

تجزیه میانگین نسل‌ها برای برخی صفات زراعی و فیزیولوژیک تحت شرایط عادی و تنش کم‌آبی در گندم نان

بفرین مولایی^۱، محمد مقدم واحد^{۲*}، سید سیامک علوی کیا^۳ و علی بنده حق^۳

۱- دانش آموخته کارشناسی ارشد، 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

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۰۴/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۰۹/۲۵)

چکیده

در این پژوهش نحوه وراثت برخی از صفات زراعی و فیزیولوژیک در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی دو رقم بم (والد متحمل به خشکی) و آرتا (والد حساس به خشکی) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز در سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۲ 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 نظر در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. اثر متقابل نسل در شرایط آبیاری تنها برای عملکرد دانه معنی‌دار بود. با توجه به نتایج تجزیه میانگین نسل-ها برای صفات طول سنبله و وزن کاه، مدل سه پارامتری بهترین برازش را نشان داد. در صفت وزن هزار دانه در شرایط تنش کم‌آبی و وزن بوته در شرایط عادی برای مدل شش پارامتری، کای اسکور غیر معنی‌دار شد که نشان دهنده کفایت مدل شش پارامتری برای صفت مذکور بود. در سایر صفات، در هر دو شرایط کای اسکور برای مدل شش پارامتری معنی‌دار بود. برای صفات طول سنبله و مساحت برگ پرچم درجه غالبیت بیش‌تر از یک و به ترتیب برابر $2/3$ و $1/53$ بود که وجود پدیده‌ی فوق‌غالبیت را در کنترل این صفات نشان داد. وزن کاه در شرایط عادی، مساحت برگ پرچم و وزن هزار دانه در شرایط کم-آبی دارای وراثت پذیری عمومی بالا بودند. برآورد وراثت پذیری خصوصی برای همه صفات پایین بود. این نتایج لزوم بهره‌برداری از اثرات غالبیت ژنی را در برنامه‌های به‌نژادی گندم در صورت فراهم شدن شرایط تولید واریته هیبرید گوشزد می‌کند.

واژگان کلیدی: اثرات متقابل، تجزیه میانگین نسل‌ها، وراثت‌پذیری، گندم

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

مقدمه

در حدود ۳۲ درصد از مناطق کشت گندم (*Triticum aestivum* L. در کشورهای در حال توسعه، انواع مختلفی از تنش خشکی را در طول فصل رشد تجربه می‌کنند (Morris *et al.*, 1991). بنابراین خشکی اصلی‌ترین تنش غیرزیستی است که تولید محصول در نواحی خشک و نیمه خشک جهان را کاهش می‌دهد. از این رو، گزینش ارقام متحمل به خشکی با عملکرد بالا از اهداف اصلی برنامه‌های به نژادی محسوب می‌شود. در عین حال، نظر به این که عملکرد دانه صفت پیچیده‌ای است و دارای وراثت‌پذیری پائینی است، معمولاً در نسل‌های در حال تفکیک از صفات مرتبط با آن که از نظر ژنتیکی پیچیدگی کم‌تری دارند برای گزینش استفاده می‌کنند (Vaezi *et al.*, 2000).

برآورد اجزای ارزش ژنوتیپی صفات (افزایشی، غالبیت و اپیستازی) برای تعیین روش به نژادی و تشخیص لزوم تولید دورگ و یا لاین خالص مهم است. تجزیه میانگین نسل‌ها^۱ روشی است که برای برآورد اثرهای ژنتیکی از میانگین نسل‌های مختلف استفاده می‌کند و قادر به برآورد اثر متقابل بین مکان‌های ژنی نیز می‌باشد (Mather and Jinks., 1982; Kearsy and Pooni., 1996). شیخ و همکاران (Sheikh *et al.*, 2000) نشان دادند که صفت ارتفاع بوته توسط ژن‌هایی با اثرافزایشی کنترل می‌شود. بنابراین، اظهار داشتند که امکان اصلاح این صفت به واسطه گزینش در نسل‌های اولیه وجود دارد. توکلو و یاگباسانلار (Toklu and Yagbasanlar., 2007) به کمک تجزیه میانگین نسل‌ها در شش تلاقی گندم نان عمل ژن را در ارتباط با صفات اندازه دانه و وزن هزار دانه مورد بررسی قرار دادند و نتیجه گرفتند که سهم اثر افزایشی ژن‌ها نسبت به اثر غالبیت از اهمیت بیشتری برخوردار است. داندی و ستی (Dahand and Sethi., 1998) در مطالعه‌ای که با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در تلاقی‌های مختلف گندم نان در دو محیط عادی و تنش

