



# Investigation of Gene Action and Inheritance of Phenological and Agronomic Traits in Wheat under Normal and Water Deficit Stress Conditions Using Mean and Variance Analysis of Generations

Saeed Bagherikia<sup>1,\*</sup> | Habibollah Soughi<sup>1</sup> | Manoochehr Khodarahmi<sup>2</sup>

1- Horticulture Crops Research Department, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Gorgan, Iran

2- Seed and Plant Improvement Institute, AREEO, Karaj, Iran

\*Corresponding author ✉: [s.bagherikia@areeo.ac.ir](mailto:s.bagherikia@areeo.ac.ir)

## Article Info

**Article type:**  
Research Article

### Article history:

Received: January 25, 2025;  
Received in revised form: April 04, 2025;  
Accepted: April 19, 2025;  
Available online: June 30, 2025

### Keywords:

Epistasis,  
Genetic variation,  
Gene action,  
Genetic model,  
Heritability

## ABSTRACT

Gene function and trait heritability can vary with environmental changes, reflecting the complex interaction between genotype and environment. This study aimed to assess the genetic parameters affecting phenological and agronomic traits of bread wheat through mean and variance analysis of six basic generations derived from the Arman × Kalateh crosses under normal and water-deficit stress conditions, during the 2020-2021 cropping season. The results confirmed the presence of considerable genetic variation among the progenies of Arman and Kalateh, providing a suitable foundation for identifying and utilizing favorable alleles to improve agronomic and physiological traits. Analysis of genetic control models showed that key traits such as grain filling duration, 100-kernel weight, and grain yield displayed different inheritance patterns under normal and water deficit conditions, highlighting the complex role of genotype × environment interaction. Under both environmental conditions, generation mean and variance analyses indicated that, for most traits including number of spikelets per spike, number of grains per spike, number of spikes per plant, days to anthesis, grain filling duration, 100-kernel weight, and grain yield, non-additive genetic effects, particularly dominance and epistasis, were more prominent than additive effects. Moreover, the low narrow-sense heritability of these traits emphasized the necessity of selection in later generations. Accordingly, breeding strategies based on post-segregation selection, such as pedigree or bulk-pedigree methods, can be effective in improving these traits. In contrast, plant height and peduncle length were mainly controlled by additive gene effects, with no evidence of epistasis, and exhibited relatively high narrow-sense heritability, under both environmental conditions. These characteristics allow for early selection and rapid genetic improvement in initial generations. The findings highlight the importance of genotype × environment interactions and provide valuable genetic diversity for improving agronomic traits of bread wheat in the climatic conditions of northern Iran.



**Cite this article:** Bagherikia, S., Soughi, H. and Khodarahmi, M. (2025). Investigation of gene action and inheritance of phenological and agronomic traits in wheat under normal and water deficit stress conditions using mean and variance analysis of generations. *Plant Genetic Research*, 12(1): 37-52.

**DOI:** <https://doi.org/10.22034/pgr.2025.2070164.1016>



## Introduction

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the most important crops in the world, playing a key role in human nutrition and global food security. The genes' function and the heritability of traits can change due to environmental changes, which is related to the complex interaction between genotype and environment. Analyzing means and variances across generations is essential in genetic and breeding studies, as it helps plant breeders to evaluate the genetic responses of crops under different environmental conditions, such as normal and drought stress. By performing generational mean analysis, researchers can estimate the additive and dominance effects and their interactions. This information is crucial for selecting superior parents to use in crosses, aiming to enhance heterosis and improve breeding efficiency. This study aimed to investigate the genetic parameters affecting phenological and agronomic traits of bread wheat through mean and variance analysis of six basic generations derived from the Arman × Kalateh cross under normal and water-deficit stress conditions.

## Material and Methods

To evaluate the genetic control of key phenological and agronomic traits in bread wheat, the parental lines and various generations from the Arman × Kalateh cross were studied. In this study, served as the maternal line and the Kalateh cultivar as the paternal line, producing the F<sub>1</sub> generation. The experiment was set up as a split-plot arrangement within a randomized complete block design (RCBD), with three replications at the Gorgan Agricultural Research Station, during the 2020-2021 cropping season. Two distinct irrigation conditions were applied: full irrigation and water-deficit stress. To impose water deficit stress, irrigation was withheld at the full spike emergence stage (Zadoks 60), whereas in the normal treatment, irrigation was applied twice, at the full spike emergence stage (Zadoks 60) and early milk development stage (Zadoks 73). Trait measurements were recorded on 10 plants from the parent lines and the F<sub>1</sub> generation, 30 plants for the F<sub>2</sub> generation, and 15 plants from the backcross generations. Phenological traits (days to anthesis, grain filling duration) and agronomic traits (plant height, peduncle length, yield components, and grain yield per plant) were assessed. SAS9.4 software was used to perform analysis of variance, comparing means, and estimating the genetic effects. Also, heritability and heterosis parameters were calculated using Excel software.

## Results and Discussion

The results of this study confirmed the presence of considerable genetic variation among the progenies of Arman×Kalateh, providing a basic foundation for identifying and utilizing favorable alleles to improve agronomic and physiological traits. Analysis of genetic control models showed that key traits such as grain filling duration, 100-kernel weight, and grain yield displayed different inheritance patterns under normal and water deficit conditions, highlighting the complex role of genotype × environment interaction. Generation means and variance analyses indicated that, for most traits including number of spikelets per spike, number of grains per spike, number of spikes per plant, days to anthesis, grain filling duration, 100-kernel weight, and grain yield, non-additive genetic effects, particularly dominance and epistasis, were more prominent than additive effects, under both environmental conditions. Moreover, the low narrow-sense heritability of these traits emphasized the necessity of selection in later generations. In contrast, plant height and peduncle length were mainly controlled by additive gene effects, with no evidence of epistasis, and exhibited relatively high narrow-sense heritability, under both environmental conditions. These characteristics allow for early selection and rapid genetic improvement in initial generations.

## **Conclusion**

The results of this study revealed that the genetic models effective on grain filling duration 100-kernel weight and grain yield were different under normal and water-deficit stress conditions. Additionally, under both environmental conditions, genetic improvement can be effectively achieved in plant height and peduncle length during the initial generations. However, such as days to anthesis, grain filling duration, grain yield and its components, selection should be postponed to more advanced generations to ensure more reliable genetic gains. Furthermore, the findings of this study highlight the importance of genotype  $\times$  environment interactions and provide valuable genetic diversity for improving phenological and agronomic traits of bread wheat. The progenies of Arman  $\times$  Kalateh cross are being selected and monitored within the bread wheat breeding programs of Iran's northern warm and humid agro-climatic zone to incorporate desirable alleles.

## **Author Contributions**

Saeed Bagherikia: conceptualization, formal analysis, investigation, validation, visualization, writing- original draft writing- review & editing. Habibollah Soughi: conceptualization, validation, review & editing. Manoochehr Khodarahmi: supervision, funding acquisition, review & editing.

## **Data Availability Statement**

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

## **Acknowledgements**

The authors gratefully acknowledge the cooperation of colleagues from the Cereal Crops Project at the Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center.

## **Ethical Considerations**

The authors avoided data fabrication, falsification, and plagiarism, and any form of misconduct.

## **Funding**

This work was supported by the Seed and Plant Improvement Institute (grant numbers 0-03-03-125-991104).

## **Conflict of Interest**

The authors declare no conflict of interest.

## مطالعه نحوه عمل ژن‌ها و وراثت صفات فنولوژیک و زراعی گندم تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی با تحلیل میانگین و واریانس نسل‌ها

سعید باقری کیا<sup>۱\*</sup> | حبیب‌اله سوقی<sup>۱</sup> | منوچهر خدارحمی<sup>۲</sup>

۱- بخش تحقیقات زراعی - باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران

۲- مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

### چکیده

### اطلاعات مقاله

عملکرد ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات تحت تأثیر تغییرات محیطی و برهم‌کنش ژنوتیپ × محیط قرار می‌گیرد. این پژوهش با هدف بررسی پارامترهای ژنتیکی مؤثر بر صفات فنولوژیک و زراعی گندم نان، از طریق تجزیه میانگین و واریانس شش نسل پایه حاصل از تلاقی آرمان × کلاته تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ انجام شد. نتایج این پژوهش نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی قابل‌توجه در نسل‌های حاصل از تلاقی ارقام گندم نان آرمان و کلاته بود. این تنوع، بستر مناسبی برای شناسایی و بهره‌برداری از آلل‌های مطلوب در بهبود صفات زراعی و فیزیولوژیک فراهم می‌آورد. بررسی مدل‌های کنترل ژنتیکی نشان داد که صفات کلیدی مانند طول دوره پر شدن دانه، وزن صدانه و عملکرد دانه، بسته به شرایط نرمال یا تنش کم‌آبی، الگوهای متفاوتی از کنترل ژنتیکی را تجربه می‌کنند که مؤید نقش پیچیده اثر متقابل ژنوتیپ × محیط است. تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها بیانگر آن بود که در هر دو شرایط محیطی در اغلب صفات شامل تعداد سنبلچه و دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته، روز تا گلدهی، طول دوره پر شدن دانه، وزن صدانه و عملکرد دانه، اثرات غیرافزایشی به‌ویژه غالبیت و اپیستازی نسبت به اثرات افزایشی برتری دارند. علاوه بر این، وراثت‌پذیری خصوصی پایین در این صفات بر لزوم انتخاب در نسل‌های پیشرفته‌تر تأکید داشت. در مقابل، صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل در هر دو شرایط محیطی عمده‌تأ تحت کنترل اثرات افزایشی قرار داشتند، فاقد اثرات اپیستازی بوده و وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالایی نشان دادند. این ویژگی‌ها امکان انتخاب زودهنگام و پیشرفت ژنتیکی سریع در نسل‌های اولیه را فراهم می‌سازند. نتایج این مطالعه ضمن تأکید بر اهمیت برهم‌کنش ژنوتیپ × محیط، تنوع مناسبی را برای بهبود صفات زراعی گندم نان در شرایط اقلیمی شمال کشور فراهم می‌کند.

