶).

طول پدانکل: تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی، مدل ساده افزایشی- غالبیت بهترین برازش را برای تبیین وراثت طول پدانکل داشت (جدول ۴). در هر دو شرایط، اثر افزایشی منفی ولی اثر غالبیت مثبت بود. برآوردهای بالای وراثت‌پذیری عمومی برای طول پدانکل تحت هر

مجموع مربعات انحراف هتروزیگوت در هر جایگاه ژنی از نقطه میانی والدین را نشان می‌دهد و غیرقابل تثبیت است. در شرایط تنش، مقدار $D > H$ بود. علاوه بر این، بزرگتر بودن واریانس افزایشی (D) نسبت به اثرهای افزایشی (d) بیانگر این است که ژن‌های کنترل‌کننده این صفت به صورت پراکنده هستند و این امر سبب کوچک‌تر شدن اثرهای افزایشی نسبت به واریانس افزایشی شده است.

وزن صد دانه: در شرایط تنش بهترین برازش از مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اثر اپیستازی غالبیت \times غالبیت مشاهده گردید (جدول ۴). اثرات غالبیت و افزایشی هر دو مثبت اما غیرمعنی‌دار بودند. اثر افزایشی کوچک برای صفات چندژنی (به طور مثال برای وزن صد دانه در این مطالعه) قابل پیش‌بینی است زیرا پارامترهایی که اثر ژن را مشخص می‌کنند، در واقع برآیند همه جایگاه‌های ژنی در حال تفرق هستند. بنابراین اثرهای افزایشی و اپیستازی افزایشی \times افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت بین والدین می‌باشند (Shayan *et al.*, 2019) که می‌تواند کوچکتر برآورد شوند (Mather and Jinks, 1982). نتایج مطالعه‌ای حاکی از عدم کفایت مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه وزن هزاردانه در چهار تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بود (Sultan *et al.*, 2011). وراثت‌پذیری عمومی برای این صفت در شرایط تنش، متوسط به بالا (۰/۶۴) بود. همچنین هر دو نوع هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر، مثبت و معنی‌دار شد (جدول ۵). واریانس افزایشی برای این صفت بیشتر از واریانس غالبیت برآورد گردید. تطابق نداشتن نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها با نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها برای برخی صفات از جمله وزن صد دانه در این مطالعه را می‌توان به خطای نمونه‌گیری، خشی شدن اثر ژن‌های مثبت و منفی مسئول غالبیت در اغلب مکان‌های ژنی و نیز نادیده گرفتن اثرهای متقابل غیر آلی

طول ریشک: تحت هر دو شرایط رطوبتی، اگرچه نتایج آزمون مقیاس مشترک حاکی از عدم کفایت مدل افزایشی- غالبیت در تبیین وراثت این صفت داشت اما پس از بررسی مدل‌های مختلف، بهترین برازش مربوط به مدل سه پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی و اثر غالبیت بود که نشان می‌دهد اثرات متقابل بین آلی نقش اثرگذاری در کنترل این صفت نداشتند (جدول ۴). رقم مرودشت دارای ریشک‌های معمولی اما رقم MV-17 دارای ریشک‌های (سیخک یا تیغک) بسیار کوتاه می‌باشد. علامت منفی اثر غالبیت و افزایشی تحت هر دو شرایط، نشان‌دهنده تمایل نتاج به سمت والد دارای طول ریشک کمتر (MV-17) بود. درانی‌نژاد و همکاران (Dorrani-Nejad *et al.*, 2017) در بررسی برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات زراعی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط کم‌آبی گزارش دادند که در کنترل صفت طول ریشک واریانس ژنتیکی افزایشی نقش بیشتری داشت، بنابراین در این صفت، گزینش در نسل‌های اولیه مؤثرتر خواهد بود. وراثت‌پذیری عمومی بالایی تحت هر دو شرایط نرمال (۰/۹۳) و تنش (۰/۹۵) برآورد گردید. همچنین وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط تنش، ۰/۸۷ بدست آمد (جدول ۵). مصطفوی و همکاران (Mostafavi *et al.*, 2004) نیز در آزمایش خود برای صفت طول ریشک وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۵) و خصوصی (۰/۷۱) بالایی گزارش کردند. همچنین، هر دو نوع هتروزیس در هر دو شرایط، منفی و بسیار معنی‌دار برآورد گردید (جدول ۵). مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی (D) بزرگتر از مقدار واریانس غالبیت (H) بود که نشان می‌دهد بهبود صفت از طریق روش‌های به‌نژادی متداول نظیر گزینش و روش شجره‌ای نیز امکان‌پذیر است. علامت منفی F، نشان داد که ژن‌های مسئول طول ریشک در جهت کاهش آن برتری داشتند. پارامتر $\sqrt{H/D}$ تحت شرایط تنش کوچکتر از یک بود (جدول ۶) که بیانگر غالبیت ناقص عمل ژن در کنترل این صفت است.

