

وراثت صفات زراعی و فیزیولوژیک در نتاج حاصل از تلاقی ارقام گندم نان مغان^۳ و ارگ تحت شرایط تنش کمبود آب

سهیلا شایان^۱، محمد مقدم واحد^{۲*}، مجید نوروزی^۳، سید ابوالقاسم محمدی^۲، محمود تورچی^۲ و بفرین مولایی^۴

۱- دانشجوی دکتری، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز

۲- استاد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز

۳- دانشیار، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز

۴- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۱/۱۹ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۰۶/۰۸)

چکیده

تنش خشکی از عوامل کاهش دهنده عملکرد در سطح جهان محسوب می‌شود. با توجه به این‌که گندم بیشتر در نواحی نیمه خشک کشت می‌شود، امروزه توجه زیادی به ایجاد ارقام متحمل به تنش خشکی معطوف شده است. در این پژوهش نحوه وراثت برخی از صفات زراعی و فیزیولوژیکی در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی دو رقم ارگ (والد متحمل به خشکی) و مغان^۳ (والد حساس به خشکی) در شرایط مزرعه از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز در سال زراعی ۱۳۹۲-۱۳۹۳ مورد مطالعه قرار گرفت. آزمایش به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در دو تکرار صورت پذیرفت. شرایط آبیاری در کرت‌های اصلی و نسل‌های مورد مطالعه در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. پس از گرده‌افشانی به منظور اعمال تنش کم‌آبی، قطع آبیاری تا انتهای فصل برای کرت‌های واجد تنش صورت گرفت. در تجزیه واریانس اختلاف معنی‌داری در بین نسل‌های مختلف از نظر صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل برگ، دمای برگ، تعداد روز تا رسیدگی، وزن سنبله، وزن کاه، بیوماس، عملکرد دانه و شاخص برداشت مشاهده شد. اثر متقابل نسل در شرایط آبیاری تنها برای عملکرد دانه معنی‌دار بود. بعد از تجزیه میانگین نسل‌ها در دو شرایط عادی و تنش خشکی، کای اسکور مدل سه پارامتری برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود که حاکی از حضور اثرات متقابل غیر آلی در وراثت این صفات بود. دامنه وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مورد مطالعه به ترتیب در شرایط عادی ۰/۵۰۲-۰/۹۴۶ و ۰/۲۴۴-۰/۴۲۹ و در شرایط تنش کم‌آبی ۰/۶۵۳-۰/۹۵۱ و ۰/۳۷۷-۰/۲۲۱ به دست آمد. متوسط درجه غالبیت برای کلیه صفات مورد مطالعه در هر دو شرایط عادی و تنش کم‌آبی بیشتر از یک بود که وجود پدیده فوق غالبیت را در کنترل این صفات نشان داد و مقدار پایین وراثت پذیری خصوصی را توجیه کرد. در هر دو شرایط، واریانس غالبیت بزرگ‌تر از واریانس افزایشی برای تمامی صفات بود. این نتایج لزوم بهره‌برداری از اثرات غالبیت ژنی در برنامه‌های اصلاحی گندم در صورت فراهم شدن تولید واریته‌های هیبرید یا انجام گزینش در نسل‌های تفرق پیشرفته را نشان می‌دهد هر چند که به علت مشکل انتقال گرده، تولید واریته‌های هیبرید در گندم در سطح محدودی صورت می‌گیرد.

واژگان کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، تنش خشکی، گندم، وراثت پذیری

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: mmoghaddam@tabrizu.ac.ir

مقدمه

تنش خشکی یکی از پیچیده‌ترین تنش‌های غیرزنده در مقیاس جهانی به شمار می‌رود که رشد و نمو گیاهان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. عوامل ایجاد شرایط تنش، تعادل طبیعی را تغییر داده و منجر به یک سری تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان می‌شوند که تأثیر منفی بر رشد و تولید آن‌ها دارد و در نهایت منجر به کاهش رشد و میزان عملکرد نهایی گیاه می‌شود (Guo et al., 2010). عملکرد گندم نیز حداقل در ۶۰ میلیون هکتار از زمین‌های کشورهای در حال توسعه، در اثر تنش خشکی به اندازه ۵۰ تا ۹۰ درصد از پتانسیل خود نسبت به شرایط بدون تنش کاهش می‌یابد. داریانتو و همکاران (Daryanto et al., 2016) با بررسی نتایج حاصل از آزمایش‌های تأثیر تنش کم‌آبی روی عملکرد گندم و ذرت بین سال‌های ۱۹۸۰ و ۲۰۱۵ در شرایط مزرعه نشان دادند که کاهش عملکرد گندم و ذرت بسته به گونه‌ها متفاوت است. آنان کاهش عملکرد گندم و ذرت در اثر خشکی را به ترتیب ۲۰/۶ درصد و ۳۹/۳ درصد گزارش کردند. تنش خشکی می‌تواند در مراحل رشد رویشی گیاه، تشکیل آغازه‌های گل، مرحله نمو گامتوفیتی، مرحله گرده‌افشانی و باروری دانه و در نهایت مرحله پرشدن دانه رخ دهد. خسارت ناشی از تنش وارده در مرحله زایشی گیاه شدیدتر بوده و کاهش زیاد عملکرد را به لحاظ حساسیت گیاه در این مرحله و ترکیبی از عوامل مانند کاهش رطوبت خاک و تبخیر و تعرق بالا در پی دارد. بنابراین، ارزیابی تحمل گیاه در این مرحله از رشد، از اهمیت بیشتری برخوردار است (Blum, 1998). به این منظور شناسایی صفات مرتبط با تحمل به خشکی و نحوه کنترل ژنتیکی این صفات می‌تواند در گزینش ژنوتیپ‌های سازگار به کار گرفته شود. هر چند افزایش عملکرد دانه مهم‌ترین هدف به‌نژادگران در برنامه اصلاحی است، اما از آن‌جا که عملکرد دانه صفتی پیچیده و دارای وراثت چندژنی است و اجزای آن توسط تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه مشخص

می‌شود، مطالعه آن مشکل است. با توجه به این موضوع به‌نژادگران اغلب از اجزای عملکرد برای بهبود آن در نسل‌های در حال تفرق استفاده می‌کنند. معمولاً این اجزا در عمل به صورت جبرانی عمل می‌کنند و افزایش یکی کاهش دیگری را در بردارد (Munir et al., 2007).

بین عملکرد دانه و اجزای آن یعنی تعداد پنجه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه همبستگی مثبت و معنی‌دار گزارش شده است (Munir et al., 2007; Uddin et al., 2015). در ارتباط با صفت سطح برگ پرچم و تأثیر آن بر عملکرد دانه گزارش‌های متفاوتی وجود دارد، اما در برخی از گزارش‌ها به رابطه سطح برگ کوچک‌تر با عملکرد بالاتر به لحاظ توانایی لوله کردن سریع‌تر در شرایط تنش خشکی اشاره شده است (Amawate and Behl, 1995). از طرف دیگر در برخی مطالعات سطح برگ پرچم بیشتر را معادل با سطح فتوسنتز کننده بیشتر دانسته‌اند که نقش قابل توجهی بر عملکرد دانه دارد. سطح برگ کوچک یا سطح برگ آسیب دیده توسط بیماری می‌تواند عملکرد دانه را به طور چشمگیری کاهش دهد. بنابراین، برگ پرچم بلند و باریک با توانایی نگهداری آب برای مدت زمان طولانی در مقایسه با برگ پرچم کوچک باعث مقاومت گیاه در برابر شرایط تنش کمبود آب می‌شود (Munir et al., 2007; Uddin et al., 2015).

انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌برداری بهتر از ظرفیت ژنتیکی صفات مختلف زراعی در یک گیاه بستگی به نوع عمل ژن‌های کنترل کننده یک صفت و نحوه وراثت آن‌ها دارد (Akhtar and Chowdhry, 2006). اطلاعات در این زمینه کمک می‌کند تا تصمیم صحیح برای اصلاح آن صفت در برنامه اصلاحی آغاز شود. در صورت وجود اثر غالبیت و برخی از اشکال اپیستازی، تولید واریته‌های هیبرید گوسزد می‌شود ولی در شرایطی که صفات توسط ژن‌های برخوردار از اثرهای افزایشی کنترل می‌شوند، از لاین‌های خاص به عنوان واریته زراعی استفاده می‌کنند. یکی از روش‌های تعیین پارامترهای ژنتیکی، عبارت از تجزیه میانگین نسل‌ها است (Mather and Jinks, 1982).