نوع مقاله:

مقاله پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۱/۰۶

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۱/۱۵

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۱/۳۰

تاریخ انتشار: ۱۴۰۴/۰۴/۰۹

واژگان کلیدی:

اپیستازی،

تنوع ژنتیکی،

عمل ژن،

مدل ژنتیکی،

وراثت‌پذیری

## مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی جهان است که نقش کلیدی در تأمین امنیت غذایی و تغذیه انسان دارد. این گیاه به‌عنوان منبع عمده کربوهیدرات‌ها و پروتئین، زندگی میلیاردها نفر را تحت تأثیر قرار می‌دهد و به شکل نان، بیسکویت، ماکارونی و کیک مصرف می‌شود (Igrejas and Branlard, 2020). از منظر اقتصادی، گندم برای کشاورزان منبع اصلی درآمد و در تجارت جهانی مواد غذایی جایگاه ویژه‌ای دارد، به‌طوری که تغییرات قیمت آن تأثیر مستقیمی بر اقتصاد کشورهای صادرکننده و واردکننده می‌گذارد (Erenstein et al., 2022)؛ بنابراین، این محصول هم از نظر تغذیه‌ای و هم اقتصادی، نقشی محوری در توسعه پایدار کشورها ایفا می‌کند. با این حال، تولید گندم با چالش‌های مهم محیطی مواجه است که برجسته‌ترین آن‌ها تنش کم‌آبی است. در مناطق خشک و نیمه‌خشک، کمبود منابع آبی به‌عنوان عامل محدودکننده اصلی رشد گیاه و کاهش عملکرد مطرح است. تنش کم‌آبی باعث کاهش رشد گیاه، اختلالات متابولیکی، آسیب‌های سلولی و اختلال در انتقال مواد مغذی می‌شود که به کاهش وزن دانه، زیست‌توده و عملکرد نهایی محصول منجر می‌گردد (Hussain et al., 2019; Sabagh et al., 2021; Talebi Qormik et al., 2024). پیامدهای این شرایط محدودکننده فراتر از تولید محصول بوده و می‌تواند معیشت کشاورزان و ثبات اقتصادی و اجتماعی را تحت تأثیر قرار دهد؛ بنابراین، توسعه ارقامی که بتوانند در شرایط تنش کم‌آبی به عملکرد مطلوب دست یابند، امری حیاتی است.

برای دستیابی به ارقام پرمحصول، شناخت دقیق زمینه ژنتیکی والدین، ساختار ژنتیکی جمعیت و نحوه توارث صفات اهمیت زیادی دارد. ارزیابی جمعیت‌های حاصل از تلاقی لاین‌های خالص، علاوه بر شناسایی لاین‌های پرمحصول، امکان برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات مختلف، از جمله عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن را فراهم می‌آورد (Said, 2014). تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها به‌عنوان یکی از ابزارهای اصلی در تحلیل وراثت، امکان تخمین اثرات افزایشی، غالبیت و

اپیستازی را فراهم می‌کند و به متخصصان اجازه می‌دهد صفات را در شرایط محیطی مختلف مانند نرمال، شور یا خشک به‌دقت ارزیابی کنند (Kearsey and Pooni, 1996). تحقیقات پیشین نشان داده‌اند که اثرات اپیستازی نقش قابل‌توجهی در وراثت صفات زراعی گندم دارند. به‌عنوان مثال، سلطان و همکاران (Sultan et al., 2011) در چهار تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، وجود اثرات اپیستازی را برای صفات تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته و وزن صددانه گزارش کردند. به‌طور مشابه، امیری و همکاران (Amiri et al., 2021a) در تلاقی میان ارقام گندم مرودشت و MV17 با تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش و بدون تنش، اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی را برای صفات زراعی برآورد کردند. طاهری و همکاران (Taheri et al., 2022) نیز در تلاقی گندم دوروم (شتر دندان × دنا) نشان دادند که مدل افزایشی-غالبیت برای اغلب صفات کافی نبوده و اثرات اپیستاتیک سهم مهمی در کنترل صفات دارند. این شواهد نشان می‌دهند که تجزیه دقیق وراثت و شناخت اثرات ژنتیکی غیرافزایشی برای موفقیت در برنامه‌های اصلاحی ضروری است. اطلاعات مربوط به ساختار ژنتیکی والدین و جمعیت‌های حاصل از تلاقی، همراه با تحلیل پاسخ ژن‌ها به شرایط محیطی مختلف، می‌تواند شانس موفقیت برنامه‌های به‌نژادی با انتخاب نوع روش به‌نژادی مناسب را در شرایط نامساعد به‌طور چشمگیری افزایش دهد (Badieh et al., 2020; Kamara et al., 2012). با توجه به مطالب ذکر شده هدف اصلی این مطالعه، تحلیل وراثت صفات فنولوژیک و زراعی در گندم از طریق تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها (شش نسل پایه تلاقی آرمان و کلاته) در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی انتهای فصل است.

## مواد و روش‌ها

این پژوهش در ایستگاه تحقیقات کشاورزی گرگان، واقع در پنج کیلومتری شمال شهر گرگان و در موقعیت جغرافیایی ۳۶ درجه و ۵۴ دقیقه عرض شمالی و ۵۴ درجه و ۲۵ دقیقه طول شرقی، به اجرا درآمد. مواد گیاهی مورد استفاده شامل دو والد آرمان (P<sub>1</sub>) و کلاته (P<sub>2</sub>) و نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی آن‌ها شامل F<sub>1</sub>، F<sub>2</sub>، BC<sub>1.1</sub> و BC<sub>1.2</sub> بودند.

با توجه به تفاوت در تعداد نمونه‌ها و ناهمگنی واریانس میان نسل‌های مختلف، تجزیه واریانس داده‌ها بر اساس روش وزنی انجام شد. مقایسه میانگین نسل‌ها نیز صورت گرفت و در مواردی که اختلاف معنی‌دار مشاهده گردید، تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) انجام شد. در ادامه، پارامترهای ژنتیکی مرتبط با هر صفت با بهره‌گیری از روش حداقل مربعات وزنی محاسبه گردید. در این روش، رابطه بین میانگین نسل‌ها و پارامترهای ژنتیکی از طریق مدل ریاضی تعریف‌شده (رابطه ۱) برقرار می‌گردد.

$$Y = m + \alpha [d] + \beta [h] + \alpha_2 [i] + 2\alpha\beta[j] + \beta_2[l] \quad \text{رابطه ۱}$$

در این رابطه،  $Y$  میانگین یک نسل،  $m$  میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی،  $d$  مجموع اثرات افزایشی،  $h$  مجموع اثرات غالبیت،  $i$  مجموع اثرات متقابل افزایشی  $\times$  افزایشی،  $j$  مجموع اثرات متقابل افزایشی  $\times$  غالبیت و  $l$  مجموع اثرات متقابل غالبیت  $\times$  غالبیت را نشان می‌دهد. همچنین  $\alpha$ ،  $\beta$ ،  $\alpha_2$  و  $2\alpha\beta$  هر یک ضرایب پارامترهای ژنتیکی مدل هستند.

برای ارزیابی کفایت مدل‌های ژنتیکی مورد استفاده، از آزمون آماری کای اسکوئر استفاده شد. این آزمون به منظور بررسی میزان برازش داده‌های مشاهده‌شده با مقادیر مورد انتظار و در نتیجه تعیین مناسب‌ترین مدل برای هر صفت و در هر تلاقی انجام گردید. در این راستا، هر یک از صفات اندازه‌گیری‌شده در تمامی نسل‌ها به‌طور جداگانه تحت برازش با مدل‌های سه پارامتری، چهار پارامتری، پنج پارامتری و شش پارامتری قرار گرفتند. مقایسه بین مدل‌ها امکان شناسایی مدلی را فراهم آورد که با کمترین مقدار خطا و بیشترین میزان انطباق، تغییرات مشاهده‌شده در نسل‌های مختلف را تبیین نماید.

$$E_w = (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} - 2\sigma^2_{F1})/4 \quad \text{رابطه ۲}$$

$$D = 4\sigma^2_{F2} - 2(\sigma^2_{BC1.1} + \sigma^2_{BC1.2}) \quad \text{رابطه ۳}$$

$$H = 4(\sigma^2_{BC1.1} + \sigma^2_{BC1.2} - \sigma^2_{F2} - E_w) \quad \text{رابطه ۴}$$

$$F = (\sigma^2_{BC1.2} - \sigma^2_{BC1.1}) \quad \text{رابطه ۵}$$

اجزای تنوع ژنتیکی از طریق روابط آماری ارائه‌شده توسط متر و جینکز (Mather and Jinks 1977) محاسبه شدند (روابط ۲ تا ۵). به‌کارگیری این روش امکان جداسازی سهم نسبی هر

والد آرمان به‌عنوان یک رقم حساس به کم‌آبی و والد کلاته به‌عنوان یک رقم متحمل به کم‌آبی انتخاب شدند تا بتوان تفاوت واکنش ژنتیکی نسل‌ها را در برابر شرایط تنش بررسی نمود. بذره‌های حاصل از تلاقی‌ها پس از آماده‌سازی، در سال زراعی ۱۳۹۹-۱۴۰۰ به همراه والدین (رقم آرمان به‌عنوان پایه مادری و رقم کلاته به‌عنوان پایه پدری) در دو شرایط محیطی شامل نرمال و تنش کم‌آبی کشت شدند. آزمایش به‌صورت اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و با سه تکرار به اجرا درآمد. در طول دوره اجرای آزمایش، میزان بارندگی ثبت‌شده در فروردین و اردیبهشت ۱۴۰۰ به ترتیب ۱۳/۸ و ۱۶/۸ میلی‌متر بود که این مقدار به‌طور قابل‌توجهی کمتر از نیاز آبی گیاه گندم در مراحل زایشی بوده و نشان دهنده شدت محدودیت رطوبتی در این دوره بود.

