

به‌نژادی گیاهان زراعی و باغی

دوره ۲ ■ شماره ۲ ■ پاییز و زمستان ۱۳۹۳

صفحه‌های ۱۱۹-۱۲۷

بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد، زاویه ساقه و برگ پرچم در گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی

راضیه عطاء‌الهی^۱، روح‌اله عبدالشاهی^{۲*}

۱. دانشجوی کارشناسی ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان
۲. استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۳/۱۰/۱۰

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۲/۱۲/۲۷

چکیده

برای برآورد میزان ترکیب‌پذیری، نوع عمل ژن، قابلیت توارث و دیگر پارامترهای ژنتیکی گندم نان در شرایط تنش خشکی از تلاقی نیمه‌دی‌آل استفاده شد. ۹ رقم گندم نان و ۳۶ نتاج F_1 حاصل از آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار، در مزرعه پژوهشی دانشگاه باهنر کرمان در سال ۱۳۹۱ ارزیابی شدند. بین ژنوتیپ‌های بررسی‌شده تنوع معناداری برای تمام صفات مشاهده شد. قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) برای تمامی صفات و قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) برای تمام صفات به‌جز زاویه ساقه معنادار شد. این نتایج نقش آثار افزایشی و غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفات نشان می‌دهد. آزمون اعتبار مدل هیمن نشان داد اپیستازی به‌طور معناداری در کنترل ژنتیکی تمام صفات به‌جز زاویه ساقه نقش داشت. این امر سبب مشکل شدن به‌نژادی برای صفات ارزیابی‌شده می‌شود. وراثت‌پذیری خصوصی از ۰/۰۶ برای زاویه برگ پرچم تا ۰/۴۹ برای زاویه ساقه متغیر بود. بالا بودن نسبت بیکر، وجود نداشتن اپیستازی و وراثت‌پذیری خصوصی بالا برای زاویه ساقه نشان‌دهنده پاسخ به گزینش زیاد این صفت در برنامه‌های به‌نژادی است. در مورد این صفت گزینش در خلال نسل‌های تفکیک مؤثر خواهد بود. با توجه به اهمیت زیاد آثار غیرافزایشی (غالبیت و اپیستازی) در کنترل ژنتیکی سایر صفات، در برنامه‌های به‌نژادی این صفات روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک‌بذر و دابل‌هاپلوئید مناسب است.

کلیدواژه‌ها: اپیستازی، درجه غالبیت، عمل ژن، قابلیت ترکیب‌پذیری، وراثت‌پذیری.

مقدمه

در دنیای امروز، گندم نان محصول عمده غذایی به شمار می‌رود و نقش بارزی در تأمین غذای مردم جهان دارد (۱۸). تنش خشکی مهم‌ترین تهدید جهانی برای تأمین غذا به حساب می‌آید و میزان تولید را محدود می‌کند (۵). با توجه به بارندگی کم در کشور، و به‌طور ویژه در کرمان، گندم نان طی فرایند رشد تنش خشکی را تجربه می‌کند و این تنش سبب کاهش چشمگیر عملکرد این گیاه می‌شود. هدف اصلی به‌نژادگران گندم بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی است (۱۹)، ولی پیشبرد این هدف با مشکلاتی از جمله اثر متقابل ژنوتیپ در محیط و متغیر بودن میزان بارندگی در سال‌های مختلف مواجه شده و پیشرفت را در این زمینه کند کرده است (۸). مطالعه ژنتیک عملکرد و صفات وابسته به آن کمک شایانی به برنامه‌های به‌نژادی می‌کند. روش‌های ژنتیکی متعددی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی وجود دارد، روش دی‌آلل که توسط هیمن، جینکز و گریفینگ (۱۰-۱۵) معرفی شد یکی از بهترین روش‌هاست. به‌دلیل اینکه این روش برای شناسایی والدین در برنامه به‌نژادی گیاهان سریع و کارآمد است، در گندم نان نیز برای شناسایی والدین از آن استفاده شده است (۲) و (۷). روش نیمه‌دی‌آلل (بدون تلاقی‌های متقابل) به‌علت سهولت در اجرا بیشترین کاربرد را دارد. بررسی صفات مختلف در شرایط محیطی متفاوت نشان داده است که با تغییر شرایط زیست گیاه، نحوه عمل ژن‌ها و در نتیجه برآورد پارامترهای ژنتیکی و حتی ترکیب‌پذیری ارقام و تلاقی‌ها تغییر می‌کند (۶). این مسئله را بیشتر به‌دلیل وقوع اثر متقابل شدیدی می‌دانند که معمولاً بین ژنوتیپ و محیط برای بیشتر صفات پلی‌ژنتیک رخ می‌دهد. مطالعه صفات فنولوژیک، مورفولوژیک و عملکرد دانه گندم در یک طرح دی‌آلل 7×7 نشان داد که اثر افزایشی در کنترل همه صفات نقش دارد (۲). ژنوتیپ‌های 'سرداری'، 'کویر' و