خشکی انجام دادند، مشخص کردند که صفات در محیط عادی به طور عمده توسط اثرهای افزایشی و غالبیت ناقص ژن‌ها کنترل می‌شوند ولی در محیط واجد تنش خشکی سهم اثر غیرافزایشی ژن‌ها بیش‌تر است. در آزمایش چلوبی و همکاران (Cheloei *et al.*, 2012) که از بذره‌های شش نسل پایه حاصل از تلاقی لاین ۱۴-۸۲- w_s با رقم شیراز (تلاقی اول) و رقم شعله با شیراز (تلاقی دوم) استفاده کردند، برای صفت وزن هزاردانه در هر دو تلاقی و هر دو شرایط محیطی و برای عملکرد دانه در بوته در تلاقی اول و در شرایط واجد تنش اثرهای متقابل افزایشی×افزایشی و غالبیت×غالبیت در کنترل این دو صفت حایز اهمیت بودند. پراکش و همکاران (Prakash *et al.*, 2006) دریافتند که اثر غالبیت به همراه اثرافزایشی، اثر متقابل افزایشی×غالبیت و اثر متقابل افزایشی×افزایشی در کنترل صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، تاریخ گل‌دهی و وزن بوته در گندم نقش دارند.

هدف این پژوهش مطالعه وراثت تعدادی از صفات زراعی و فیزیولوژیک در نتاج حاصل از تلاقی دو رقم بم و آرتا از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط عادی و تنش کم آبی بود.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۲ - ۱۳۹۱ در ایستگاه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز واقع در منطقه کرکج اجرا شد. بذره‌های نسل‌های والدین (P_1 , P_2) و نسل‌های F_2 , F_3 , F_4 , BC_1S_1 و BC_2S_1 حاصل از تلاقی ارقام بهاره بم (مقاوم به شوری و متحمل به خشکی آخر فصل؛ (Vahabzadeh *et al.*, 2009; Cereal Society of Iran, 2015) و آرتا (حساس به خشکی) در دو شرایط عادی و کم آبی مورد ارزیابی قرار گرفتند. آزمایش در قالب طرح کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار اجرا شد. شرایط آبیاری در کرت‌های اصلی و نسل‌های موجود در کرت‌های فرعی در نظر گرفته شدند. آبیاری اولیه بعد از کاشت و در هر دو محیط

دلیل عدم کفایت مدل، مدل‌های مختلف از جمله مدل شش پارامتری مورد ارزیابی قرار گرفتند. در نهایت از مدل‌های دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری، در تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد. این مدل‌ها به کمک آزمون کای اسکور با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی مورد بررسی قرار گرفتند و بهترین مدل‌ها از طریق مقایسه میانگین‌های مشاهده شده و مقادیر مورد انتظار برای هر یک از صفات مشخص شد. معنی‌دار بودن هر یک از پارامترهای برآورد شده با آزمون t بررسی شد. علاوه بر این، برای برآورد وراثت‌پذیری صفات، واریانس‌های افزایشی (V_A)، غالبیت (V_D)، اثر متقابل افزایشی در غالبیت (V_{AD}) و واریانس محیطی (V_E) به صورت زیر مطابق با روش کیرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1996) انجام شد:

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2})/2$$

$$V_A = 2V_{F2} - V_{BC1.1} - V_{BC1.2}$$

$$V_D = V_{BC1.1} + V_{BC1.2} - V_{F2} - V_E$$

$$V_{AD} = (V_{BC1.2} - V_{BC1.1})/2$$

مقادیر وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_n)، وراثت‌پذیری

عمومی (h^2_b) و درجه غالبیت ($\bar{a}$) نیز مطابق فرمول‌های

زیر برآورد شد (Mather and Jinks, 1982):

$$h^2_n = V_A / (V_G + V_E/r)$$

$$h^2_b = V_G / (V_G + V_E/r)$$

$$\bar{a} = \sqrt{\frac{2V_D}{V_A}}$$

نتایج و بحث

با توجه به جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) صفات غیر متأثر از تنش شامل ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله و مساحت برگ پرچم با چهار تکرار و به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی مورد تجزیه قرار گرفتند زیرا زمان اعمال تنش بعد از مرحله ظهور سنبله بود. سایر صفات یعنی وزن سنبله، تعداد سنبله، تعداد دانه در بوته، وزن کاه، میزان کلروفیل، دمای برگ، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در قالب طرح کرت‌های خرد شده و بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی تجزیه شدند (جدول ۲). در جدول تجزیه واریانس اثر متقابل شرایط آبی در نسل برای