هر ژنوتیپ در هر تکرار بر روی پشته‌هایی به طول ۲ متر با فاصله ۶۰ سانتی‌متر از یکدیگر به صورت دستی کشت شد. فاصله بوته‌ها بر روی ردیف‌ها ۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. بذور والدین و نسل  $F_1$  در دو خط، نسل‌های تلاقی‌های برگشتی در سه خط و نسل  $F_2$  در ده خط کاشته شدند. برای اعمال تنش کم‌آبی، آبیاری در مرحله ظهور کامل سنبله (زادوکس ۶۰) قطع شد، در حالی که در تیمار نرمال، آبیاری در دو نوبت یعنی مرحله ظهور کامل سنبله (زادوکس ۶۰) و ابتدای مرحله شیری دانه (زادوکس ۷۳) انجام گرفت. معیار زادوکس (Zadoks scale) یک سیستم استاندارد دو رقمی بین‌المللی برای توصیف مراحل مختلف رشد گندم و سایر غلات است (Zadoks et al., 1974). دلیل قطع آبیاری در مرحله ظهور کامل سنبله وقوع تنش کم‌آبی در مرحله گلدهی بود که حساس‌ترین مرحله گندم به تنش کم‌آبی است.

اندازه‌گیری صفات در والدین و نسل  $F_1$  بر روی ۱۰ بوته، در نسل  $F_2$  بر روی ۳۰ بوته و در نسل‌های بک‌کراس بر روی ۱۵ بوته صورت پذیرفت. در این پژوهش صفات فنولوژیک شامل روز تا گلدهی و طول دوره پرشدن دانه و صفات زراعی شامل ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد سنبله در بوته، تعداد سنبله‌چه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن صدانه و عملکرد دانه (بر اساس هر بوته) اندازه‌گیری شد.

برای انجام تحلیل‌های آماری شامل تجزیه واریانس، مقایسه میانگین نسل‌ها و برآورد اثرات ژنتیکی، از نرم‌افزار SAS (نسخه ۹/۴) استفاده شد. علاوه بر این، به منظور محاسبه شاخص‌های وراثت‌پذیری و میزان هتروزیس، داده‌های حاصل در محیط نرم‌افزار میکروسافت اکسل مورد پردازش قرار گرفت.

### نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که اعمال تنش کم‌آبی در مرحله انتهایی رشد گیاه، سبب ایجاد تغییرات معنی‌دار در چندین صفت زراعی و فنولوژیک گردید. به‌طور مشخص، صفاتی نظیر طول دوره پر شدن دانه، طول پدانکل، ارتفاع بوته، وزن صدانه و عملکرد دانه در بوته در اثر این نوع تنش دستخوش کاهش شدند. در مقابل، برخی ویژگی‌ها از جمله روز تا گلدهی، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در بوته واکنش معنی‌داری به تنش نشان ندادند. دلیل اصلی این موضوع را می‌توان در مرحله زمانی اعمال تنش جستجو کرد؛ زیرا اعمال کم‌آبی از زمان ظهور کامل سنبله آغاز شد و در این مقطع بسیاری از این ویژگی‌ها تقریباً تثبیت و تکمیل شده بودند، بنابراین تغییرپذیری چندانی در برابر فشار محیطی از خود نشان ندادند (Molaei *et al.*, 2016; Amiri *et al.*, 2021a). علاوه بر این، نتایج بیانگر آن بود که تفاوت میان نسل‌های مختلف در تمامی صفات مورد مطالعه معنی‌دار مشاهده شد (جدول ۱). این موضوع نشان می‌دهد که تنوع ژنتیکی قابل توجهی بین نسل‌ها وجود دارد و همین امر شرایط را برای کاربرد روش تجزیه میانگین نسل‌ها در بررسی اجزای وراثتی صفات فراهم می‌سازد. از سوی دیگر، آزمون اثر متقابل تنش کم‌آبی × نسل مشخص کرد که تنها در سه صفت دوره پر شدن دانه، وزن صدانه و عملکرد دانه در بوته این تعامل به سطح معنی‌داری رسیده است (جدول ۱). بر همین اساس، تحلیل‌های ژنتیکی این صفات به‌صورت جداگانه و مستقل در دو شرایط محیطی متفاوت یعنی شرایط نرمال و شرایط تنش کم‌آبی صورت پذیرفت. در خصوص سایر صفات، از آنجا که اثر متقابل یاد شده فاقد معنی‌داری آماری بود، داده‌های مربوط به هر دو محیط آزمایشی تلفیق شده و تحلیل نهایی به شکل تجمیع یافته

یک از منابع تنوع ژنتیکی را فراهم ساخت و مبنای دقیقی برای تحلیل الگوی وراثت صفات مورد مطالعه ایجاد نمود.

در این روابط، EW واریانس محیطی، D واریانس افزایشی، H واریانس غالبیت و F بخش ناشی از همبستگی آثار افزایشی و غالبیت در تمام مکان‌های ژنی را نشان می‌دهد. همچنین  $\sigma^2_{P1}$ ،  $\sigma^2_{P2}$ ،  $\sigma^2_{F1}$ ،  $\sigma^2_{F2}$ ،  $\sigma^2_{BC1.1}$  و  $\sigma^2_{BC1.2}$  به ترتیب واریانس والد اول، والد دوم، نسل F<sub>1</sub>، نسل F<sub>2</sub>، تلاقی برگشتی با والد اول و تلاقی برگشتی با والد دوم هستند. درجه غالبیت نیز بر اساس رابطه  $\sqrt{H/D}$  و میزان انحراف از غالبیت در مکان‌های ژنی مختلف با استفاده از رابطه  $F/\sqrt{H/D}$  برآورد شد. برای برآورد میزان وراثت‌پذیری عمومی، از شش روش مختلف محاسباتی استفاده شد که فرمول‌های مربوط به آن‌ها در روابط ۶ تا ۱۱ ارائه گردیده است. در نهایت، میانگین حاصل از این شش روش به‌عنوان شاخص نهایی وراثت‌پذیری عمومی هر صفت در نظر گرفته شد. این محاسبات بر اساس چارچوب آماری و ژنتیکی مطرح‌شده توسط متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) صورت گرفت.

$$\text{رابطه ۶} \quad h^2_{BS1} = (\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2})/2) / \sigma^2_{F2}$$

$$\text{رابطه ۷} \quad h^2_{BS2} = (\sigma^2_{F2} - \sqrt{(\sigma^2_{P1} \times \sigma^2_{P2})}) / \sigma^2_{F2}$$

$$\text{رابطه ۸} \quad h^2_{BS3} = (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{F1}) / \sigma^2_{F2}$$

$$\text{رابطه ۹} \quad h^2_{BS4} = (\sigma^2_{F2} - \sqrt[3]{(\sigma^2_{P1} \times \sigma^2_{P2} \times \sigma^2_{F1})}) / \sigma^2_{F2}$$

$$\text{رابطه ۱۰} \quad h^2_{BS5} = (\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})/3) / \sigma^2_{F2}$$

$$\text{رابطه ۱۱} \quad h^2_{BS6} = (\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2 \times \sigma^2_{F1})/4) / \sigma^2_{F2}$$

برای محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی نیز از رابطه ۱۲ استفاده شد.

$$\text{رابطه ۱۲} \quad h^2_{NS} = (2 \sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{BC1.1} + \sigma^2_{BC1.2})) / \sigma^2_{F2}$$

برای برآورد میزان هتروزیس، دو معیار متداول مورد استفاده قرار گرفت. در روش نخست، هتروزیس نسبت به میانگین والدین (HMP) محاسبه شد که بیانگر درصد افزایش یا کاهش عملکرد نسل F<sub>1</sub> در مقایسه با میانگین والدین بود. در روش دوم، هتروزیس نسبت به والد برتر (H $\bar{P}_i$ ) محاسبه گردید تا مشخص شود که آیا نسل F<sub>1</sub> توانسته است از بهترین والد در تلاقی فراتر رود یا خیر. در روابط ۱۳ و ۱۴ فرمول ریاضی مربوط به این دو شاخص ارائه شده است.

$$\text{رابطه ۱۳} \quad H_{MP} (\%) = \frac{\bar{F}_1 - \bar{MP}}{\bar{MP}} \times 100$$

$$\text{رابطه ۱۴} \quad H_{\bar{P}_i} (\%) = \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_i}{\bar{P}_i} \times 100$$

بیانگر بروز هتروزیس هم در مقایسه با میانگین والدین و هم در مقایسه با والد برتر در اکثر صفات می‌باشد. از سوی دیگر، در نسل F<sub>2</sub> کاهش قابل توجهی در تمامی صفات نسبت به نسل F<sub>1</sub> مشاهده شد که این افت در بسیاری از موارد از لحاظ آماری معنی‌دار بود (جدول ۲). این روند کاهشی را می‌توان ناشی از بروز اثر منفی خویش‌آمیزی دانست که معمولاً پس از تفکیک ژنتیکی در نسل دوم بروز می‌کند (Shirkavand et al., 2012). خویش‌آمیزی منجر به افزایش سطح هموزیگوسیتی می‌شود و این امر باعث آشکار شدن اثرات زیان‌آور ژن‌های مغلوبی می‌گردد که در نسل‌های هتروزیگوت به واسطه حضور آلل‌های غالب والدین پوشیده باقی مانده بودند (Amiri et al., 2021a). در واقع، می‌توان گفت که کاهش عملکرد و سایر صفات در نسل F<sub>2</sub> به‌طور مستقیم با افزایش هموزیگوسیتی و برهم خوردن ترکیب ژنی مطلوب نسل F<sub>1</sub> مرتبط است.

