

بررسی فراسنج‌های ژنتیکی در جمعیت بهنژادی روشن × مهدوی با استفاده از طرح کارولینای شمالی III

زهرا بهزادی^۱، روح‌الله عبدالشاهی^{۲*} و مهدی مهیجی^۳

۱، ۲ و ۳. دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشیار و استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۲/۴ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۳/۵)

چکیده

خشکسالی یکی از چالش برانگیزترین مسائل کشاورزی است، که تولید محصولات کشاورزی از جمله گندم را به مخاطره انداخته است. تدوین برنامه‌های بهنژادی برای بهبود عملکرد و افزایش تحمل در برابر خشکی یک امر اساسی و مهم است. به منظور اجرای برنامه بهنژادی برای افزایش عملکرد در شرایط تنش خشکی رقم‌های گندم روشن و مهدوی تلاقی داده شدند. برای بررسی تنوع ژنتیکی و نحوه کنترل ژنتیکی عملکرد، اجزای عملکرد و صفات مرتبط با تحمل به خشکی از طرح کارولینای شمالی III استفاده شد. تنوع فراوانی در جمعیت وجود داشت. اپیستازی نقش معنی‌داری در کنترل ژنتیکی صفات روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، شمار پنجه بارور، وزن هزاردانه و طول سنبله داشت. برای صفات طول و مساحت برگ پرچم سهم واریانس غالبیت بیشتر از افزایشی بود. برای بهنژادی این صفات روش بالک مناسب است. برای دیگر صفات اپیستازی معنی‌دار نبود و سهم واریانس افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بیشتر از غالبیت بود. این نتایج نشان می‌دهد گزینش در طی نسل‌های جداسازی برای این صفات مؤثر است و روش شجره‌ای و با تلاقی برگشتی برای ادامه برنامه بهنژادی این صفات توصیه می‌شود. نتایج تحلیل مسیر نشان داد صفت شمار دانه در بوته بیشترین اثر مستقیم و غیرمستقیم بر عملکرد دانه را داشت.

واژه‌های کلیدی: ترکیب پذیری، تنش خشکی، درجه غالبیت، گندم نان، طرح کارولینای شمالی III.

Study of genetic parameters in breeding population of Roushan × Mahdavi with North Carolina Design III

Zahra Behzadi¹, Roohollah Abdolshahi^{2*} and Mahdi Mohayjei²

1, 2, 3. M. Sc. Student, Associate Professor and Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Iran

(Received: Feb. 23, 2016 - Accepted: May. 25, 2016)

ABSTRACT

Drought is one of the most challenging issues in agriculture which jeopardizes the production of agricultural products, including wheat. Breeding plans to improve performance and increase drought tolerance is a major issue. Mahdavi and Roushan cultivars were crossed to increase grain yield under drought stress condition. Genetic diversity and genetic control of grain yield, yield components and drought related traits were evaluated using North Carolina Design III (NCD III). Considerable genetic variation in population was existed. Epistasis had significant role in genetic control of days to maturity, plant height, tiller number, 1000-grain weight and spike length. Meanwhile, dominance variance was greater than additive for flag leaf length and area. Bulk method is suitable for breeding this trait. For other traits epistasis was not significant and additive variance was greater than dominance in genetic control of these traits. These results showed that selection in the segregate generations of these traits could be effective and pedigree method or back cross is recommended for future breeding program of these traits. Path analysis showed that number of seeds per plant had the highest direct and indirect effect on grain yield.

Keywords: Bread wheat, degree of dominance, drought stress, genetic diversity, North Carolina Design III.

مقدمه

خشکسالی باعث شده است ۵۰۰ هزار هکتار از اراضی دیم گندم از چرخه تولید خارج شود. از این رو بایستی برنامه‌های بهنژادی باهدف بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی تدوین شود (Ahmadi et al., 2003). با ارزیابی تحمل به خشکی در جمعیت‌های در حال جداسازی می‌توان از نحوه توارث تحمل به خشکی آگاه شد و این امر می‌تواند راه را برای ایجاد رقم‌های متحمل‌تر به خشکی باز کند. در شرایطی که بهنژادگر تصمیم دارد چند صفت را به‌طور همزمان اصلاح کند ضروری است که برای تصمیم‌گیری در مورد هر یک از صفات اصلاحی در آغاز فراسنجه‌های مربوط به آن را برآورد کند و آنگاه بر پایه اطلاعات موجود روش مناسب اصلاحی را برگزیند (Kamali et al., 2013). روش‌های دقیق غربال کردن پیش‌شرط لازم برای انتخاب ژنوتیپ‌های مطلوب در برنامه‌های اصلاحی است (Mitra, 2001).

تنوع و گزینش دو رکن اصلی برنامه‌های بهنژادی هستند و گزینش موفق به وجود تنوع مطلوب بستگی دارد (Babaei Zarch et al., 2014). در آزمایشی که Abdolshahi et al. (2013) روی چهل رقم گندم نان در شرایط تنش خشکی و عادی انجام دادند تنوع ژنتیکی مطلوبی برای همه صفات زراعی و فیزیولوژیک گزارش شد و رقم‌های مهدوی و روشن به‌عنوان دو رقم متحمل در برابر خشکی معرفی شدند. این رقم‌ها منشأ متفاوت (روشن در ایران و مهدوی در مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک ICARDA^۱ به نژادی شده‌اند) دارند.

