برآورد پارامترهای ژنتیکی برخی صفات کمی گشنیز در شرایط تنش خشکی با استفاده از تلاقی سه جانبه

مهرداد حنیفه‌ئی[1]، حمید دهقانی[2،*] و مصطفی خدادادی[3]

١- دانشجوی دکتری، گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران
٢- دانشیار، گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران
٣- دانش‌آموخته دکتری، گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران

(تاریخ دریافت: ١٣٩٦/٠١/١٦ - تاریخ پذیرش: ١٣٩٦/٠٣/٢٨)

چکیده

تنش خشکی یکی از عمده‌ترین خطرات جهانی است که تولید محصول گیاهان زراعی از جمله گشنیز را تحت تأثیر قرار می دهد. به منظور بررسی توارث پذیری و نحوه عمل ژن برای صفات کمی مهم در گشنیز در سه شرایط آبیاری معمولی (WW)، تنش ملایم (MWS) و تنش شدید (SWS)، تلاقی بین دو ژنوتیپ TN-59-158 (والد حساس) و TN-59-230 (والد متحمل) انجام گرفت. والدین و نتاج حاصله از تلاقی سه‌جانبه تغییر یافته در شرایط مزرعه و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار ارزیابی شدند. تفکیک اثرات اپیستازی به اجزای تشکیل دهنده آن نشان داد که اپیستازی نوع [i] برای صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی و وزن هزار میوه در تیمارهای آبیاری WW و MWS، تعداد روز تا برداشت، عملکرد میوه در بوته و RWC در تیمارهای آبیاری MWS و SWS و صفات شاخص برداشت و میزان اسانس میوه در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS نقش داشت. همچنین صفات تعداد روز تا برداشت و عملکرد میوه در بوته در تیمار آبیاری معمولی تحت تاثیر اپیستازی نوع [j + l] بودند. مقدار اثرات افزایشی در همه صفات به جزء تعداد روز تا برداشت در شرایط آبیاری معمولی بزرگتر از اثرات غالبیت بودند و نسبت غالبیت برای آن‌ها کمتر از یک بود که حاکی از غالبیت نسبی ژن‌های عمل کننده در ارتباط با این صفات بود. بیشترین و کمترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی به ترتیب مربوط به صفات میزان اسانس میوه و شاخص برداشت (به ترتیب ٠/٦٥ و ٠/٠٣) بود.

واژگان کلیدی: اپیستازی، افزایشی، غالبیت، وراثت‌پذیری، آزمون تلاقی سه‌جانبه

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: **dehghanr@modares.ac.ir**

مقدمه

خشکی از مهمترین تهدیدها برای تولید موفق محصولات زراعی در ایران و سایر کشورهای در حال توسعه محسوب می‌شود که لزوم ایجاد و استفاده از ژنوتیپ‌های سازگار به شرایط خشکی را بدیهی ساخته است. وجود ژنوتیپ‌هایی با سازگاری ویژه که فنولوژی آنها با دوره‌های مطلوب آب و هوایی تطابق یافته است و از مقاومت لازم در مقابل کاهش عملکرد ناشی از تنش برخوردار هستند، می‌تواند موجب افزایش و پایداری بیشتر عملکرد گردد (Srivastava, 1987). گیاهان مختلف برای مقابله با خشکی از مکانیسم‌های مختلفی بهره می‌گیرند. از این میان، مکانیسم زودرسی و فرار از خشکی مهم‌ترین مکانیسم برای مقاومت به خشکی محسوب می‌گردد (Anbessa *et al*., 2006). برای بررسی این مکانیسم لازم است از توارث صفات مهمی هم‌چون تعداد روز تا گل‌دهی و رسیدگی اطلاعات کافی در دسترس باشد (Toker *et al*., 2007).

روش‌های متعددی برای تجزیه ژنتیکی صفات کمی وجود دارد. از جمله این روش‌ها می‌توان به روش‌های تلاقی دی‌آلل، رگرسیون نتاج-والدین، طرح‌های تلاقی I، II و III کامستاک و رابینسون (Comstock and Robinson, 1952) تلاقی سه‌جانبه[1] و تجزیه لاین-تستر اشاره نمود. در میان این روش‌ها، روش طرح تلاقی سه‌جانبه یکی از کارآمدترین روش‌ها جهت برآورد اجزای واریانس ژنتیکی است (Subbaraman and Rangasamy, 1989). این روش نخستین بار توسط کرسی و جینکز (Kearsey and Jinks, 1968) با توسعه طرح تلاقی III کامستاک و رابینسون (Comstock and Robinson, 1952) ابداع شده است که در آن علاوه بر برآورد واریانس افزایشی (σ^2_A) و غالبیت (σ^2_D)، وجود یا عدم وجود اثر متقابل مکان‌های ژنی نیز بدون هیچ مشکلی ارزیابی می‌شود و در صورت عدم وجود اپیستازی می‌توان اثر افزایشی و غالبیت را بدون اریب آزمون کرد. یکی از برتری‌های این طرح آن است که می‌توان بدون در نظر گرفتن فراوانی ژن، درجه اینبریدینگ و روابط لینکاژی اثر اپیستازی را آزمون کرد (Kearsey and Jinks, 1968). در این روش، یک نمونه تصادفی از n فرد از F_2 (به عنوان والد نر) با ۳ تستر آمیزش می‌یابند. دو تا از تسترها (L_1 و L_2) لاین‌های اینبرد ، ولی L_3 عبارت از F_1 حاصل از آن‌ها هستند. این روش هم برای جمعیت‌های در حال تفرق و هم جمعیت‌های پایدار برگرفته شده از F_2، تلاقی برگشتی و اینبرد لاین مورد استفاده قرار می‌گیرد (Kearsey and Jinks, 1968; Thomas and Tapsell, 1983). در این راستا کتاتا (Ketata *et al*. 1976) مدل مشابهی را ارایه کردند که در آن تسترهای L_1، L_2 و دورگ F_1 حاصل از آن‌ها (L_3) با تعدادی از ارقام یا جمعیت‌های در حال تفرق به جای افراد تصادفی F_2 تلاقی داده می‌شوند. در بررسی سینگ و همکاران (Singh *et al*., 1979) با استفاده از تجزیه تلاقی سه‌جانبه وراثت صفاتی مثل ارتفاع گیاه، طول سنبله، وزن صد دانه، عملکرد و شاخص برداشت را در جو مورد بررسی قرار داده، این محققین به این نتیجه رسیدند که اپیستازی نوع j + l (افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت) در صفات مورد بررسی معنی‌دار می‌باشد. در پژوهشی پاتل و همکاران (Patel *et al*., 2007) با مطالعه‌ای که روی ۲۰ رقم بامیه و نتاج حاصل از تلاقی این ارقام با سه تستر نشان دادند که اپیستازی کل و اپیستازی نوع j + l (غالبیت × غالبیت و غالبیت × افزایشی) برای صفات روز تا اولین گل‌دهی، تعداد غلاف، طول میان‌گره، ارتفاع گیاه، طول میوه، تعداد میوه، قطر میوه و عملکرد معنی‌دار می‌باشد در حالیکه اپیستازی نوع i (افزایشی × افزایشی) برای صفات روز تا اولین گل‌دهی، طول میان‌گره، ارتفاع گیاه و عملکرد معنی‌دار بود. هم چنین این پژوهشگران نشان دادند که اجزای افزایشی و غالبیت در تمام صفات معنی‌دار بود. نتایج آزمایش سادات نوری و سخن‌سنج (Sadat Noori and Sokhansanj, 2004) برای برآورد اجزاء ژنتیکی صفات در گندم بهاره نشان داد که در ارتباط با صفات تعداد روز تا رسیدن،