"ws_82_9"، به عنوان والدین مناسب برای به‌نژادی این صفات پیشنهاد شد. ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات عملکرد، وزن صددانه، تعداد پنجه بارور، طول ریشک، طول پدانکل و ارتفاع بوته معنادار است (۳). پژوهش‌ها درخصوص وزن ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی نشان داد اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل وزن ریشه اهمیت بیشتری دارد و در تظاهر وزن خشک ریشه نوع عمل ژن غالبیت نسبی و برای نسبت ریشه به اندام هوایی غالبیت کامل است (۱).

هدف پژوهش حاضر، بررسی پارامترهای ژنتیکی نظیر عمل ژن‌ها، وراثت‌پذیری، سهم آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌های کنترل‌کننده صفات بررسی شده و نحوه توزیع آن‌ها در ۹ والد بررسی شده است. هدف دیگر نیز شناسایی والدین بیشترین آلل‌های مطلوب برای برنامه‌های به‌نژادی این صفات است.

مواد و روش‌ها

در این مطالعه، ۹ رقم گندم نان با نام‌های 'روشن'، 'مهدوی'، 'قدس'، 'آذر'، 'کویر'، 'شاه‌پسند'، 'شیراز'، 'کل‌حیدری' و 'اکسکلیبر'، به عنوان والدین تلاقی‌های دی‌آلل انتخاب شد. این رقم‌ها در مزرعه پژوهشی دانشگاه شهید باهنر کرمان در پاییز ۱۳۹۰ در ۳ تاریخ مختلف کشت شد و در بهار ۱۳۹۱ تلاقی‌های نیمه‌دی‌آلل انجام شد. چون ارقام از نظر تاریخ گل‌دهی با هم تفاوت داشتند، کشت در ۳ تاریخ انجام شد تا امکان اجرای تمام تلاقی‌های دی‌آلل ممکن شود. بذره‌های ۳۶ نتاج FI و والدین آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار در مزرعه پژوهشی دانشگاه شهید باهنر کرمان در پاییز ۱۳۹۱ کشت شد. هر کرت شامل ۲ خط به طول ۳ متر و فاصله بوته‌ها از هم ۳۰ سانتی‌متر بود. برای جلوگیری از رقابت بین کرت‌ها خط‌های کناری کاشت نشد. در این پژوهش صفات زاویه برگ پرچم، زاویه ساقه،

به‌نژادی گیاهان زراعی و باغی

بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد، زاویه ساقه و برگ پرچم در گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی

با استفاده از رابطه $2\sigma_{GCA}^2 / (2\sigma_{GCA}^2 + \sigma_{SCA}^2)$ که سهم آثار افزایشی و غیرافزایشی را بررسی می‌کند نسبت بیکر محاسبه شد. در صورت مساوی بودن این نسبت با ۱ فقط اثر افزایشی در کنترل صفت مورد نظر مؤثر است، نسبت مساوی ۰/۵، سهم آثار افزایشی و غیرافزایشی را مساوی بیان می‌کند. بزرگ‌تر بودن این نسبت از ۰/۵، سهم بیشتر ژن‌های افزایشی و کوچک‌تر بودن این نسبت از ۰/۵، سهم بیشتر ژن‌های غیرافزایشی را نشان می‌دهد. در این پژوهش از نرم‌افزار MINITAB برای بررسی آزمون نرمال بودن خطاها، از نرم‌افزار آماری SAS برای تجزیه واریانس داده‌ها و از نرم‌افزار دی‌آلل ۹۸ برای تجزیه دی‌آلل و به دست آوردن منحنی کوواریانس بر روی واریانس استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد تنوع ژنتیکی زیادی بین ژنوتیپ‌ها برای تمام صفات ارزیابی شده وجود دارد (جدول ۱).

تعداد پنجه بارور، وزن هزاردانه، تعداد دانه در بوته و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری زاویه ساقه با خط قائم بر زمین و زاویه برگ پرچم با ساقه تعدادی از بوته‌های هر خط به‌طور تصادفی انتخاب و زاویه‌ها یادداشت شد.