مهم‌ترین هدف در بهنژادی گندم افزایش عملکرد دانه است و موفقیت در تولید رقم‌های دورگ (هیبرید) بسته به بالا بودن میزان این صفت است. عملکرد صفت کمی پیچیده‌ای است که توسط شمار زیادی ژن کنترل می‌شود و از آنجایی که این صفت به‌شدت تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرد، لذا وراثت‌پذیری پایینی دارد (Narjesi et al., 2007). برخی صفات موجب افزایش پایداری عملکرد و سازگاری در شرایط تنش خشکی

می‌شود که زودرسی یکی از مهم‌ترین آن‌هاست (Cattivelli et al., 2007). Ruostae (2000)، ۳۸۵ ژنوتیپ پیشرفته گندم دیم را بررسی کرد و دریافت که ژنوتیپ‌های زودرس پابلند در دیمزارها عملکرد بیشتری را تولید می‌کنند و کمترین عملکرد مربوط به ژنوتیپ‌های دیررس پاکوتاه است. ریشک موجب افزایش سطح نورساختی (فتوسنتزی) و تحمل به خشکی می‌شود همچنین در شرایط تنش خشکی محتوای آب نسبی و نرخ انتقال الکترون آن نسبت به برگ پرچم بیشتر است و موجب افزایش هدایت آب در سنبله می‌شود (Maydup et al., 2014). از جمله صفات فیزیولوژیکی که در شرایط تنش خشکی موجب سازگاری می‌شود و از کاهش عملکرد جلوگیری می‌کند کاهش سطح برگ در شرایط تنش خشکی است (Cattivelli et al., 2007). بنابراین با توجه به نقش طول و عرض برگ پرچم در نورساخت و انتقال مواد نورساختی به دانه، انتخاب ژنوتیپ‌هایی با طول و عرض برگ پرچم بیشتر می‌تواند باعث افزایش عملکرد دانه شود (Babaei Zarch et al., 2014). Chen et al. (2012) صفات عملکرد دانه، طول ساق گل (پدانکل)، ارتفاع بوته، سرعت تعرق و طول سنبله را در بین چهارده صفت مورد بررسی مهم‌ترین صفات برای انتخاب در شرایط تنش خشکی معرفی کردند. در اواخر دوره پر شدن دانه سنبله فعالیت نورساختی خود را بیشتر از برگ پرچم حفظ می‌کند (Maydup et al., 2014). اندام‌هایی مانند سنبله، ساق گل و غلاف همانند برگ به میزان قابل‌توجهی نورساخت انجام می‌دهند و در حفظ عملکرد در شرایط تنش خشکی آخر فصل مؤثر هستند (Zhang et al., 2011). بهبود ژنتیکی وزن هزاردانه به‌عنوان یکی از اجزای مهم عملکرد دانه که رابطه مستقیم و مثبت با عملکرد دانه دارد می‌تواند موجب بهبود عملکرد گندم شود. Liu et al. (2015) در نتایج بررسی خود اعلام کردند، صفات ارتفاع بوته، طول ساق گل، فاصله بین سنبله و برگ پرچم، شمار دانه در سنبله و وزن هزاردانه می‌توانند به‌عنوان شاخص مقاومت به خشکی استفاده شوند. همچنین Mohammadi (2014) در آزمایشی که به‌منظور بررسی رابطه صفات با عملکرد گندم در دو

1. International Center for Agricultural Research in Dry Areas

ژنتیکی صفات ریخت‌شناختی و زراعی گندم نان در شرایط تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها

برای برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی در شرایط تنش خشکی طرح کارولینای شمالی سه (NCD III) در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه شهید باهنر کرمان پیاده شد. در آذرماه ۱۳۹۰ دو رقم گندم نان شامل مهدوی و روشن در مزرعه پژوهشی دانشگاه شهید باهنر کرمان کشت شدند و در بهار سال ۱۳۹۱ تلاقی این دو رقم انجام شد. در آذرماه همین سال نسل F_1 در مزرعه کشت شد تا نسل F_2 به دست آید. در آذرماه ۱۳۹۲ این دو رقم گندم نان همراه با نسل F_2 حاصل از آن‌ها در مزرعه کشت شدند و برای تهیه جمعیت طرح کارولینای شمالی III تلاقی بین نسل F_2 و والدین انجام شد. F_2 به‌عنوان پایه مادری و والدین (روشن و مهدوی) به‌عنوان پایه پدری در نظر گرفته شد (به‌طورمعمول والدین به‌عنوان پایه مادری در نظر گرفته می‌شوند اما برای گیاهانی مانند گندم که گرده دهی کمی دارند به‌عنوان پایه پدری انتخاب می‌شوند). برای تهیه جمعیت طرح کارولینای شمالی III دو پنجه بارور از هر بوته F_2 با رقم روشن و دو پنجه بارور دیگر از همان بوته با رقم مهدوی تلاقی برگشتی داده شد. سپس در سال بعد (آذرماه ۱۳۹۳) نتاج حاصل از این تلاقی‌های برگشتی به‌صورت طرح بلوک کامل تصادفی در دو تکرار کشت و تنش خشکی پایان فصل اعمال شد. با توجه به شرایط آب و هوایی کشورمان، تنش خشکی در پایان فصل رخ می‌دهد. از این‌رو در این پژوهش تنش خشکی پایان فصل با قطع آبیاری در مرحله گلدهی اعمال شد. چون در طرح کارولینای شمالی بوته‌ها به‌طور تکی بررسی می‌شوند برای حذف رقابت بین بوته‌ها فاصله بین ردیف‌ها ۴۰ و بین بوته‌ها ۳۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. پس از رسیدگی کامل بوته‌ها صفات ریخت‌شناختی و زراعی شامل روز تا رسیدگی، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، ارتفاع، طول ریشک، طول غلاف، طول ساق گل، شمار گره، شمار میانگره، شمار پنجه بارور، شمار پنجه نابارور، عملکرد زیست‌توده