1- Triple Test Cross

ارتفاع گیاه و طول سنبله اثر اپیستازی وجود دارد. تفکیک اپیستازی به اجزاء نشان داد که اپیستازی نوع i برای صفت ارتفاع و نوع j + l برای تعداد روز تا رسیدن و طول سنبله معنی‌دار بود. نتایج آزمایشات بر روی ذرت با این روش نشان داده است که بسیاری از صفات از جمله عملکرد و اجزای عملکرد به جز وزن صد دانه تحت تاثیر اپیستازی قرار دارند (Lamkey *et al*., 1995; Wolf and Hallauer, 1997; Eta-Ndu and Openshaw, 1999; Sofi *et al*., 2006). این محققین با توجه به وجود اپیستازی در بیشتر صفات مورد بررسی در ذرت پیشنهاد کردند که تخمین اجزای واریانس ژنتیکی با کمک مدل‌هایی که اپیستازی را برآورد نمی‌کنند باعث برآورد اریب توارث‌پذیری و اجزا واریانس ژنتیکی می‌گردد. نتایج آزمایشات خاتاب و همکاران (Khattab *et al*., 2010) بر روی ۱۰ رقم ماش نشان داد که اثر اپیستازی برای صفات تعداد گره ساقه اصلی و تعداد گره شاخه فرعی معنی‌دار بود. نتایج آزمایش درویش‌زاده و همکاران (Darvishzadeh *et al*., 2016) با روش تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که در کنترل ژنتیکی ارتفاع، طول برگ، عرض برگ، تعداد برگ و تعداد میانگره علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت اثرات اپیستازی نیز نقش دارند. مولایی و همکاران (Molaei *et al*., 2016) نیز با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی را در رابطه با عملکرد و اجزای عملکرد در گندم نان برآورد کرده و نتیجه گرفتند که اثرات غالبیت بیش از اثرات افزایشی و اپیستازی در کنترل این صفات نقش دارند.

با توجه به این که شناخت نوع عمل ژن‌ها در کنترل ژنتیکی صفات مورد نظر در یک برنامه اصلاحی در میزان موفقیت آن موثر است، لذا هدف از این پژوهش برآورد اجزای واریانس ژنتیکی به منظور استفاده از آن در برنامه‌های به‌نژادی ژنوتیپ‌های گشنیز بومی ایرانی تحت تنش خشکی می‌باشد.

مواد و روش‌ها

ژنوتیپ‌های TN-59-10، TN-59-80، TN-59-158، TN-59-160، TN-59-230، TN-59-306، TN-59-347 از بانک ژن گیاهی ملی ایران و ژنوتیپ تجاری از کرج تهیه گردیدند و تا سه نسل خودگشن شدند. این آزمایش در مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس انجام شد. دو والد TN-59-158 (P_1؛ دیررس و حساس به خشکی) و TN-59-230 (P_2؛ زودرس و مقاوم به خشکی) از یک آزمایش بررسی تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های گشنیز بومی ایران تحت تنش خشکی انتخاب شدند (Khodadadi *et al*., 2016a) و به عنوان تسترهای L_1 و L_2 به صورت مستقیم با همدیگر تلاقی داده شدند تا نسل F_1 (تستر L_3) بدست آمد. در سال دوم آزمایش، تعداد پنج ژنوتیپ TN-59-80، TN-59-160، TN-59-306، TN-59-10، TN-59-347 و ژنوتیپ تجاری به عنوان والد نر با سه تستر L_1، L_2 و L_3 طبق مدل پیشنهادی کتاتا (Ketata *et al*., 1976) جهت بدست آوردن خانواده‌های L_{1j}، L_{2j} و L_{3j} تلاقی داده شدند. تسترها به عنوان والدهای مادری در نظر گرفته شدند. در سال سوم آزمایش، ۲۷ جمعیت بدست آمده شامل ۹ والد (شش ژنوتیپ والد نر و سه تستر) و ۱۸ هیبرید در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سه آزمایش مجزا کشت شدند. در آزمایش اول آبیاری مزرعه به طور کامل انجام گردید (آزمایش WW[1])، در آزمایش دوم مربوط به تنش ملایم (تدریجی) (MWS[2])، آبیاری تا هنگام ساقه‌دهی به طور کامل انجام شد و در مرحله بعد از زمان ساقه‌دهی تا گل دهی آبیاری قطع و در انتهای مرحله گل‌دهی یک آبیاری بازیابی انجام و بعد از آن آبیاری قطع گردید. در آزمایش سوم مربوط به تنش شدید (یکباره) (SWS[3])، آبیاری تا شروع مرحله گل‌دهی به طور کامل انجام شد و سپس قطع گردید (Khanna-Chopra and Selote, 2007).

1- Well Watered
2- Moderate Water Stress
3- Severe Water Stress

بذور جمعیت‌های مختلف بدست آمده از تلاقی، قبل از کشت به مدت ۵ دقیقه با محلول هیپوکلریت سدیم (۵٪) و به مدت یک دقیقه با اتانول ۹۶٪ و جهت پیشگیری از بیماری‌های قارچی با قارچ‌کش کاربندازیوم ضدعفونی سطحی شدند. پس از انجام عملیات خاک‌ورزی و اجرای نقشه طرح، کرت‌هایی با ابعاد ۲ × ٤ متر ایجاد و در داخل هر کرت ۲ ردیف با فواصل ۳۰ سانتی‌متری و فاصله بوته‌ای ۱۵ سانتی‌متری برای کاشت در نظر گرفته شد (Dyulgerov and Dyulgerova, 2013). اندازه‌گیری‌های صفات برای جمعیت‌های والدی شامل تسترها و والدهای پدری بر روی ٤۵ بوته (۱۵ بوته در هر تکرار) و برای جمعیت‌های هیبرید در هر تکرار و هر تلاقی بر روی ۲۵ بوته به صورت تصادفی انجام گرفت. صفات مورد اندازه‌گیری شامل تعداد روز تا ۵۰٪ گل‌دهی (DTF[1])، تعداد روز تا برداشت (DTH[2])، عملکرد میوه در بوته (g) (FY۳)، وزن هزار میوه (g) (TFW[4])، شاخص برداشت (HI[5])، محتوای رطوبت نسبی گیاه (RWC[6]) (درصد)، و میزان اسانس‌های میوه (EOC[7]) (درصد) بود. صفت RWC در مرحله پایان گل‌دهی و در زمان اوج تنش اندازه‌گیری شد.

تجزیه و تحلیل آماری: ابتدا نرمال بودن خطاهای آزمایشی از طریق آزمون کولموگروف–سیمروف[8] (Kolmogorov, 1933; Smirnov, 1948) و هم‌چنین همگنی واریانس‌های درون تیماری با استفاده از نرم افزار SPSS ver 19 (SPSS, 2010) انجام شد. تجزیه واریانس طبق روش پیشنهادی سینگ و چودری (Singh and Chaudhary, 1985) انجام شد و سپس مجموع مربعات تیمار به اجزای مختلف آن یعنی دورگ‌ها، والدین، والدین در برابر دورگ‌ها، لاین‌ها (والدهای پدری)، تسترها (والدهای مادری) و لاین در برابر تستر، $P_1 + P_2$ در برابر F_1، و P_2 در برابر P_1 تقسیم شد.

