

نحوه عمل ژن و وراثت پذیری شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا^۱

حسن امیری اوغان^۱، محمد مقدم^۲، محمدرضا احمدی^۲، سید جعفر داوری^۳

۱، ۳، اعضاء هیات علمی بخش تحقیقات دانه‌های روغنی، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج

۲، استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، ۴، کارشناس ارشد زراعت، دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه

تاریخ پذیرش مقاله ۸۲/۱/۲۷

خلاصه

نحوه عمل ژن و وراثت‌پذیری عملکرد و شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا، با استفاده از طرح تلاقی‌های دی آلل مطالعه شد. تعداد ۲۸ ژنوتیپ متشکل از ۲۱ دورگ نسل F_۲ و هفت والد تحت دو رژیم آبیاری (تنش و بدون تنش رطوبتی در گیاه) مورد ارزیابی قرار گرفتند. واریانس ژنوتیپ‌ها برای صفات از نظر آماری معنی‌دار بود، بنابراین تنوع ژنتیکی بالایی در بین ژنوتیپ‌ها وجود داشت. تجزیه دی آلل هر دو عمل افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها را در کنترل عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی و نیز در کلیه شاخص‌ها بجز شاخص پاسخ به خشکی نشان داد. نتایج مبین وجود هتروزیس برای عملکرد دانه و کلیه شاخص‌ها بجز شاخص تحمل بود. وراثت‌پذیری عمومی بالای برای صفات مورد بررسی تعیین گردید. حال آنکه وراثت‌پذیری خصوصی صفات از کم تا زیاد متغیر بود. از میان شاخص‌ها، تنها دو شاخص پاسخ به خشکی^۲ و متوسط بهره‌وری^۳ از وراثت‌پذیری خصوصی بالایی به ترتیب معادل ۹۶/۵۸ و ۶۸/۰۱ درصد برخوردار بودند. میانگین درجه غالبیت و تحلیل اجزای واریانس، اثر فوق غالبیت و در نتیجه اهمیت بیشتر غالبیت ژنی را در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و اغلب شاخص‌ها نشان داد، ولی به علت انحراف از فرضیات مدل، به نظر می‌رسد که این فوق غالبیت از نوع کاذب باشد. همچنین والدهای مورد مطالعه از نظر عملکرد دانه و اغلب شاخص‌ها دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب بودند. کلیه شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی بجز شاخص پاسخ به خشکی دارای همبستگی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه در شرایط مطلوب بودند. در حالیکه در شرایط تنش عملکرد دانه تنها با شاخص‌های تحمل به تنش و متوسط بهره‌وری همبستگی مثبت و معنی‌دار نشان داد. شاخص متوسط بهره‌وری به علت داشتن تنوع ژنتیکی بالا، قابلیت توارث زیاد و نیز همبستگی معنی‌دار با عملکرد دانه برای گزینش ارقام متحمل به تنش خشکی مناسب به نظر می‌آید.

واژه‌های کلیدی: کلزا، شاخص، تنش خشکی، عمل ژن، وراثت‌پذیری

مقدمه

سایر عوامل باعث توجه بیشتر به مطالعه اثرات تنش خشکی و انتخاب ارقام مقاوم به خشکی شده است (۱).

کلزا اصولاً به هنگام جوانه‌زنی و نیز در مرحله گلدهی و رشد خورجین‌ها به خشکی حساس است (۲۸). حساس‌ترین زمان برای آبیاری، مرحله گلدهی و اوایل خورجین‌بندی است (۲۵). براون و همکاران (۱۹۹۶) با مطالعه جمعیت‌های F_۱ و F_۲

خشکی و تنش ناشی از آن از معمول‌ترین تنش‌های محیطی است که تقریباً تولیدات زراعی را در ۲۵ درصد از زمین‌های کشاورزی جهان محدود می‌کند (۳). ایران با متوسط نزولات آسمانی ۲۴۰ میلی‌متر در زمره مناطق خشک جهان طبقه‌بندی می‌گردد. بالا بودن مقدار تبخیر و تعرق، محدودیت منابع آبی و

2. DRI
3. MP

مکاتبه کننده: حسن امیری اوغان
۱. کلزا لغت خارجی است، معادل آن در فارسی منداب می‌باشد.