تجزیه دی‌آلل با استفاده از روش دوم گریفینگ و مدل I (۱۱) و روش جینکز و هیمن (۱۴) انجام شد. اجزای واریانس شامل D, H_1, H_2, F و E محاسبه شد. پارامتر D اثر افزایشی را برآورد می‌کند و H_1 و H_2 وابسته به غلبه هستند. E واریانس محیطی و $F = \sum 8uv dh(u-v)$ است. در این فرمول، u و v فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب و d و h اجزای افزایشی و غالبیت هستند. متوسط درجه غالبیت با استفاده از فرمول $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$ و میانگین حاصل ضرب آلل‌های غالب و مغلوب (uv) با استفاده از فرمول $\sqrt{\frac{H_2}{4H_1}}$ محاسبه شد. با استفاده از فرمول‌های زیر وراثت‌پذیری عمومی (h_{bs}^2) و خصوصی (h_{bs}^2) محاسبه شد (۱۴):

$$h_{bs}^2 = \frac{0.5D + 0.5H_1 - 0.25H_2 - 0.5F}{0.5D + 0.5H_1 - 0.25H_2 - 0.5F + E}$$

در این رابطه‌ها، D, H_1, H_2, F اجزای ژنتیکی تنوع و E جزء محیطی تنوع است.

جدول ۱. تجزیه واریانس صفات زاویه ساقه، زاویه برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در بوته، عملکرد کل و وزن هزاردانه

منابع تغییرات	درجه آزادی	زاویه ساقه	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد	وزن هزاردانه
بلوک	۲	۱۹۹۵/۸۶**	۹۹۲/۹۷**	۱۲۲/۷۴*	۵۲۵۰۷۶/۰۹*	۱۵۷۷/۶۱**	۸۸۲/۲۴ ^{ns}
ژنوتیپ	۴۴	۵۵۰/۷۲**	۱۵۳/۷۲**	۸۷/۰۹**	۴۰۸۷۲۹/۶۹**	۴۱۶/۱۶**	۱۵۰۴۷/۹۷**
والدها	۸	۹۵۲/۵۰**	۱۴۲/۵۴**	۳۳/۴۷ ^{ns}	۱۳۵۰۵۴/۲۳ ^{ns}	۱۷۰/۴۴*	۶۰۴۱/۹۳ ^{ns}
نتایج F_1	۳۵	۴۶۱/۱۹**	۱۵۴/۶۵**	۱۰۰/۹۱**	۴۸۱۳۲۰/۶۸**	۴۷۲/۲۴**	۱۷۳۹۲/۳۷**
والدها در مقابل F_1	۱	۴۷۰/۱۸ ^{ns}	۲۱۰/۴۲*	۳۲/۲۴ ^{ns}	۵۷۴۴۷/۷۵ ^{ns}	۴۱۸/۹۹*	۵۰۴۲/۴ ^{ns}
خطا	۸۸	۱۴۷/۴۵	۴۷/۴۹	۳۳/۰۰	۱۲۱۱۴۰/۲۹	۶۱/۵۵	۴۲۶۹/۲۷
ضریب تغییرات (%)		۳۸/۱۹	۱۶/۴۸	۲۸/۵۷	۳۵/۹۸	۲۶/۳۱	۱۹/۲۸

ns, *, ** - به ترتیب غیرمعنادار، معنادار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

جدول ۲. تجزیه واریانس گریفینگ برای صفات زاویه ساقه، زاویه برگ پرچم، وزن بوته، تعداد دانه در بوته، عملکرد و وزن هزاردانه

منابع تغییرات	درجه آزادی	زاویه ساقه	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد	وزن هزاردانه
ترکیب‌پذیری عمومی	۸	۱۰/۰۲**	۲/۳۸*	۶/۴۴**	۹/۲۵**	۱۵/۴۴**	۹/۹۶**
ترکیب‌پذیری خصوصی	۲۷	۱/۵۶ ^{ns}	۳/۴۰**	۵/۰۴**	۳/۰۸**	۵/۶۱**	۲/۰۸**
خطا	۷۰	۳/۱۹	۳/۸۲	۱/۳۵	۰/۴۷	۶/۸۰	۱/۱۸
نسبت بیکر		۰/۶۴	۰/۱۶	۰/۴۵	۰/۴۶	۰/۴۳	۰/۵۷

ns, *, ** - به ترتیب غیرمعنادار، معنادار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

بوته (۰/۴۶) و عملکرد (۰/۴۳)، نشان‌دهنده نقش بیشتر ژن‌های با آثار غیرافزایشی در کنترل این صفات است و نسبت بالای بیکر برای صفات زاویه ساقه (۰/۶۴) و وزن هزاردانه (۰/۵۷)، نشان‌دهنده ارزش اصلاحی بالای این صفات است. با توجه به این نتایج صفات عملکرد و تعداد دانه در بوته که جزء اجزای عملکرد است، تحت تأثیر ژن‌های دارای آثار غیرافزایشی است، ولی جزء دیگر عملکرد (وزن هزاردانه) عمدتاً تحت تأثیر ژن‌های دارای آثار افزایشی است. از این رو در برنامه‌های به‌نژادی برای افزایش عملکرد بایستی در نسل‌های تفرق بیشتر به وزن دانه در بوته توجه داشت.