به منظور تسریع سبز شدن بذرها صورت گرفت و تا مرحله گرده‌افشانی ادامه یافت. پس از گرده‌افشانی به منظور اعمال تنش کم‌آبی، قطع آبیاری برای محیط واجد تنش صورت گرفت و برای شرایط عادی تا مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی به طور معمول ادامه یافت. در هر واحد آزمایشی فاصله بین ردیف‌ها ۱۵ سانتی‌متر، فاصله بین بوته‌ها ۵ سانتی‌متر و طول ردیف‌ها ۲ متر منظور شد. تعداد ردیف در هر واحد آزمایشی برای نسل والدین ۲، نسل F_2 ۶، لاین‌های F_3 ۵۶، لاین‌های F_4 ۵۶ و برای نسل‌های BC_1S_1 و BC_2S_1 ۲۰ در نظر گرفته شد. صفات مختلف شامل عملکرد دانه، وزن سنبله، تعداد سنبله، تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه، دمای برگ، میزان کلروفیل، وزن کاه، ارتفاع بوته، طول سنبله، طول پدانکل و مساحت برگ پرچم اندازه‌گیری شدند. اندازه‌گیری دمای برگ با دماسنج مخصوص و با انتخاب برگ‌های جوان و سبز در ساعات میانی روز (ساعت ۱۲-۱۴) به صورت غیر تخریبی انجام شد. اندازه‌گیری میزان کلروفیل نیز در ساعت ۱۲-۱۴ با انتخاب سه نقطه تصادفی از برگ‌های جوان به وسیله دستگاه SPAD صورت گرفت. تجزیه واریانس برای صفات مختلف صورت پذیرفت. تجزیه میانگین نسل‌ها به دلیل وجود اثر متقابل نسل×شرایط آبی به طور جداگانه برای هر کدام از محیط‌های واجد تنش کم‌آبی و عادی با روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) انجام گرفت. پارامترهای مختلف ژنتیکی با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی^۲ برآورد شدند. اجزای تشکیل دهنده میانگین کل هر صفت به صورت زیر است:

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

که در آن Y میانگین یک نسل، m میانگین کلیه نسل‌ها در یک تلاقی، a برآیند اثرهای افزایشی، d برآیند اثرهای غالبیت، i اثر متقابل افزایشی×افزایشی، j اثر متقابل افزایشی×غالبیت، l اثر متقابل غالبیت×غالبیت و α ، β ، α^2 ، β^2 و $2\alpha\beta$ ضرایب پارامترهای ژنتیکی هستند.

در این آزمایش ابتدا مدل سه پارامتری بررسی شد و به

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات غیر متأثر از تنش حاصل از تلاقی دو رقم گندم آرتا×بم

Table 1. Analysis of variance of untouched traits of stress in Arta and Bam Cross

منابع تغییرات	S.O.V	درجه آزادی D.F	میانگین مربعات M.S			
			مساحت برگ Leaf area	طول سنبله Spike length	طول پدانکل Peduncle length	ارتفاع بوته Plant height
بلوک	Block	3	9.60 ^{ns}	0.01*	3.82 ^{ns}	39.62*
نسل	Generation	6	17.99**	0.01**	28.22**	100.56**
خطا	Error	18	3.91	0.002	1.82	8.06
ضریب تغییرات (%) C.V.			10.80	0.53	6.05	4.7

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد

ns, * and **: Nonsignificant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات مختلف گندم برای نسل‌های مختلف در دو شرایط عادی و تنش کم آبی

Table 2. Analysis of variance of different traits of wheat under normal and deficit condition

منابع تغییر	SOV	درجه آزادی D.f.	میانگین مربعات MS						
			تعداد دانه No. of grain	تعداد سنبله No. of spike	وزن سنبله Spike weight	وزن کاه Straw weight	میزان کلروفیل Chlorophyll	دمای برگ Leaf temperature	وزن هزاردانه 1000-grain weight
بلوک	Block	1	62270.13 ^{ns}	0.24 ^{ns}	2.55 ^{ns}	1.49 ^{ns}	0.1 ^{ns}	11.22 ^{ns}	550.32 ^{ns}
تنش	Stress	1	48.35 ^{ns}	0.17 ^{ns}	0.57 ^{ns}	1.19 ^{ns}	0.05 ^{ns}	42.09 ^{ns}	170.96 ^{ns}
خطای ۱	Error(1)	1	1338.11	0.25	1.13	1.21	4.25	32.35	22.41
نسل	Generation	6	1401.17 ^{ns}	0.13 ^{ns}	2.57**	1.02*	0.84 ^{ns}	9.05 ^{ns}	54.34*
تنش × نسل	G×S	6	662.84 ^{ns}	0.19 ^{ns}	1.06 ^{ns}	0.53 ^{ns}	1.12 ^{ns}	1.64 ^{ns}	10.96 ^{ns}
خطای ۲	Error(2)	12	663.72	0.12	0.38	0.31	1.55	4.71	16.37
ضریب تغییرات C.V.(%)			28.15	12.07	17.17	15.89	2.48	8.07	17.77

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد

ns, * and **: Nonsignificant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

درجه آزادی کم برای شرایط آبیاری بود. بین نسل‌های مختلف برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول سنبله، مساحت برگ پرچم، وزن سنبله، وزن هزاردانه، وزن کاه و عملکرد دانه در بوته اختلاف معنی‌دار دیده شد و در نتیجه امکان تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفات

کلیه صفات به غیر از عملکرد دانه در بوته غیر معنی‌دار شد که نشان دهنده یکسان بودن اختلاف نسل‌ها برای همه صفات مورد مطالعه به جز عملکرد دانه در بوته در هر دو شرایط است. از طرف دیگر اثر تنش کم آبی برای کلیه صفات غیر معنی‌دار شد که این امر عمدتاً به دلیل

به منظور برآورد پارامترهای مؤثر در کنترل آن‌ها فراهم شد.

متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) پیشنهاد کردند که حذف اجزای غیرمعنی‌دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزاء در مدل، منجر به برازش مناسب‌تری می‌شود. در مدل‌های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری، خطای معیار همه اجزاء کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بوده و دقت مدل افزایش می‌یابد. در این پژوهش، بعد از حذف اجزای غیرمعنی‌دار از مدل، کای اسکور برای اکثر صفات باز هم معنی‌دار شد. بنابراین، احتمال دخالت اثر اپیستازی سه گانه، پیوستگی ژنی و یا هر دو در تبیین میانگین نسل‌ها وجود دارد (Mather and Jinks, 1982).

مدل دو پارامتری برای صفات طول سنبله و وزن کاه در شرایط عادی بهترین برازش را نشان داد (جدول ۳). غیر معنی‌دار شدن کای اسکور به مفهوم کفایت مدل افزایشی- غالبیت و عدم وجود اثر متقابل اپیستازی در کنترل این صفات در این شرایط است. اختر و چودری (Akhtar and Chowdhry, 2006) مدل سه پارامتری را برای کنترل این صفت بهترین مدل معرفی کردند. در شرایط تنش کم‌آبی برای صفت طول سنبله مدل چهار پارامتری m-a-d-l بهترین برازش را داشت. بیش‌تر بودن اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت نشان دهنده اهمیت این اثر در کنترل صفت طول سنبله در شرایط تنش نسبت به جزء غالبیت بود. اپیستازی غالبیت×غالبیت نیز در این مدل معنی‌دار شد که نشان دهنده اهمیت اپیستازی ژنی به همراه اثرات اصلی در کنترل این صفت بود. در سایر صفات کای اسکور معنی‌دار بود که نشان دهنده عدم کفایت مدل ساده افزایشی-غالبیت و احتمال وجود اثرات اپیستازی سه جانبه، پیوستگی ژنی و اثرات مادری در این صفات بود. بر اساس اطلاعات موجود در جدول ۳ برای همه صفات به غیر از ارتفاع بوته تحت شرایط عادی علامت l و d مخالف هم بودند که نشان دهنده اپیستازی

مضاعف^۳ و پیچیدگی توارث این صفات بود. علامت منفی d بیان‌گر وجود غالبیت ناقص در جهت کاهش صفت در تلاقی مذکور است. منفی بودن اثر افزایشی، احتمالاً به علت خطای نمونه‌گیری حادث شده است.

برای عملکرد دانه مدل ۵ پارامتری m-a-d-j-l بهترین برازش (کوچک‌ترین χ^2) را در شرایط آبیاری عادی نشان داد. مقدار بیش‌تر اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت بیان‌گر اهمیت بیش‌تر اثرات افزایشی به اثر غالبیت در کنترل این صفت است. کوچک بودن (d) ممکن است ناشی از کوچک بودن اثر غالبیت، اپیستازی غالبیت × غالبیت و نبود غالبیت جهت دار باشد. در شرایط تنش کم آبی مدل ۴ پارامتری m-a-d-j به عنوان بهترین مدل جهت برآورد پارامترهای مختلف انتخاب شد. در عین حال در این مدل تنها اثر افزایشی (a) معنی‌دار بود. در مطالعه‌ای که توسط شارما و ساین (Sharma and Sain, 2002) روی صفاتی از جمله عملکرد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و شاخص برداشت در گندم صورت پذیرفت مشخص شد علاوه بر اثرهای افزایشی و غالبیت، اثرهای اپیستازی نیز در کنترل این صفات نقش دارند. این دانشمندان همانند مطالعه حاضر وجود اثر اپیستازی مضاعف را گزارش کردند. در حالی که مان و شارما (Man and Sharma, 1995) در گندم دوروم تنها عمل افزایشی ژن را برای کنترل عملکرد دانه عنوان کردند.

بر اساس داده‌های جدول ۳ مدل شش پارامتری در شرایط عادی برای صفت وزن هزار دانه بهترین برازش را نشان داد. در این مدل جزء غالبیت (d) و اپیستازی افزایشی×افزایشی معنی‌دار بود و سایر اثرات غیر معنی‌دار شد. ارکول و همکاران (Erkul et al., 2010) نیز اثرات اپیستازی را در کنترل این صفت مؤثر دانستند. در شرایط تنش کم آبی مدل چهار پارامتری m-d-i-l بهترین برازش را داشت. در این مدل با حذف جزء افزایشی، جزء غالبیت معنی‌دار بود. بنابراین، نتایج حاصل اهمیت اثر

جدول ۳- برآورد پارامترهای ژنتیکی و آزمون کفایت مدل برای صفات گیاهی در گندم از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها
Table 3. Estimation of genetic parameters and scaling test for plant characteristics in wheat using generation mean analysis