آزمون اثرات اپیستازی و برآورد مقادیر D و H: آزمون اثر اپیستازی طبق روش پیشنهادی سینگ و چودری (Singh and Chaudhary, 1985) انجام شد. بر این اساس ابتدا مقادیر $L_{1j} + L_{2j} - 2L_{3j}$ (j = شماره والد پدری) برای شش والد گرده دهنده در هر تکرار محاسبه و تجزیه واریانس بر روی این مقادیر انجام شد و در صورت معنی دار شدن، مجموع مربعات اپیستازی کل به اجزاء تشکیل دهنده آن یعنی جزء i با یک درجه آزادی و جزء j + l با ۵ درجه آزادی شکسته و معنی‌دار بودن هر کدام جداگانه آزمون شد. پیش از آزمون اپیستازی جداگانه، ابتدا یکنواختی اثرات متقابل اپیستازی × بلوک‌ها آزمون شد. از آنجا که تنها دو واریانس وجود داشت از آزمون F برای بررسی یکنواختی استفاده شد. برای برآورد مقادیر D و H ابتدا مقادیر $L_{1j} + L_{2j}$ و $L_{2j} - L_{1j}$ برای هر لاین به تفکیک تکرارها محاسبه شد و با استفاده از این مقادیر تجزیه واریانس انجام و در نهایت مقادیر D و H طبق رابطه‌های ۱ و ۲ برآورد شدند. σ_s^2 و σ_d^2 به ترتیب برآورد واریانس مجموع‌ها و تفاوت‌ها در جدول‌های تجزیه واریانس اثرات افزایشی و غالبیت؛ D و H به ترتیب مقادیر اثرات افزایشی و غالبیت می‌باشند. پس از بدست آوردن مقادیر اثرات افزایشی و غالبیت، مقادیر واریانس افزایشی (σ_A^2) و غالبیت (σ_D^2) با استفاده از رابطه‌های ۳ و ٤ برآورد گردیدند (Khan and McNeilly, 2005).

میانگین درجه غالبیت بر اساس رابطه ۵ محاسبه شد (Mather and Jinks, 1982). جهت غالبیت و نوع ژن‌های نشان‌دهنده غالبیت با محاسبه ضرایب همبستگی بین مجموع‌ها و تفاوت‌های برآورد شده، بر اساس رابطه ٦ بدست آمد.

1- Days to 50% Flowering
2- Days to Harvest
3- Fruit Yield
4- Thousand Fruit Weight
5- Harvest Index
6- Relative Water Content
7- Essential Oil Content
8- Kolmogorov-Smirnov

رابطه ١ $\sigma_s^2 = (MS_s - MS_e)/2r$

رابطه ٢ $\sigma_d^2 = (MS_d - MS_e)/2r$

رابطه ٣ $\sigma_s^2 = (\frac{1}{8})D$

رابطه ٤ $\sigma_d^2 = (\frac{1}{8})H$

رابطه ٥ $D = 8\sigma_s^2$

رابطه ٦ $H = 8\sigma_d^2$

رابطه ٧ $\sigma_D^2 = \frac{1}{4}H$

رابطه ٨ $\sigma_A^2 = \frac{1}{2}D$

رابطه ٩ میانگین درجه غالبیت $= \sqrt{\frac{2\sigma_D^2}{\sigma_A^2}}$

رابطه ١٠
$$r = \frac{\sum XY - \frac{(\sum X \sum Y)}{N}}{\sqrt{\left(\sum X^2 - \frac{(\sum X)^2}{N}\right)\left(\sum Y^2 - \frac{(\sum Y)^2}{N}\right)}}$$

که: X و Y به ترتیب مقادیر مجموع‌ها و تفاوت‌ها می‌باشند. محاسبات آماری در این پژوهش با استفاده از نرم‌افزارهای SPSS (2010) و Excel (2013) انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس طرح تلاقی سه‌جانبه حاکی از تفاوت بسیار معنی‌دار بین فامیل‌ها، دورگ‌ها، والدین، والدهای نر، تسترها، دورگ‌ها در برابر والدین، تسترها در برابر والدهای نر، P_1 در برابر P_2 و $P_1 + P_2$ در برابر F_1 در ارتباط با تمامی صفات در هر سه آزمایش بود (نتایج ارایه نشده است). معنی‌دار شدن P_1 vs P_2 در اغلب صفات مورد بررسی حاکی از فاصله ژنتیکی کافی بین دو والد TN-59-158 و TN-59-230 جهت تعیین وجود یا عدم وجود اپیستازی و برآورد بدون اریبی از اجزای افزایشی و غالبیت واریانس ژنتیکی در صورت عدم وجود اپیستازی است (Kearsey and Jinks, 1968; Virk and Jinks, 1977).

تجزیه واریانس اپیستازی: نتایج آزمون یکنواختی اثرات متقابل اپیستازی × بلوک‌ها نشان داد که آماره F برای صفات روز تا ٥٠٪ گلدهی، تعداد روز تا برداشت، عملکرد میوه در بوته، وزن هزار میوه، میزان اسانس میوه، شاخص برداشت و RWC در سطح احتمال یک درصد غیرمعنی‌دار بود که بیانگر یکنواختی واریانس‌های اثرات متقابل اپیستازی × بلوک‌ها است. بنابراین اپیستازی‌های نوع i و l + j این صفات در برابر خطای مرکب[1] (متوسط واریانس‌های اثر متقابل اپیستازی × بلوک) آزمون شدند (Singh and Chaudhary, 1985). در صفات عملکرد میوه در بوته و تعداد روز تا برداشت مقدار آماره F در آزمایش آبیاری معمولی معنی‌دار بود. بنابراین این صفات در برابر اثر متقابل با بلوک مربوط به خود مورد آزمون قرار گرفتند.

نتایج حاصل از تجزیه مرکب آزمایش‌ها نشان داد که اختلاف بسیار معنی‌داری بین آزمایش‌ها، ژنوتیپ‌ها و اثر متقابل ژنوتیپ × تیمار آبیاری برای همه صفات مورد مطالعه وجود داشت (جدول ١). معنی‌دار شدن اثر متقابل ژنوتیپ × تیمار آبیاری نشان می‌دهد که اصلاح برای صفات مورد نظر در هر رژیم آبیاری بایستی در شرایط ویژه همان محیط انجام گیرد تا راندمان کار به‌نژادی افزایش یابد (Khodadadi *et al.*, 2016b). نتایج تجزیه واریانس طرح تلاقی سه جانبه نشان داد که تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد ($P \leq 0.01$) بین هیبریدها در تمام صفات مورد مطالعه در آزمایش‌های WW، MWS و SWS وجود داشت که نشان‌دهنده وجود تنوع کافی در بین هیبریدها برای استفاده در برنامه‌های اصلاحی از طریق نوترکیبی می‌باشد (Sood *et al.*, 2007). نتایج حاصل از تجزیه واریانس اثرات اپیستازی نشان داد که اثر اپیستازی برای صفات عملکرد میوه، شاخص برداشت، میزان اسانس میوه و روز تا برداشت در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS، وزن هزار میوه در تیمارهای آبیاری WW و MWS، تعداد روز تا ٥٠ درصد گلدهی در تیمارهای آبیاری WW و MWS و صفت RWC در آبیاری MWS و SWS معنی‌دار بود.