برای بررسی فرضیات دی‌آلل در روش هیمن، برابری شیب خط رگرسیون W_r بر روی V_r با صفر و یک آزمون شد (جدول ۳). در این آزمون‌ها، وجودنداشتن اختلاف معنادار شیب خط رگرسیون با یک نشان‌دهنده نقش غالبیت در کنترل صفت بررسی شده است (۱۵). با توجه به نتایج حاصل، این فرضیات فقط در مورد صفت زاویه ساقه صادق بود و در مورد دیگر صفات، فرضیه‌ها صادق نبود. بنابراین، در کنترل ژنتیکی این صفت ایستازی نقش مهمی را ایفا می‌کند و سبب می‌شود در برنامه‌های اصلاحی پیشرفت کند شود.

والدهای تلاقی برای تمام صفات به‌جز تعداد پنجه بارور، وزن هزاردانه و تعداد دانه در بوته تفاوت معناداری داشتند. نتایج F_1 برای تمامی صفات بررسی شده تفاوت معناداری با هم داشتند. مقایسه گروهی والدها در مقابل نتایج F_1 فقط برای زاویه برگ پرچم و عملکرد معنادار شد که نشان‌دهنده وجود هتروزیس در کنترل ژنتیکی این صفات است.

نتایج تجزیه واریانس به روش گریفینگ نشان داد ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) برای تمام صفات و ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) برای تمام صفات به‌جز زاویه ساقه معنادار شد (جدول ۲). در مطالعات در زمینه قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی صفات عملکرد و اجزای آن، ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در کنترل این صفات به‌طور معناداری نقش داشت. ترکیب‌پذیری عمومی نشان‌دهنده نقش ژن‌های افزایشی و یا ارزش اصلاحی و ترکیب‌پذیری خصوصی نشان‌دهنده نقش ژن‌های غیرافزایشی (غالبیت و ایستازی) است (۹). از این رو در کنترل ژنتیکی زاویه ساقه اثر افزایشی و در مورد سایر صفات، هم اثر افزایشی و هم غیرافزایشی نقش دارند. نسبت بیکر مشخص‌کننده آثار افزایشی و غیرافزایشی است (۴) (جدول ۲). نسبت پایین بیکر برای زاویه برگ پرچم (۰/۱۶)، تعداد پنجه بارور (۰/۴۵)، تعداد دانه در

بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد، زاویه ساقه و برگ پرچم در گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی

جدول ۳. نتایج آزمون اعتبار مدل هیمن

منابع تغییرات	وزن هزاردانه	زاویه ساقه	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد
ضریب رگرسیون	۰/۰۰۱	۱/۰۶	۱/۱	۰/۲۸	۰/۲۰	۰/۲۹
آزمون t برای b=0	۰/۰ ^{ns}	۸/۱۵ ^{**}	۱۵۷/۱۴ ^{**}	۱/۸ ^{ns}	۱/۶۱ ^{ns}	۲/۴۱ ^{**}
آزمون t برای b=1	۰/۹ ^{ns}	۰/۴۶ ^{ns}	۱۴/۲۸ ^{**}	۴/۸ ^{**}	۶/۲۵ ^{**}	۵/۹ ^{**}

ns, **, * - به ترتیب غیرمعنادار، معنادار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد. قدر مطلق t در جدول آورده شده است.

جدول ۴. تجزیه واریانس ژنتیکی به اجزای افزایشی (a) و غالبیت (b) در روش هیمن

منابع تغییرات	درجه آزادی	زاویه ساقه	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد	وزن هزاردانه
a	۸	۶/۴۶ ^{**}	۵/۰۷ ^{**}	۱/۶۷ ^{ns}	۱/۱۱ ^{ns}	۲/۷۷ ^{**}	۱/۴۲ ^{ns}
b	۳۶	۳/۱۲ ^{**}	۰/۱۱ ^{**}	۴/۵۴ ^{**}	۳/۸۸ ^{**}	۷/۶۵ ^{**}	۳/۹۹ ^{**}
b ₁	۱	۳/۱۹ ^{ns}	۳/۸۲ ^{ns}	۱/۳۵ ^{ns}	۰/۴۷ ^{ns}	۶/۸۰ [*]	۱/۱۸ ^{ns}
b ₂	۸	۳/۸۹ ^{**}	۳/۲۵ ^{**}	۲/۲۴ [*]	۲/۳۷ [*]	۴/۹۵ ^{**}	۲/۸۶ ^{**}
b ₃	۲۷	۲/۹۰ ^{**}	-۰/۹۶ ^{ns}	۵/۳۴ ^{**}	۴/۴۵ ^{**}	۸/۴۸ ^{**}	۴/۴۳ ^{**}
خطا	۸۸	۱۴۷/۴۵	۷۶۱۵۲/۸۹	۲۰/۰۳	۱۲۱۱۴۰/۳	۶۱/۵۵	۴۲۶۹/۱۰