شرایط تنش و بدون تنش انجام داد صفات روز تا سنبله‌دهی، روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، شمار سنبله در مترمربع، و وزن هزاردانه را به‌عنوان صفاتی که بیشترین همبستگی را با عملکرد گندم دارند معرفی کردند. *Gholparvar et al.* (2004) صفت شاخص برداشت را به‌عنوان معیار انتخاب غیرمستقیم برای بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی توصیه کردند.

بررسی نحوه توارث صفات در شرایط محیطی متفاوت بیانگر این است که با تغییر شرایط محیطی نحوه عمل ژن‌ها برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی تغییر می‌یابد (Dana & Dasgupta, 2001). کنترل ژنتیکی یک صفت به مواد ژنتیکی مورد استفاده، روش آزمون و شرایط محیطی بستگی دارد (Goldringer *et al.*, 1997). بنابراین به نظر می‌رسد بررسی نحوه توارث صفات و اتخاذ راهکار اصلاحی مناسب برای هر شرایط محیطی ضروری باشد. *Esmailzadeh Moghadam et al.* (2012) کنترل ژنتیکی شمار پنجه، ارتفاع، طول ساق گل را به‌صورت افزایشی گزارش کردند و واریانس افزایشی و غیر افزایشی را برای صفت شمار دانه در سنبله مهم دانستند. *Gholabadi et al.* (2008) گزارش کردند جزء غالبیت در کنترل صفات ریخت‌شناختی (مورفولوژی) مؤثرتر از جزء افزایشی است و صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم و طول ساق گل واریانس غالبیت بیش از واریانس افزایشی داشتند. *Mostafavi et al.* (2005) برای صفات طول سنبله و وضعیت ریشک آثار افزایشی و غالبیت و برای وزن سنبله، ارتفاع، شمار بذر در سنبله، وزن بذر در سنبله، وزن هزاردانه، طول ریشک، تراکم سنبلچه، رنگ بذر، پوشیدگی دانه توسط گلوم و شمار پنجه انواع ایستازی به‌ویژه آثار افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت مهم‌ترین عامل کنترل توارث دانستند.

بنابر نتایج پژوهش‌های پیشین رقم‌های روشن و مهدوی به‌عنوان والدین تلاقی گزینش شدند. برای مشخص کردن میزان تنوع در جمعیت مورد بررسی و گزینش مناسب‌ترین روش بهنژادی از طرح کارولینای شمالی III، استفاده شد. هدف از انجام این پژوهش برآورد ترکیب‌پذیری و نوع عمل ژن‌ها در کنترل

شد. با توجه به اینکه در طرح کارولینای شمالی III والدین ثابت و F_2 ها تصادفی در نظر گرفته می‌شوند امید ریاضی به صورت (جدول ۱) است (Hallauer *et al.*, 2010).

(بیوماس)، عملکرد اقتصادی، شمار دانه در بوته، وزن هزاردانه، شمار دانه در سنبله، وزن کاه، طول سنبله و شاخص برداشت اندازه‌گیری شد و داده‌های به دست آمده توسط نرم‌افزارهای excel و sas تجزیه

جدول ۱. تجزیه واریانس و امید ریاضی طرح کارولینای شمالی III

Table 1. Analysis of variance and mathematical expectation of North Carolina design III			
Source of Variance	d.f	MS	E (MS)
Block	(r-1)		--
Tester	1	M_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ft}^2 + rfV_t$
F_2	(f-1)	M_3	$\sigma_e^2 + rt\sigma_f^2$
$F_2 \times$ Tester	(f-1)	M_2	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ft}^2$
Error	(r-1)(2f-1)	M_1	σ_e^2

f و t به ترتیب نشان‌دهنده شماره بوته‌های F_2 و والدین است. f and t indicate the number of plants F_2 and parents respectively.

تأثیر اثر غالبیت نیستند و گزینش در نسل‌های در حال تفرق می‌تواند برای این صفات سودمند باشد و پاسخ به گزینش مناسبی مشاهده شود. با توجه به جدول ۱ و معادله ۲ می‌توان این‌گونه نتیجه گرفت که معنی‌دار نشدن واریانس اثر متقابل والدین $F_2 \times$ نشان‌دهنده نبود غالبیت در کنترل صفات است (Hallauer *et al.*, 2010). والدین تلاقی (مهدوی و روشن) تحمل به خشکی بالایی دارند و عملکرد آن‌ها در شرایط تنش خشکی بالاست (Abdolshahi *et al.*, 2015). با توجه به این نکته تلاقی روشن \times مهدوی با هدف بهنژادی برای افزایش عملکرد و تحمل به خشکی انجام شد. وجود تنوع ژنتیکی مناسب برای عملکرد، اجزای عملکرد و صفات وابسته به عملکرد نشان‌دهنده احتمال بالای موفقیت در این جمعیت است. با وجود تنوع ژنتیکی مناسب، احتمال دستیابی به رگه‌ای (لاینی) که از لحاظ عملکرد و تحمل به خشکی برتر از والدین باشد وجود دارد.