انجام گرفت. این رویکرد سبب می‌شود که یافته‌های حاصل از این گروه صفات نه تنها محدود به یک شرایط خاص نباشند، بلکه بتوان آن‌ها را به هر دو وضعیت محیطی تعمیم داد. لازم به ذکر است در جدول تجزیه واریانس در برخی صفات، خطای ۲ بزرگتر از خطای ۱ بود به همین دلیل خطای ۲ به اجزا آن تجزیه شد؛ اما با این حال تغییری در معنی‌داری (و سطح آن) صفات ایجاد نشد.

نتایج حاصل از مقایسه میانگین نسل‌ها (جدول ۲) نشان داد که والد آرمان (P<sub>1</sub>) از نظر تعدادی از صفات مهم شامل ارتفاع بوته، طول پدانکل، روز تا گلدهی و همچنین طول دوره پر شدن دانه، وزن صدانه، و عملکرد دانه در شرایط بدون تنش، نسبت به والد کلاته (P<sub>2</sub>) برتری داشت. در مقابل، در اغلب صفات مورد مطالعه (به جز طول دوره پر شدن دانه تحت شرایط تنش کم‌آبی) مقادیر صفات در نسل F<sub>1</sub> بالاتر از هر دو والد بود (جدول ۲). این الگو به روشنی

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی آرمان × کلاته تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی

Table 1. Analysis of weighted variance of studied traits in different generations of Arman × Kalateh under normal and drought stress conditions

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعات (MS)								
		روز	دوره	طول	ارتفاع	تعداد سنبلیچه	تعداد دانه	تعداد سنبله	وزن	عملکرد دانه
		تا گلدهی DA	پر شدن دانه GFD	پدانکل PDL	بوته PLH	در سنبله NSS	در سنبله NGS	در بوته NSP	صدانه HKW	در بوته GYP
بلوک Block	2	7.97 <sup>ns</sup>	2.24 <sup>ns</sup>	14.62 <sup>ns</sup>	248.10 <sup>**</sup>	4.43 <sup>ns</sup>	7.63 <sup>ns</sup>	2.35 <sup>ns</sup>	0.30 <sup>*</sup>	17.77 <sup>ns</sup>
تنش Stress (S)	1	12.25 <sup>ns</sup>	292.98 <sup>**</sup>	118.85 <sup>*</sup>	1008.49 <sup>**</sup>	30.29 <sup>ns</sup>	368.06 <sup>ns</sup>	16.49 <sup>ns</sup>	0.43 <sup>*</sup>	166.80 <sup>*</sup>
خطا ۱ Error 1	2	2.63	0.13	2.56	9.92	4.02	50.09	2.64	0.02	7.51
نسل Generation (G)	5	24.43 <sup>**</sup>	14.95 <sup>**</sup>	20.99 <sup>**</sup>	165.35 <sup>**</sup>	4.24 <sup>**</sup>	167.20 <sup>**</sup>	5.26 <sup>*</sup>	0.25 <sup>**</sup>	10.79 <sup>**</sup>
تنش × نسل G × S	5	3.05 <sup>ns</sup>	2.77 <sup>*</sup>	2.04 <sup>ns</sup>	21.57 <sup>ns</sup>	1.42 <sup>ns</sup>	22.68 <sup>ns</sup>	3.49 <sup>ns</sup>	0.20 <sup>**</sup>	18.96 <sup>**</sup>
خطا ۲ Error 2	20	1.27	0.73	3.03	14.42	1.02	20.85	1.59	0.04	2.55
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)		0.85	1.98	4.69	3.95	4.95	7.72	15.78	4.66	12.75

\*، \*\* و <sup>ns</sup>: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

روز تا گلدهی (DA)، طول دوره پر شدن (GFD)، طول پدانکل (PDL)، ارتفاع (PLH)، تعداد سنبلیچه در سنبله (NSS)، تعداد دانه در سنبله (NGS)، تعداد سنبله در بوته (NSP)، وزن صدانه (GYP)، عملکرد دانه در بوته (HKW)

\*، \*\* and <sup>ns</sup>: Significant at 5% and 1% probability levels and non-significant, respectively

DA: Days to anthesis, GFD: Grain filling duration, PDL: Peduncle length, PLH: Plant height, NSS: Number of spikelets per spike, NGS: Number of grains per spike, NSP: Number of spikes per plant, HKW: Hundred-kemel weight, GYP: Grain yield per plant

جدول ۲- مقایسه میانگین نسل‌های مختلف گندم نان حاصل از تلاقی آرمان × کلاته در صفات مورد مطالعه تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی

Table 2. Mean traits comparison across different bread wheat generations from Arman × kalateh under normal and drought stress conditions

والد/نسل Parent/Gen	طول پدانکل (سانتی‌متر) PDL (cm)	ارتفاع بوته (سانتی‌متر) PLH (cm)	تعداد سنبلیچه در سنبله NSS	تعداد دانه در سنبله NGS	تعداد سنبله در بوته NSP	روز تا گلدهی DA (day)	دوره پر شدن		وزن		عملکرد دانه	
							دانه (روز)		صددانه (گرم)		بوته (گرم)	
							GFD (day)	تنش نرمال	HKW (g)	تنش نرمال	GYP (g)	تنش نرمال
P <sub>1</sub>	39.31	94.25	19.92	55.12	8.87	134.47	46.50	39.30	4.66	3.92	13.23	9.34
P <sub>2</sub>	35.42	87.11	20.61	60.67	7.93	127.83	43.40	41.33	4.41	4.28	12.73	9.99
F <sub>1</sub>	40.01	101.49	21.12	65.39	9.13	135.20	47.73	40.63	4.84	4.36	16.23	11.76
F <sub>2</sub>	35.22	99.44	19.33	56.88	7.75	130.50	45.67	39.57	4.18	3.65	14.87	10.79
BC <sub>1.1</sub>	38.13	101.10	20.82	60.80	6.82	133.23	46.90	40.07	4.64	4.02	16.53	10.39
BC <sub>1.2</sub>	34.44	93.97	20.69	55.87	7.42	132.30	44.97	41.20	4.34	4.16	12.77	11.56
LSD 0.05	2.01	4.57	1.21	5.49	1.52	0.98	1.12	1.04	0.24	0.26	1.14	1.27

طول پدانکل (PDL)، ارتفاع (PLH)، تعداد سنبلیچه در سنبله (NSS)، تعداد دانه در سنبله (NGS)، تعداد سنبله در بوته (NSP)، روز تا گلدهی (DA)، طول دوره پر شدن (GFD)، وزن صدانه (HKW)، عملکرد دانه در بوته (GYP)

PDL: Peduncle length, PLH: Plant height, NSS: Number of spikelets per spike, NGS: Number of grains per spike, NSP: Number of spikes per plant, DA: Days to anthesis, GFD: Grain filling duration, HKW: Hundred-kemel weight, GYP: Grain yield per plant

به دلیل معنی دار بودن اثر متقابل تنش در نسل (جدول ۱)، تجزیه و تحلیل ژنتیکی برای صفات طول دوره پر شدن دانه، وزن صدانه و عملکرد دانه در بوته به طور جداگانه در دو شرایط نرمال و تنش کم‌آبی انجام شد. در صفات طول دوره پر شدن دانه و وزن صدانه در شرایط نرمال، بهترین مدل برازش شامل چهار پارامتر بود که شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر ایپستازی افزایشی × افزایشی بود. در حالی که در شرایط تنش کم‌آبی یک مدل پنج پارامتری بهترین برازش را داشت بدین صورت که تنها اثر ایپستازی افزایشی × غالبیت وارد مدل نشد (جدول ۳). با وجود این که در هر دو شرایط اثرات افزایشی و غالبیت معنی دار بودند، سهم اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی بود (جدول ۳). نکته قابل توجه آن است که در شرایط تنش کم‌آبی، میزان مشارکت اثر غالبیت و به ویژه اثرات ایپستازی افزایش یافت. در سایر مطالعات مرتبط با تجزیه میانگین نسل‌ها در گندم تحت شرایط تنش کم‌آبی، مشابه با یافته‌های پژوهش حاضر گزارش شده است که در صفات مذکور سهم اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی است (Dorrani-Nejad *et al.*, 2016; Molaei *et al.*, 2014). در شرایط تنش، گیاه مکانیسم‌های جبرانی و حفاظتی خود را برای بقا بکار می‌گیرد می‌کند، بدین منظور مسیرهای متعددی (مثل بسته شدن روزنه‌ها، افزایش کارایی مصرف آب، تغییر متابولیت‌ها) را فعال می‌کند. این مسیرها اغلب توسط ژن‌های مختلفی کنترل می‌شوند و از الگوی غالبیت و ایپستازی پیروی می‌کنند (Dwivedi *et al.*, 2024).