Trait	صفت	M	a	d	i (aa)	j (ad)	l (dd)	χ^2
Yield	عملکرد							
Normal	عادی	2.6** $\pm$ 0.15	-1.8** $\pm$ 0.2	-5.6** $\pm$ 1.26	-	5.1** $\pm$ 1.01	8.3** $\pm$ 2.41	23.77**
Stress	تنش	1.8** $\pm$ 0.11	-0.6** $\pm$.17	0.8 ^{ns} $\pm$ 0.49	-	1.1 ^{ns} $\pm$ 0.91	-	32.53**
Spike weight	وزن سنبله							
Normal	عادی	4.6** $\pm$ 0.27	-3.0** $\pm$ 0.37	-5.7** $\pm$ 2.09	-	8.2** $\pm$ 1.80	8.7** $\pm$ 3.87	26.22**
Stress	تنش	4.3** $\pm$ 0.35	-0.8** $\pm$ 0.40	-5.4** $\pm$ 2.41	0.04 ^{ns} $\pm$ 0.40	1.55 ^{ns} $\pm$ 1.92	10.2** $\pm$ 4.19	27.75**
Peduncle length	طول پدانکل							
Normal	عادی	23.9** $\pm$ 0.55	-5.5** $\pm$ 0.83	4.41 $\pm$ 1.4 ^{ns}	-1.9** $\pm$ 0.74	14.5** $\pm$ 3.97	-12.6 ^{ns} $\pm$ 8.09	31.89**
Stress	تنش	24.7** $\pm$ 0.37	-4.05** $\pm$ 0.89	-6.0** $\pm$ 1.39	-2.1** $\pm$ 0.83	16.28** $\pm$ 4.26	-	17.21**
Spike length	طول سنبله							
Normal	عادی	8.2** $\pm$ 0.05	-0.6** $\pm$ 0.14	-	-	-	-	4.71 ^{ns}
Stress	تنش	9.3** $\pm$ 0.15	-0.5** $\pm$ 0.12	2.18 $\pm$ -5.1	-	-	6.3** $\pm$ 2.09	48.66**
Leaf area	مساحت برگ پرچم							
Normal	عادی	17.9** $\pm$ 0.45	-3.1** $\pm$ 0.43	11.3** $\pm$ 3.30	1.9** $\pm$ 0.51	11.7** $\pm$ 2.23	$\pm$ 6.23 -24.2**	21.92**
Stress	تنش	18.4** $\pm$ 0.34	-3.5** $\pm$ 0.36	0.7 ^{ns} $\pm$ 2.54	0.8** $\pm$ 0.4	13.8** $\pm$ 1.93	11.4** $\pm$ 4.53	20.64**
Plant height	ارتفاع بوته							
Normal	عادی	$\pm$ 1.08 66.1**	-17.1** $\pm$ 1.23	-9.1 ^{ns} $\pm$ 7.83	-7.6** $\pm$ 1.27	15.3** $\pm$ 6.09	- $\pm$ 14.10 25.3 ^{ns}	18.40**
Stress	تنش	69.0** $\pm$ 1.06	-7.7** $\pm$ 1.49	9.3 ^{ns} $\pm$ 8.61	$\pm$ 1.38 -4.3**	6.9 ^{ns} $\pm$ 7.18	-29.2 ^{ns} $\pm$ 16.56	63.57**
Straw weight	وزن کاه							
Normal	عادی	3.3** $\pm$ 0.04	-0.8** $\pm$ 0.14	-	-	-	-	10.85 ^{ns}
Stress	تنش	4.1** $\pm$ 0.23	-0.9** $\pm$ 0.23	-1.9 ^{ns} $\pm$ 1.66	-0.4 ^{ns} $\pm$ 0.26	3.4** $\pm$ 1.24	2.1 ^{ns} $\pm$ 2.99	82.63**
1000-grain weight	وزن هزار دانه							
Normal	عادی	21.6** $\pm$ 3.12	-3.2 ^{ns} $\pm$ 5.78	$\pm$ 4.1 -20.56**	12.8** $\pm$ 3.25	38.3 ^{ns} $\pm$ 23.38	21 ^{ns} $\pm$ 30.60	12.93**
Stress	تنش	31.3** $\pm$ 1.24	-	$\pm$ 10.44 -78.8**	$\pm$ 2.07 -14.4**	-	17.45 127.60** $\pm$	6.37 ^{ns}

m: میانگین؛ a: اثر افزایشی؛ d: اثر غالبیت؛ aa: اثر متقابل افزایشی $\times$ افزایشی؛ ad: اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت؛ dd: اثر متقابل غالبیت $\times$ غالبیت؛ χ^2 : آزمون کای اسکور

m: Mean; a: Additive effect; a: Dominance effect; i (aa): Additive $\times$ additive interaction; j (ad): Additive $\times$ dominance interaction; l (dd): Dominance $\times$ dominance interaction; χ^2 : Chi square test

-: یعنی پارامتر مورد نظر در مدل وارد نشده است.

-: The parameter was not included in the model

^{ns}، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

^{ns}، * and **: Non-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively

در شرایط آبیاری عادی مدل پنج پارامتری m-a-d-j-l غالبیت را در کنترل صفت وزن هزار دانه در هر دو شرایط عادی و تنش کم آبی نشان داد. بهترین برازش را برای وزن سنبله داشت. بیش‌تر بودن مقدار اثر افزایشی در مقایسه با اثر غالبیت نشان دهنده

همان آزمایش مدل دو پارامتری m-h به عنوان بهترین مدل جهت برازش این صفت معرفی شد.