یکی از مفروض‌های اصلی طرح کارولینای شمالی III عدم وجود اپیستازی بین مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفت است. برای آزمون این فرض از طرح تلاقی آزمونی سه‌گانه استفاده شد. تفاوت این طرح با کارولینای شمالی III این است که نتایج F_2 افزون بر والدین با F_1 نیز تلاقی داده می‌شوند و به همین دلیل به این طرح تلاقی آزمونی سه‌گانه می‌گویند (Hallauer *et al.*, 2010). نتایج به دست آمده از این طرح در جدول ۳ آورده شده است. نتایج تجزیه این طرح نشان داد، اپیستازی کل برای صفت روز تا

مقادیر σ_{ft}^2 و σ_f^2 با توجه به امید ریاضی محاسبه می‌شوند و واریانس افزایشی (σ_A^2) و غالبیت (σ_D^2) با استفاده از روابط زیر محاسبه می‌شود (Hallauer *et al.*, 2010).

$$\sigma_A^2 = 4\sigma_f^2 \quad (1)$$

$$\sigma_D^2 = 2\sigma_{ft}^2 \quad (2)$$

همچنین برای بررسی اثر اپیستازی از طرح تلاقی آزمونی سه‌گانه (تریپل تست کراس) استفاده شد. در این طرح اپیستازی کل و اجزای آن آزمون می‌شوند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که تنوع ژنتیکی بسیار معنی‌داری بین ژنوتیپ‌های نسل F_2 برای همه صفات ریخت‌شناختی و زراعی اندازه‌گیری شده وجود داشت (جدول ۲). می‌توان تغییر ژنتیکی میان ژنوتیپ‌ها را به دو بخش واریانس افزایشی و غیرافزایشی تقسیم کرد. به عبارتی اختلاف بین ژنوتیپ‌ها به علت واریانس افزایشی و غیرافزایشی ژن‌هاست (Taleei & Beigi, 1996). اگرچه والدین تلاقی از لحاظ شمار پنجه بارور و شمار دانه در بوته با هم تفاوت معنی‌داری نداشتند ولی تفاوت بسیار معنی‌داری در نتایج نسل F_2 مشاهده شد. دلیل این امر پراکندگی ژن‌های این صفات بین والدین است. معنی‌دار بودن تفاوت ژنوتیپ‌های نسل F_2 نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی است. معنی‌دار نشدن اثر متقابل والدین $F_2 \times$ برای صفات شمار گره، شمار میانگره و شمار دانه در سنبله نشان‌دهنده این است که این صفات تحت

در سطح ۵ درصد و صفات وزن هزاردانه و طول سنبله در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد و برای دیگر صفات معنی‌دار نشد. وجود اپیستازی برای صفات یادشده گزینش در طی نسل‌های جداسازی شده را با مشکل روبه‌رو می‌کند. از این‌رو، در بهنژادی این صفات روش شجره‌ای مناسب نیست و برای ادامه برنامه بهنژادی روش بالک تک بذر پیشنهاد می‌شود. Ahmadi *et al.* (2009) نیز برای صفات طول سنبله، وزن ۱۰۰ دانه و شمار پنجه بارور اپیستازی مشاهده کردند.

رسیدگی در سطح ۵ درصد و صفات ارتفاع بوته، شمار پنجه بارور، وزن هزاردانه و طول سنبله در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود و دیگر صفات معنی‌دار نشد، همچنین جداسازی اثر اپیستازی نشان داد اثر اپیستازی افزایشی-افزایشی برای صفات شمار پنجه بارور، ارتفاع و طول سنبله در سطح ۱ درصد معنی‌دار است، درحالی‌که برای دیگر صفات معنی‌دار نشد. همچنین مشخص شد آثار اپیستازی افزایشی-غالبیت و غالبیت-غالبیت برای صفات روز تا رسیدگی و ارتفاع

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات گندم نان تحت تنش خشکی با استفاده از روش کارولینای شمالی III

Table 2. Analysis of variance bread wheat traits under drought stress condition using North Carolina design III

Source of variance	df	Peduncle length	Pod length	Awn length	Plant height	Flag leaf area	Flag leaf width	Flag leaf length	Days to maturity	Number of internodes	Number of nodes
Replication	1	396.24**	2.81 ^{ns}	11.15*	14.01 ^{ns}	1054.53**	0.63**	159.45*	71.03**	0.02 ^{ns}	0.02 ^{ns}
F ₂ generation	49	114.27**	16.98**	25.13**	628.02**	143.29**	0.16**	25.26**	41.30**	0.22**	0.22**
Tester	1	3736.71**	173.21**	4319.75**	17413.19**	1305.95**	0.32**	796.40**	30.72*	0.97**	0.97**
F ₂ × Tester	49	52.67**	5.65**	4.05**	206.36**	174.25**	0.12**	29.70**	13.69**	0.14 ^{ns}	0.14 ^{ns}
Error	996	19.54	2.72	2.16	83.94	72.97	0.05	13.99	5.79	0.11	0.11