و نیز اثر اپیستازی در وراثت صفات فیزیولوژیک در هر دو شرایط عادی و کمبود آب نقش دارد. پراکاش و همکاران (Prakash *et al.*, 2006) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها دریافتند که اثر غالبیت به همراه اثر افزایشی، اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت و اثر متقابل افزایشی $\times$ افزایشی، در کنترل صفات مورد بررسی در گندم نقش ایفا می‌کند. سلطان و همکاران (Sultan *et al.*, 2011) در چهار تلافی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، وجود اثرات اپیستازی را برای صفات تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته و وزن صد دانه گزارش کردند. آن‌ها همچنین بیان کردند که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه وراثت کلیه صفات در همه تلافی‌ها کافی نیست. خطاب و همکاران (Khattab *et al.*, 2010) در مطالعه سه تلافی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بیان داشتند که صفات وزن بوته، ارتفاع بوته، عملکرد دانه در بوته و تعداد دانه در سنبله به وسیله اثرات افزایشی، غالبیت و نیز اثرات اپیستازی کنترل می‌شوند که این امر نشان دهنده آن است که گزینش برای این صفات در نسل‌های در حال تفرق با افزایش میزان هوموزیگوتی مؤثرتر خواهد بود. عابدی و همکاران (Abedi *et al.*, 2015) در تجزیه میانگین نسل‌های گندم نان تحت شرایط تنش خشکی گزارش کردند که برای صفات تعداد پنجه، وزن سنبله اصلی، عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله اثر غالبیت ژن‌ها به طور چشمگیری بیشتر از اثر افزایشی است. اثر متقابل افزایشی $\times$ افزایشی فقط برای صفات شاخص برداشت، وزن سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه در سنبله اصلی گزارش شد. چلوبی و همکاران (Cheloei *et al.*, 2012) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، عمل ژن را برای تعدادی از صفات مانند ارتفاع گیاه، طول پدانکل، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته، وزن هزار دانه، تاریخ گلدهی و وزن بوته در دو تلافی گندم مورد بررسی قرار دادند. اثر غالبیت ژن‌ها مهم‌ترین عامل ژنتیکی در کنترل بیشتر صفات مورد بررسی شناخته شد. همچنین اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی

در این روش، علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت، برآورد اثرهای اپیستازی مانند افزایشی $\times$ افزایشی، غالبیت $\times$ غالبیت و افزایشی $\times$ غالبیت نیز امکان‌پذیر است (Singh and Sing, 1992). در این زمینه از آزمون‌های مقیاس مقیاس (Scaling Tests) برای تشخیص وجود این اثرها استفاده می‌شود (Edwards *et al.*, 1976). چودری و همکاران (Chowdhry *et al.*, 1999) نیز نشان دادند که آزمون مقیاس مشترک بهتر از هر آزمون دیگری می‌تواند وجود اپیستازی ژن را تایید کند. بر اساس ارکول و همکاران (Erkul *et al.*, 2010) برای صفات وزن دانه و تعداد دانه در سنبله، مدل سه پارامتری در شرایط تنش خشکی وراثت این صفات را در گندم بر عهده داشت. عشقی و همکاران (Eshghi *et al.*, 2010) گزارش کردند که اثر غالبیت ژنی در گندم در کنترل عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله مؤثرتر است. شیخ و همکاران (Sheikh *et al.*, 2000) بیان داشتند که ارتفاع بوته توسط ژن‌هایی با اثر افزایشی کنترل می‌شود، بنابراین امکان اصلاح این صفت به واسطه گزینش در نسل‌های اولیه وجود دارد. در عین حال بسیاری از شواهد حاکی از آن است که همیشه نمی‌توان اثر اپیستازی را ناچیز در نظر گرفت. گامبل و بورک (Gamble and Burke, 1984) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون مقیاس مشترک، صفاتی مانند تاریخ ظهور سنبله، ارتفاع بوته، شاخص برداشت، عملکرد دانه و تعداد دانه در سنبله را در گندم مطالعه کردند و نتیجه گرفتند که عمل اپیستازی ژن نیز در وراثت این صفات دخالت دارد. اختر و چودری (Akhtar and Chowdhry, 2006) به کمک تجزیه میانگین نسل‌های P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1 و BC_2 در گندم مشاهده کردند که اثر اپیستازی، نقش مهمی در کنترل صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ پرچم و وزن هزار دانه دارد. اسدی و همکاران (Asadi *et al.*, 2015) در مطالعه‌ای که روی هفت جمعیت از گندم انجام دادند از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها به این نتیجه رسیدند که نوع اثر ژن‌های دخیل در کنترل اکثر صفات به شرایط آبیاری بستگی دارد

اهمیت بیشتری نسبت به اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت داشت. متوسط وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفت عملکرد دانه در تلاقی شیراز $\times$ Ws-82-14 در شرایط عادی به ترتیب $0/78$ و $0/44$ و در شرایط تنش $0/69$ و $0/57$ و در تلاقی شیراز $\times$ شعله در شرایط نرمال به ترتیب $0/52$ و $0/29$ و در شرایط تنش به ترتیب $0/78$ و $0/56$ به دست آمد. آنان عنوان کردند که متوسط درجه غالبیت ژنی نیز در اکثر صفات مورد ارزیابی بزرگ‌تر از یک می‌باشد که بیانگر اهمیت غالبیت بود. محمد (Mohamed, 2014) روش تجزیه میانگین نسل‌ها را با استفاده از شش نسل پایه حاصل از تلاقی Sakha 94 با Tokwie به عنوان تلاقی اول و Giza 168 با Tokwie (تلاقی دوم) تحت شرایط عادی و تنش کم‌آبی در گندم به کار بردند. تنوع ژنتیکی برای صفات تعداد سنبله، وزن صد دانه، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک، محتوای آب نسبی و میزان کلروفیل در هر دو تلاقی و دو شرایط آبیاری مشاهده شد. در دو تلاقی و دو شرایط آبیاری، فوق غالبیت و هتروزیس بالایی برای کلیه صفات به دست آمد. اثر افزایشی فقط برای محتوای آب نسبی در شرایط تنش کم‌آبی در تلاقی دوم معنی‌دار بود و برای سایر صفات اثر غالبیت، افزایشی $\times$ افزایشی و غالبیت $\times$ غالبیت در هر دو تلاقی و دو شرایط آبیاری معنی‌دار بود. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب متوسط به بالا و متوسط و درجه غالبیت بزرگ‌تر از یک برای صفات مورد مطالعه در هر دو تلاقی و دو شرایط آبیاری به دست آمد. در آزمایشی دیگر تجزیه میانگین نسل‌ها به منظور بررسی اثرات ژنی و تنوع ژنتیکی عملکرد و کیفیت محصول در شش نسل پایه حاصل از دو تلاقی گندم پاییزه انجام شد. نتایج نشان داد که اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی در وراثت تمام صفات مورد مطالعه دخالت دارد. مدل سه پارامتری برای توجیه ژنتیکی اکثر صفات کافی نبود. برای بیشتر صفات اثرات غالبیت و غالبیت $\times$ غالبیت مهم‌تر از اثرهای افزایشی و انواع دیگر اپیستازی بود (Bilgin et al., 2016).