بر اساس اطلاعات جدول ۳، برای صفت ارتفاع بوته در شرایط عادی آبیاری مدل شش پارامتری از بهترین برازش برخوردار شد. در این مدل اثرهای غالبیت و اپیستازی غالبیت×غالبیت معنی‌دار نبودند و سایر اجزاء معنی‌دار شد. در کنترل ارتفاع بوته در شرایط عادی اپیستازی افزایشی×افزایشی و افزایشی×غالبیت نقش داشتند. در شرایط تنش کم‌آبی مدل شش پارامتری با داده‌ها برازش خوبی را نشان داد. در این مدل تنها اثرات افزایشی و افزایشی×افزایشی معنی‌دار بود. نقش اثر اپیستازی ژنی به همراه اثرهای افزایشی و غالبیت در کنترل صفت ارتفاع بوته در آزمایشات گل‌آبادی و همکاران (Golabadi et al., 2008) نیز گزارش شده است.

در شرایط عادی مدل دو پارامتری m-a بهترین برازش را برای صفت وزن کاه نشان داد (جدول ۳). در شرایط تنش کم‌آبی مدل شش پارامتری بهترین برازش را برای صفت وزن کاه نشان داد ولی در این مدل تنها اثر ساده افزایشی و اثر متقابل افزایشی×غالبیت معنی‌دار بودند.

با توجه به داده‌های ذکر شده در جدول ۴، درجه غالبیت برای صفات طول سنبله و مساحت برگ پرچم در شرایط عادی بیش‌تر از یک برآورد شد که نشان دهنده وجود پدیده فوق‌غالبیت در کنترل صفات مذکور بود. برای صفت طول پدانکل درجه غالبیت کوچکتر از ۱ بود که حاکی از وجود غالبیت ناقص به طرف والد برتر در کنترل این صفت بود. برای صفات عملکرد دانه، وزن کاه در شرایط عادی و وزن سنبله در هر دو شرایط مقدار واریانس غالبیت منفی برآورد شد که این مقادیر منفی در جدول صفر منظور شد. واریانس افزایشی برای صفات عملکرد دانه، طول سنبله، مساحت برگ پرچم، ارتفاع بوته، وزن کاه و وزن هزار دانه در شرایط تنش و برای صفات طول پدانکل، ارتفاع بوته و وزن هزار دانه در شرایط عادی صفر برآورد شد که در نتیجه درجه غالبیت غیر قابل برآورد بود.

اهمیت بیش‌تر این اثر در کنترل وزن سنبله بود. اپیستازی افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت نیز در کنترل این صفت نقش داشت. در شرایط تنش کم‌آبی مدل شش پارامتری (جدول ۳) بهترین برازش را با داده‌ها داشت. در این مدل هر دو جزء (a) و (d) معنی‌دار بودند. اپیستازی غالبیت×غالبیت برای این صفت تحت تنش کم‌آبی معنی‌دار شد. در شرایط عادی و برای صفت طول پدانکل مدل شش پارامتری برازش خوبی با داده‌ها نشان داد (جدول ۳). دو نوع اپیستازی افزایشی×افزایشی و افزایشی×غالبیت نیز در کنترل این صفت نقش داشتند. بیش‌تر بودن چشم-گیر مقدار اپیستازی افزایشی×غالبیت بیان‌گر اهمیت بیش‌تر این اثر در کنترل صفت مربوطه بود. در شرایط تنش کم‌آبی مدل پنج پارامتری m-a-d-i-j بهترین برازش را برای صفت طول پدانکل داشت. مقدار (a) نسبت به (d) بیش‌تر بود. علامت مخالف (a) و (i) نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل و نیز علامت مخالف (d) و (l) وجود اثرات اپیستازی از نوع مضاعف را نشان داد. اپیستازی نوع افزایشی×غالبیت بیش‌تر از افزایشی×افزایشی بود.

در شرایط عادی مدل شش پارامتری بهترین برازش را برای صفت مساحت برگ پرچم داشت (جدول ۳). بیش‌تر بودن مقدار اثر ساده غالبیت نسبت به اثر افزایشی اهمیت بیش‌تر این اثر را در کنترل مساحت پرچم نشان داد. مقدار (d) در جدول ۳ نشان داد که این اثر در جهت افزایش صفت مساحت برگ پرچم عمل می‌کند. علامت مخالف (d) و (l) حاکی از وجود اپیستازی مضاعف بود. در بین انواع اپیستازی بیش‌ترین مقدار را اپیستازی افزایشی×غالبیت و افزایشی×افزایشی داشتند. در شرایط تنش کم‌آبی مدل شش پارامتری بهترین برازش را با داده‌ها داشت (جدول ۳). همه اجزاء در مدل به غیر از غالبیت معنی‌دار بودند. بنابراین، اثرهای افزایشی در کنترل مساحت برگ پرچم در شرایط تنش کم‌آبی نقش داشتند. یافته‌های اختر و چودری (Akhtar and Chowdhary, 2006) حاکی از برازش مدل پنج پارامتری m-d-h-l-j برای مساحت برگ پرچم بود. ولی در تلاقی دیگر در