شاخص پاسخ به خشکی را پیشنهاد نمودند که ارزش مثبت آن نشانگر تحمل به خشکی بوده و مستقل از اثرات عملکرد بالقوه و تاریخ گلدهی است. صبا و همکاران (۱۳۷۹) اظهار داشتند که شاخص برتری استاندارد و نیز شاخص تحمل به تنش به علت داشتن وراثت‌پذیری خصوصی متوسط و توانایی‌گزينش ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در هر دو محیط تنش و عدم وجود تنش می‌توانند معیارهای تحمل به خشکی مناسبی در برنامه‌های اصلاح نباتات کاربردی باشند.

تاکید این مطلب ضروری است که اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها جهت کنترل ژنتیکی صفت مورد نظر با توجه به نوع مواد آزمایشی، طرح تلاقی مورد استفاده و محیط آزمایش متغیر می‌باشد. بنابراین شناخت دقیق ساختار ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد این گیاه و قابلیت توارث آنها موجب تسهیل گزينش و موفقیت برنامه‌های به‌نژادی برای بهبود مقاومت به تنش خشکی می‌گردد. مطالعه حاضر اطلاعاتی را پیرامون تنوع ژنتیکی، اثر و نوع عمل ژن‌ها و نحوه وراثت و سایر پارامترهای ژنتیکی مربوط به این صفات فراهم می‌کند.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق، تعداد ۲۱ نتاج نسل F_2 حاصل از تلاقی هفت رقم کلزا با عملکردهای بالا، دامنه وسیعی از تحمل به تنش خشکی و منشاءهای متفاوت، به نام‌های:

A.W, Ceres, Cobra, D.R, Tower, Yantar, Regent در قالب یک طرح اسپلیت پلات بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. رژیم آبیاری در دو سطح مطلوب و تنش خشکی به عنوان کرت اصلی، و ۲۸ ژنوتیپ متشکل از والدین تلاقی و دورگ‌های F_2 به عنوان کرت‌های فرعی منظور شدند. آزمایش در مزرعه تحقیقاتی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج در سال زراعی ۷۸-۷۷ در زمینی که در سال قبل آیش بود، اجرا شد. متوسط بارندگی و دمای منطقه کرج بر اساس آمار ۳۵ ساله به ترتیب ۲۴۲ میلی‌متر و ۱۳/۵ درجه سانتی‌گراد می‌باشد. داده‌های هواشناسی موجود در جدول ۱ بیانگر وضعیت آب و هوایی کرج در زمان اعمال تنش است.

درکلزای بهاره طی مکان و سال‌های مختلف، اظهار داشتند که عملکرد دانه دارای وراثت‌پذیری خصوصی پایینی است. مقادیر کم وراثت‌پذیری عمدتاً ناشی از بزرگ بودن اثر متقابل ژنوتیپ و محیط بود تا برتری اثرات غالبیت نسبت به اثرات افزایشی. ریچاردز (۱۹۷۸) وراثت‌پذیری عمومی نسبتاً بالایی برای عملکرد دانه در هر دو گونه کلزا و شلغم روغنی در شرایط خشکی برآورد کرد. گزارش‌های متفاوتی برای کنترل ژنتیکی عملکرد دانه شده است. بررسی‌های داهون و همکاران (۱۹۸۲) حاکی از وجود اثرات غیر افزایشی ژن‌ها می‌باشد. در حالیکه مهرترا و همکاران (۱۹۷۸) نشان دادند که عملکرد دانه در کنترل اثرات افزایشی ژن است. سینگ و یاداو (۱۹۸۰) نیز اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها را در شکل‌گیری این صفت تعیین‌کننده می‌دانند. لفورت باسون (۱۹۸۱) نیز سهم اثرات افزایشی را بیشتر از غیر افزایشی بیان می‌کند.

شاخص‌های متفاوتی جهت گزينش ژنوتیپ‌ها بر اساس تظاهر آنها در محیط‌های با شرایط دشوار و عادی ارائه شده است. برای تعیین تحمل نسبی تنش در ژنوتیپ‌های مورد استفاده، از شاخص حساسیت به تنش که توسط فیشر و مورر (۱۹۷۸) ارائه شده استفاده می‌شود. هر چه مقدار این شاخص کوچکتر باشد، میزان مقاومت به خشکی بیشتر است. انتخاب بر اساس این شاخص سبب گزينش ژنوتیپ‌هایی با عملکرد پایین در شرایط مطلوب ولی عملکرد بالا در شرایط تنش می‌شود. روزیل و هامبلین (۱۹۸۱) شاخص تحمل را به صورت اختلاف عملکرد در شرایط تنش و شرایط مطلوب و همچنین شاخص بهره‌وری متوسط را به صورت میانگین عملکرد هر دو محیط پیشنهاد نمودند. مقادیر بالای شاخص تحمل نمایانگر حساسیت بیشتر به تنش خشکی بوده و هر چه مقادیر این شاخص پایین‌تر باشد، مطلوب‌تر خواهد بود.