هدف از اجرای این تحقیق، برآورد اثرها و واریانس‌های ژنتیکی و نیز وراثت‌پذیری صفات مورد بررسی به منظور تعیین راهبرد اصلاحی در دو شرایط عادی و تنش کمبود آب بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و مشخصات طرح آزمایشی: مواد گیاهی مورد استفاده در این مطالعه شامل نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 حاصل از تلاقی رقم ارگ به عنوان والد اول و متحمل به تنش خشکی و رقم مغان ۳ به عنوان والد دوم و حساس به تنش خشکی (Anonymous, 2013) بودند. بذره‌های والدین از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تأمین شدند. بعد از تلاقی والدین و تولید نسل‌های مورد نظر در ایستگاه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، ارزیابی نسل‌ها در سال زراعی ۱۳۹۲-۱۳۹۳ به اجرا گذاشته شد. این ایستگاه در اراضی کرکج با ۱۷ دقیقه و ۴۶ درجه طول جغرافیایی و ۵ دقیقه و ۳۷ درجه عرض جغرافیایی و ارتفاع ۱۳۶۰ متر از سطح آب‌های آزاد با اقلیم نیمه خشک سرد و با میانگین بارندگی ۲۷۵ میلی‌متر، واقع شده است. به دلیل کم بودن بذر نسل F_1 و لزوم تولید نسل F_2 ، این نسل در مزرعه به منظور ارزیابی کشت نشد. آزمایش به صورت کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در دو شرایط آبیاری عادی و تنش کمبود آب اجرا شد. عملیات کاشت پس از انجام شخم و دیسک‌زنی صورت گرفت. در هر واحد آزمایشی فاصله بین خط‌ها ۱۵ سانتی‌متر، فاصله بین بوته‌ها ۵ سانتی‌متر و طول خط‌ها ۱ متر در نظر گرفته شد. برای نسل والدین، BC_1 و BC_2 تعداد ۶۰ بوته در سه خط و برای نسل F_2 و RF_2 (Reciprocal F_2 یا حاصل از تلاقی معکوس والدین F_2) تعداد ۱۰۰ بوته در پنج خط در نظر گرفته شد. آبیاری در هر دو آزمایش تا زمان گرده‌افشانی به طور معمول انجام و پس از آن، آبیاری در شرایط تنش خشکی از زمان گرده‌افشانی قطع شد. مراقبت‌های معمول زراعی شامل آبیاری، وجین کردن، کوددهی و غیره متعاقباً اعمال شد. برای

(1982) انجام گرفت که علت آن تفاوت نوع اثرهای ژن برای هر صفت در دو محیط بود. در تجزیه میانگین نسل‌ها پارامترهای مختلف ژنتیکی با استفاده از روش کمترین مربعات وزنی^۱ برآورد شدند. در این روش میانگین کل هر صفت به صورت زیر نشان داده می‌شود:

$$Y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l] \quad (۱)$$

که Y میانگین یک نسل، m میانگین کلیه نسل‌ها در یک تلاقی، d مجموع اثر افزایشی، h مجموع اثر غالبیت، i مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی (aa)، j مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت (ad)، l مجموع اثر متقابل اثرات غالبیت (dd) و α ، β ، α^2 ، β^2 و $2\alpha\beta$ حاصل ضرب‌های پارامترهای ژنتیکی هستند. آزمون مقیاس مشترک^۲ برای میانگین فنوتیپ‌ها با روش توصیف شده توسط متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982)، برای تعیین مناسب‌ترین مدل ژنتیکی در شرایط کم آبی و عادی مورد استفاده قرار گرفت. نیکویی برازش هر مدل به کمک آماره کای اسکور از طریق مقایسه مقادیر مشاهده شده و مقادیر مورد انتظار آزمون شد. در این آزمایش ابتدا مدل سه پارامتری بررسی گردید و در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری، مدل شش پارامتری مورد ارزیابی قرار گرفت. معنی‌دار بودن هر یک از پارامترهای برآورد شده توسط آزمون t صورت گرفت. در هر دو شرایط محیطی اجزاء غیر معنی‌دار مدل شش پارامتری، حذف شد تا مدل مناسب به دست آید. بدین ترتیب از مدل‌های چهار و پنج پارامتری، در تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد. این مدل‌ها به کمک آزمون کای اسکور با یک و دو درجه آزادی مورد بررسی قرار گرفتند و بهترین مدل برای هر یک از صفات مشخص شد.

تجزیه واریانس نسل‌ها به منظور برآورد اجزای واریانس برای هر صفت به طور جداگانه برای هر کدام از محیط‌های واجد تنش کم آبی و عادی با استفاده از روش کمترین مربعات انجام شد. ابتدا اجزای مربوط به واریانس‌های افزایشی (A) و غالبیت (D) با استفاده از

جلوگیری از خسارت ناشی از پرندگان تورکشی سراسری مزرعه انجام گرفت. در مرحله برداشت ابتدا کرت‌های تحت تنش برداشت شدند. به منظور برآورد واریانس درون نسل‌ها برای کلیه صفات برداشت در هر کرت به صورت تک بوته صورت گرفت و صفات مورد ارزیابی در تک تک بوته‌ها اندازه‌گیری شدند.

صفات مورد ارزیابی: اندازه‌گیری صفات در مراحل مختلف رشد صورت گرفت. دمای برگ، میزان کلروفیل برگ، طول و عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی قبل از مرحله برداشت و ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، وزن هزار دانه، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه، بیوماس، شاخص برداشت، وزن سنبله‌ها و وزن کاه اندازه‌گیری شدند. اندازه‌گیری دمای برگ با دماسنج مادون قرمز و میزان کلروفیل با دستگاه کلروفیل سنج SPAD (James et al., 2002) برای تمام بوته‌ها انجام شد. مساحت برگ پرچم با استفاده از حاصل ضرب طول در عرض برگ پرچم و ضرب آن در ضریب ثابت ۰/۷۴ برآورد شد (Muller, 1991).

تجزیه و تحلیل آماری: قبل از تجزیه واریانس، صادق بودن فرض‌های تجزیه واریانس شامل نرمال بودن داده‌ها، مستقل بودن خطاها، فرض یکنواختی واریانس درون تیمارها و توزیع تصادفی خطاهای آزمایشی با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1 مورد بررسی قرار گرفت، سپس تجزیه واریانس با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1 انجام شد. پس از تجزیه واریانس، در صورت وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها برای هر یک از صفات، مقایسات میانگین برای نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها برای هر صفت انجام پذیرفت.

تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها: در این پژوهش، تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها به طور جداگانه برای هر کدام از محیط‌های واجد تنش کم آبی و عادی با روش متر و جینکز (Mather and Jinks,)

1- Weighted least squares
2- Joint Scaling Test

برای کلیه صفات به جز عملکرد دانه در واحد سطح غیرمعنی دار شد که نشان دهنده یکسان بودن اختلاف نسل‌ها برای همه صفات مورد مطالعه به جز عملکرد دانه در هر دو شرایط عادی و تنش کم آبی است.

میانگین نسل‌های مختلف برای صفات مورد مطالعه تحت شرایط عادی و کم آبی در جدول ۱ آورده شده است. از آنجا که اثر متقابل نسل در شرایط آبیاری برای همه صفات به جز عملکرد دانه غیرمعنی دار بود مقایسه میانگین‌ها به جز عملکرد دانه در متوسط شرایط انجام گرفت. بر اساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، والد P_2 (مغان ۳) برای صفات عرض برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل، وزن سنبله و بیوماس در مقایسه با سایر نسل‌ها دارای میانگین کمتری بود. نسل BC_1 از نظر صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، وزن سنبله، وزن کاه و بیوماس نسبت به سایر نسل‌ها میانگین بالایی داشت. نسل BC_1 و نسل P_2 به ترتیب از بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد دانه در دو شرایط عادی و تنش کمبود آب برخوردار بودند و عملکرد کلیه نسل‌ها در شرایط عادی بهتر از تنش بود (جدول ۲). اثر منفی تنش خشکی بر عملکرد و اجزای آن در بسیاری از کشورها یک مشکل بزرگ به حساب می‌آید (Passioura, 2007). کوچکی و همکاران (Koocheki et al., 2014) با اعمال تنش آخر فصل در گندم بیان کردند که تنش خشکی باعث کاهش تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، بیوماس و عملکرد دانه می‌شود. مومنی و همکاران (Moemeni et al., 2008) در گندم اظهار داشتند که به علت تأثیر تنش رطوبتی در اوایل ظهور سنبله با توجه به شدت تنش، تعدادی از سنبله‌ها کوچک باقی مانده و سنبله‌های آن‌ها فاقد گلچه‌های بارور است و این امر سبب کاهش تعداد سنبله بارور می‌شود. به هر صورت، استفاده از ارقام با ظرفیت بالای عملکرد در شرایط تنش‌های رطوبتی متوسط و همچنین استفاده از ارقام با ظرفیت عملکرد کم اما به مقاوم به خشکی، در شرایط تنش‌های شدید رطوبتی، مورد توافق پژوهشگران است (Mohammadi et al., 2010).