جدول ۴- برآوردهای واریانس‌های ژنتیکی، وراثت پذیری عمومی، وراثت پذیری خصوصی و متوسط درجه غالبیت ژن‌ها برای صفات مورد مطالعه در گندم تحت دو شرایط عادی و تنش کم آبی

Table 4. Estimates of genetic variances, broad sense heritability, narrow sense heritability and average degree of dominance of genes for the studied traits in wheat under normal and deficit conditions

Trait	صفت	V_A	V_D	V_E	h^2_{bs}	h^2_{ns}	$\bar{a}$
Yield	عملکرد						
Normal	عادی	0.86	0	2.64	0.39	0.39	0
Stress	تنش	0	1.42	1.27	0.69	0	-
Peduncle length	طول پدانکل						
Normal	عادی	0	15.11	19.82	0.75	0	-
Stress	تنش	14.08	12.28	22.34	0.82	0.44	0.93
Spike weight	وزن سنبله						
Normal	عادی	1.91	0	7.60	0.24	0.24	0
Stress	تنش	1.10	0	5.06	0.30	0.30	0
Spike length	طول سنبله						
Normal	عادی	0.06	0.14	1.97	0.20	0.08	2.3
Stress	تنش	0	1.31	1.40	0.78	0	-
Leaf area	مساحت برگ						
Normal	عادی	0.73	1.17	4.58	0.62	0.23	1.53
Stress	تنش	0	7.76	3.11	0.90	0	-
Plant height	ارتفاع بوته						
Normal	عادی	0	1.31	59.88	0.08	0	-
Stress	تنش	0	122.23	60.25	0.89	0	-
Straw weight	وزن کاه						
Normal	عادی	0.69	0	3.05	0.31	0.31	0
Stress	تنش	0	4.53	1.60	0.84	0	-
1000-grain weight	وزن هزار دانه						
Normal	عادی	0	899.56	2970.79	0.37	0	-
Stress	تنش	0	9675.66	165.86	0.99	0	-

V_A : واریانس افزایشی؛ V_D : واریانس غالبیت؛ V_E : واریانس محیطی؛ h^2_{BS} : وراثت پذیری عمومی؛ h^2_{NS} : وراثت پذیری خصوصی؛ $\bar{a}$: درجه غالبیت
 V_A : Additive genetic variance; V_D : Dominance genetic variance; V_E : Environmental variance; h^2_{BS} : Broad sense heritability; h^2_{NS} : Narrow sense heritability;
 $\bar{a}$: Average degree of dominance

به صفات وزن هزار دانه، مساحت برگ پرچم، ارتفاع بوته، وزن کاه، طول پدانکل، طول سنبله، و عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی بود که به ترتیب ۸۹٪، ۸۴٪، ۸۲٪، ۷۸٪ و ۶۹٪ برآورد شد. بیشترین وراثت‌پذیری عمومی در شرایط عادی مربوط به صفات طول پدانکل و مساحت برگ پرچم بود که به ترتیب ۷۵٪ و ۶۲٪ برآورد شد. مقادیر وراثت‌پذیری خصوصی برای همه صفات پایین بود. برآوردهای وراثت‌پذیری از این جهت مناسب است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات

برای صفات عملکرد دانه، وزن بوته، وزن کاه در شرایط تنش کم آبی و طول سنبله، ارتفاع بوته، عرض برگ پرچم، مساحت برگ و وزن هزاردانه در هر دو شرایط عادی و تنش کم آبی و طول پدانکل در شرایط عادی واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود و به عبارت دیگر در این صفات واریانس غالبیت حایز اهمیت بود.

مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ ارائه شده است. بیشترین وراثت‌پذیری عمومی مربوط

تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که این امر را می‌توان احتمالا به خنثی شدن اثر ژن‌های مثبت و منفی مسئول غالبیت در بیش‌تر مکان‌های ژنی و خطای نمونه‌گیری منتسب کرد. از آنجا که بررسی صفات مختلف در شرایط محیطی متفاوت نشان داده است که با تغییر شرایط محیطی نحوه عمل ژن‌ها و در نتیجه برآورد پارامترهای ژنتیکی و حتی ترکیب‌پذیری ارقام و تلاقی تغییر می‌کند، بنابراین بهتر است این گونه بررسی‌ها در چند سال و محیط متفاوت انجام شود.