1- Pooled error

جدول ۱- برآورد اجزای واریانس تیمار آبیاری (WT)، ژنوتیپ (G)، اثرمتقابل ژنوتیپ × تیمار آبیاری و اثر خطا

Table 1. Estimated variance of water treatment (WT), genotype (G), WT × G and error effects

منابع تغییرات Source of Variation	درجه آزادی D.F.	میانگین مربعات Mean squares						
		روز تا ۵۰٪ گلدهی DTF	روز تا برداشت DTH	عملکرد میوه FY	وزن هزار میوه TFW	ارتفاع گیاه HI	محتوای رطوبت نسبی برگ RWC	میزان اسانس EOC
تیمار آبیاری Water treatment (WT)	2	3395.9**	1849.1**	1218.0**	1976.6**	0.1**	8620.5**	10.66**
تکرار (تیمار آبیاری) Rep. (WT)	6	4.7	8.8	5.9	0.3	0.003	6.1	0.17
ژنوتیپ Genotype (G)	26	568.7**	553.5**	62.3**	52.5**	0.2**	182.8**	2.57**
تیمار آبیاری × ژنوتیپ WT × G	52	55.3**	59.0**	32.6**	25.7**	0.1**	287.5**	0.57**
خطا Error	156	8.9	4.2	1.1	0.2	0.008	12.9	0.06

** معنی‌دار در سطح احتمال ۱ ٪

** Is significant at 1% level of probability

DTF: Days to 50% Flowering; DTH: Days to Harvest; FY: Fruit Yield; TFW: Thousand Fruit Weight; HI: Harvest Index; RWC: Relative Water Content; EOC: Essential Oil Content

در پژوهشی سود و همکاران (Sood *et al*., 2007) در کتان نشان دادند که اثرات اپیستازی در صفات وزن هزار دانه، ارتفاع گیاه و عملکرد بیولوژیک معنی‌دار بود. در بررسی Singh *et al*. (1991) وجود اثرات اپیستازی در صفات تعداد روز تا گل‌دهی، ارتفاع گیاه، وزن هزار دانه، عملکرد گیاه و میزان اسانس در کتان گزارش شد. همچنین در بررسی ولف و هالوئر (Wolf and Hallauer, 1997) روی گیاه ذرت اثرات اپیستازی برای عملکرد و اجزای تشکیل دهنده آن گزارش گردیده است. استفاده از طرح‌های تلاقی که فرض بر عدم وجود اثرات اپیستازی دارند تصویر روشنی از سیستم کنترل ژنتیکی صفات بدست نخواهد داد (Subbaraman and Rangaswamy, 1989).در پژوهشی سود و همکاران (Sood *et al*., 2007) در کتان نشان دادند که اثرات اپیستازی در صفات وزن هزار دانه، ارتفاع گیاه و عملکرد بیولوژیک معنی‌دار بود. در بررسی Singh *et al*. (1991) وجود اثرات اپیستازی در صفات تعداد روز تا گل‌دهی، ارتفاع گیاه، وزن هزار دانه، عملکرد گیاه و میزان اسانس در کتان گزارش شد. همچنین در بررسی ولف و هالوئر (Wolf and Hallauer, 1997) روی گیاه ذرت اثرات اپیستازی برای عملکرد و اجزای تشکیل دهنده آن گزارش گردیده است. استفاده از طرح‌های تلاقی که فرض بر عدم وجود اثرات اپیستازی دارند تصویر روشنی از سیستم کنترل ژنتیکی صفات بدست نخواهد داد (Subbaraman and Rangaswamy, 1989).

تفکیک اثرات اپیستازی به اجزای تشکیل دهنده آن نشان داد که اپیستازی نوع i برای صفات تعداد روز تا ۵۰٪ گل دهی و وزن هزار میوه در تیمارهای آبیاری WW و MWS، تعداد روز تا برداشت، عملکرد میوه در بوته و RWC در تیمارهای آبیاری MWS و SWS و صفات شاخص برداشت و میزان اسانس میوه در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS در سطح احتمال یک درصد ($P \leq 0.01$) معنی‌دار بودند (جدول ۲). این در حالی است که اثر اپیستازی نوع j + l برای صفات تعداد روز تا ۵۰٪ گلدهی و RWC در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS، عملکرد میوه در بوته در تیمار MWS، وزن هزار میوه در تیمارهای آبیاری WW و SWS و میزان اسانس‌های میوه در تیمار SWS معنی‌دار نبود ($P > 0.05$). بنابراین می‌توان گفت که اثر متقابل بین آللی افزایشی × افزایشی در بیان ژن‌های این صفات در تیمارهای آبیاری مذکور دخیل بوده است. اپیستازی نوع i در تولید لاین‌ها از طریق گزینش و اپیستازی نوع j + l در تولید هیبرید به

کار گرفته می‌شود (Subbaraman and Rangaswamy, 1989). با توجه به بزرگتر بودن مقادیر واریانس اپیستازی نوع i نسبت به j + l در صفات عملکرد میوه در بوته، میزان اسانس میوه و RWC اصلاح این صفات از طریق گزینش در نسل‌های اولیه می‌تواند موثر می‌باشد. این نتیجه با نتیجه به دست آمده توسط پاندی و سینگ (Pandey and Singh, 2003) مطابقت دارد. هم‌چنین نتایج نشان داد که اپیستازی j + l برای صفت تعداد روز تا برداشت در تیمار آبیاری MWS بزرگتر از اپیستازی نوع i بود، بنابراین در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل‌های بعدی موثر می‌باشد.

با توجه به اینکه در شرایط تنش خشکی هدف به‌نژادی ژنوتیپ‌ها برای زود گل‌دهی و زودرسی است و با توجه به شباهت کنترل ژنتیکی صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی و تعداد روز تا برداشت در تیمار تنش خشکی، روش اصلاحی متفاوتی برای بهبود این دو صفت پیشنهاد نمی‌گردد. از این‌رو یکی از این دو صفت که تاثیر بیشتری بر روی تحمل گیاه به تنش خشکی دارد بایستی در اولویت به‌نژادی قرار گیرد. تنش کمبود آب برای کوتاه مدت در دوره گلدهی می‌تواند موجب کاهش باز شدن گل‌ها و تعداد گل‌هایی که دانه را تشکیل می‌دهند، شود. لذا، تعداد گل‌ها (یا گلچه‌ها) در گل آذین در اثر توقف تمایز یا سقط و از بین رفتن گل‌های نمو یافته تحت تنش افزایش خواهند یافت. بنابراین می‌توان گفت که تنش خشکی تاثیر بیشتری بر روی صفت تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی در مقایسه با سایر صفات فنولوژیکی دارد (Flohr *et al.*, 2017). از این‌رو می‌توان گفت که در برنامه‌های به‌نژادی صفت تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی در اولویت به‌نژادی قرار می‌گیرد.

نتایج تجزیه مرکب اثرات اپیستازی با تیمار آبیاری نشان داد اثر اپیستازی نوع i برای صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی، تعداد روز تا برداشت، وزن هزار میوه، شاخص برداشت، میزان اسانس‌های میوه و RWC معنی‌دار نبود در حالیکه در صفت عملکرد میوه معنی‌دار بود (جدول ٣). هم‌چنین اثر اپیستازی j + l برای همه صفات در تجزیه مرکب معنی‌دار بود. معنی‌دار بودن اثرات متقابل Epi-1 × WT و Epi-2 × WT در صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی، تعداد روز تا برداشت، عملکرد میوه در بوته، وزن هزار میوه، شاخص برداشت و RWC نشان می‌دهد که اثرات متقابل بین آللی افزایشی × افزایشی، افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت در بیان ژن‌های کنترل کننده این صفات تحت تاثیر تیمارهای آبیاری مختلف قرار گرفته است. وجود اثرات متقابل اجزای اپیستازی با محیط در مطالعات سایر محققین نیز گزارش گردیده است (Khattak *et al.*, 2001; Sunil and Singh, 2003).