روش حداقل مربعات محاسبه شدند و سپس واریانس افزایشی (V_A) و واریانس غالبیت (V_D) به شرح زیر به دست آمد (Mather and Jinks, 1982).

$$V_A = \frac{A}{2} \quad \text{رابطه (۲)}$$

$$V_D = \frac{D}{4} \quad \text{رابطه (۳)}$$

واریانس محیطی (V_E) و مقادیر وراثت‌پذیری عمومی (h^2_{bs})، وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_{ns}) و متوسط درجه غالبیت ($\bar{a}$) با استفاده از واریانس‌های برآورد شده در واحد میانگین و مطابق فرمول‌های زیر برآورد شدند که در آن‌ها V_{P_1} واریانس محیطی والد اول، V_{P_2} واریانس محیطی والد دوم، r تعداد تکرار و V_G واریانس ژنتیکی بود.

$$V_E = \sqrt{V_{P_1} \times V_{P_2}} \quad \text{رابطه (۴)}$$

$$V_E = \sqrt{V_{P_1} \times V_{P_2}} \quad \text{رابطه (۵)}$$

$$h^2_{bs} = \frac{V_G}{V_G + \frac{V_E}{r}} \quad \text{رابطه (۶)}$$

$$h^2_{ns} = \frac{V_A}{V_G + \frac{V_E}{r}} \quad \text{رابطه (۷)}$$

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{2V_D}{V_A}} \quad \text{رابطه (۸)}$$

نتایج و بحث

نتایج آزمون نرمال بودن خطاها و یکنواختی واریانس خطاها صادق بودن این فرض‌ها را برای همه صفات نشان داد. براساس تجزیه واریانس بین نسل‌ها از نظر صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، میزان کلروفیل، دمای برگ، تعداد روز تا رسیدگی، وزن سنبله در واحد سطح، وزن کاه در واحد سطح، بیوماس در واحد سطح، عملکرد دانه در واحد سطح و شاخص برداشت اختلاف معنی‌دار وجود داشت و در نتیجه امکان تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفات برای برآورد پارامترهای مؤثر در کنترل آن‌ها وجود داشت. در اثر تنش کلیه صفات مورد مطالعه به جز دمای برگ کاهش یافتند، ولی این کاهش به غیر از طول سنبله معنی‌دار نبود که علت آن می‌تواند درجه آزادی بسیار کم برای شرایط آبیاری باشد. اثر متقابل نسل $\times$ شرایط آبی

والدی که دارای میانگین بالاتری است رخ داده است و غالبیت نسبی در جهت افزایش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. در صورت منفی بودن پارامتر h غالبیت نسبی به طرف والدی اتفاق افتاده که دارای میانگین کوچکتری برای صفت مورد بررسی می‌باشد و غالبیت نسبی در جهت کاهش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. مثبت بودن پارامتر (d) به معنی برتری والد غالب در کنترل صفت مربوطه است. منفی بودن ارزش (d) نشان دهنده ارزش بیشتر والد مغلوب نسبت به والد غالب در کنترل صفت است. همچنین علامت مخالف [d] و [i] نشان‌دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل و نیز علامت مخالف [h] و [l] وجود اثرات اپیستازی از نوع مضاعف را در برخی از صفات در دو محیط عادی و تنش کم‌آبی نشان داد. با توجه به جدول ۳ در دو شرایط عادی و تنش کم‌آبی در برخی از صفات هر دو نوع اپیستازی افزایشی در افزایشی و غالبیت در غالبیت معنی‌دار بود. بر اساس جدول ۳ معنی‌دار نشدن [j] در برخی از صفات مورد مطالعه ممکن است به علت خنثی شدن اثرهای مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد. این نوع اثر اپیستازی نمی‌تواند به وسیله گزینش در نسل‌های اولیه در حال تفرق تثبیت شود.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط عادی (جدول ۳) نشان داد که برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، عرض برگ پرچم، تعداد روز تا رسیدگی، وزن کاه و عملکرد دانه مدل پنج پارامتری شامل m , [d], [h], [i] و [l] بهترین برازش را داشتند. آماره کای اسکور برای صفات وزن کاه و عملکرد دانه در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار شد و این امر نشانگر عدم کفایت مدل برای این صفات در نتیجه وجود اثراتی مانند اثرات متقابل غیر آلی در بیش از دو مکان ژنی، پیوستگی ژن و یا وجود اثرات مادری است. اثر افزایشی برای این صفات مثبت بود. منفی بودن [h] برای صفات ارتفاع بوته و وزن کاه نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش این صفات در این تلاقی است. برای صفات طول برگ پرچم، دمای برگ و وزن سنبله مدل

با وجود غیر معنی‌دار بودن اثر متقابل نسل در شرایط آبیاری برای همه صفات به جز عملکرد دانه، تجزیه میانگین نسل‌ها برای کلیه صفات به دلیل متفاوت بودن اثرهای ژنی در دو محیط و نیز برای هماهنگی با نتایج مربوط به عملکرد دانه، به طور جداگانه در دو شرایط عادی و تنش کم‌آبی انجام پذیرفت. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها همراه با آزمون مقیاس مشترک برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ ارائه شده است. به دلیل معنی‌دار شدن کای اسکور برای مدل سه پارامتری در کلیه صفات در دو شرایط عادی و تنش کم‌آبی مشخص شد که مدل افزایشی و غالبیت (m , [d] و [h]) برای صفات مورد نظر مناسب نبوده و اثر متقابل غیر آلی یا اپیستازی وجود دارد. بنابراین از مدل شش پارامتری برای برازش بهترین مدل استفاده شد که بعد از حذف اجزای غیر معنی‌دار از مدل شش پارامتری بهترین مدل برای هر صفت در هر کدام از شرایط آزمایش معرفی شد. متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) پیشنهاد کردند که برداشتن اجزای غیر معنی‌دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزا به عنوان مدل، منجر به برازش مناسب‌تری می‌شود. در اکثر صفات مورد بررسی، در مدل‌های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری، خطای معیار همه اجزا کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بوده و دقت مدل افزایش یافت و کای اسکور غیر معنی‌دار شد. در عین حال در مورد برخی از صفات (جدول ۳) در هر دو شرایط عادی و تنش کم‌آبی بعد از حذف اجزای غیر معنی‌دار در مدل شش پارامتری، مقدار کای اسکور هنوز معنی‌دار بود. این امر می‌تواند ناشی از اپیستازی بیش از دو مکان ژنی، پیوستگی ژنی یا هر دو باشد (Mather and Jinks, 1982). علامت پارامترهای d و h بستگی به این دارد که کدام والد P_1 و کدام والد P_2 در نظر گرفته می‌شود (Mather and Jinks, 1982). در این پژوهش رقم ارگ (والد مقاوم) به عنوان والد P_1 و رقم مغان ۳ (والد حساس) به عنوان والد P_2 در نظر گرفته شد. مثبت بودن پارامتر h به این مفهوم است که غالبیت نسبی برای صفت مورد بررسی به طرف

چهار پارامتری m ، d ، h و I برازش خوبی با داده‌ها نشان داد. آماره کای اسکور برای وزن سنبله در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار شد. اثر افزایشی فقط برای دمای برگ منفی بود. مدل پنج پارامتری شامل m ، d ، h ، i و j بهترین برازش را برای تعداد پنجه بارور داشت (جدول ۳). برای صفات میزان کلروفیل، بیوماس و شاخص برداشت مدل چهار پارامتری m ، d ، h و i از بهترین برازش برخوردار شد. اثر افزایشی برای شاخص برداشت منفی بود. مقدار کای اسکور برای بیوماس در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود که نشان دهنده عدم کفایت این مدل بود.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش کم‌آبی (جدول ۳) نشان داد که مدل پنج پارامتری m ، d ، h ، i و j بهترین برازش را برای صفات ارتفاع بوته، عرض برگ پرچم، بیوماس، عملکرد دانه و شاخص برداشت دارد. مقدار کای اسکور برای ارتفاع بوته، شاخص برداشت، بیوماس و عملکرد دانه در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. برای صفات طول پدانکل، طول برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، تعداد روز تا رسیدگی، وزن سنبله و وزن کاه مدل چهار پارامتری m ، d ، h و i بهترین برازش را داشت. مقدار کای اسکور برای صفات وزن سنبله و وزن کاه در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود که مبنی بر عدم کفایت این مدل است. اثر افزایشی فقط برای طول برگ پرچم منفی بود. برای دمای برگ و میزان کلروفیل مدل پنج پارامتری m ، d ، h ، i و I برازش خوبی با داده‌ها نشان داد. پارامتر d برای دمای برگ منفی بود. آماره کای اسکور برای میزان کلروفیل در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۳). اصولاً با توجه به وجود اثرهای اپیستازی و نیز ناکافی بودن مدل افزایشی و غالبیت برای صفات مورد بررسی در دو محیط می‌توان بیان کرد که نه تنها ژن‌های بیش‌تری این صفات را