بر اساس میانگین نسل‌ها، تجزیه ژنتیکی به همراه آزمون کفایت مدل افزایشی-غالبیت برای تمامی صفات مورد مطالعه انجام شد. بر این اساس، پارامترهای ژنتیکی مرتبط با صفات مورفولوژیک و فنولوژیک در نسل‌های حاصل از تلاقی والدین آرمان × کلاته تحت دو شرایط محیطی (نرمال و تنش کم‌آبی انتهای فصل) از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها محاسبه گردید و نتایج در جدول ۳ ارائه شده است. بر پایه یافته‌ها، اثر میانگین (m) برای تمامی صفات در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار بود که این امر نشان‌دهنده وجود سهم ژن‌های مشترک بین دو والد و بیانگر ماهیت چندژنی و کمی این صفات است (Taheri *et al.*, 2022). نتایج آزمون کای اسکور نیز بیانگر آن بود که برای صفاتی همچون طول پدانکل، ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله، مدل افزایشی-غالبیت کفایت لازم را برای توضیح تغییرات نشان داد و معنی دار نشد. در حالی که در سایر صفات، آزمون مذکور معنی دار گردید (جدول ۳) که این امر بیانگر ناکافی بودن مدل ساده افزایشی-غالبیت در تبیین کامل تغییرات فنوتیپی است. چنین الگویی احتمال دخالت سازوکارهای پیچیده‌تری همچون اثرات ایپستازی، پیوستگی ژنی، و همچنین اثرات سیتوپلاسمی و مادری را در کنترل این صفات تقویت می‌کند (Molaei *et al.*, 2016). به‌طور کلی، این نتایج نشان می‌دهد که اگرچه بخش عمده‌ای از تغییرات صفات گیاهی توسط اثر میانگین و اثرات افزایشی-غالبیت قابل تفسیر است، اما در بسیاری از صفات، حضور برهم‌کنش‌های ژنی و اثرات غیرافزایشی نقشی کلیدی ایفا می‌کند.

جدول ۳- پارامترهای ژنتیکی ( $\pm$  خطای استاندارد) برای صفات مورد مطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی آرمان  $\times$  کلاته تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 3. Genetic parameters ( $\pm$ SE) for the studied traits across different generations of Arman  $\times$  Kalateh under normal and drought stress conditions using generation mean analysis

صفات Traits	m	d	h	i	j	l	$\chi^2$
طول پدانکل PDL	33.11** $\pm$ 1.38	1.95** $\pm$ 0.58	1.54** $\pm$ 0.37				1.86 <sup>ns</sup>
ارتفاع بوته PLH	98.30** $\pm$ 4.02	3.57** $\pm$ 1.19	1.19** $\pm$ 0.33				2.93 <sup>ns</sup>
تعداد سنبلچه در سنبله NSS	14.56** $\pm$ 1.13	-0.35* $\pm$ 0.17	121.51** $\pm$ 2.91				3.03 <sup>ns</sup>
تعداد دانه در سنبله NGS	52.07** $\pm$ 1.35	-2.78** $\pm$ 0.65	5.91** $\pm$ 1.69	5.82** $\pm$ 2.19	15.41** $\pm$ 3.78	7.41** $\pm$ 2.74	7.73**
تعداد سنبله در بوته NSP	10.90** $\pm$ 0.58	0.47* $\pm$ 0.19	-10.85** $\pm$ 1.12	-2.50* $\pm$ 0.93	-2.14** $\pm$ 0.81	9.08** $\pm$ 0.1.57	13.68**
روز تا گلدهی DA	122.08** $\pm$ 0.1.78	3.32** $\pm$ 0.44	20.55** $\pm$ 0.46	9.07** $\pm$ 0.24	4.77** $\pm$ 0.37	-7.43** $\pm$ 0.41	29.48**
دوره پر شدن دانه (نرمال) GFD (Normal)	43.88** $\pm$ 0.61	1.55* $\pm$ 0.79	3.28** $\pm$ 1.23	1.07** $\pm$ 0.40			15.48**
دوره پر شدن دانه (تنش) GFD (Stress)	36.05** $\pm$ 0.54	-1.02* $\pm$ 0.52	9.48** $\pm$ 2.29	4.26** $\pm$ 0.64		-4.90** $\pm$ 1.03	18.79**
وزن صدانه (نرمال) HKW (Normal)	3.28** $\pm$ 0.24	0.13** $\pm$ 0.04	2.02** $\pm$ 0.32	1.25** $\pm$ 0.24			8.74**
وزن صدانه (تنش) HKW (Stress)	2.34** $\pm$ 0.21	-0.18** $\pm$ 0.06	3.22** $\pm$ 0.33	1.76** $\pm$ 0.26		-1.20** $\pm$ 0.11	19.73**
عملکرد دانه در بوته (نرمال) GYP (Normal)	13.85** $\pm$ 1.27	0.25 $\pm$ 0.14	1.68* $\pm$ 0.71		7.03** $\pm$ 1.12		16.68**
عملکرد دانه در بوته (تنش) GYP (Stress)	8.92** $\pm$ 1.09	0.33 $\pm$ 0.21	4.63** $\pm$ 1.44	0.74** $\pm$ 0.28	-0.23** $\pm$ 0.11	-4.90** $\pm$ 0.65	14.09**

\* و \*\*: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

-: پارامترهایی که وارد مدل نشده‌اند.

m: میانگین، d: اثر افزایشی، h: اثر غالبیتی، i: اثر متقابل افزایشی  $\times$  افزایشی، j: اثر متقابل افزایشی  $\times$  غالبیتی، l: اثر متقابل غالبیتی  $\times$  غالبیتی

طول پدانکل (PDL)، ارتفاع بوته (PLH)، تعداد سنبلچه در سنبله (NSS)، تعداد دانه در سنبله (NGS)، تعداد سنبله در بوته (NSP)، روز تا گلدهی (DA)، طول دوره پر شدن (GFD)، وزن صدانه (HKW)، عملکرد دانه در بوته (GYP)

\* and \*\*: Significant at 5% and 1% probability level, respectively

-: Parameters that are not entered in the model

PDL: Peduncle length, PLH: Plant height, NSS: Number of spikelets per spike, NGS: Number of grains per spike, NSP: Number of spikes per plant, DA: Days to anthesis, GFD: Grain filling duration, HKW: Hundred-kernel weight, GYP: Grain yield per plant

انتخاب دیر هنگام به جای گزینش در نسل‌های اولیه در هر دو شرایط نرمال و تنش کم‌آبی مناسب‌تر ارزیابی می‌شود. نتایج مطالعات ژنتیکی پیشین نیز نشان داده‌اند که وراثت صفات طول دوره پر شدن دانه و وزن صدانه در گندم نان تحت تأثیر ترکیبی از اثرات افزایشی، غالبیتی و اپیستازی قرار دارد (Frozanfar *et al.*, 2009; Sultan *et al.*, 2011; (Dorrani-Nejad *et al.*, 2014; Taheri *et al.*, 2022).

نتایج حاصل از برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نشان داد که صفات طول دوره پر شدن دانه و وزن صدانه در شرایط تنش کم‌آبی مقادیر پایین‌تری نسبت به شرایط نرمال داشتند (جدول ۴). در مطالعات پیشین نیز گزارش شده است که در

در شرایط تنش کم‌آبی، اثر متقابل اپیستازی در صفت وزن صدانه از نوع مضاعف بود، زیرا علامت اثر غالبیتی و اثر متقابل غالبیتی  $\times$  غالبیتی در جهت مخالف یکدیگر قرار داشتند (جدول ۳). بر اساس نظریه کیرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1996)، زمانی که هر دو اثر غالبیتی و اثر متقابل غالبیتی  $\times$  غالبیتی در مدل حضور داشته باشند، نوع اپیستازی قابل تشخیص است؛ به طوری که در صورت هم‌علامت بودن، اپیستازی از نوع تکمیلی و در صورت ناهم‌علامت بودن، اپیستازی از نوع مضاعف خواهد بود (Al-Naggar *et al.*, 2021). به طور کلی، با توجه به نقش معنی‌دار اثرات غالبیتی و اپیستازی در وراثت این صفات،

دانه و وزن صددانه بیشتر از سهم واریانس افزایشی بود. در شرایط تنش کم‌آبی، درجه غالبیت برای این دو صفت به ترتیب ۲/۵۵ و ۲/۷۸ برآورد گردید، در حالی که در شرایط نرمال این مقادیر به ترتیب برابر با ۱/۳۱ و ۱/۵۳ بودند (جدول ۵). این یافته‌ها بیانگر آن است که در شرایط تنش کم‌آبی انتهای فصل، سهم اثر غالبیت در کنترل صفات مذکور افزایش یافته و برتری قابل توجهی نسبت به شرایط نرمال دارد. با وجود این، در هر دو محیط نوع عمل ژن به صورت فوق‌غالبیت تفسیر می‌شود. چنین الگویی نشان می‌دهد که در به‌نژادی این صفات، بهره‌گیری از روش‌های انتخابی مبتنی بر غالبیت و استفاده از برنامه‌های تلاقی در نسل‌های پیشرفته، به‌ویژه تحت شرایط تنش کم‌آبی، می‌تواند کارایی بیشتری داشته باشد.