ادامه جدول ۲. تجزیه واریانس صفات گندم نان تحت تنش خشکی با استفاده از روش کارولینای شمالی III

Continued table 2. Analysis of variance bread wheat traits under drought stress condition using North Carolina design III

Source of variance	df	Harvest index	Straw weight	Spike length	Number of grains per spike	1000 grain weight	Number of seeds per plant	Grain yield	Biological yield	Infertile tiller number	Fertile tiller number
Replication	1	254.15**	53081.93**	9.99*	39.92 ^{ns}	0.06 ^{ns}	24232904.63**	35537.32**	206324.67**	82.63**	9273.66**
F ₂ generation	49	47.38**	5048.70**	9.94**	554.54**	120.24**	1353965.79**	2201.48**	9988.36**	14.70**	392.85**
Tester	1	290.08**	22301.79**	18.98**	11268.11*	1761.90**	200296.32 ^{ns}	3874.65**	43396.30**	6.32 ^{ns}	2886.41**
F ₂ × Tester	49	26.13**	1497.45**	3.40**	401.21 ^{ns}	28.25*	441368.42*	607.18**	4153.40**	6.45**	105.28**
Error	996	13.84	822.74	1.78	378.95	19.95	286095.60	401.33	2358.66	3.94	74.42

ns, *, **: non significant and significant in $\alpha=0.05$ and 0.01 respectively.

ns, *, **: non significant and significant in $\alpha=0.05$ and 0.01 respectively.

جدول ۳. آزمون معنی‌داری اپیستازی با استفاده از روش تلاقی آزمون‌سسه‌گانه

Table 3. Epistasis significant test using triple test cross method

SOV	df	Number of internodes	Number of nodes	Peduncle length	Pod length	Awn length	Plant height	Flag leaf area	Flag leaf width	Flag leaf length	Days to maturity
Additive × additive epistasis	1	0.017 ^{ns}	0.02 ^{ns}	41.72 ^{ns}	0.07 ^{ns}	5.09 ^{ns}	19953.29**	30.51 ^{ns}	0.0005 ^{ns}	5.78 ^{ns}	2.41 ^{ns}
Additive × dominant or dominant × dominant Epistasis	4	0.21 ^{ns}	0.21 ^{ns}	16.40 ^{ns}	2.39 ^{ns}	5.63 ^{ns}	14373.56*	79.11 ^{ns}	0.07 ^{ns}	12.36 ^{ns}	10.52*
Total Epistasis	5	0.17 ^{ns}	0.17 ^{ns}	21.46 ^{ns}	1.93 ^{ns}	5.52 ^{ns}	15489.51**	69.39 ^{ns}	0.06 ^{ns}	11.04 ^{ns}	8.90*
Error	124	0.22	0.22	41.65	13.64	5.59	8833.93	173.25	0.10	31.28	7.25

ادامه جدول ۳. آزمون معنی‌داری اپیستازی با استفاده از روش تلاقی آزمون‌سسه‌گانه

Continued table 3. Epistasis significant test using triple test cross method

SOV	df	Harvest index	Straw weight	Spike length	Grain number per spike	1000-grain weight	Grain number per plant	Grain yield	Biological yield	Infertility Tiller number	Fertile tiller number
Additive × additive epistasis	1	123.94 ^{ns}	567.10 ^{ns}	7.93**	3468.25 ^{ns}	64595.17 ^{ns}	194045.95 ^{ns}	230.63 ^{ns}	47.38 ^{ns}	2.97 ^{ns}	775.50**
Additive × dominant or dominant × dominant Epistasis	4	46.59 ^{ns}	2016.46 ^{ns}	29.30**	1722.93 ^{ns}	99728.73**	687401.08 ^{ns}	1090.61 ^{ns}	5824.28 ^{ns}	2.28 ^{ns}	146.33 ^{ns}
Total Epistasis	5	62.06 ^{ns}	1726.59 ^{ns}	25.03**	2072.00 ^{ns}	92702.02**	588730.05 ^{ns}	918.62 ^{ns}	4668.90 ^{ns}	2.42 ^{ns}	272.17**
Error	124	899.79	1863.76	4.30	3663.98	51075.00	696928.57	913.19	4734.09	6.33	139.74

ns, *, **: non significant and significant in $\alpha=0.05$ and 0.01 respectively.