دو شرایط (۰/۸۴)، نشان از نقش بیشتر اثرهای غالبیت در تبیین صفت مورد مطالعه و لزوم بهره‌برداری از این اثرات با تولید واریته‌های هیبرید می‌باشد (Molaei *et al.*, 2017). وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط نرمال ۰/۳۱ و در شرایط تنش ۰/۵۵ برآورد گردید. هتروزیس نسبت به متوسط والدین تحت هر دو شرایط، مثبت و بسیار معنی‌دار شد (جدول ۵). در هر دو شرایط $D < H$ بود. علامت F مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های غالب عمدتاً در والدی هستند که مقدار بیشتری را از نظر صفت اندازه‌گیری شده دارد و ژن‌های مغلوب عمدتاً در والدی هستند که مقدار کمتری از آن صفت را دارد. پارامتر $\sqrt{H/D}$ در شرایط نرمال بزرگتر از یک بود اما در شرایط تنش تقریباً برابر یک بود که بیانگر این است که عمل ژن در این صفت از نوع غالبیت کامل است. مقدار عددی پارامتر $F/\sqrt{D \times H}$ از یک کوچکتر برآورد گردید (جدول ۶). کمالی‌زاده و همکاران (Kamalizadeh *et al.*, 2013) در بررسی وراثت برخی صفات کمی گندم نان تحت تنش خشکی ابراز داشتند که اثرات غالبیت نقش عمده را در کنترل وراثت طول پدانکل ایفا می‌کنند.

طول سنبله: تحت شرایط نرمال، کفایت مدل افزایشی- غالبیت و عدم وجود اثرات متقابل غیرآلی در کنترل این صفت تأیید گردید. این نتایج توسط محققان دیگر نیز گزارش شده است (Kaukab *et al.*, 2014, Ataei *et al.*, 2017). اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود (جدول ۴). میزان هتروزیس نسبت به متوسط والدین و نسبت به والد برتر به ترتیب مثبت و بسیار معنی‌دار و مثبت و معنی‌دار گردید (جدول ۵) که نشان‌دهنده پیشرفت و برتری هیبریدهای F_1 تولید شده می‌باشد. علامت F مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های غالب اکثراً در والدی (والد مرودشت) هستند که مقدار بیشتری را از نظر صفت اندازه‌گیری شده دارد و ژن‌های مغلوب اکثراً در والدی (والد MV-17) هستند که مقدار کمتری از آن صفت را دارد (جدول ۶).

معنی‌دار شد. در هر دو شرایط مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی (D) بزرگ‌تر از مقدار واریانس غالبیت (H) بود (جدول ۶) که با نتایج اسدی و همکاران (Asadi et al., 2019) تطابق دارد.

تعداد دانه‌ها در سنبله: تحت شرایط تنش خشکی مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی \times غالبیت دارای بهترین برازش بود (جدول ۴). در بررسی وراثت عملکرد و اجزای آن در گندم نان نشان داده شد که گزینش برای تعداد دانه در سنبله به دلیل اثرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته مؤثر خواهد بود (Erkul et al., 2010). وراثت‌پذیری عمومی برابر ۰/۶۲ برآورد گردید و هر دو نوع هتروزیس، مثبت و غیر معنی‌دار شدند (جدول ۵). در این صفت مقدار واریانس محیطی (Ew) بالا بود که نشان می‌دهد عوامل محیطی نقش زیادی در تنوع تعداد دانه‌ها در سنبله در جمعیت مورد مطالعه داشتند.