از والدین به نتاج را فراهم می‌کند (Anderson and Kempthorns, 1965). وراثت‌پذیری خصوصی پایین بیش‌تر صفات، ناشی از وراثت چندژنی این صفات و یا عدم وجود تفاوت زیاد بین دو والد از نظر ژن‌های برخوردار از اثر افزایشی می‌باشد. برآوردهای بالای وراثت‌پذیری عمومی نقش بیش‌تر اثرهای غالبیت در تبیین صفات مورد مطالعه و لزوم بهره‌برداری از این اثرات را با تولید واریته‌های هیبرید، گوشزد می‌کند. به طور کلی نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها با بخشی از نتایج

References

- Akhtar, N. and Chowdhry, M.A. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture & Biology*, **4**: 523-552.
- Anderson, V.L. and Kempthorns, D. (1965). A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics*, **39**: 883-898.
- Cereal Society of Iran (2015). Bam, the bread wheat variety. <http://www.cereals.ir>
- Cheloei, G.R., Mohammadi, A., Bihanta, M., Ramshini, H.A. and Najafiyan, G. (2012). Inheritance of drought tolerance in bread wheat using generation mean analysis. *Journal of Plant Production*, **19**(1): 43-66. (In Persian).
- Dahanda, S.S. and Sethi, G.S. (1998). Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, **104**: 39-47.
- 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.
- Gol-Abadi, M., Arzani, A. and Mirmohammady Maibody, S.A.M. (2008). Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. *Seed and Plant Improvement Journal*, **24**(1): 99-116 (In Persian)
- Kearsey, M.J. and Pooni, H.S. (1996). *The genetic analysis of quantitative traits*. Chapman and Hall, London, UK.
- Man, M.S. and Sharma, S.N. (1995). Combining ability in the F₁ and F₂ generation of diallel cross in macaroni wheat (*T. durum*). *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **55**: 160-165.
- Mather, K. and Jinks, J.L. (1982). *Biometrical genetics*. 3rd ed. Chapman and Hall, London, UK.
- Morris, M.L., Blade, A. and Byerlee, D. (1991). Wheat and barley production in rain fed marginal environment of the developing world. Part I of 1990-91 CIMMYT world wheat fact and trends: Wheat and barley production in rain fed marginal environment of the developing world. CIMMYT, Mexico, D.F.
- Prakash, V., Saini, D.D. and Pancholi, S.R. (2006). Genetic basis of heterosis for grain yield and its traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and late sown conditions. *Crop Research*, **31**: 245-249.
- Sharma, S.N. and Sain, R.S. (2002). Genetics of peduncle area in durum wheat (*Triticum durum*). *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, **62**: 97-100.
- 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.
- Toklu, F. and Yagbasanlar, T. (2007). Genetic analysis of kernel size and kernel weight in wheat (*T. aestivum* L.). *Asian Journal of Plant Science*, **6**: 844-848.
- Vaezi, SH., Abd- Mishani, C., Yazdi-Samadi, B. and Ghannadha, M.R. (2000). Correlation and path analysis of grain yield and its components in maize. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, **31**: 71-83. (In Persian)
- Vahabzadeh, M., Majedi-Hervan, A., Haj-Akhond-Tabarzadeh, H., Tabatabaei, M.T., Bozorgi-Poor, R., Bakhtyar, F., Akbari, A., Pakdel, A.R., Hossine, M.Sh., Afyoni, D., Rostami, H., Azarmjo, H., Kohkan, Sh.A., Amiri-Jabal-Barez, G., Saberi, M.H., Bina-Baji, H., Ghandi, A., Bahraei, S., Torabi, M., Nazari, K. and Pirayshfar, B. (2009). Bam, a new bread wheat cultivar for moderate climate zones with salinity of soil and water. *Seed and Plant Improvement Journal*, **25** (1): 223-226 (In Persian)

Generation Mean Analysis for Several Agronomic and Physiologic Traits in Bread Wheat under Normal and Water Deficit Stress Conditions

Bafrin Molaei¹, Mohammad Moghaddam^{2,*}, Seyed Siamak Alavikia³, Ali Bandeh-Hagh³

- 1- Former M.Sc. 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

(Received: July 20, 2016– Accepted: November 29, 2016)

Abstract

This experiment was conducted during 2013-2014 in Tabriz University research farm, Iran. In this research, the inheritance of some agronomic and physiological traits in different generations of Bam (tolerant to drought) and Artha (sensitive to drought) cross was studied in field conditions by generation mean analysis. The experiment was a split plot design using randomized complete blocks with two replications with the irrigation conditions in the main plots and generations in the sub-plots. The interaction between generations and irrigation conditions was significant only for grain yield. Based on the result of generation means analysis for the spike length and straw weight, the three-parameter model was found fitting the analysis. For the thousand-seed weight in the water stress condition and for the plant weight in the irrigation condition, a non-significant chi-square suggesting that the six-parameter model for these traits is suitable. For the other traits, the chi-square was significant in both conditions. For spike length and leaf area, the degree of dominance was greater than one (2.3 and 1.53, respectively) which showed the existence of over-dominance gene action in controlling these traits. Straw weight in normal condition, leaf area and thousand seed weight in the stress condition had a high broad-sense heritability. The narrow-sense heritability for all other traits was low, suggesting the need for exploiting dominance gene action in the breeding programs if hybrid varieties are produced in the bread wheat.

Keywords: Interaction effects, Generation mean analysis, Heritability, Wheat

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