کنترل می‌کنند، بلکه در نتیجه افزایش تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات، تعداد عواملی که با هم اثر متقابل دارند افزایش می‌یابد. به عبارت دیگر، هر چه عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده صفات، افزایش می‌یابند اثرهای متقابل بین آن‌ها نیز افزایش می‌یابد. در کلیه صفات مورد مطالعه سهم اثر غالبیت h بیش‌تر از اثر افزایشی d در دو شرایط عادی و تنش کمبود آب بود و بیش‌تر بودن اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی اهمیت بیش‌تر این اثر را در کنترل این صفات نشان داد. این امر تولید واریته‌های هیبرید را در اصلاح این صفات، در صورت رفع موانع تولید این واریته‌ها، بیان می‌دارد. وجود تفاوت‌ها در برآورد‌های حاصل از دو محیط، تأثیر محیط بر نوع واکنش ژن‌ها را به اثبات می‌رساند. بنابراین اصلاح برای هر محیط بهتر است در شرایط ویژه همان محیط انجام گیرد تا بازده کار افزایش یابد. اختر و چودری (Akhtar and Chowdhry, 2006)، خطاب و همکاران (Khattab et al., 2010)، سلطان و همکاران (Sultan et al., 2011) و عابدی و همکاران (Abedi et al., 2015) نیز نشان دادند که عمل اپیستازی ژن در کنترل عملکرد دانه و اجزای عملکرد گندم نقش دارد.

در تجزیه میانگین نسل‌ها اثرهای افزایشی و یا اثرهای متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت بین والدین هستند. در حالی‌که اثرهای غالبیت برآیند جهت غالبیت^۱ در هر مکان ژنی می‌باشند. برآوردهای اثر افزایشی به علت وجود درجه بالایی از پراکندگی کوچک هستند. به طور مشابه اگر غالبیت جهت‌دار نباشد مقدار آن به علت خنثی شدن اثرهای متضاد مکان‌های ژنی کوچک خواهد بود. به طور کلی اثر ژن‌ها در جهت‌های مختلف ممکن است باعث شود اثرهای مربوطه کمتر از مقدار حقیقی برآورد شود. در عین حال واریانس ژنتیکی به وسیله اثرهای متضاد

1- Direction of dominance

تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد چون واریانس از مجموع مربعات اثرهای هر مکان ژنی به دست می‌آید و بنابراین به صورت مجموع تغییرات اثرهای افزایشی و غالبیت بیان می‌شود. از این‌رو تجزیه واریانس نسل‌ها می‌تواند اطلاعات تکمیلی در جوار تجزیه میانگین نسل‌ها برای تفسیر ساختار ژنتیکی فراهم نماید، هر چند که این برآوردها احتمالاً به علت وجود اثرهای اپیستازی دارای اربب خواهند بود. روی (Roy, 2000) اجزای واریانس ژنتیکی را متأثر از خطای نمونه‌برداری دانست و اظهار داشت که عموماً این اجزا تحت تأثیر پیوستگی ژنی و اثرهای متقابل غیر آلی قرار دارند. وی این عوامل را از مشکلات اصلی در برآورد دقیق اجزای واریانس دانست. وی همچنین معتقد بود که برآوردهای پایدار برای واریانس ژنتیکی با خطای پایین با داشتن نسل‌های کافی و تکرار آزمایش در چند محیط امکان دارد.

نتایج برآورد اجزای واریانس، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و متوسط درجه غالبیت برای هر صفت به کمک تجزیه واریانس نسل‌ها در محیط عادی و تنش کم‌آبی در جدول ۴ درج شده‌اند. در مورد کلیه صفات مورد بررسی مقدار واریانس افزایشی از واریانس غالبیت در دو محیط عادی و تنش کمبود آب کمتر بود. این امر نشان می‌دهد که تولید ارقام هیبرید در جهت نیل به اهداف اصلاحی مورد نظر برای صفات مذکور روش مؤثرتری از تولید لاین‌های خالص خواهد بود. این نتیجه، با نتیجه به دست آمده توسط مقدا و عبدالرحمان (Magda and Abd EL-Rahman, 2013) مغایرت دارد. به طور کلی نتایج متفاوت در آزمایش‌های مختلف را می‌توان به تفاوت در مواد ژنتیکی، اندازه نمونه و محیط آزمایش نسبت داد.

جدول ۴ برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را نشان می‌دهد. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در اکثر صفات مورد مطالعه به ترتیب نسبتاً بالا و نسبتاً پایین بودند. در دو شرایط عادی و تنش کمبود آب تعداد پنجه

بارور از بیش‌ترین وراثت‌پذیری عمومی برخوردار بود. در شرایط عادی تعداد روز تا رسیدگی و در شرایط تنش کمبود آب طول برگ پرچم از بیش‌ترین وراثت‌پذیری خصوصی برخوردار شدند. وراثت‌پذیری خصوصی درجه شباهت بین خویشاوندان را نشان می‌دهد و در نتیجه بیش‌ترین اهمیت را در برنامه اصلاحی دارد. در حالی که وراثت‌پذیری عمومی بیشتر از لحاظ نظری حایز اهمیت است. وجود تفاوت بین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در صفات بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت است. اگر چه وراثت‌پذیری عمومی به خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید اما بالا بودن میزان آن معرف میزان بیشتر انتقال صفات از والدین به نتاج می‌باشد. این نتایج با نتایج حاصل از تحقیقات محمد (Mohamed, 2014) مطابقت دارد. در عین حال مقدا و عبدالرحمان (Magda and Abd EL-Rahman, 2013) هر دو وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را در آزمایش خود متوسط به بالا گزارش کردند. این عدم تطابق می‌تواند به دلایلی مانند نوع والدین استفاده شده در تلاقی، روش تلاقی و شرایط آزمایش مرتبط باشد.

متوسط درجه غالبیت در کلیه صفات و هر دو شرایط محیطی بزرگ‌تر از یک بود که بیانگر اهمیت اثر غالبیت ژنی است و مقدار پایین وراثت‌پذیری خصوصی را توجیه می‌کند (جدول ۴). در این شرایط باید گزینش این صفات را به نسل‌های F_3 یا F_4 موکول کرد تا در اثر خودباوری واریانس غیرافزایشی و افزایشی به ترتیب کاهش و افزایش یابد (Ali Said, 2014). این نتیجه با یافته‌های به دست آمده توسط چلوئی و همکاران (Cheloei et al., 2012)، علی سعید (Ali Said, 2014) و محمد (Mohamed, 2014) در گندم مطابقت دارد. در حالی که متوسط درجه غالبیت در اکثر صفات مورد مطالعه گندم، توسط مقدا و عبدالرحمان (Magda and Abd EL-Rahman, 2013) کمتر از یک گزارش شده است.