ns, **, * - به ترتیب غیرمعنادار، معنادار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

می‌افزاید و برنامه به‌نژادی را مشکل‌تر می‌کند. درجه غالبیت ($\sqrt{HI/D}$) برای تمام صفات به‌جز زاویه ساقه و زاویه برگ به‌طور معناداری بزرگ‌تر از ۱ است (جدول ۵). حاصل ضرب آل‌های غالب و مغلوب (uv) برای تمام صفات با ۰/۲۵ اختلاف داشت (جدول ۵). بنابراین، در صفات بررسی شده فراوانی آل‌های غالب و مغلوب مساوی نیست. مثبت بودن علامت F برای صفات زاویه ساقه، زاویه برگ پرچم نشان‌دهنده فراوانی بیشتر آل‌های غالب و منفی بودن آن برای تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در بوته، وزن هزاردانه و عملکرد کل نشان‌دهنده فراوانی بیشتر آل‌های مغلوب است.

در تجزیه واریانس ژنتیکی به روش هیمن جزء افزایشی (a) برای صفات زاویه ساقه، زاویه برگ پرچم و عملکرد معنادار شد ولی برای صفات تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در بوته و وزن هزاردانه معنادار نبود (جدول ۴). جزء غالبیت b برای همه صفات معنادار شد. معنادار شدن جزء غالبیت نشان‌دهنده اهمیت بالای آن در کنترل ژنتیکی صفات بررسی شده است. اگرچه غالبیت برای همه صفات معنادار شد ولی b₁ فقط برای صفت عملکرد معنادار شد. معنادار شدن b₁ نشان‌دهنده این است که غالبیت در یک جهت عمل می‌کند. معنادار نشدن b₁ در سایر صفات نشان می‌دهد برخی مکان‌های ژنی افزایشی و برخی دیگر کاهش‌دهنده و این امر بر پیچیدگی‌های ژنتیکی این صفات

جدول ۵. پارامترهای برآورده‌شده از تلافی‌های دی‌آلل برای صفات زاویه ساقه، زاویه برگ پرچم، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در بوته، عملکرد کل و وزن هزاردانه

پارامتر	زاویه ساقه	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد	وزن هزاردانه
D	271/16 ± 86/12	114463 ± 30501/8	4/87 ± 6/89	7063/9 ± 34677/45	36/63 ± 26	577/1 ± 1413/2
H ₁	372/50 ± 108/2	90097/7 ± 34758/4	71/39 ± 14/36	368913/4 ± 85922/2	44/17 ± 60	11520/3 ± 3080/1
H ₂	228/08 ± 61/7	23057 ± 14729/6	61/87 ± 10/74	308381/3 ± 61390/09	361/3 ± 43	8802/6 ± 2058
F	212/5 ± 128/1	178788 ± 49581	-10/62 ± 9/95	-53916/79 ± 60333/8	-0/58 ± 43	-2302 ± 2324/7
E	46/33 ± 4/92	14111/3 ± 1632/7	6/28 ± 0/67	37954/15 ± 4245/1	20/1 ± 2/2	1436/8 ± 154/03
$\sqrt{H1/D}$	1/17 ± 0/18	0/88 ± 0/07	3/82 ± 3/23	7/22 ± 3/79	3/47 ± 1/1	4/46 ± 2/5
UV	0/15 ± 0/01	0/06 ± 0/01	0/21 ± 0/01	0/2 ± 0/01	0/2 ± 0/01	0/19 ± 0/01
h_{22}^2	0/77 ± 0/02	0/33 ± 0/08	0/81 ± 0/02	0/78 ± 0/12	0/8 ± 0/01	0/77 ± 0/02
h_{23}^2	0/49 ± 0/05	0/06 ± 0/05	0/36 ± 0/04	0/34 ± 0/03	0/3 ± 0/03	0/43 ± 0/04