نتایج تجزیه واریانس اثرات افزایشی و غالبیت نشان داد که اثرات افزایشی برای صفت تعداد روز تا ٥٠٪ گلدهی در تیمارهای آبیاری WW و MWS و صفات تعداد روز تا برداشت، عملکرد میوه در بوته، وزن هزار میوه، شاخص برداشت، میزان اسانس‌های میوه و RWC در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS معنی‌دار بود (جدول ٣). نتایج مشابهی در رابطه با صفات ارتفاع، عملکرد گیاه، شاخص برداشت و وزن هزار دانه توسط سود و همکاران (Sood *et al.*, 2007) در کتان بدست آمده است ولی این نتیجه با نتیجه بدست آمده توسط سایر محققین مغایرت دارد (Kumar *et al.*, 2000; Bhateria *et al.*, 2001; Sood, 2004). هم‌چنین اثرات غالبیت برای صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی و RWC در تیمار آبیاری MWS، صفات تعداد روز تا رسیدن در تیمارهای آبیاری MWS و SWS، شاخص برداشت در تیمارهای آبیاری WW، MWS و SWS و میزان اسانس‌های میوه در تیمارهای آبیاری WW و MWS معنی‌دار بود (جدول ٣). صرف نظر از وجود اثرات اپیستازی برآوردهای مقادیر واریانس افزایشی و غالبیت در محیط‌های مختلف تغییر می‌یابند و حساسیت نوع عمل ژن‌ها به محیط‌ها متفاوت خواهد بود (Khan and McNeilly, 2005). نتایج نشان داد که اثر متقابل افزایشی × تیمار آبیاری در صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی، تعداد روز تا رسیدن، عملکرد میوه در بوته، وزن هزار میوه، شاخص برداشت و RWC معنی‌دار بود، در حالی‌که اثر متقابل غالبیت × تیمار آبیاری در صفات تعداد روز تا برداشت، شاخص برداشت و میزان اسانس‌های میوه

جدول ۲- تجزیه واریانس اپیستازی صفات مورد بررسی

Table 2. Analysis of epistasis variance in studied traits

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی D.F.	میانگین مربعات Mean squares																						امید ریاضی میانگین مربعات Expected Mean Squares
		روز تا ۵۰٪ گلدهی DTF			روز تا برداشت DTH			عملکرد میوه FY			وزن هزار میوه TFW			شاخص برداشت HI			محتوای رطوبت نسبی RWC			میزان اسانس EOC			
		WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	
افزایشی Additive	5	15.9**	12.6*	6.7^{ns}	8.84**	21.3**	16.2**	3.1**	1.0**	0.5**	1.2**	0.2**	0.03**	0.02**	0.1**	0.04**	6.8*	148.9**	82.8**	0.2*	1.7**	08**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+3rp\sigma_s^2$
غالبیت Dominance	5	0.3^{ns}	7.2*	3.5^{ns}	0.7^{ns}	31.75**	9.8**	0.4^{ns}	0.01^{ns}	0.002^{ns}	0.02^{ns}	0.01^{ns}	0.01^{ns}	0.01**	0.06**	0.01*	0.4^{ns}	2.6*	0.3^{ns}	0.01*	0.06**	0.01^{ns}	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+2rp\sigma_d^2$
اپیستازی نوع i Epistasis-i type	1	5033**	72.0**	528^{ns}	868^{ns}	6.7**	1985**	77.3^{ns}	411**	551**	646**	4335**	0.2^{ns}	0.2*	0.7**	2.4**	81.7^{ns}	2162**	3437**	27.1**	2.9**	24.1**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rp\sigma_{ep}^2+frp\sigma_i^2$
اپیستازی نوع j + l Epistasis-j and l type	5	7.5^{ns}	54.3^{ns}	31.1^{ns}	40.2**	62.6*	19.2*	6.8**	4.5^{ns}	13.8**	4.15^{ns}	5.0*	0.1^{ns}	0.2*	0.6**	0.3**	7.7^{ns}	81.7^{ns}	357.4**	10.1**	0.9**	0.7^{ns}	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rp\sigma_{ep}^2$
تکرار × فامیل‌ها Reps × Families	34	845**	57.2*	114^{ns}	178**	53.3*	346**	18.5**	72.3**	103**	111**	726**	0.1^{ns}	0.2**	0.6**	0.6**	20.0^{ns}	428**	870**	13.0**	1.3**	4.6**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2$
خطا Error	1026	12.2	44.88	201.1	15.5	19.11	4.2	3.5	1.63	0.3	1.41	1.02	0.01	0.03	0.02	0.03	24.4	30.5	69.8	0.2	0.1	0.5	σ_w^2

ns، * و **: غیر معنی‌دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد. r، p و f به ترتیب نشان‌دهنده تکرار، گیاهان و فامیل‌هاست. s و d نشان‌دهنده مجموع‌ها و تفاوت‌هاست. ep و w نشان‌دهنده اپیستازی و خطاست.

WW: آبیاری معمولی؛ MWS: تنش ملایم؛ SWS: تنش شدید

ns, * and ** are non-significant, significant at 5 and 1% levels of probability, respectively. r, p and f refer to replicates, plants and families, respectively. s and d refer to sums and differences, respectively. ep and w refers to epistasis and error, respectively.

WW: Well Water; MWS: Moderate Water Stress; SWS: Severe Water Stress

DTF: Days to 50% Flowering; DTH: Days to Harvest; FY: Fruit Yield; TFW: Thousand Fruit Weight; HI: Harvest Index; RWC: Relative Water Content; EOC: Essential Oil Content

معنی‌دار بود (جدول ٣). در این مطالعه تفاوت برآورد مقادیر واریانس غالبیت برای صفت میزان اسانس میوه در تیمارهای آبیاری مختلف کم بود در حالیکه برآورد واریانس افزایشی در تیمارهای آبیاری مختلف زیاد بود که بیانگر حساسیت بیشتر اثرات افزایشی به تغییر رژیم آبیاری می‌باشد. از طرف دیگر نتایج تجزیه مرکب نشان داد که اثر متقابل افزایشی × تیمار آبیاری معنی‌دار نبود که نشان‌دهنده حساس نبودن اثرات افزایشی به تغییرات محیطی در این صفت است. هم‌چنین اثرات متقابل افزایشی × افزایشی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. بنابراین می‌توان نتیجه‌گیری کرد اثرات افزایشی در صفت میزان اسانس میوه به تغییرات محیطی حساس نیستند اما معنی‌دار شدن اثر متقابل افزایشی × افزایشی، اثرات افزایشی را تحت تاثیر قرار داده و این اثرات در محیط‌های MWS و SWS بزرگتر از WW بود. اثر متقابل غالبیت × تیمار آبیاری در صفت میزان اسانس میوه معنی‌دار نگردید در حالیکه اثر متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت با تیمار آبیاری در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. صرف نظر از این که اثر اپیستازی j + l معنی‌دار نگرید، اختلاف مقادیر واریانس افزایشی در رژیم‌های آبیاری مختلف کم بود. بنابراین به نظر می‌رسد که عمل اپیستازی ژن‌ها در مقایسه با اثرات افزایشی و غالبیت به تغییرات محیطی حساس‌تر می‌باشند. معنی‌دار شدن اثر متقابل اپیستازی × محیط در مطالعات سایر محققین نشان داده شده است (Khattak *et al*., 2002; Khan and McNeilly, 2005; Sood *et al*., 2007).