گندم، کاهش وراثت‌پذیری صفات زراعی در شرایط تنش‌های غیرزنده اغلب ناشی از محدود شدن دامنه تنوع ژنتیکی در چنین محیط‌هایی است (Golabadi et al., 2005; Mohamed, 2014). به بیان دیگر، در محیط‌های کم‌بازده، به‌دلیل همگرایی پاسخ ژنوتیپ‌ها و محدودیت منابع، بروز اختلاف ژنتیکی کاهش می‌یابد و در نتیجه ضرایب وراثت‌پذیری نیز کمتر برآورد می‌شوند. این پدیده توسط پژوهشگران دیگری نیز مورد تأکید قرار گرفته و نشان داده شده است که محیط‌های پر بازده، شرایط مناسب‌تری برای آشکار شدن تفاوت‌های ژنتیکی و در نتیجه افزایش وراثت‌پذیری صفات فراهم می‌کنند (Ceccarelli, 1996; Said, 2014). بررسی اجزای واریانس نیز نشان داد که در هر دو محیط، سهم واریانس ناشی از اثر غالبیت برای صفات طول دوره پر شدن

جدول ۴- برآورد وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی و هتروزیس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی

Table 4. Estimation of broad sense heritability, narrow sense heritability and heterosis of different traits under normal and drought stress conditions

صفت Trait	$h^2_{BS}$						میانگین Mean	$h^2_{NS}$	HMP	Hpi
	1 <sup>#</sup>	2	3	4	5	6				
طول پدانکل PDL	0.72	0.72	0.47	0.66	0.64	0.59	0.63	0.53	7.08	1.77
ارتفاع بوته PLH	0.65	0.66	0.68	0.66	0.66	0.67	0.66	0.60	11.92	7.68
تعداد سنبله در سنبله NSS	0.51	0.52	0.32	0.46	0.45	0.42	0.45	0.19	4.25	2.50
تعداد دانه در سنبله NGS	0.37	0.37	0.36	0.37	0.37	0.36	0.37	0.10	12.94	7.77
تعداد سنبله در بوته NSP	0.52	0.52	0.40	0.49	0.48	0.46	0.48	0.14	8.71	2.95
روز تا گلدهی DA	0.67	0.67	0.50	0.62	0.61	0.59	0.61	0.09	3.09	0.55
دوره پرشدن دانه (نرمال) GFD (Normal)	0.59	0.59	0.55	0.57	0.57	0.57	0.57	0.31	6.19	2.65
دوره پرشدن دانه (تنش) GFD (Stress)	0.47	0.47	0.67	0.55	0.53	0.57	0.54	0.13	0.79	-
وزن صددانه (نرمال) HKW (Normal)	0.55	0.56	0.30	0.49	0.47	0.43	0.47	0.20	6.84	3.93
وزن صددانه (تنش) HKW (Stress)	0.38	0.38	0.25	0.34	0.34	0.32	0.34	0.06	6.30	1.79
عملکرد دانه (نرمال) GYP (Normal)	0.69	0.69	0.11	0.56	0.50	0.40	0.49	0.22	25.03	22.67
عملکرد دانه (تنش) GYP (Stress)	0.57	0.57	0.17	0.46	0.44	0.37	0.43	0.04	21.68	17.72

<sup>#</sup> اعداد ۱ تا ۶ نشان دهنده شش روش مختلف محاسبه وراثت‌پذیری عمومی است.

\* \*\* به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

$h^2_{BS}$ : وراثت‌پذیری عمومی؛  $h^2_{NS}$ : وراثت‌پذیری خصوصی؛ HMP: درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین؛ Hpi: درصد هتروزیس نسبت به والد برتر. طول پدانکل (PDL)، ارتفاع (PLH)، تعداد سنبله در سنبله (NSS)، تعداد دانه در سنبله (NGS)، تعداد سنبله در بوته (NSP)، روز تا گلدهی (DA)، طول دوره پرشدن (GFD)، وزن صددانه (HKW)، عملکرد دانه در بوته (GYP).

<sup>#</sup> The numbers 1 to 6 represent six different methods for calculating broad sense heritability ( $h^2_{BS}$ )

\* and \*\*: Significant at 5% and 1% probability level, respectively.

$h^2_{BS}$  = Broad-sense heritability;  $h^2_{NS}$  = Narrow sense heritability; HMP = Mid parent heterosis; Hpi = Heterobeltiosis (better parents heterosis) PDL: Peduncle length, PLH: Plant height, NSS: Number of spikelets per spike, NGS: Number of grains per spike, NSP: Number of spikes per plant, DA: Days to anthesis, GFD: Grain filling duration, HKW: Hundred-kernel weight, GYP: Grain yield per plant

جدول ۵- برآورد اجزای واریانس برای صفات مورد بررسی تحت شرایط نرمال و تنش کم‌آبی

Table 5. Estimation of genetic variance components for the studied traits under normal and water-deficit stress conditions

صفت Trait	ورایانس محیطی EW	ورایانس افزایشی D	ورایانس غالبیت H	همبستگی D و H روی تمام مکان‌های ژنی F	درجه غالبیت Degree of dominance	انحرافات غالبیت Dominance deviations
طول پدانکل PDL	4.09	10.72	2.55	0.72	0.49	1.48
ارتفاع بوته PLH	21.57	77.34	17.04	-6.55	0.47	-13.95
تعداد سنبلچه در سنبله NSS	4.27	2.86	6.55	-0.97	1.51	-0.64
تعداد دانه در سنبله NGS	15.22	4.92	25.15	0.36	2.26	0.16
تعداد سنبله در بوته NSP	1.48	0.78	3.50	-0.85	2.12	-0.40
روز تا گلدهی DA	6.42	2.90	30.52	1.11	3.24	0.34
دوره پرشدن دانه (نرمال) GFD (Normal)	0.74	1.04	1.78	0.22	1.31	0.17
دوره پرشدن دانه (تنش) GFD (Stress)	0.81	0.50	3.26	-0.19	2.55	-0.07
وزن صددانه (نرمال) HKW (Normal)	4.92	3.40	7.91	0.50	1.53	0.33
وزن صددانه (تنش) HKW (Stress)	5.48	1.04	8.06	-1.10	2.78	-0.40
عملکرد دانه (نرمال) GYP (Normal)	3.82	2.76	4.79	0.10	1.32	0.08
عملکرد دانه (تنش) GYP (Stress)	3.99	0.56	8.20	-0.40	3.83	-0.10

طول پدانکل (PDL)، ارتفاع (PLH)، تعداد سنبلچه در سنبله (NSS)، تعداد دانه در سنبله (NGS)، تعداد سنبله در بوته (NSP)، روز تا گلدهی (DA)، طول دوره پرشدن (GFD)، وزن صددانه (HKW)، عملکرد دانه در بوته (GYP)

PDL (Peduncle length), PLH (Plant height), NSS (Number of spikelets per spike), NGS (Number of grains per spike), NSP (Number of spikes per plant), DA (Days to anthesis), GFD (Grain filling duration), HKW (Hundred-kernel weight), GYP (Grain yield per plant)

غالبیت و اثر اپیستازی غالبیت  $\times$  غالبیت به‌عنوان مدل مناسب شناسایی شد. در شرایط تنش کم‌آبی، نوع اپیستازی مشاهده‌شده از نوع مضاعف بود؛ زیرا علامت اثر غالبیت و اثر متقابل غالبیت  $\times$  غالبیت در جهت مخالف یکدیگر قرار داشتند. در هر دو محیط، اثر غالبیت مقدار مثبت و بزرگی داشت و سهم آن نسبت به اثر افزایشی بیشتر بود (جدول ۳).

در شرایط نرمال، بهترین مدل برازش برای تبیین الگوی وراثت عملکرد دانه در بوته، مدل چهار پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی  $\times$  غالبیت بود (جدول ۳). با این حال، در شرایط تنش کم‌آبی، مدل شش پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی  $\times$  افزایشی، اثر اپیستازی افزایشی  $\times$

به جز سه صفت طول دوره پر شدن دانه، وزن صددانه و عملکرد دانه در بوته، در سایر صفات زراعی تحت بررسی، به دلیل عدم معنی دار بودن اثر متقابل تنش × نسل (جدول ۱)، داده‌های دو محیط نرمال و تنش کم‌آبی با یکدیگر جمع‌شدند. تحلیل پارامترهای ژنتیکی نشان داد که مدل ساده افزایشی-غالبيت (مدل سه پارامتری) برای صفات طول پدانکل و ارتفاع بوته کافی و مناسب است (جدول ۳). این کفایت مدل افزایشی-غالبيت (مدل سه پارامتری) در مطالعه امیری و همکاران (Amiri et al., 2021b) نیز با تلاقی ارقام مرودشت × رسول برای صفات طول پدانکل و ارتفاع بوته گزارش شده است. در صفات مذکور نقش اثرات افزایشی و غالبیت معنی دار بود. با این حال سهم اثرات غالبیت مثبت و کمتر از اثرات افزایشی بود که مقادیر آن‌ها مثبت بود (جدول ۳). علامت مثبت اثر غالبیت نشان‌دهنده تأثیر افزایشی ژن‌های غالب بر این صفات است. بنابراین، اثرات افزایشی و غالبیت به‌طور هم‌جهت بر افزایش طول پدانکل و ارتفاع بوته عمل کرده‌اند، اما اثر افزایشی تأثیر بیشتری داشته است. نقش مهم اثرات افزایشی نسبت به اثر غالبیت در وراثت طول پدانکل و ارتفاع بوته گندم تحت شرایط تنش‌های کم‌آبی در مطالعات ژنتیکی مرتبط با گندم نیز گزارش شده است (Taheri et al., 2022; Bagherikia et al., 2023). میانگین وراثت‌پذیری عمومی برای طول پدانکل و ارتفاع بوته به ترتیب ۶۳ و ۶۶ درصد برآورد شد و وراثت‌پذیری خصوصی برای همین صفات به ترتیب ۵۳ و ۶۰ درصد بود (جدول ۴). اختلاف نسبتاً کم بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نشان می‌دهد که بخش عمده واریانس ژنتیکی این صفات ناشی از اثرات افزایشی است (Amiri et al., 2021b). بنابراین، گزینش بر اساس طول پدانکل و ارتفاع بوته در این جمعیت‌ها می‌تواند منجر به بازده ژنتیکی مطلوب شود، زیرا فنوتیپ تقریباً نمایانگر ژنوتیپ است. نتایج برآورد اجزای واریانس نشان داد که در صفات طول پدانکل و ارتفاع بوته، واریانس ژنتیکی افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بوده و درجه غالبیت کمتر از یک (به ترتیب ۰/۴۹ و ۰/۴۷) است (جدول ۵). هتروزیس نسبت به میانگین والدین در صفات مذکور مثبت و به ترتیب ۷/۰۸ و ۱۱/۹۲ درصد بود (جدول ۴).