جدول ۴. فراسنجه‌های ژنتیکی صفات ریخت‌شناختی گندم نان تحت تنش خشکی
Table 4. Genetic parameters of morphological traits of wheat under drought stress

SOV	Number of Internodes	Number of nodes	Peduncle length	Pod length	Awn length	Flag leaf area	Flag leaf width	Flag leaf length
Additive variance	0.06	0.06	55.40	8.34	13.43	41.12	0.07	6.59
Dominant variance	0.02	0.02	19.37	1.71	1.11	59.23	0.04	9.19
Degree of dominance	0.57	0.57	0.59	0.45	0.29	1.20	0.77	1.18
Additive to dominant variation ratio	1.75	1.75	1.69	2.21	3.48	0.83	1.31	0.85

ادامه جدول ۴. فراسنجه‌های ژنتیکی صفات ریخت‌شناختی گندم نان تحت تنش خشکی
Continued table 4. Genetic parameters of morphological traits of wheat under drought stress

SOV	Harvest index	Straw weight	Number of grains per spike	Number of grains per plant	Grain yield	Biological yield	Infertile tiller number
Additive variance	19.62	2471.32	102.69	624485.49	1052.72	4461.81	6.29
Dominant variance	7.19	394.57	13.02	90802.82	120.38	1049.56	1.47
Degree of dominance	0.61	0.40	0.36	0.38	0.34	0.49	0.48
Additive to dominant variation ratio	1.65	2.50	2.81	2.62	2.96	2.06	2.07

طول (Iqbal *et al.* 2011) نوع عمل ژن را برای ارتفاع، طول سنبله، شمار پنجه بارور و عملکرد اقتصادی را غالبیت نسبی اعلام کردند. Toosi mojarad & Ghanadha (2008) در بررسی نحوه توارث صفات هفت رقم گندم کنترل ژنتیکی صفت ساق گل را افزایشی یافتند. Iqbal *et al.* (2011) نیز نوع عمل ژن را برای کنترل صفت وزن هزاردانه افزایشی برآورد کردند.

رگرسیون گام‌به‌گام انجام شد و صفات شمار دانه در بوته، وزن هزاردانه و روز تا رسیدگی وارد مدل شد. نتایج تجزیه علیت برای این صفات در (جدول ۵) ارائه شده است. شمار دانه در بوته بیشترین اثر مستقیم بر عملکرد دانه را داشت. دیگر صفات اثر مستقیم ناچیزی بر عملکرد دانه داشتند. اثر مستقیم صفت شمار دانه در بوته مثبت بود. اثرهای غیرمستقیم به دو دسته مثبت و منفی تقسیم می‌شوند: صفت شمار دانه در بوته بیشترین اثر غیرمستقیم مثبت را از راه صفت روز تا رسیدگی روی عملکرد داشته است، درحالی‌که صفت شمار دانه در بوته بیشترین اثر غیرمستقیم منفی را از راه صفت وزن هزاردانه داشت.

درمجموع بیشترین اثر مستقیم و غیرمستقیم مربوط به شمار دانه در بوته از طریق دیگر صفات بود و دیگر صفات اثر مستقیم و غیرمستقیم ناچیزی بر عملکرد دانه داشتند. بنابراین به‌منظور بررسی ژنوتیپ‌های حاصل از این تلاقی و همچنین انتخاب غیرمستقیم (برای افزایش عملکرد دانه)، بایستی بر این صفت تأکید بیشتری کرد. Mohammadi (2015) نیز گزارش کرد صفت شمار سنبله در مترمربع و روز تا رسیدگی بیشترین اثر مثبت

اپیستازی برای صفات روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، شمار پنجه بارور، وزن هزاردانه و طول سنبله معنی‌دار بود. با توجه به اینکه نبود اپیستازی یکی از شرط‌های طرح کارولینای شمالی III است نمی‌توان فراسنجه‌های ژنتیکی آن‌ها را در این طرح محاسبه کرد. برای دیگر صفات فراسنجه‌های ژنتیکی از جمله واریانس افزایشی، واریانس غالبیت و درجه غالبیت با استفاده از طرح کارولینای شمالی III محاسبه شد (جدول ۴). نسبت تنوع افزایشی به غالبیت برای طول و مساحت برگ پرچم کوچک‌تر از یک بود که نشان‌دهنده نقش پررنگ غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات است. درحالی‌که این نسبت برای دیگر صفات بالاتر از یک بود. به‌طورکلی، این نتایج نشان می‌دهد در این صفات نقش واریانس افزایشی بیشتر از غالبیت است. این امر باعث افزایش پاسخ به گزینش در طی نسل‌های جداسازی می‌شود. با توجه به سهم قابل‌توجه واریانس افزایشی در کنترل این صفات گزینش در نسل‌های در حال جداسازی مناسب خواهد بود و روش گزینش شجره‌ای و تلاقی برگشتی برای بهبود این صفات توصیه می‌شود. با این وجود، آثار افزایشی و غیر افزایشی در کنترل صفات طول و مساحت برگ پرچم نقش مهمی داشت و نحوه عمل ژن‌ها برای این صفات به‌صورت فوق غالبیت بود. گزینش برای این صفات باید پس از رسیدن به خلوص و تثبیت ژنتیکی این صفات در ژنوتیپ‌ها انجام شود. روش‌های بالک، بالک تک بذر و دابل‌هاپلوئید برای به‌نژادی آن‌ها پیشنهاد می‌شود (Ehdaei, 2006). Ul Allah *et al.* (2010) و

علیت بر اهمیت وزن هزاردانه به‌عنوان معیار مؤثر انتخاب برای اصلاح عملکرد دانه در گندم اشاره کرده‌اند.