وزن دانه‌ها در سنبله: طبق نتایج، مدل افزایشی - غالبیت برای تبیین وراثت این صفت در شرایط نرمال از کفایت لازم برخوردار بود اما در شرایط تنش، بهترین برازش از مدل پنج پارامتری به دست آمد (جدول ۴). تحت هر دو شرایط، اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت در شرایط نرمال به ترتیب ۰/۴۴ و ۰/۳۴ برآورد گردید. وراثت‌پذیری عمومی در شرایط تنش ۰/۶۳ بود. هر دو نوع هتروزیس تحت هر دو شرایط، مثبت و بسیار معنی‌دار شد (جدول ۵). علامت مثبت F تحت هر دو شرایط (جدول ۶) نشان داد که آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر، بر آلل‌های والد با میانگین کوچکتر غالب هستند و ژن‌های مسئول وزن دانه در سنبله در جهت افزایش آن برتری داشتند. در تحت هر دو شرایط مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی بزرگ‌تر از مقدار واریانس غالبیت بود. در شرایط نرمال، پارامتر $\sqrt{H/D}$ از یک کمتر بود که نشان‌دهنده غالبیت نسبی به طرف والد بزرگتر (مروذشت)

وزن سنبله: تحت شرایط نرمال مدل ساده افزایشی - غالبیت و تحت شرایط تنش خشکی، مدل شش پارامتری برازش بهتری نسبت به سایر مدل‌ها داشتند (جدول ۴). در شرایط تنش، علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، تمامی اثرات متقابل بین مکانی نیز در کنترل وزن سنبله مؤثر بوده و نشان‌دهنده وراثت چند ژنی این صفت می‌باشد. در هر دو شرایط اثر غالبیت مثبت، بیشتر از اثر افزایشی منفی بود. علاوه بر این، منفی بودن ارزش اثر افزایشی برای این صفت و تحت هر دو شرایط، بیانگر ارزش بیشتر والد مغلوب نسبت به والد غالب در کنترل صفت است (Shayan et al., 2017). وراثت‌پذیری عمومی در شرایط نرمال برابر ۰/۳۸ و در شرایط تنش ۰/۶۰ برآورد گردید. هتروزیس نسبت به متوسط والدین تحت هر دو شرایط، مثبت و بسیار معنی‌دار شد اما هتروزیس نسبت به والد برتر فقط در شرایط نرمال مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۵). در شرایط نرمال، پارامتر $\sqrt{H/D}$ از یک بیشتر بود (جدول ۶) که نشان‌دهنده فوق‌غالبیت و اهمیت اثر غالبیت ژنی و نیز توجه‌کننده مقدار پایین وراثت‌پذیری خصوصی است (جدول ۵).

تعداد سنبلچه در سنبله: تحت شرایط نرمال مدل ساده افزایشی - غالبیت و تحت شرایط تنش خشکی، مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی \times افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی \times غالبیت بهترین برازش را داشتند (جدول ۴). تخمین بیشتر مقادیر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی تحت هر دو شرایط، نشان داد که ژن‌های غالب موجود در والدین در هیبریدهای حاصل از این دو والد تجمع یافته است. مؤثر بودن نقش اثرات غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی تعداد سنبلچه در سنبله گزارش شده است (Ojaghi and Akhundova, 2010). در شرایط نرمال، وراثت‌پذیری عمومی (۰/۳۷) و خصوصی (۰/۳۴) پایینی برآورد گردید اما در شرایط تنش، وراثت‌پذیری عمومی (۰/۵۹) متوسط بود (جدول ۵). در هر دو شرایط، هر دو نوع هتروزیس مثبت بود اما فقط هتروزیس نسبت به والد برتر بسیار

دو شرایط تقریباً مساوی یا نزدیک به واریانس غالبیت بود که نشان می‌دهد برای بهبود این صفت در جمعیت حاصل از تلاقی مطالعه شده، علاوه بر روش اصلاح جمعیت، روش تولید هیبرید (در صورت رفع موانع تولید هیبرید در گندم) نیز موفقیت‌آمیز خواهد بود.