مقادیر بزرگتر جزء افزایشی واریانس ژنتیکی نشان‌دهنده غالب بودن اثر افزایشی بر اثر غالبیت در بیان ژن‌های صفات تحت مطالعه در گشنیز می‌باشد (جدول ٤)، که مقادیر کوچکتر از یک درجه غالبیت $(H/D)^{1/2}<1$ این موضوع را تائید می‌کند، لذا در اصلاح این صفات گزینش در نسل‌های اولیه موثر می‌باشد. در صفت تعداد روز تا برداشت مقدار درجه غالبیت بزرگتر از یک بود $(H/D)^{1/2}>1$ که نشان‌دهنده اثرات فوق‌غلبه در بیان ژن‌های این صفت در تیمار آبیاری MWS بود. در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل‌های بعدی موثر خواهد بود. ضریب همبستگی مقادیر مجموع و تفاوت‌های صفات تعداد روز تا ٥٠٪ گل‌دهی و عملکرد میوه در بوته در تیمار آبیاری WW، وزن هزار میوه در تیمارهای آبیاری WW و SWS و RWS در تیمارهای آبیاری MWS و SWS منفی و غیر معنی‌دار بود که حاکی از این است که ژن‌ها در دو والد در جهت مخالف یکدیگر عمل می‌کنند. مقدار مثبت و معنی‌دار این همبستگی برای صفت شاخص برداشت در تیمار آبیاری WW نشان‌دهنده این است که جهت غالبیت ژن‌ها در جهت کاهش مقدار شاخص برداشت است. دامنه وراثت‌پذیری عمومی در این آزمایش از حداقل ٤ درصد برای شاخص برداشت در تیمار آبیاری SWS تا حداکثر ٨٤ درصد برای تعداد روز تا برداشت در تیمار آبیاری SWS بدست آمد. هم‌چنین وراثت‌پذیری خصوصی از حداقل ٣ درصد برای شاخص برداشت در آزمایش SWS تا حداکثر ٦٥ درصد در صفات RWC، میزان اسانس میوه و روز تا برداشت بدست آمد (جدول ٤). برآوردهای وراثت‌پذیری از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین ارزیابی اثرات ژنتیکی و محیطی در تنوع فنوتیپی به گزینش کمک می‌کند (Falconer, 1990). دانستن این که یک صفت با تعداد کمی ژن اصلی و یا تعداد زیادی ژن فرعی کنترل می‌شود، بسیار با اهمیت می‌باشد، چون این امر رویکرد انتخاب را می‌تواند به محقق نشان دهد (Mulitze and Baker, 1985). برآورد مقادیر وراثت‌پذیری با استفاده از تجزیه تلاقی سه‌جانبه به دلیل این که تسترهای مورد استفاده در آزمایش امکان پیش‌بینی پاسخ به انتخاب را فراهم نمی‌آورند چندان رایج نمی‌باشد (Kearsey and Jinks, 1968). با این حال کرسی و همکاران (Kearsey *et al*., 1987) و دوی و همکاران (Devey *et al*., 1989) بر روی چچم و Pooni *et al*. (1994) در گیاه تنباکو مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را با استفاده از تجزیه تلاقی سه جانبه برآورد نمودند که دامنه وراثت‌پذیری عمومی در صفات تحت مطالعه بین ٠/٣٩-٠/٣١ و وراثت‌پذیری خصوصی بین ٠/٣٢-٠/٢١ برآورد گردید

جدول ۳- تجزیه واریانس مرکب برای صفات مورد مطالعه در فامیل‌های گشنیز

Table 3. Combined analysis of variance for studied traits in coriander families

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی D.F.	میانگین مربعات Mean Squares							امید ریاضی میانگین مربعات Expected Mean Squares
		تعداد روز تا ۵۰٪ گلدهی DTF	تعداد روز تا برداشت DTH	عملکرد میوه FY	وزن هزار میوه TFW	شاخص برداشت HI	محتوای رطوبت نسبی RWC	میزان اسانس EOC	
افزایشی Additive	11	149.35**	160.78**	14.01**	3.21**	0.72**	704.83**	4.59**	-
غالبیت Dominance	11	48.82ns	101.35**	1.82*	0.26ns	0.09**	40.36*	0.16*	-
اپیستازی نوع i (Epi-1) Epistasis-i type (Epi-1)	1	3496.75ns	115.57ns	920.41*	2746.84ns	1.25ns	3078.13ns	46.60ns	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rpt\sigma_{ep}^2+frpt K_{it}^2$
اپیستازی نوع j + l (Epi-2) Epistasis-j and l type (Epi-2)	11	2959.79**	3453.48**	514.84**	2467.62**	4.91**	4133.50**	58.52**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rpt\sigma_{ep}^2$
افزایشی × تیمار آبیاری Additive × WT	22	78.46*	66.71**	8.03**	3.09**	0.15**	391.43**	0.12ns	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+3rp\sigma_{st}^2$
غالبیت × تیمار آبیاری Dominance × WT	22	39.02ns	83.45**	1.17ns	0.54ns	0.23**	12.44ns	0.25**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+2rp\sigma_{dt}^2$
اپیستازی i × تیمار آبیاری Epi$^{\xi}$-i × WT	2	13228.08**	16833.33**	5132.04**	20427.95**	113.09**	42101.43**	816.98**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rp\sigma_{ept}^2+frpt K_{it}^2$
اپیستازی j + l × تیمار آبیاری Epi-j+l$^{\xi\xi}$ × WT	22	2164.99**	2810.24**	603.77**	3067.26**	11.72**	3786.10**	95.89**	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2+6rp\sigma_{ept}^2$
تکرار × فامیل‌ها Reps × families	102	1016.43ns	965.72ns	194.14ns	838.05ns	1.43ns	1319.20ns	18.84ns	$\sigma_w^2+p\sigma_r^2$
خطا Error	3078	758.24	867.33	188.69	835.51	1.34	1194.4	17.99	σ_w^2

ns، * و **: غیر معنی‌دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد. r، p، f و t به ترتیب تعداد تکرارها، گیاهان، فامیل‌ها و تیمارهاست. s، d و t نشان‌دهنده مجموع‌ها، تفاوت‌ها و تیمارهاست. ep ، w و K_i^2 نشان دهنده اپیستازی، خطا و فاکتور تصحیح است. $^{\xi}$ و $^{\xi\xi}$ نشاندهنده اثرات اپیستازی افزایشی × افزایشی و غالبیت + غالبیت × غالبیت است.

ns, * and ** are non-significant, significant at 0.05 and 0.01 levels of probability, respectively. r, p, f, and t refer to replicates, plants, families and treatments, respectively. s, d and t refer to sums, differences and treatments. ep, w and K_i^2 refers to epistasis, within and correction factor respectively. $^{\xi}$, Additive × additive; $^{\xi\xi}$, additive × dominance, dominance × dominance.