جدول ۱- میانگین صفات مختلف در نسل‌های مورد مطالعه در متوسط دو شرایط عادی و تنش کمبود آب

Table 1. Means of different traits for the studied generations under normal and water deficit conditions

نسل Generation	ارتفاع بوته PH (cm)	طول پدانکل PL (cm)	طول برگ پرچم FLL (cm)	عرض برگ پرچم FLW	تعداد پنجه بارور ETN	میزان کلروفیل Chl	دمای برگ LT (c°)	تعداد روز تا رسیدگی DM	وزن سنبله HW (kg ha ⁻¹)	وزن کاه STW (kg ha ⁻¹)	بیوماس Bio (kg ha ⁻¹)	شاخص برداشت HI (%)
P ₁	55.450	21.892	16.942	1.484	2.367	48.242	29.562	93.750	4033.836	4281.188	8415.024	24.480
P ₂	50.992	18.218	17.867	1.143	1.631	39.056	29.865	90.000	2403.987	2597.740	5001.727	23.569
F ₂	54.722	22.605	15.028	1.297	2.490	49.719	30.109	95.438	4165.642	4528.899	8594.541	22.885
RF ₂	53.699	19.439	16.124	1.636	2.126	45.132	28.973	91.563	3293.590	2922.071	6215.662	28.446
BC ₁	58.753	20.614	18.994	1.384	2.857	47.861	29.998	94.000	4723.119	4845.328	9568.447	23.551
BC ₂	48.837	17.492	14.841	1.269	2.050	44.862	31.317	89.750	3216.479	2340.598	5557.077	31.824
LSD (%5)	5.414	2.406	1.921	0.193	0.692	4.029	0.834	3.189	1223.001	1031.999	2131.011	4.014

PH: Plant height, PL: Peduncle length, FLL: Flag leaf length, FLW: Flag leaf width, ETN: Effective tiller number, Chl: Chlorophyll content, LT: Leaf temperature, DM: Days to maturity, HW: Head weight, STW: Straw weight, Bio: Biomass, HI; Harvest index.

جدول ۲- میانگین عملکرد دانه در واحد سطح (kg ha⁻¹) در نسل‌های مورد مطالعه در هر دو شرایط نرمال و تنش کم‌آبی

Table 2. Mean grain yield per hectar for the generations under study in normal and water deficit stress conditions

نسل Generation	نرمال Normal	کمبود آب Water deficit
P ₁	2201.94	1877.84
P ₂	1460.99	982.28
F ₂	1942.14	1449.63
RF ₂	2181.31	1307.32
BC ₁	2715.51	2220.50
BC ₂	1969.16	1396.96
LSD (%5)	967.5	

LSD محاسبه شده در ارتباط با اثر متقابل شرایط آبیاری با ژنوتیپ (مربوط به دو ستون) است.

LSD was calculated for the interaction of water regime with generation (for two columns).

جدول ۳- برآورد پارامترهای ژنتیکی در مدل مورد مطالعه تحت شرایط عادی و تنش کم آبی با روش تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 3. Estimation of genetic parameters for the studied models under normal and water deficit stress conditions using generation man analysis

صفات (Traits)	شرایط آبیاری (Irrigation condition)	m	[d]	[h]	aa [i]	ad [j]	dd [l]	χ^2
ارتفاع بوته (PH)	نرمال (Normal)	66.78** $\pm$ 5.956	4.01** $\pm$ 1.101	-48.13** $\pm$ 4.034	-12.11* $\pm$ 5.892	-	88.30** $\pm$ 11.920	5.87 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	57.028** $\pm$ 8.818	3.57** $\pm$ 1.077	-50.89** $\pm$ 6.874	-3.64* $\pm$ 1.752	11.99** $\pm$ 4.215	-	60.24**
طول پدانکل (PL)	نرمال (Normal)	26.70** $\pm$ 5.749	2.20** $\pm$ 0.759	11.58** $\pm$ 4.053	-6.43* $\pm$ 2.684	-	-55.20** $\pm$ 11.751	0.48 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	26.14** $\pm$ 4.777	2.15** $\pm$ 0.719	-16.59** $\pm$ 6.243	-6.90** $\pm$ 2.281	-	-	1.64 ^{ns}
طول برگ پرچم (FLL)	نرمال (Normal)	17.94** $\pm$ 0.621	1.42* $\pm$ 0.431	-45.39** $\pm$ 16.549	-	-	82.97** $\pm$ 30.699	0.31 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	16.55** $\pm$ 3.297	-1.36** $\pm$ 0.347	-48.89** $\pm$ 3.217	-3.03** $\pm$ 1.013	-	-	5.82 ^{ns}
عرض برگ پرچم (FLW)	نرمال (Normal)	1.28** $\pm$ 0.293	0.19** $\pm$ 0.027	2.81** $\pm$ 1.049	1.03** $\pm$ 0.291	-	-5.10* $\pm$ 2.537	0.99 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	1.09** $\pm$ 0.233	0.16** $\pm$ 0.033	0.82** $\pm$ 0.301	0.35** $\pm$ 0.131	-0.29* $\pm$ 0.139	-	0.26 ^{ns}
تعداد پنجه بارور (ETN)	نرمال (Normal)	2.39** $\pm$ 0.678	0.93** $\pm$ 0.211	2.79** $\pm$ 1.001	1.72** $\pm$ 0.612	0.698** $\pm$ 1.92	-	2.78 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	2.23** $\pm$ 0.874	0.68** $\pm$ 0.254	-1.90** $\pm$ 0.701	-0.42** $\pm$ 0.102	-	-	3.46 ^{ns}
میزان کلروفیل (Chl)	نرمال (Normal)	50.11** $\pm$ 7.751	3.93** $\pm$ 0.851	-18.37** $\pm$ 6.195	-14.75** $\pm$ 4.766	-	-	0.35 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	45.55** $\pm$ 4.883	2.19** $\pm$ 0.687	148.25** $\pm$ 54.777	-3.18** $\pm$ 1.167	-	-291.20** $\pm$ 82.175	20.65**
دمای برگ (LT)	نرمال (Normal)	28.67** $\pm$ 0.411	-1.04** $\pm$ 0.339	51.02** $\pm$ 17.353	-	-	35.322** $\pm$ -101.10	0.04 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	30.69** $\pm$ 2.549	-0.87* $\pm$ 0.428	85.01** $\pm$ 30.729	2.05* $\pm$ 1.015	-	57.392** $\pm$ -155.50	1.13 ^{ns}
تعداد روز تا رسیدگی (DM)	نرمال (Normal)	106.58** $\pm$ 3.164	4.40** $\pm$ 0.421	168.09** $\pm$ 45.609	-13.60** $\pm$ 3.128	-	96.606** $\pm$ -375.00	0.01 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	93.91** $\pm$ 2.782	0.69** $\pm$ 0.249	-3.56** $\pm$ 1.107	-3.32** $\pm$ 1.214	-	-	0.15 ^{ns}
وزن سنبله (HW)	نرمال (Normal)	316.228** $\pm$ 3786.30	316.228** $\pm$ 883.60	605.634** $\pm$ -1720.52	-	-	6014.93** $\pm$ 2076.256	249.65**
	تنش (Water deficit)	1021.292** $\pm$ 3320.44	325.669** $\pm$ 873.25	469.523** $\pm$ 1967.57	154.997** $\pm$ 430.99	-	-	207.28**
وزن کاه (STW)	نرمال (Normal)	366.947** $\pm$ 4640.02	301.242** $\pm$ 976.59	201.754** $\pm$ -1027.23	78.254** $\pm$ -272.65	-	136.94** $\pm$ 48.585	59.68**
	تنش (Water deficit)	1004.315** $\pm$ 3338.86	199.743** $\pm$ 582.89	208.317** $\pm$ 1167.02	102.551** $\pm$ -278.63	-	-	113.26**