جدول ۶. مقایسه میانگین والدین تلافی‌ها به روش دانکن در سطح احتمال ۵ درصد

والدها	زاویه ساقه †	زاویه برگ پرچم	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در بوته	عملکرد	وزن هزاردانه
مهدوی	29/92 ^{bc}	36/66 ^{bc}	15/16 ^b	1020/7 ^a	23/83 ^{bc}	343/92 ^{ab}
اکسکلیر	15/00 ^c	33/91 ^{bc}	18/00 ^{ab}	1110/7 ^a	21/24 ^{bc}	394/65 ^a
قدس	33/75 ^{bc}	36/41 ^{bc}	18/75 ^{ab}	1185/0 ^a	23/30 ^{bc}	315/14 ^{ab}
آذر	37/83 ^{bc}	29/97 ^c	16/50 ^{ab}	699/3 ^a	24/0 ^{bc}	370/67 ^{ab}
شیراز	67/82 ^a	42/0 ^{abc}	17/58 ^{ab}	1115/4 ^a	29/29 ^b	380/76 ^a
روشن	26/17 ^{bc}	47/50 ^{ab}	25/16 ^a	1203/2 ^a	42/46 ^a	395/55 ^a
کویر	11/75 ^c	33/75 ^c	18/33 ^{ab}	838/3 ^a	31/79 ^{ab}	376/80 ^a
کل حیدری	44/67 ^{ab}	50/75 ^a	24/16 ^{ab}	688/7 ^a	16/01 ^c	261/24 ^b
شاه‌پسند	52/83 ^{ab}	42/83 ^{abc}	18/50 ^{ab}	1214/0 ^a	24/60 ^{bc}	321/16 ^{ab}

رقم‌های دارای حروف مشابه در هر ستون تفاوت معنادار ندارند.
† زاویه ساقه به صورت انحراف از زاویه ۹۰ درجه اندازه‌گیری شده است.

نشان‌دهنده نقش بیشتر اثر غیرافزایشی است (جدول ۲).
آزمون اعتبار مدل همین نقش ایستازی را در کنترل این صفت مشخص کرد (جدول ۳). این صفت کمترین وراثت‌پذیری را بین صفات بررسی شده داشت (جدول ۵).
با توجه به این نتایج پاسخ به گزینش در برنامه‌های به‌نژادی کم خواهد بود.

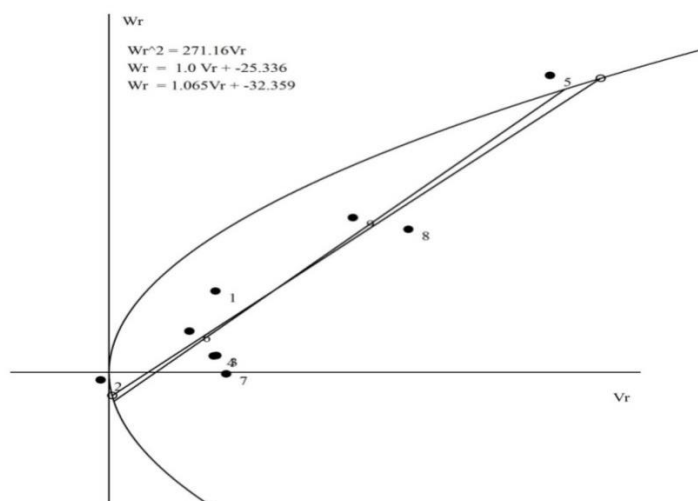
مطالعه صفت زاویه برگ پرچم نشان داد که رقم 'کل حیدری' بیشترین (۵۰/۷۵) و رقم 'آذر' کمترین (۲۹/۹۷) زاویه برگ پرچم را داشتند (جدول ۶). معنادار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت نشان داد که اثرهای افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفت نقش دارند، اگرچه پایین‌بودن نسبت بیکر

افزایشی و غیرافزایشی به طور هم‌زمان در کنترل این صفت نقش دارند؛ اگرچه پایین بودن نسبت بیکر نشان می‌دهد نقش آثار غیرافزایشی بیشتر است. آزمون اعتبار مدل هیمن نیز نقش اپیستازی را در صفت تعداد پنجه بارور نشان داد. با توجه به پایین بودن واریانس افزایشی، گزینش طی نسل‌های تفکیک با مشکلاتی همراه خواهد بود، از این رو در اصلاح این صفت روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک‌بذر و دابل هاپلوئیدی پیشنهاد می‌شود.