DTF: Days to 50% Flowering; DTH: Days to Harvest; FY: Fruit Yield; TFW: Thousand Fruit Weight; HI: Harvest Index; RWC: Relative Water Content; EOC: Essential Oil Content

جدول ٤- برآورد اثرات افزایشی، غالبیت، اجزای واریانس و وراثت‌پذیری در صفات مورد بررسی

Table 4. Estimates of additive, dominance effects, components of variation and heritability in studied traits

اجزای ژنتیکی Genetic component	روز تا ۵۰٪ گلدهی DTF			روز تا برداشت DTH			عملکرد میوه FY			وزن هزار میوه TFW			شاخص برداشت HI			محتوای رطوبت نسبی RWC			میزان اسانس EOC		
	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS	WW	MWS	SWS
اثرات افزایشی (D) Additive effects	127.02	100.97	53.85	70.75	40.57	129.95	24.46	8.13	4.04	9.26	1.93	0.24	0.14	0.79	0.33	54.13	1190.97	662.01	1.66	3.0	1.34
اثرات غالبیت (H) Dominance effects	2.31	57.95	28.06	5.77	65.02	78.66	3.18	0.13	0.02	0.18	0.14	0.07	0.09	0.52	0.08	3.54	20.97	2.14	0.08	.51	0.07
اثرات محیطی (E) Environmental effects	35.15	32.11	78.23	20.70	8.56	15.32	6.70	3.03	1.28	2.79	0.075	0.06	0.04	5.05	5.15	14.34	315.40	220.13	0.71	0.68	0.35
واریانس افزایشی (V_A) Additive variance	63.51	50.48	26.92	35.37	20.28	64.97	12.23	4.06	2.02	4.63	0.96	0.12	0.07	0.39	0.16	27.06	595.48	331.0	0.83	1.5	0.67
واریانس غالبیت (V_D) Dominance variance	0.57	14.48	7.02	1.44	16.25	19.66	0.79	0.03	0.005	0.04	0.03	0.02	0.02	0.13	0.02	0.88	5.24	0.53	0.02	0.13	0.02
واریانس ژنوتیپی (V_G) Genotypic variance	64.08	64.96	33.93	36.81	36.53	84.63	13.02	4.09	2.03	4.67	0.99	0.14	0.09	0.52	0.18	27.94	600.72	331.53	0.85	1.63	0.69
واریانس فنوتیپی (V_P) Phenotypic variance	99.23	97.07	112.16	57.51	45.09	99.95	19.72	7.12	3.31	7.46	1.74	0.20	0.13	5.57	5.33	42.28	916.12	551.66	1.56	2.31	1.04
نسبت غالبیت (DR) Dominance Ratio	0.13	0.75	0.72	0.28	1.26	0.49	0.36	0.13	0.07	0.14	0.27	0.53	0.79	0.81	0.49	0.25	0.13	0.06	0.22	0.41	0.24
وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_N) Narrow-sense heritability	0.64	0.52	0.24	0.61	0.63	0.65	0.62	0.57	0.61	0.62	0.55	0.59	0.55	0.07	0.03	0.64	0.65	0.60	0.53	0.65	0.64
وراثت‌پذیری عمومی (h^2_B) Broad-sense heritability	0.65	0.67	0.30	0.64	0.81	0.84	0.66	0.58	0.62	0.63	0.57	0.67	0.72	0.10	0.04	0.80	0.66	0.62	0.55	0.70	0.66
جهت غالبیت ($r_{s,d}$) Direction of dominance	-8×10^{-8}	3×10^{-4}	3×10^{-4}	1×10^{-8}	3×10^{-6}	3×10^{-8}	-9×10^{-6}	1×10^{-7}	1×10^{-7}	-4×10^{-4}	9×10^{-7}	-0.13	0.61	1×10^{-7}	1×10^{-7}	2×10^{-4}	-9×10^{-8}	-1×10^{-7}	7×10^{-6}	1×10^{-7}	1×10^{-7}

WW: آبیاری معمولی؛ MWS: تنش ملایم؛ SWS: تنش شدید

WW: Well Water; MWS: Moderate Water Stress; SWS: Severe Water Stress

DTF: Days to 50% Flowering; DTH: Days to Harvest; FY: Fruit Yield; TFW: Thousand Fruit Weight; HI: Harvest Index; RWC: Relative Water Content; EOC: Essential Oil Content

نتیجه‌گیری کلی

نتایج بدست آمده از این پژوهش نشان داد که اپیستازی نوع i در کنترل صفات روز تا ۵۰٪ گل‌دهی، روز تا برداشت، عملکرد میوه، وزن هزار میوه، شاخص برداشت، محتوای رطوبت نسبی و میزان اسانس میوه در تیمارهای آبیاری مختلف دخالت داشت. با توجه به بزرگتر بودن مقادیر واریانس اپیستازی نوع i نسبت به j + l در صفات عملکرد میوه در بوته، میزان اسانس میوه و RWC اصلاح این صفات از طریق گزینش در نسل‌های اولیه موثر می‌باشد. هم‌چنین نتایج نشان داد که اپیستازی j + l برای صفت تعداد روز تا برداشت در تیمار آبیاری MWS بزرگتر از اپیستازی نوع i بود، بنابراین در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل‌های بعدی می‌تواند موثر باشد.

References

Anbessa, Y., Warkentin, T., Vandenberg, A. and Ball, R. (2006). Inheritance of time to flowering in chickpea in short – season temperate environment. *Journal of Heredity*, **97**: 55-61.

Bhateria, S., Pathania, A., Sharma, J.K., Badiyala, D. and Bhandari, J.C. (2001). Combining ability for seed yield and its components in linseed (*Linum usitatissimum* L.). *Journal of Oilseeds Research*, **18(1)**: 44-47.

Comstock, R.E. and Robinson, H.F. (1952). *Estimation of average dominance of genes*. In: *Heterosis*, Ed. Gowen, J. W. pp. 494-516, Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.

Darvishzadeh, R., Mousavi Andazghi, M.J., Fayyaz Moghadam, A., Abbassi Holasou, H. and Alavi, S. R. (2016). Genetic analysis of morphological traits in oriental tobacco (*Nicotina tabacum* L.) by using generation mean analysis. *Plant Genetic Researches*, **3(2)**: 11-24 (In Persian).

Devey, F.D., Hayward, M.D., Kearsey, M.J., McAdam, N.J. and Eggleston, M.P. (1989). Genetic analysis of production characters in *Lolium*. *Plant Breeding*, **103(1)**: 63-72.

Dyulgerov, N., and Dyulgerova, B. (2013). Variation of yield components in coriander (*Coriandrum Sativum* L.). *Agricultural Science and Technology*, **5(2)**: 160-163.

Eta-Ndu, J.T. and Openshaw, S.J. (1999). Epistasis for grain yield in two F2 populations of maize. *Crop Science*, **39(2)**: 346-352.

Excel. (2013). *Excel 2013 Formulas*. John Wiley and Sons, New Jersey, USA.

Falconer, D.S. (1990). Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research*, **56(1)**: 57-70.

Flohr, B.M., Hunt, J.R., Kirkegaard, J.A. and Evans, J.R. (2017). Water and temperature stress define the optimal flowering period for wheat in south-eastern Australia. *Field Crops Research*, **209**: 108-119.

Kearsey, M.J., Hayward, M.D., Devey, F.D., Arcioni, S., Eggleston, M.P. and Eissa, M.M. (1987). Genetic analysis of production characters in *Lolium*. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, **75(1)**: 66-75.

Kearsey, M.J. and Jinks, J.L. (1968). A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity*, **23(3)**: 403-409.

Ketata, H., Smith, E.L., Edwards, L.H. and McNew, R.W. (1976). Detection of epistatic, additive, and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). *Crop Science*, **16(1)**: 1-4.

Khan, A.A. and McNeilly, T. (2005). Triple test cross analysis for salinity tolerance based upon seedling root length in maize (*Zea mays* L.). *Breeding Science*, **55**: 321-325.

Khanna-Chopra, R. and Selote, D.S. (2007). Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, **60(2)**: 276-283.