به‌طور کلی نتایج نشان داد که اثرهای ژنی غیرافزایشی در کنترل بیشتر صفات مورد مطالعه نقش بارزتری داشتند و بنابراین نمی‌توان به موفقیت‌گزینش در نسل‌های اولیه برای این صفات امیدوار بود، زیرا ارزش به‌نژادی در آن‌ها پایین است. در نتیجه گزینش در نسل‌های در حال تفکیک پیشرفته و پس از رسیدن به خلوص نسبی و نیز استفاده از روش شجره‌ای برای بهبود آن‌ها در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام مرودشت و MV-17 پیشنهاد می‌شود. با این حال، با توجه به اینکه ژن‌های با اثر افزایشی در تبیین صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول ریشک دخالت بیشتری دارند، ابتدا استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمع این ژن‌ها و سپس انتخاب لاین‌های با خواص زراعی مطلوب سودمند خواهد بود.

سپاسگزاری

از دانشگاه رازی جهت تأمین منابع مالی این پژوهش در قالب رساله دکتری نگارنده اول قدردانی می‌گردد. راهنمایی آقای پروفیسور Hernan Ceballos از مرکز تحقیقات بین‌المللی گیاهان گرمسیری (CIAT) در خصوص تجزیه رگرسیون، شایسته تقدیر می‌باشد.

References

- Abdi, H., Fotokian, M.H. and Shabanpour, S. (2016). Studying the inheritance mode of grain yield and yield components in bread wheat genotypes using generations mean analysis. *Cereal Research*, **6(3)**: 283-292 (In Persian).
- Ahmadi, J., Fabriki Orang, S., Zali, A.A., Yazdi-Samadi, B., Ghannadha, M.R. and Taleei, A.R. (2007). Study of yield and its components inheritance in wheat under drought and irrigated conditions. *Journal of Water and Soil Science*, **11(1)**: 201-214 (In Persian).
- Aminizadeh Bezenjani, S., Abdolshahi, R. and Mohammadi-Nejad, Gh. (2017). Study of genetic control of some yield related traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition using generation mean analysis. *Journal of Crop Breeding*, **8(19)**: 45-51 (In Persian).
- Amiri, R., Bahraminejad, S. and 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.
- Amiri, R., Bahraminejad, S. and Cheghamirza, K. (2020). Genetic analysis of iron and zinc concentrations in bread wheat grains. *Journal of Cereal Science*, **95**: 103077.

است و اهمیت بیشتر واریانس افزایشی را در این صفت نشان می‌دهد. به‌طور کلی با توجه به نقش اثرات غالبیت و اپیستازی در وراثت این صفت می‌توان انتخاب در نسل‌های پیشرفته را نسبت به انتخاب در نسل‌های اولیه مناسب‌تر دانست. در بررسی وراثت عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان نشان داده شد که گزینش برای وزن دانه در سنبله به‌دلیل اثرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته مؤثر خواهد بود (Erkul et al., 2010).

طول دانه: در کنترل توارث این صفت، انواع مختلف اثرات ژنی شامل افزایشی، غالبیت و اپیستازی تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی مشاهده شد. تحت هر دو شرایط، اثر غالبیت مثبت و بزرگتر از اثر افزایشی منفی بود و در جهت افزایش صفت نقش داشت (جدول ۴). وراثت‌پذیری عمومی در هر دو شرایط نرمال (۰/۴۵) و تنش (۰/۵۷) مقادیری متوسط برآورد گردید اما وراثت‌پذیری خصوصی به‌ترتیب برابر با ۰/۲۹ و ۰/۴۷ بود (جدول ۵). هتروزیس نسبت به متوسط والدین فقط در شرایط تنش مثبت و در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود. هتروزیس نسبت به والد برتر نیز فقط در شرایط نرمال معنی‌دار ولی منفی به‌دست آمد. علامت منفی F تحت هر دو شرایط، نشان داد که ژن‌های مسئول طول دانه در جهت کاهش آن برتری داشتند. پارامتر $\sqrt{H/D}$ در شرایط نرمال تقریباً برابر یک بود که بیانگر این است که عمل ژن در این صفت از نوع غالبیت کامل است (جدول ۶). در کنترل طول دانه، مقدار واریانس افزایشی تحت هر