اهمیت غالبیت در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه در گندم پیش‌تر نیز توسط سایر پژوهشگران گزارش شده است (Abdi et al., 2016; Taheri et al., 2022; Amiri et al., 2024). به دلیل همین تأثیرات غالبیت و اپیستازی توصیه می‌شود گزینش برای عملکرد دانه در نسل‌های پیشرفته انجام شود تا مؤثر واقع شود (Erkul et al., 2010). وراثت‌پذیری عمومی عملکرد دانه در شرایط نرمال مقداری از شرایط تنش کم‌آبی بیشتر بود (به ترتیب ۴۹ و ۴۳ درصد) که وراثت‌پذیری متوسطی است. همچنین میزان وراثت‌پذیری خصوصی در تنش کم‌آبی (۴ درصد) نسبت به شرایط نرمال (۲۲ درصد) به شدت کاهش یافت (جدول ۴). این موضوع بیانگر آن است که گزینش مستقیم در نسل‌های اولیه و در شرایط تنش نمی‌تواند منجر به پیشرفت ژنتیکی مطلوب شود، زیرا بیان فنوتیپی به‌طور کامل بازتاب‌دهنده ژنوتیپ نمی‌باشد. بنابراین توصیه می‌شود گزینش برای این صفت بیشتر در نسل‌های پیشرفته اصلاحی انجام گیرد. مقادیر هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر در شرایط نرمال مثبت و مقداری بیشتر از شرایط تنش کم‌آبی انتهای فصل بود (جدول ۴).

نتایج برآورد اجزای واریانس نشان داد که سهم واریانس غالبیت در مقایسه با واریانس افزایشی در کنترل صفت عملکرد دانه بیشتر بوده است، به طوری که این الگو هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش کم‌آبی مشاهده گردید. در میان کلیه صفات مورد بررسی، عملکرد دانه در شرایط تنش کم‌آبی بالاترین میزان درجه غالبیت (۳/۸۳) را به خود اختصاص داد که اختلاف قابل توجهی با مقدار متناظر آن در شرایط نرمال (۱/۳۲) داشت. این تفاوت نشان‌دهنده افزایش معنی دار نقش واریانس غالبیت در مقایسه با واریانس افزایشی تحت شرایط تنش می‌باشد. به عبارت دیگر، در هر دو محیط آزمایشی صفت عملکرد دانه بیشتر تحت کنترل عمل فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار گرفت. گزارش‌های مشابهی از پژوهشگران مختلف نیز تأییدکننده نقش غالب و تعیین‌کننده فوق‌غالبیت در وراثت عملکرد دانه گندم است (Shayan et al., 2019; Bagherikia et al., 2022).

تحلیل پارامترهای ژنتیکی حاکم بر صفت تعداد سنبلچه در سنبله، نمایانگر کارایی یک مدل سه پارامتری متشکل از میانگین صفت، اثر افزایشی و اثر غالبیت بود. در این مدل مشاهده شد که اثر غالبیت به طور چشمگیری از اثر افزایشی بزرگ‌تر است (جدول ۳). این یافته به وضوح نشان‌دهنده تجمع ژن‌های با اثر غالب در ساختار ژنتیکی هیبریدهای تولید شده از والدین مورد مطالعه است. پژوهش‌های پیشین نیز تأکید می‌کنند که اثرات غیرافزایشی، سهم قابل توجهی در الگوهای وراثت تعداد سنبلچه در سنبله گندم ایفا می‌کنند (Ojaghi and Akhundova, 2010; Amiri *et al.*, 2022). وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت به ترتیب ۴۵ درصد و ۱۹ درصد تخمین زده شد (جدول ۴) که نشان دهنده سهم کم‌تر واریانس افزایشی از کل واریانس ژنتیکی است. برآورد اجزای واریانس نشان داد که واریانس غالبیت بیش از واریانس افزایشی است (جدول ۵)، که این با یافته‌های سایر پژوهشگران همخوانی دارد (Amiri *et al.*, 2021a; Taheri *et al.*, 2022).

نتایج تجزیه و تحلیل پارامترهای ژنتیکی نشان داد که در سه صفت تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و روز تا گلدهی در هر دو شرایط محیطی، مدل شش پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی  $\times$  افزایشی، اثر اپیستازی افزایشی  $\times$  غالبیت و اثر اپیستازی غالبیت  $\times$  غالبیت، بهترین برازش را داشت (جدول ۳). با در نظر گرفتن اهمیت و بزرگی نسبی اثر غالبیت و همچنین مؤلفه‌های اپیستازی در مقایسه با اثر افزایشی در این صفات، توصیه می‌شود که برنامه‌های گزینش ژنتیکی به نسل‌های پیشرفته‌تر جمعیت‌های به‌نژادی معطوف گردند. این استراتژی به حداکثر رساندن بهره‌وری از اثرات غیرافزایشی، که در نسل‌های اولیه ممکن است به طور کامل آشکار نشوند، کمک شایانی خواهد کرد. یافته‌های حاضر با نتایج مطالعات مشابه در گندم همسو هستند؛ به‌عنوان مثال، در تجزیه میانگین نسل‌ها، در شرایط تنش کم‌آبی، علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، نشان داده

شده است که اثر اپیستازی نیز در وراثت صفاتی چون تعداد دانه در سنبله (Amiri *et al.*, 2021b)، تعداد سنبله در بوته (Dorrani-Nejad *et al.*, 2017) و روز تا گلدهی (Frozanfar *et al.*, 2009) نقش بسزایی ایفا کرده است. وراثت‌پذیری عمومی سه صفت تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و روز تا گلدهی به ترتیب ۳۷ درصد، ۴۸ درصد و ۶۱ درصد بود. در مقابل، وراثت‌پذیری خصوصی برای همین صفات به طور قابل ملاحظه‌ای پایین‌تر بود و به ترتیب ۱۰ درصد، ۱۴ درصد و ۹ درصد محاسبه شد (جدول ۴). این اختلاف چشمگیر میان مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی، به روشنی بر نقش برجسته و تأثیر غالب اثرات غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات دلالت دارد. چنین تفاوتی نشان می‌دهد که بخش عمده‌ای از واریانس ژنتیکی مشاهده‌شده در این صفات، نه از اثرات صرفاً افزایشی ژن‌ها، بلکه از برهم‌کنش‌های غالبیت و اپیستازی نشأت می‌گیرد. این امر در برنامه‌های به‌نژادی اهمیت ویژه‌ای پیدا می‌کند، زیرا در انتخاب والد و استراتژی‌های گزینش، توجه به این اثرات غیرافزایشی می‌تواند به پیشرفت‌های ژنتیکی مؤثرتری منجر شود. تجزیه اجزای واریانس نشان داد که واریانس غالبیت تأثیر بیشتری نسبت به واریانس افزایشی دارد. درجه غالبیت بالا در صفات تعداد دانه در سنبله (۲/۲۶)، تعداد سنبله در بوته (۲/۱۲) و روز تا گلدهی (۳/۲۴) نشان‌دهنده این است که این صفت نوع عمل ژن‌ها به‌صورت فوق‌غالبیت است (جدول ۵). مطالعات ژنتیکی روی وراثت‌پذیری و عملکرد اجزای آن در گندم نان نشان می‌دهد که گزینش برای صفات تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و روز تا گلدهی به دلیل وجود اثرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته بسیار مؤثر خواهد بود (Erkul *et al.*, 2010; Ali *et al.*, 2014; Dorrani-Nejad *et al.*, 2013).

یافته‌های این پژوهش وجود تنوع ژنتیکی قابل توجهی را در نسل‌های حاصل از تلاقی ارقام گندم نان آرمان و کلاته تأیید کرد. این سطح از تنوع، فرصت ارزشمندی برای شناسایی و بهره‌برداری از آلل‌های مطلوب در بهبود

اهمیت فراینده تعاملات ژنوتیپ و محیط را نمایان ساخت و نشان داد که استراتژی گزینش باید در نسل‌های پیشرفته‌تر و پس از دستیابی به خلوص ژنتیکی دنبال شود. پیش‌مستمر و گزینش هدفمند این نسل‌ها می‌تواند منجر به تثبیت آلل‌های مطلوب و ارتقای پایدار عملکرد گندم نان شود.