مستقیم و غیرمستقیم را روی عملکرد دانه در هر دو شرایط داشتند. Bhutta *et al.* (2005) با انجام تجزیه

جدول ۵. نتایج تجزیه علیت برای عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی

Table 5. Path analysis for yield under drought stress

Trait	Direct effect	Indirect effect		
		Grains number per plant	1000-grain weight	Days to flowering
Grains number per plant	1.05	---	-0.12	0.02
1000-grain weight	0.32	-0.40	---	-0.03
Days to flowering	0.08	0.23	-0.11	---

رسیدگی، ارتفاع بوته، شمار پنجه بارور، وزن هزاردانه و طول سنبله معنی‌دار بود. از سوی دیگر، برای صفات طول و مساحت برگ پرچم سهم واریانس غالبیت بیشتر از افزایشی بود. از آنجاکه کارایی گزینش برای صفاتی که وراثت‌پذیری پایینی دارند در روش شجره‌ای پایین است در بهنژادی این صفات روش‌های بالک مناسب‌تر است. این نتایج نشان می‌دهد برای بهنژادی این صفات روش بالک و بالک تک بذر مناسب‌تر است. برای صفات عرض برگ پرچم، طول ریشک، طول غلاف، طول ساق گل، شمار میانگره، شمار گره، شمار پنجه نابارور، عملکرد زیست‌توده، عملکرد دانه، شمار دانه در بوته، شمار دانه در سنبله، وزن کاه و شاخص برداشت اپیستازی معنی‌دار نبود و سهم واریانس افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بالاتر از غالبیت بود. این نتایج نشان می‌دهد، گزینش در طی نسل‌های جداسازی شده برای این صفات مؤثر است و روش شجره‌ای و یا تلاقی برگشتی برای ادامه برنامه بهنژادی این صفات توصیه می‌شود. شمار دانه در بوته نه تنها بیشترین اثر مستقیم را بر عملکرد داشت بلکه در کنترل ژنتیکی این صفت، اثر افزایشی نقش مهمی را ایفا می‌کند. درحالی‌که در کنترل ژنتیکی دو صفت دیگر اپیستازی نقش معنی‌داری دارد. از این‌رو، در طی نسل‌های تفرق ژنتیکی شمار دانه در بوته می‌تواند به‌عنوان یک صفت مهم مورد توجه قرار گیرد. پس از رسیدن به خلوص افزون بر شمار دانه در بوته می‌توان از دو صفت دیگر نیز استفاده کرد.

بیشترین و کمترین ترکیب‌پذیری عمومی برای عملکرد به ترتیب متعلق به ژنوتیپ‌های ۷۱ و ۳۴ بود. مقادیر ترکیب‌پذیری شمار دانه در بوته از ۵۳۷/۴۸ تا ۵۱۴/۹۵- متغیر بود، بیشترین آن به ژنوتیپ ۵ و کمترین آن به ۳۲ اختصاص داشت. برای صفت وزن هزاردانه ژنوتیپ ۴۲ بهترین ترکیب‌شونده عمومی در جهت افزایش و ژنوتیپ ۱ در جهت کاهش این صفت بودند. بهترین ترکیب‌شونده عمومی در جهت انتقال صفت دیررسی ژنوتیپ ۶۴ و ژنوتیپ ۳۸ در جهت انتقال زودرسی بود.

نتیجه‌گیری کلی

رقم روشن از توده‌های بومی اصفهان با روش گزینش رگه خالص به نژادی شده و متحمل به خشکی است و برای سالیان طولانی در نقاط مختلف کشور از جمله کرمان کشت می‌شود. این رقم عملکرد خوبی دارد و به دلیل پابندی، کاه زیادی تولید می‌کند. مجموعه این ویژگی‌ها باعث شده است این رقم بین کشاورزان همواره محبوب باشد. از سوی دیگر، رقم مهدوی که در ICARDA بهنژادی شده، نیز تحمل به خشکی بالا و عملکرد خوبی در شرایط تنش خشکی دارد. با توجه به منشأ متفاوت این دو رقم، انتظار می‌رفت از لحاظ ژنتیکی فاصله زیادی از هم داشته باشند. وجود تنوع ژنتیکی معنی‌دار برای همه صفات در نتایج حاصل از این تلاقی این نکته را تأیید کرد. نتایج بررسی‌های ژنتیکی نشان داد اپیستازی برای صفات روز تا

REFERENCES

1. Abdolshahi, R., Nazari, M., Safarian, A., Sadathossini, T., Salarpour, M. & Amiri, H. (2015). Integrated selection criteria for drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs using discriminant analysis. *Field Crops Research*, 174, 20-29.