- Amiri, R., Bahraminejad, S., Sasani, S., Jalali-Honarmand, S. and 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.
- Asadi, A.A., Valizadeh, M., Mohammadi, S.A. and Khodarahmi, M.** (2019). Genetic analysis of response to water deficit stress based on physiological traits in wheat. *Plant Genetic Researches*, **6(2)**: 1-20 (In Persian).
- Ataei, R., Gholamhoseini, M. and Kamalizadeh, M.** (2017). Genetic analysis for quantitative traits in bread wheat exposed to irrigated and drought stress conditions. *φYTON*, **86**: 228-235.
- Bilgin, O., Kutlu, I. and Balkan, A.** (2016). Gene effects on yield and quality traits in two bread wheat (*T. aestivum* L.) crosses. *International Journal of Crop Science and Technology*, **2**: 1-10.
- Burton, G.W.** (1951). Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Agronomy Journal*, **43(9)**: 409-417.
- Cakmak, I.** (2008). Enrichment of cereal grains with zinc: Agronomic or genetic bio-fortification? *Plant and Soil*, **302**: 1-17.
- Cavalli, L.L.** (1952). An Analysis of Linkage in Quantitative Inheritance. In: Reeve, E.C.R. and Waddington, C.H., Eds., *Quantitative Inheritance*, pp. 135-144. HMSO, London, UK.
- Dorrani-Nejad, M., Mohammadi-Nejad, Gh. and Abdolshahi, R.** (2017). Assessment of genetic parameters of agronomic traits in bread wheat using generation means analysis under water-limited conditions. *Iranian Journal of Field Crops Research*, **15(2)**: 389-398 (In Persian).
- Erkul, A., Unay, A. and Konak, C.** (2010). Inheritance of yield and yield components in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. *Turkish Journal of Field Crops*, **15(2)**: 137-140.
- Golabadi, M., Arzani, A. and 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 Improvement Journal*, **24(1)**: 99-116 (In Persian).
- Hallauer, A.R., Carena, M.J. and Miranda Filho, J.B.** (2010). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York, USA.
- Kamalizadeh, M., Hoseinzadeh, A. and Zeinali Khanghah, H.** (2013). Evaluation of inheritance for some quantitative traits in bread wheat using generation mean analysis under water deficit condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*, **44(2)**: 317-326 (In Persian).
- Kaukab, S., Saeed, M.S. and Ur Rehman, A.** (2014). Genetic analysis for yield and some yield traits in spring wheat. *Universal Journal of Agricultural Research*, **2**: 272-277.
- Kearsey, M.J.** (1993). Biometrical Genetics in Breeding. In: Hayward, M.D., Bosemark, N.O. and Romagosa, I., Eds., *Plant Breeding: Principles and Prospects*, 1st ed, pp. 163-183. Chapman and Hall, London, UK.
- Kearsey, M.J. and Pooni, H.S.** (1996). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*, 1st ed. Chapman and Hall, London, UK.
- Ljubicic, N., Petrovic, S., Dimitrijevic, M. and Hristov, N.** (2016). Gene actions involved in the inheritance of yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Emirates Journal of Food and Agriculture*, **28(7)**: 477-484.
- Mahmud, I. and Kramer, H.H.** (1951). Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. *Agronomy Journal*, **43**: 605-609.
- Mather, K.** (1967). Complementary and duplicate interaction in biometrical genetics. *Heredity*, **22**: 97-103.
- Mather, K. and Jinks, J.L.** (1977). *Introduction to Biometrical Genetics*. Chapman and Hall, London, UK.
- Mather, K. and Jinks, J.L.** (1982). *Biometrical genetics - The Study of Continuous Variation*, 3rd ed. Chapman and Hall, London, UK.
- Molaei, B., Moghaddam, M., Alvaikia, S.S. and 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(2)**: 1-10 (In Persian).
- Mostafavi, K., Hosseinzadeh, A. and Zeinali Khanghah, H.** (2004). Gene action for some quantitative traits in bread wheat: Sardari * Line No.14 Cross. *Iranian Journal of Crop Sciences*, **6(2)**: 159-170 (In Persian).
- Novoselovic, D., Baric, M., Drezner, G., Gunjaca, J. and Lalic, A.** (2004). Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics and Molecular Biology*, **27(1)**: 92-98.