ادامه جدول ۳
Table 3. Continued

صفات (Traits)	شرایط آبیاری (Irrigation condition)	m	[d]	[h]	aa [i]	ad [j]	dd [l]	χ^2
بیوماس (Bio)	نرمال (Normal)	1680.432 ^{**} ±8026.46	340.062 ^{**} ±1904.15	718.134 ^{**} ±2254.29	100.657 ^{**} ±- 275.21	-	-	109.28 ^{**}
	تنش (Water deficit)	1278.587 ^{**} ±6390.29	547.723 ^{**} ±1409.14	1095.453 ^{**} ±2996.43	59.591 ^{**} ±172.44	581.80 ^{**} ±209.981	-	121.37 ^{**}
عملکرد دانه (Grain yield)	نرمال (Normal)	602.521 ^{**} ±2091.26	150.431 ^{**} ±672.53	312.672 ^{**} ±792.26	54.291 ^{**} ±158.78	-	372.53 ^{**} ±131.147	43.73 ^{**}
	تنش (Water deficit)	373.573 ^{**} ±1488.51	148.729 [*] ±398.78	194.034 ^{**} ±908.13	43.105 ^{**} ±115.56	151.51 ^{**} ±51.917	-	114.08 ^{**}
شاخص برداشت (HI)	نرمال (Normal)	3.081 ^{**} ±21.06	0.424 ^{**} ±-3.63	1.589 ^{**} ±8.36	1.691 ^{**} ±5.20	-	-	3.19 ^{ns}
	تنش (Water deficit)	5.881 ^{**} ±25.70	1.059 ^{**} ±2.88	3.129 ^{**} ±13.93	2.144 ^{**} ±5.79	-22.41 ^{**} ±7.951	-	9.52 ^{**}

ns، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

-: یعنی پارامتر مربوطه در مدل وارد نشده است

m: میانگین کلیه لاین‌های هوموزیگوت بعد از بی‌نهایت نسل خودباروری، [d]: مجموع اثر افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت،

[l]: مجموع اثر متقابل بین اثرات غالبیت، χ^2 : کای اسکور.

ns, * and **: nonsignificant and significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively

-: The parameter was not included in the model

PH: Plant height, PL: Peduncle length, FLL: Flag leaf length, FLW: Flag leaf width, ETN: Effective tiller number, Chl: Chlorophyll content, LT: Leaf temperature, DM: Days to maturity, HW: Head weight, STW: Straw weight, Bio: Biomass, HI: Harvest index

جدول ۴- برآورد واریانس‌های ژنتیکی، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی و متوسط غالبیت در صفات مورد مطالعه تحت دو شرایط عادی و تنش کم آبی با استفاده از نسل‌های مختلف

Table 4. Estimates of genetic variances, broad sense and narrow sense heritability and average degree of dominance for the studied traits under normal and water deficit stress conditions using different generations

صفات (Traits)	شرایط آبیاری (Irrigation condition)	A	D	V _A	V _D	h ² _{bs}	h ² _{ns}	V _E	$\bar{a}$
ارتفاع بوته (PH)	نرمال (Normal)	89.20	190.09	44.63	47.52	0.78	0.39	47.08	1.46
	تنش (Water deficit)	56.57	178.21	28.29	44.55	0.78	0.30	41.96	1.78
طول پدانکل (PL)	نرمال (Normal)	22.90	49.70	11.45	12.42	0.68	0.33	22.13	1.47
	تنش (Water deficit)	15.28	75.82	7.64	18.96	0.77	0.22	15.82	2.23
طول برگ پرچم (FLL)	نرمال (Normal)	13.90	29.73	6.95	7.43	0.78	0.38	8.18	1.46
	تنش (Water deficit)	12.82	30.76	6.41	7.69	0.83	0.38	5.84	1.55
عرض برگ پرچم (FLW)	نرمال (Normal)	4.00	10.54	2.00	2.63	0.92	0.40	0.82	1.62
	تنش (Water deficit)	3.13	13.60	1.56	3.40	0.93	0.29	0.73	2.09
تعداد پنجه بارور (ETN)	نرمال (Normal)	6.99	18.26	3.50	4.56	0.95	0.41	0.92	1.62
	تنش (Water deficit)	5.13	20.24	2.57	5.06	0.95	0.32	0.79	1.99
میزان کلروفیل (Chl)	نرمال (Normal)	34.33	94.31	17.16	23.58	0.82	0.346	17.61	1.66
	تنش (Water deficit)	30.01	110.96	15.00	27.74	0.75	0.265	27.82	1.92
دمای برگ (LT)	نرمال (Normal)	6.83	19.57	3.42	4.89	0.79	0.33	4.36	1.69
	تنش (Water deficit)	8.12	22.38	4.06	5.60	0.79	0.33	5.08	1.66
تعداد روز تا رسیدگی (DM)	نرمال (Normal)	12.40	28.99	6.20	7.25	0.93	0.43	2.035	1.53
	تنش (Water deficit)	7.02	17.87	3.51	4.47	0.82	0.36	3.413	1.60
وزن سنبله (HW)	نرمال (Normal)	10049383.19	21041178.13	5024691.60	5260294.53	0.82	0.40	4423562.24	1.45
	تنش (Water deficit)	9528640.06	28448378.70	4764320.03	7112094.68	0.88	0.35	3385956.68	1.73
وزن کاه (STW)	نرمال (Normal)	1474865.05	3130446.98	737432.53	782611.75	0.50	0.24	3011444.94	1.46
	تنش (Water deficit)	1198723.34	4402880.16	599361.67	1100720.04	0.73	0.26	1255157.23	1.92

ادامه جدول ۴

Table 4. Continued

صفات (Traits)	شرایط آبیاری (Irrigation condition)	A	D	V _A	V _D	h ² _{bs}	h ² _{ns}	V _E	$\bar{a}$
بیوماس (Bio)	نرمال (Normal)	30392477.12	60973700.37	15196238.56	15243425.09	0.80	0.40	15560563.48	1.42
	تنش (Water deficit)	2811630.99	74756081.87	14058154.49	18689020.47	0.87	0.37	9640868.97	1.63
عملکرد دانه (Grain yield)	نرمال (Normal)	5956538.83	13228776.89	2978269.41	3307194.22	0.63	0.30	7423562.24	1.49
	تنش (Water deficit)	3738579.76	14010621.25	1869289.88	3502655.31	0.65	0.23	5704254.72	1.94
شاخص برداشت (HI)	نرمال (Normal)	128.32	296.11	64.16	74.03	0.90	0.42	30.39	1.52
	تنش (Water deficit)	95.80	473.33	47.90	118.33	0.90	0.26	36.79	2.22

A, D, V_A, V_D, h²_{bs}, h²_{ns}, V_E, $\bar{a}$: جزء واریانس افزایشی، جزء واریانس غالبیت، واریانس غالبیت، وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی، واریانس محیطی، متوسط درجه غالبیت

A, D, V_A, V_D, h²_{bs}, h²_{ns}, V_E, $\bar{a}$: Additive variance component, Dominance variance component, Additive variance, Dominance variance, Broad sense heritability, Narrow sense heritability, Average degree of dominance, respectively.

PH: Plant height, PL: Peduncle length, FLL: Flag leaf length, FLW: Flag leaf width, ETN: Effective tiller number, Chl: Chlorophyll content, LT: Leaf temperature, DM: Days to maturity, HW: Head weight, STW: Straw weight, Bio: Biomass, HI; Harvest index.

هیبرید گندم در حال حاضر در سطح محدودی در کشور های امریکا، فرانسه، استرالیا و آفریقای جنوبی به طور تجاری تولید می‌شوند (Edwards 2001). در عین حال به علت برتری واریته‌های هیبرید گندم نسبت به لاین‌های خالص از نظر عملکرد و پایداری هم‌اکنون برنامه‌های تحقیق و توسعه فعالی در خصوص گندم هیبرید در بیش از ۱۶ کشور در دنیا از جمله چین، ژاپن، هندوستان، پاکستان، مکزیک، کانادا، آلمان، انگلستان و روسیه در جریان است (Singh et al., 2010) و برخی از موسسات (Ledbetter, 2016) و شرکت‌های بزرگ اعلام کرده‌اند که واریته‌های هیبرید گندم را در عرض چند سال آینده به بازار عرضه خواهند کرد.