### سپاسگزاری

این مطالعه بخشی از پروژه مصوب مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر (شماره ۰۳-۰۳-۱۲۵-۹۹۱۱۰۴) است. از همکاری صمیمانه همکاران پروژه غلات مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان گلستان قدردانی می‌شود.

صفات زراعی و فیزیولوژیک فراهم ساخت. نتایج نشان داد که الگوی کنترل ژنتیکی صفات در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی متفاوت بوده و پیچیدگی بالای تعامل ژن‌ها با محیط را آشکار می‌سازد. در اغلب صفات زراعی و فنولوژیک، اثرات غیرافزایشی به‌ویژه غالبیت و اپیستازی نقش برجسته‌تری نسبت به اثرات افزایشی داشتند. در مقابل، صفاتی مانند ارتفاع بوته و طول پدانکل بیشتر تحت کنترل اثرات افزایشی قرار گرفتند و وراثت‌پذیری خصوصی بالاتری را نشان دادند. وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط تنش کم‌آبی نسبت به شرایط نرمال در صفات کلیدی نظیر طول دوره پر شدن دانه، وزن صدانه و عملکرد دانه به‌ترتیب ۱۸، ۱۴ و ۱۸ درصد کاهش یافت. این یافته‌ها،

### References

- Abdi, H., Fotokian, M.H. and Shabanpour, S. (2016). Studying the inheritance mode of grain yield and yield components in bread wheat genotypes using generations mean analysis. *Cereal Research*, 6: 283-292 (In Persian).
- Ali, Z., Salam Khan, A., Karim, I., Uzair, M., Mahmood, T., Saeed, T., Sarwar, S., Ghori, N., Nisar, Z. and Sarwat, S.S. (2014). Generation mean effects heterosis and heritabilities for seedling adult and physiological salinity tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum*). *International Journal of Agriculture and Biology*, 16: 1059-1066.
- Al-Naggar, A., Al-Azab, K., Younis, A., Hassan, I., Basyouny, M. and Ayaad, M. (2021). Genetic parameters controlling the inheritance of glaucousness and yield traits in bread wheat. *Brazilian Journal of Biology*, 82: e253864. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.253864>
- Amiri, R., Bahraminejad, S. and Cheghamirza, K. (2021a). Estimation of genetic control model for agronomic traits in the progeny of Marvdasht and MV-17 wheat cross under normal and terminal drought stress conditions. *Plant Genetic Research*, 8(1): 61-80 (In Persian). <https://doi.org/10.52547/pgr.8.1.5>
- Amiri, R., Bahraminejad, S. and Cheghamirza, K. (2021b). Estimation of genetic components and inheritance of bread wheat agronomic traits using regression method through generation mean analysis. *Journal of Crop Breeding*, 12: 101-116 (In Persian). <https://doi.org/10.52547/jcb.12.36.101>
- Amiri, R., Bahraminejad, S. and Cheghamirza, K. (2024). Generation mean analysis for some agronomic traits at two bread wheat crosses under two different moisture conditions. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 16: 887-904 (In Persian).
- Badieh, M., Farshadfar, E., Haghparast, R., Rajabi, R. and Zarei, L. (2012). Evaluation of gene actions of some traits contributing in drought tolerance in bread wheat utilizing diallel analysis. *Annals of Biological Research*, 3: 3591-3596.
- Bagherikia, S., Soughi, H. and Khodarahmi, M. (2022). Genetic analysis of grain yield and yield components in bread wheat using Hayman's diallel method. *Journal of Crop Breeding*, 14: 1-9 (In Persian). <https://doi.org/10.52547/jcb.14.41.1>
- Bagherikia, S., Soughi, H. and Khodarahmi, M. (2023). Genetic analysis of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under complete irrigation and drought stress in reproductive phase conditions. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 16: 1139-1152 (In Persian).
- Ceccarelli, S. (1996). Adaptation to low/high input cultivation. *Euphytica*, 92: 203-214. <https://doi.org/10.1007/BF00022846>
- Dhanda, S.S. and Sethi, G.S. (1996). Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions, *Wheat Information Service*. 83: 19-27.
- Dorrani-Nejad, M., Mohammadinejad, G. and Abdoshahi, R. (2017). Assessment of genetic parameters of agronomic traits in bread wheat using generation means analysis under water-limited conditions. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 15: 389-398 (In Persian).
- Dwivedi, S.L., Heslop-Harrison, P., Amas, J., Ortiz, R., and Edwards, D. (2024). Epistasis and pleiotropy-induced variation for plant breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 22: 2788-2807. <https://doi.org/10.1111/pbi.14405>

- Erenstein, O., Jaleta, M., Mottaleb, K.A., Sonder, K., Donovan, J. and Braun, H.J. (2022). Global trends in wheat production, consumption and trade. In: Reynolds, M.P. and Hans-Joachim B., Eds., *Wheat Improvement: Food Security in A Changing Climate*, pp. 47-66. Springer Nature, Cham, Switzerland. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_4)
- 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.
- Frozanfar, M., Bihamta, M.R., Peyghambari, A. and Zeinali, H. (2009). Inheritance of some traits associated with yield in bread wheat using generation mean analysis. *Seed and Plant Improvement Journal*, 25: 419-431.
- Golabadi, M., Arzani, A. and Maibody, S. (2005). Evaluation of variation among durum wheat F3 families for grain yield and its components under normal and water-stress field conditions. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 41: 263-267. <https://doi.org/10.17221/6188-CJGPB>
- Hussain, S., Shaikat, M., Ashraf, M., Zhu, C., Jin, Q. and Zhang, J. (2019). Salinity stress in arid and semi-arid climates: effects and management in field crops. *Climate Change and Agriculture*, 13: 201-226. <https://doi.org/10.5772/intechopen.87982>
- Igrejas, G. and Branlard, G. (2020). The Importance of Wheat. In: Igrejas, G., Ikeda, T.M., Guzmán, C., Eds., *Wheat Quality for Improving Processing and Human Health*, pp. 1-7. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-34163-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-34163-3_1)
- Kamara, M.M., Rehan, M., Mohamed, A.M., El Mantawy, R.F., Kheir, A.M., Abd El-Moneim, D., Safhi, F.A., ALshamrani, S.M., Hafez, E.M., Behiry, S.I. and Ali, M.M. (2022). Genetic potential and inheritance patterns of physiological, agronomic and quality traits in bread wheat under normal and water deficit conditions. *Plants*, 11: 952. <https://doi.org/10.3390/plants11070952>
- Kearsey, M. and Pooni, H. (1996). *Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Garland Science. Garland Science, London, UK. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-4441-2>
- Mather, K. and Jinks J.L. (1982). *Biometrical genetics - The study of Continuous Variation*. Chapman and Hall, London, UK. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3406-2>
- Mather, K. and Jinks J.L. (1977). *Introduction to Biometrical Genetics*. Chapman and Hall, London, UK. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-5787-9>
- Mohamed, N.E. (2014). Genetic control for some traits using generation mean analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Plant and Soil Science*, 3: 1055-1068. <https://doi.org/10.9734/IJPSS/2014/10730>
- 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 Research*, 3(2): 1-10 (In Persian). <https://doi.org/10.29252/pgr.3.2.1>
- Ojaghi, J. and Akhundova, E. (2010). Genetic effects for grain yield and its related traits in doubled haploid lines of wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 12: 86-90.
- Sabagh, A., Islam, M.S., Skalicky, M., Ali Raza, M., Singh, K., Anwar Hossain, M., Hossain, A., Mahboob, W., Iqbal, M.A. and Ratnasekera, D. (2021). Salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) in the changing climate: Adaptation and management strategies. *Frontiers in Agronomy*, 3: 661932. <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.661932>
- Said, A.A. (2014). Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. *Annals of Agricultural Sciences*, 59: 177-184. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2014.11.003>
- Shayan, S., Moghaddam Vahed, Norouzi, M., Mohammadi, S.A. and Toorchi, M. (2019). Genetic analysis of agronomic and physiological traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using generation mean analysis under drought stress conditions and spring planting in the cold climate. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 21: 210-224 (In Persian). <https://doi.org/10.29252/abj.21.3.210>
- Shirkavand, Z., Ebrahimi, M., Bihamta, M.R., Amiri, R., Najafian, G. and Ramshini, H.A. (2012). Genetic analysis of yield and agronomic traits in bread wheat (*Triticum aestivum*) under normal and drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 43: 61-80 (In Persian).
- Sultan, M.S., Abd El-Latif, A.H., El-Moneam, M.A. and El-Hawary, M.N.A. (2011). Genetic parameters for some yield and yield components characters in four crosses of bread wheat under two water regime treatments. *Journal of Plant Production*, 2: 351-366. <https://doi.org/10.21608/jpp.2011.85531>
- Taheri, R., Khodarahmpour, Z., Khodarahmi, M. and Moradi, M. (2022). Genetic analysis of agronomic and morphological traits of durum wheat [*Triticum turgidum* L. spp. durum (Desf.)] using generations mean analysis under non-stress and terminal drought stress conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 24: 150-164 (In Persian).
- Talebi Qormik, R., Alipour, H. and Darvishzadeh, R. (2024). Evaluation of genetic diversity of Iranian spring wheat cultivars under salinity stress at the seedling stage using multivariate statistical methods. *Journal of Crop Sciences*, 16: 64-78 (In Persian). <https://doi.org/10.61186/jcb.16.3.64>
- Zadoks, J.C., Chang, T.T. and Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14: 415-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>