2. Abdolshahi, R., Safarian, A., Nazari, M., Pourseyedi, S. & Mohamadi-Nejad, G. (2012). Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 59, 685-704.
3. Ahmadi, J., Fabriki Orang, S., Zali, A., Yazdi Samadi, B., Ghanadha, M. & Taleei, A. (2009). Study of inheritance of grain yield and Yield Components under stress and non-stress conditions. *Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 11, 201-214. (in Farsi)
4. Ahmadi, J., Zali, A., Yazdi samadi, B., Taleei, A., Ghanadha, M. & Saeidi, A. (2003). The composition and function of genes in wheat under drought stress analysis using Diallel. *Journal of Agricultural Sciences Iran*, 34, 1-8. (in Farsi)
5. Babaei Zarch, M., Fotuokian, M. & Mahmuodi, S. (2014). Evaluation of the genetic diversity of morphological some genotypes of wheat (*Triticum aestivum* L.) using multivariate. *Journal of Crop breeding*, 6, 1-14. (in Farsi)
6. Bhutta, W., Javaid, A. & Anwar-ul-Haq Muhammad, I. (2005). Cause and effect relations of yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal conditions. *Bioline Inter*, 17, 7-12.
7. Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.-W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A., Francia, E., Mare, C., Tandelli, A. & Stanca, A. (2007). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105, 1-14.
8. Chen, X., Min, D., Ahmad Yasir, T. & Hu, Y.-G. (2012). Evaluation of 14 morphological, yield-related and physiological traits as indicators of drought tolerance in Chinese winter bread wheat revealed by analysis of the membership function value of drought tolerance (MFVD). *Field Crops Research*, 137, 195-201.
9. Dana, I. & Dasgupta, T. (2001). Combining ability in black gram. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 61, 170-171.
10. Ehdaei, B. (2006). *Plant breeding*. Marze Danesh press. 454.
11. Esmaeilzadeh Moghadam, M., Arzani, A., Rezaee, A. & Mirlohi, A. (2012). Genetic analysis of some of the traits associated with drought tolerance in wheat. *Electronic Journal of Crop Production*. Retrieved. 2012, from http://www.sid.ir/fa/VEWSSID/J_pdf/48613910107.pdf
12. Gholabadi, M., Arzani, A. & Mirmohammadi Meybodi, S. (2008). Genetic analysis of morphological traits in durum wheat through the generation mean analysis in stress and non-stress. *Seed and Plant Production Journal*, 24, 99-116. (in Farsi)
13. Gholparvar, A., Majidi Haravan, E., Darvish, F., Rezaee, A. & Ghasemi Pirbalooti, A. (2004). Genetic analysis of morphophysiological traits in wheat under drought conditions. *Pajouhesh-va-Sazandegi*, 17, 90-95. (in Farsi)
14. Goldringer, I., Brabant, P. & Gallais, A. (1997). Estimation of additive and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled-haploid lines of wheat. *Heredity*, 79, 60-71.
15. Hallauer, A., Carena, M. & Miranda Filho, J. (2010). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer.
16. Iqbal, S., Shahzad Ahmad, M., Farooq, J., Ahmad, S., Ilyas, M., Hossain Shah, A. & Hasan, L. (2011). Genetic model analysis on seedling and maturity traits in wheat under rainfed conditions. *Research Article*, 5, 486-496.
17. Kamali, M., Hoseinzade, A. & Zeinali Khanghah, H. (2013). Inheritance of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 44, 317-326. (in Farsi)
18. Liu, C., Yang, Z. & Hu, Y.-G. (2015). Drought resistance of wheat alien chromosome addition lines evaluated by membership function value based on multiple traits and drought resistance index of grain yield. *Field Crops Research*, 179, 103-112.
19. Maydup, M., Antronietta, M., Graciano, C., Guiamet, J. & Tambussi, E. (2014). The contribution of the awns of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to grain filling: Responses to water deficit and the effects of awns on ear temperature and hydraulic conductance. *Field Crops Research*, 167, 102-111.
20. Mitra, J. (2001). Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. *Current science*, 80, 758-763.
21. Mohammadi, S. (2014). The relationship between yield and its components in bread wheat under irrigation and terminal drought stress using multivariate statistical methods. *Journal of Agricultural Research in Iran*, 12, 99-109. (in Farsi)
22. Mostafavi, Kh., Hosseinzadeh, A. H. & Zeinali Khaneghah, H. (2005). Genetic Analysis of Yield and Correlated Traits in Bread Wheat. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 36, 187-197. (in Farsi)
23. Narjesi, V., Zeinali Khanghah, H. & Zali, A. (2007). Examine the relationship between genetic some important agronomic traits in soybean yield through multivariate statistical methods. *Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 11, 227-236. (in Farsi)

24. Ruostaeae, M. (2000). Study on Agronomic traits for increasing grain yield of wheat in cold dryland areas. *Seed and Plant Production Journal*, 16, 285-299. (in Farsi)
25. Saeidi, G., Rezaee, A., Abasi, A. & Farokhi, E. (2009). General and Specific Combining Ability for Agronomic and Seed Quality Traits in some Inbred Lines of Sunflower. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 40, 105-113. (in Farsi)
26. Taleei, A. & Beigi, A. (1996). The study of combining ability and heterosis in wheat hybridization method Diallel. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 1, 67-75. (in Farsi)
27. Toosi mojarad, M. & Ghanadha, M. (2008). Diallel analysis to estimate genetic parameters associated with traits of plant height in both normal and drought conditions. *Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 12, 143-155. (in Farsi)
28. Trethowan, R. & Reynolds, M. (2007). Drought Resistance: Genetic approaches for improving productivity under stress. *Wheat Production in Stressed Environments*. (pp.289-299) Springer Science.
29. Ul Allah, S., Salam Khan, A., Sadique, A. & Sadique, S. (2010). Gene Action Analysis of Yield and Yield Related Traits in Spring Wheat (*Triticum aestivum*). *International journal of agriculture and biology*, 12, 125-128.
30. Zhang, Y., Zhang, Y., Wang, Z. & Wang, Z. (2011). Characteristics of canopy structure and contributions of non-leaf organs to yield in winter wheat under different irrigated conditions. *Field Crops Research*, 123, 187-195.

Archive of SID