به طور کلی مجموعه تجزیه میانگین نسل‌ها و تجزیه واریانس نسل‌ها نشان دادند که در هر دو شرایط عادی و تنش کمبود آب اثرهای اپیستازی و غالبیت علاوه بر اثر افزایشی در کنترل صفات زراعی مورد مطالعه از جمله عملکرد دانه نقش دارند. این امر لزوم تولید واریته‌های هیبرید در گندم را آشکار می‌سازد. بنابراین، در صورت رفع مشکلات ایجاد نرغیمی و انتقال گرده در این گیاه تولید واریته‌های هیبرید موجب افزایش عملکرد خواهد شد. آزمایش‌ها نشان داده‌اند که ژنوتیپ‌های هیبرید گندم نسبت به ارقام خالص از نظر عملکرد دانه و عملکرد کاه بهتر بوده و در شرایط دشوار محیطی از پایداری عملکرد بیشتری برخوردار هستند (Longin et al., 2012). واریته‌های

References

- Abedi, J., Baghizadeh, A. and Mohammadi-Nejad, G. (2015). Genetic analysis for some morphological traits in bread wheat under drought stress condition using generations mean analysis. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*, **11**(2): 40-48.
- Akhtar, N. and Chowdhry, M.A. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, **4**: 523-527.
- Amawate, J.S. and Behl, P.N. (1995). Genetic analysis of some quantitative components of yield in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **55**: 120-125.
- Anonymous (2013). Identification and releasing of new wheat and barley cultivars adapted to drought prone environments. South Khorasan Agricultural and Natural Resources Research and Training Center (In Persian).
- Asadi, A.A., Valizadeh, M., Mohammadi, S.A. and Khodarahmi, M. (2015). Genetic analysis of some physiological traits in wheat by generations mean analysis under normal and water deficit conditions. *Biological Forum*, **7**: 722-733.
- 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.
- Blum, A. (1988). Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press, Boca Raton. USA.
- Cheloei, G.H.R., Mohammadi, A., Bihanta, M.R., Ramshini, H.A. and Najafian, G. (2012). Inheritance of drought tolerance in bread wheat using generation mean analysis. *Journal of Plant Production*, **19**(1): 43-66.
- Chowdhry, M.A., Rasool, I., Khaliq, I., Mahmood, T. and Gilani, M.M. (1999). Genetics of some metric traits in spring wheat under normal and drought environment. *Rachis Newsletter*, **18**: 34-39.
- Daryanto, S., Wang, L. and Jacinthe, P.A. (2016). Global Synthesis of Drought Effects on Maize and Wheat Production. *PLoS ONE* **11**(5): e0156362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362>.
- Edwards, I.B. (2001). Hybrid wheat. In: Bonjean, A.P. and Angus, W.J. (Eds.). The World Wheat Book, A History of Wheat Breeding, pp. 1017-1045. Lavoisier Inc., Paris.
- Edwards, L., Ketata, H. and Smith, E.L. (1976). Gene action of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses. *Crop Science*, **16**: 275-279.
- 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**: 137-140.

- Eshghi, R., Ojaghi, J., Rahimi, M. and Salayeva, S.** (2010). Genetic characteristics of grain yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.) under normal and drought conditions. *Journal of Agriculture and Environmental Sciences*, **9**: 519-528.
- Gamble, P.E. and Burke, J.J.** (1984). Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. Alterations in glutathione reductase activity. *Plant Physiology*, **76**: 615-621.
- Guo, X.Y., Zhang, X.S. and Huang, Z.Y.** (2010). Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *Journal of Plant Ecology*, **3**(2): 79-87.
- James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R. and Caemmerer, S.V.** (2002). Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology*, **29**: 1393-1403.
- 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.
- Koocheki, A.R., Yazdansepas, A., Mahmadyorov, U. and Mehrvar, M.R.** (2014). Physiological-based selection criteria for terminal drought in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agricultural Science and Technology*, **16**: 1043-1053.
- Ledbetter, K.** (2016). Hybrid wheat time has come. AgriLife Research, Department of Soil and Crop Sciences, College of Agriculture and Life Sciences, Texas A&M University, Texas, USA. <https://today.agrilife.org/2016/02/25/hybrid-wheat-time-has-come/>
- Longin, C.F.H., Mühleisen, J., Maurer, H.P., Zhang, H., Gowda, M. and Reif, J.C.** (2012). Hybrid breeding in autogamous cereals. *Theoretical and Applied Genetics*, **125**: 1087-1096.
- Magda, E. and Abd EL-Rahman, M.F.** (2013). Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in three bread wheat crosses. *Alexandria Journal of Agricultural Research*, **58**(3): 183-195.
- Mather, K. and Jinks, J.L.** (1982). Biometrical Genetics. The Study of Continuous Variation. Chapman and Hall, USA. pp 279.
- Moemeni, A., Afuni, D. and Zarei, G.** (2008). Comparison of yield and genetic features of some advanced lines of wheat under late season drought. *Journal of Crop Sciences*, **5**: 63-71.
- Mohamed, N.** (2014). Genetic control for some traits using generation mean analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Plant and Soil Science*, **3**(9): 1055-1068.
- Mohammadi, R., Armion, M., Kahrizi, D. and Amri, A.** (2010). Efficiency of screening techniques for evaluating durum wheat genotypes under mild drought conditions. *International Journal of Plant Production*, **4**: 11-24.
- Muller, J.** (1991). Determining leaf surface area by means of a wheat osmoregulation water use: the challenge. *Agriculture Meteorology*, **14**: 311-320.
- Munir, M., Chowdhry, M.A. and Malik, T.A.** (2007). Correlation studies among yield and its components in bread wheat under drought conditions. *International Journal of Agriculture and Biology*, **9**(2): 287-290.
- Passioura, J.B.** (2007). The drought environment: Physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*, **58**: 113-117.
- Prakash, V., Saini, D.D. and Pancholi, S.R.** (2006). Genetic basis of heterosis for grain yield and its traits in wheat under normal and late sown conditions. *Crop Research*, **31**(2): 245-253.
- Roy, D.** (2000). Plant Breeding (Analysis and Exploitation of Variation). Alpha Science International Ltd, U.K.
- Sheikh, S., Singh, I. and Singh, J.** (2000). Inheritance of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Agricultural Research*, **21**: 51-54.
- Singh, R.P. and Sing, S.** (1992). Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **52**: 369-375.
- Singh, S.K., Chatrath, R. and Mishra, B.** (2010). Perspective of hybrid wheat research: A review. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, **80** (12): 1013-1027.

- 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.
- Uddin, F., Mohammad, F. and Ahmed, S.** (2015). Genetic divergence in wheat recombinant inbred lines for yield and yield components. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 15(9): 1854-1859.

Inheritance of Agronomical and Physiological Traits in the Progeny of Moghan3 and Arg Bread Wheat Varieties Cross

Soheila Shayan¹, Mohammad Moghaddam Vahed^{2,*}, Majid Norouzi³,
Seyed Abolghasem Mohammadi², Mahmoud Toorchi² and Bafrin Molaei⁴

- 1- Ph.D. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran
- 2- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran
- 3- Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran
- 4- Former M.Sc. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran

(Received: February 7, 2017 – Accepted: August 30, 2017)

Abstract

Drought stress is one of the factors that reduces yield in the world. Considering that wheat is grown mostly in semi-arid areas, much attention has been paid to develop drought tolerant varieties. This experiment was conducted during 2013-2014 in Tabriz University research farm, Iran. In this investigation the inheritance of some agronomic and physiological traits was studied in the field condition through generations mean analysis. The generations were produced from the cross of Arg (tolerant to drought) and Moghan3 (sensitive to drought) varieties. The experiment was a split plot design based on randomized complete blocks with two replications. The irrigation conditions were arranged in the main plots and generations in the subplots. In the stress condition, irrigation was withheld after pollination. Based on the analysis of variance, significant difference were observed among different generations in terms of plant height, peduncle length, flag leaf length, flag leaf width, number of fertile tillers, leaf chlorophyll content, leaf temperature, days to maturity, spike weight, straw weight, biomass, grain yield and harvest index. The interaction between generations and irrigation conditions was significant only for grain yield. The generation mean analysis in both normal and drought stress conditions showed that chi-square of three parameter model was significant for all of the studied characteristics, indicating the presence of non-allelic interactions in the inheritance of these traits. The broad sense and narrow sense heritabilities for the traits under study were estimated as 0.502-0.946 and 0.244-0.429 in the normal condition and 0.653-0.951 and 0.221-0.377 in the water stress condition, respectively. The average degree of dominance for all of the characters in both normal and water stress conditions was greater than one which indicated the existence of over-dominance gene action in controlling these traits. At both conditions, the dominance genetic variance was higher than the additive genetic variance for all of the traits. The results indicate the necessity of selection in advanced generation or exploiting dominance gene action in the breeding programs, if hybrid varieties are produced in the wheat plant.

Keywords: Drought stress, Generation mean analysis, Heritability, Wheat

* Corresponding Author, E-mail: mmoghaddam@tabrizu.ac.ir