Khattak, G.S.S., Haq, M.A., Ashraf, M. and Mcneily, T. (2001). Genetic basis of variation of yield and yield components in mungbean (*Vigna radiata* L.). *Hereditas*, **134(3)**: 211-217.

Khattak, G.S.S., Haq, M.A., Ashraf, M. and Tahir, G.R. (2002). Triple test cross analysis for some morphological traits in mungbean (*Vigna radiate* L. Wilczek). *Euphytica*, **126(3)**, 413-420.

Khattab S.A. M., Esmail, R.M. and Abd EL-Rahman, M.F. (2010). Genetical analysis of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *New York Science Journal*, **3(11)**: 152-157.

Khodadadi, M., Dehghani, H., Jalali-Javaran, M., Rashidi-Monfared, S. and Christopher, J.T. (2016a). Numerical and graphical assessment of relationships between traits of the Iranian *Coriandrum sativum* L. core collection by considering genotype × irrigation interaction. *Scientia Horticulturae*, **200**: 73-82.

Khodadadi, M., Dehghani, H., Jalali-Javaran, M. and Christopher, J.T. (2016b). Fruit yield, fatty and essential oils content genetics in coriander. *Industrial Crops and Products*, **94**: 72-81.

Kolmogorov, A. (1933). Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione. *Istituto Italiano degli Attuari*, **4**: 83-91.

Kumar, M., Singh, P.K. and Singh, N.P. (2000). Line x tester analysis for seed yield and its components in linseed (*Linum usitatissimum* L.). *Annals of Agricultural Research*, **21(4)**: 485-489.

Lamkey, K.R., Bruce, J.S. and Melchinger, A.E. (1995). Epistasis in an elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. *Crop Science*, **35(5)**: 1272-1281.

Mather, K. and Jinks, J.L. (1982). *Biometrical genetics: the study of the continuous variation*. Chapman and Hall, London, UK.

Molaei, B., Moghaddam, M., Alavikia, S.S. and Bandeh-hagh, A. (2016). 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).

Mulitze, D.k. and Baker, R.J. (1985). Evaluation of biometrical methods for estimation the number of genes 1-effect of sample size. *Theoretical and Applied Genetics*, **69(5-6)**: 553-558.

Pandey, D.P. and Singh, M. (2003). Triple test cross analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell). *Crop Research (Hisar)*, **26(3)**: 473-476.

Patel, A.P., Mehta, D.R., Bhatia, V.J. and Vaddoria, M.A. (2007). Triple test cross analysis for fruit yield and some component characters in okra (*Abelmoschus esculentus* L. Moench). *National Journal of Plant Improvement*, **9(2)**: 111-114.

Pooni, H.S., Kumar, I.S.H. and Khush, G.S. (1994). A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. V. Triple test cross analysis of disomically inherited traits expressed in triploid tissues. *Heredity*, **72(6)**: 563-569.

Sadat Noori, S.A. and Sokhansanj, A. (2004). Triple test cross analysis for genetic components of salinity tolerance in spring wheat. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran*, **15(1)**: 13-19.

Singh, S., Dhull, R.S. and Mishra, S.B. (1979). Triple test cross analysis in F2 populations of four barley crosses. *Theoretical and Applied Genetics*, **55(6)**: 243-245.

Singh, R.K. and Chaudhary, B.D. (1985). *Biometrical methods in quantitative genetic analysis*. 3th ed. Kalyani Publication., Ludhiana, New Delhi, IND.

Singh, N.K., Chauhan, Y.S. and Kumar, K. (1991). Detection of epistatic, additive and dominance variation in linseed (*Linum usitatissimum* L.). *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **51(2)**: 264-267.

Smirnov, N.V. (1948). Tables for estimating the goodness of fit of empirical distributions. *The Annals of Mathematical Statistics*, **19(2)**: 279-281.

Sofi, P., Rather, G. and Ven Katesh, S. (2006). Triple test cross analysis in maize (*Zea mays* L.). *Indian Journal of Crop Science*, **1(1-2)**: 191-193.

Sood, S., Kalia, N.R., Bhateria, S. and Kumar, S. (2007). Detection of genetic components of variation for some biometrical traits in *Linum usitatissimum* L. in sub-mountain Himalayan region. *Euphytica*, **155(1-2)**: 107-115.

Sood, S.P. (2004). *Genetic analysis of yield and its components in linseed* (*Linum usitatissimum* L.). M. Sc. Thesis, CSK Himachal Pradesh Agriculture University, Palampur, India.

SPSS Inc. (2010). *SPSS 19. Users Guied*. IBM Corp, Chicago, USA.

Srivastava, J.P.E. (1987). *Drought Tolerance in Winter Cereals*. John Wiley and Sons, New Jersey USA.

Subbaraman, N. and Rangasamy, S.S.R. (1989). Triple test cross analysis in rice. *Euphytica*, **42**: 35-40.

Sunil, K. and Singh, D. (2003). Gene effects and genotype × environment interaction at various growth stages of different biomass characters in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern Coss.). *National Journal of Plant Improvement*, **5**: 112-115.

Thomas, W.T.B. and Tapsell, C.R. (1983). Cross prediction studies on spring barley. *Theoretical and Applied Genetics*, **64(4)**: 345-352.

Toker, C., Liuch, C., Tejera, N.A., Serraj, R. and Siddique, K.H.M. (2007). *Abiotic Stresses*. In: Chickpea breeding and management. Eds. Yadav, S. S., Redden, R., Chen, W. and Sharma, B. pp. 474-496, CABI, Wallingford, UK.

Virk, D.S. and Jinks, J.L. (1977). The consequences of using inadequate testers in the simplified triple test cross. *Heredity*, **38(2)**: 237-251.

Wolf, D.P. and Hallauer, A.R. (1997). Triple test cross analysis to detect epistasis in maize. *Crop Science*, **37(3)**: 763-770.

Estimation of Genetic Parameters of some Quantitative Traits in Coriander under Drought Stress, using Triple Test Cross

Mehrdad Hanifei[1], Hamid Dehghani[2,*] and Mostafa Khodadadi[3]

1- Ph.D. Student, Department of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran
2- Associate Professor, Department of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran
3- Former Ph.D. Student, Department of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran

(Received: April 05, 2017 – Accepted: June 18, 2017)

Abstract

Drought is a worldwide risk seriously influencing production of agricultural plants such as coriander. In order to evaluate heritability and gene action for important quantitative traits in coriander in three irrigation regimes, including Well Water (WW), Mild Water Stress (MWS) and Severe Water Stress (SWS), a cross between two genotypes of TN-59-158 (Sensitive parent) and TN-59-230 (Tolerant parent) was done. Parents and progenies of triple test cross were evaluated in filed condition through a randomized complete block design with three replications. Days to 50% Flowering (DTF), Days to Harvest (DTH), Fruit Yield (FY), Thousand Fruit Weight (TFW), Harvest Index (HI), Relative Water Content (RWC) and Essential Oil Content (EOC) were measured. Results showed that total epistasis effect was observed for all traits except RWC in WW. Also, total epistasis effect was observed for all traits except DTF in MWS and SWS. Partitioning of total epistasis revealed that [i] type of epistasis was contributed to determining DTF and TFW in WW and MWS treatments, DTH, FY and RWC in MWS and SWS treatments, and HI and EOC in WW, MWS and SWS treatments.

Keywords: Additive, Dominance, Epistasis, Heritability, Triple test cross

[*] **Corresponding Author, E-mail: dehghanr@modares.ac.ir**