- Ojaghi, J. and Akhundova, E.** (2010). Genetic effects for grain yield and its related traits in doubled haploid lines of wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, **12**: 86-90.
- Sharma, S.N., Sain, R.S. and Sharma, R.K.** (2003). The genetic control of flag leaf length in normal and late sown durum wheat. *The Journal of Agricultural Science*, **141**: 323-331.
- Shayan, S., Moghaddam Vahed, M., Norouzi, M., Mohammadi, S. and 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(3)**: 210-224 (In Persian).
- Shayan, S., Moghaddam Vahed, M., Norouzi, M., Mohammadi, S.A., Toorchi, M. and Molaei, B.** (2017). Inheritance of agronomical and physiological traits in the progeny of moghan3 and arg bread wheat varieties cross. *Plant Genetic Researches*, **4(2)**: 43-60 (In Persian).
- Sheikh, S., Singh, I. and Singh, J.** (2000). Inheritance of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell). *Annals of Agricultural Research*, **21**: 51-54.
- Shirkavand, Z., Ebrahimi, M., Bihamta, M.R., Amiri, R., Najafian, G. and Ramshini, H.A.** (2012). Genetic analysis of yield and agronomic traits in bread wheat (*Triticum aestivum*) under normal and drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, **43(1)**: 61-80 (In Persian).
- Singh, R.K. and Chaudhary, B.D.** (1985). *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers, New Delhi, IND.
- Soehendi, R. and 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(2)**: 97-105.
- Sultan, M.S., Abd El-Latif, A.H., Abd El-Moneam, M.A. and El-Hawary, M.N.A.** (2011). Genetic parameters for some yield and yield components characters in four cross of bread wheat under two water regime treatments. *Journal of Plant Production*, **2**: 351-366.
- Warner, J.N.** (1952). A method for estimating heritability. *Agronomy Journal*, **44(2)**: 427-430.
- Weber, C.R. and 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.
- Zabet, M., Mostafavi, K.H., Karimi, H. and Khodarahmi, M.** (2017). Genetic study of yield and some agronomic traits in barley using generation mean analysis. *Seed and Plant Improvement Journal*, **33(1)**: 109-131 (In Persian).

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

Reza Amiri^{1,2}, Sohbat Bahraminejad^{3,*} and Kianoosh Cheghamirza³

- 1- Former Ph.D. Student, Department of Production Engineering and Plant Genetic, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran
- 2- Assistant Professor, Crop and Horticultural Science Research Department, Lorestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center (AREEO), Khorramabad, Iran
- 3- Associated Professor, Department of Production Engineering and Plant Genetic, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

(Received: July 5, 2020 – Accepted: April 9, 2021)

Abstract

The study of the genetic structure controlling agronomic traits is one of the preconditions for selecting the appropriate breeding method. In order to analyze genetic of some agronomic traits of bread wheat using generation mean analysis, parents and different generations resulting from the cross of Marvdasht × MV-17 wheat cultivars were assessed in a randomized complete block design with three replicates under normal and terminal drought stress conditions in Research Farm of Razi University (Iran) during 2015-2016 cropping season. Based on the results of weighted ANOVA, a significant difference was observed between different generations for most of the studied traits under both conditions. Generations mean analysis revealed that in addition to the additive and dominance gene effects, a variety of epistatic effects also played a role in the inheritance of most traits, and therefore cannot hope for the success of selection in first generations. The role of additive gene effect was greater than the dominance one for plant height, peduncle length and awn length, indicating usefulness of using recurrent selection to aggregate these genes followed by selecting lines with favorable agronomic characteristics. The model of genetic control for most of the traits was similar under both conditions in terms of the presence or absence of non-allelic interactions and it has not been widely affected by drought stress. The broad-sense heritability for plant height, peduncle length and awn length was estimated to be high under both conditions. The broad-sense heritability for kernel yield was moderate estimated under both conditions, but the narrow-sense heritability was very low. In general, considering the greater role of the non-additive gene effect for most of the traits, the selection is suggested in advanced generations and after access to a high level of gene fixation.

Keywords: Epistasis, Gene action, Genetic variance, Heritability, Heterosis

* Corresponding Author, E-mail: bahraminejad@razi.ac.ir