مطالعه وزن هزاردانه نشان داد که رقم 'روشن' بیشترین (۳۹۵/۵۰) و رقم 'کل‌حیدری' کمترین (۲۶۱/۲۴) وزن هزاردانه را به خود اختصاص دادند (جدول ۶). معنادار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در روش گریفینگ حضور آثار افزایشی و غالبیت ژن‌ها را در کنترل این صفت مشخص می‌کند. بالابودن نسبت بیکر نیز ارزش اصلاحی بالای این صفت را مشخص می‌کند. همچنین در صفت تعداد دانه در بوته رقم 'شاه‌پسند' بیشترین (۱۲۱۴) و رقم 'کل‌حیدری' (۶۸۸۷) کمترین تعداد دانه در بوته را داشتند.

در بررسی صفت زاویه ساقه مشخص شد که رقم 'شیراز' بیشترین (۷۶/۸۲) و 'کویر' کمترین (۱۱/۷۵) زاویه ساقه را داشتند (جدول ۶). برقراربودن شرایط آزمون هیمن نشان‌دهنده عدم دخالت معنادار اپیستازی در کنترل این صفت است (جدول ۳). معنادار بودن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی در روش گریفینگ (جدول ۲) و اجزای افزایشی و غالبیت در روش هیمن (جدول ۴) نشان‌دهنده حضور هر دو اثر افزایشی و غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت است. بالابودن نسبت بیکر نشان‌دهنده سهم بالای اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است (جدول ۲). با توجه به منحنی W_r/V_r رقم 'شیراز' که میانگین بیشترین زاویه ساقه را داشت، دورترین فاصله را از مبدأ مختصات و رقم 'اکسکلیر' که کمترین زاویه ساقه را داشت، کمترین فاصله را از مبدأ مختصات دارد (شکل ۱). با توجه به این نتایج آل‌های مغلوب افزاینده‌اند.

با بررسی تعداد پنجه بارور مشاهده شد رقم 'روشن' بیشترین (۲۵/۱۶) و رقم 'مهدوی' کمترین (۱۵/۱۶) تعداد پنجه بارور را داشتند (جدول ۶). معنادار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نشان می‌دهد اثرهای



شکل ۱. خط رگرسیون W_r بر روی V_r برای صفت زاویه ساقه

* شماره‌های ۱ تا ۹ به ترتیب ارقام 'مهدوی'، 'اکسکلیر'، 'قدس'، 'آذر'، 'شیراز'، 'روشن'، 'کویر'، 'کل‌حیدری' و 'شاه‌پسند'

کنترل این صفت است. اختلاف زیاد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی نقش بیشتر واریانس غیرافزایشی را در کنترل این صفت مشخص کرد. آزمون اعتبار مدل هیمن نشان داد ایستازی در کنترل ژنتیکی این صفت به‌طور معناداری نقش دارد. این عوامل نشان‌دهنده پیشرفت کم در پاسخ به گزینش در خلال نسل‌های تفکیک است و در به‌نژادی برای این صفت، روش‌هایی که گزینش پس از رسیدن به خلوص انجام می‌گیرد توصیه می‌شود.

زاویه ساقه صفت مهم و شایان توجهی در تحمل به تنش خشکی است. رقم‌هایی که زاویه بازتری دارند به‌خوبی بر روی خاک سایه‌اندازی می‌کنند و به این ترتیب تبخیر آب از سطح خاک را کاهش می‌دهند و به‌خوبی با علف‌های هرز رقابت می‌کنند. علاوه بر این، از نور خورشید بیشترین استفاده را می‌کنند. این صفت به‌طور عمده تحت تأثیر اثر افزایشی است و ایستازی نیز در کنترل ژنتیکی آن نقش ندارد. این عوامل نشان‌دهنده پیشرفت مناسب در پاسخ به گزینش برای این صفت است. اگرچه مطالعات کمی در مورد این صفت انجام شده است ولی این پژوهش نشان داد روش‌هایی که گزینش در خلال نسل‌های تفکیک انجام می‌شود، نظیر روش شجره‌ای و تلاقی برگشتی، می‌تواند روش مناسبی برای به‌نژادی این صفت باشد.

تشکر و قدردانی

نگارندگان مقاله از قطب علمی تنش‌های محیطی در غلات به‌دلیل حمایت مالی این پروژه سپاسگزاری می‌کنند.

منابع

۱. احمدی ج، زالی ع یزدی صمدی ب، طالعی ع، قنادها م و سعیدی ع (۱۳۸۲) «بررسی ترکیب‌پذیری و عمل ژن‌ها در گندم نان در شرایط تنش خشکی با استفاده از تجزیه دی‌آل». علوم کشاورزی ایران. ۳۴(۱): ۸-۱.

قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نیز در این صفت معنادار بود، اگرچه پایین بودن نسبت بیکر نقش آثار غیرافزایشی را بیشتر کرده است. اختلاف وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی تأییدکننده تأثیر مهم واریانس غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. با توجه به پایین بودن واریانس افزایشی، گزینش طی نسل‌های تفکیک با مشکلاتی همراه است، از این‌رو در اصلاح این صفت روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک‌بذر و دابل هاپلوئیدی پیشنهاد می‌شود.

مطالعه وزن هزاردانه نشان داد که رقم 'روشن' بیشترین (۳۹۵/۵۰) و رقم 'گل‌حیدری' کمترین (۲۶۱/۲۴) وزن هزاردانه را به خود اختصاص دادند (جدول ۶). معنادار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در روش گریفینگ حضور آثار افزایشی و غالبیت ژن‌ها را در کنترل این صفت مشخص می‌کند. بالابودن نسبت بیکر نیز ارزش اصلاحی بالای این صفت را مشخص می‌کند. همچنین در صفت تعداد دانه در بوته رقم 'شاه‌پسند' بیشترین (۱۲۱۴) و رقم 'گل‌حیدری' (۶۸۸/۷) کمترین تعداد دانه در بوته را داشتند. قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نیز در این صفت معنادار بود، اگرچه پایین بودن نسبت بیکر نقش آثار غیرافزایشی را بیشتر کرده است. اختلاف وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی تأییدکننده تأثیر مهم واریانس غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. با توجه به پایین بودن واریانس افزایشی، گزینش طی نسل‌های تفکیک با مشکلاتی همراه است، از این‌رو در اصلاح این صفت روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک‌بذر و دابل هاپلوئیدی پیشنهاد می‌شود.

در بررسی عملکرد رقم 'روشن' بیشترین (۴۲/۴۶) و رقم 'گل‌حیدری' (۱۶/۰۱) کمترین عملکرد را داشتند (جدول ۶). معنادار شدن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نشان‌دهنده هر دو اثر افزایشی و غالبیت در

بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد، زاویه ساقه و برگ پرچم در گندم نان (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش خشکی

12. Hyman BI (1954) The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*. 10: 235-244.
13. Jinks JL (1954) The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics*. 39: 767-788.
14. Jinks JL and Hayman BI (1953) The analysis of diallel cross. *Maize genetics*. 43: 223-234.
15. Mather K and Jinks JL (1982) *Biometrical genetics*. London, Chapman & Hall.
16. Mishra PC, Singh TB, Kurmvanshi SM and Soni SN (1996) Gene action in diallel of bread wheat under latesown condition. *Soil and Crops*. 2: 128-131.
17. Mondal AB and Gupta T (1998) Diallel analysis in wheat. *Indian Journal of Genetic*. 48: 167-170.
18. Rebetzke GJ, Richards RA, Condon AG and Farquhar GD (2006) Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 150: 97-106.
19. Richards RA and Lukacs Z (2002) Seedling vigour in wheat sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agriculture Research*. 53: 41-50.
20. Sirvastava AN, Singh CB and Rao SK (1992) Combining ability analysis of physiological and economical traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) over environments. *Indian Journal of Genetics*. 52 (2): 390-395.
۲. رامشینی ح، فاضل نجف‌آبادی م و بی‌همتا م (۱۳۹۱) «مطالعه توارث برخی صفات در گندم نان با روش دی‌آل در شرایط نرمال و تنش خشکی». تحقیقات غلات. ۲(۱): ۱-۱۵.
۳. مصطفوی خ و ضابط م (۱۳۹۲) «مطالعه ژنتیکی عملکرد و برخی صفات زراعی در گندم نان با استفاده از بای‌پلات داده‌های دی‌آل». به‌نژادی نهال و بندر. ۲۹-۱(۳): ۵۱۴۸-۵۰۳.
4. Baker RJ (1978) Issues in diallel analysis. *Crop Science*. 18: 533-537.
5. Budak H, Kantar M and Kurtoglu KY (2013) Drought Tolerance in Modern and Wild Wheat. *The Scientific World Journal*. Pp. 1-16.
6. Chowdhary MH, Arshad MT and Subbani GM (1997) Inheritance of some polygenic traits in hexaploid springwheat. *Journal of Animal and Plant Science*. 7(3) : 77-79.
7. Dere S and Yildirim MB (2006) Inheritance of plant height, tiller number per plant, spike height and 1000-kernel weight in a 8x8 diallel cross population of bread wheat. *Cereal Research Communications*. 34: 965-972.
8. Dhanda SS, Sethi GS and Behl RK (2004) Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stage of plant growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 190: 6-12.
9. Falconer DS and Mackay TFC (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman, London.
10. Griffing B (1956) A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*. 10: 31-50.
11. Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*. 9: 463-493.