فرناندز (۱۹۹۶) شاخص میانگین هندسی بهره‌وری و شاخص تحمل به تنش را پیشنهاد نمود تا جهت شناسایی ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا تحت هر دو شرایط تنش و مطلوب مورد استفاده قرار گیرد. مقدار بالای شاخص تحمل به تنش برای یک ژنوتیپ، بیانگر تحمل به خشکی بالاتر و عملکرد بالقوه بیشتر آن ژنوتیپ می‌باشد. بدینگر و همکاران (۱۹۸۷) نیز

Y_p : عملکرد بالقوه هر ژنوتیپ تحت شرایط مطلوب،

$$\text{شدت تنش خشکی } (SI = 1 - \bar{Y}_s / \bar{Y}_p)$$

که در آن: \bar{Y}_s و \bar{Y}_p به ترتیب میانگین عملکرد تمامی

ژنوتیپ‌ها تحت شرایط خشکی و مطلوب است.

Y_A : تخمین عملکرد از طریق رگرسیون تحت شرایط تنش،

Y_{ES} : عملکرد واقعی تحت شرایط تنش،

SES : اشتباه استاندارد رگرسیون چند متغیره.

به منظور نادیده گرفتن عملکرد اینبردها در محاسبه قابلیت‌های ترکیب و در نتیجه برآورد نا اریب واریانس‌های ترکیب‌پذیری در گیاهانی مثل کلزا که عملکرد اینبردها خیلی متفاوت از عملکرد هیبریدها است (۶)، از روش سوم گاردنر و ابرهارت (۱۹۶۶) استفاده شد. مقادیر واریانس‌های افزایشی و غالبیت با استفاده از روابط زیر محاسبه شدند (۴، ۱۵):

$$\sigma^2_A = [4/(1+F)] \sigma^2_{gca}$$

$$\sigma^2_D = [4(1+F)^2] \sigma^2_{sca}$$

که در آن σ^2_{gca} و σ^2_{sca} به ترتیب واریانس قابلیت ترکیب عمومی و خصوصی و F ضریب همخوانی است. در پژوهش حاضر به دلیل استفاده از جمعیت‌های متنوع F_2 ، مقدار F معادل ۰.۵ در نظر گرفته شد. مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات نیز به ترتیب از فرمول‌های زیر به دست آمد (۱۵):

$$h^2_B = (\sigma^2_A + \sigma^2_D) / (\sigma^2_A + \sigma^2_D + M'e)$$

$$h^2_N = \sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_D + M'e)$$

که $M'e$ میانگین مربعات اشتباه آزمایشی تقسیم بر تعداد تکرار است.

همچنین جهت محاسبه عمل زُن از نسبت واریانس GCA به SCA (فاکتور F') استفاده شد.

میانگین درجه غالبیت صفات نیز از رابطه زیر محاسبه شد:

$$\hat{a} = (2\sigma^2_D / \sigma^2_A)^{0.5}$$

والدین مورد استفاده در این تحقیق هموزیگوت بودند. هرچند کلزا یک گونه پلی پلوئید است ولی دارای تفکیک کروموزومی دیپلوئید می‌باشد (۲۰). برای بررسی صحت مدل و فرض عدم وجود اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی از روش تجزیه واریانس $W_T - V_T$ استفاده گردید (۱۷). محاسبه ضریب

جدول ۱- داده‌های هواشناسی کرج از فروردین تا تیر ماه ۱۳۷۸

ماه	دما ($^{\circ}C$)	رطوبت نسبی (%)	تبخیر روزانه (mm)	بارندگی روزانه (mm)
فروردین	۱۱/۹	۴۴/۴	۴۱/۳	۱۱/۸
اردیبهشت	۱۸/۷	۴۲/۰	۵۴/۸	۵/۰
خرداد	۲۴/۹	۳۱/۷	۸۱/۵	۰
تیر	۲۵/۵	۴۱/۷	۷۴/۹	۹/۱

منبع: ایستگاه سینوپتیک کرج

عملیات تهیه زمین شامل شخم، دیسک و کوددهی به میزان ۳۰۰ کیلوگرم اوره در هکتار و ۱۵۰ کیلوگرم فسفات آمونیوم با توجه به آزمایش خاک بود. کشت در هفتم مهر ماه سال ۱۳۷۸ به صورت هیرم‌کاری انجام شد. هر کرت فرعی متشکل از ۳ ردیف ۳ متری به فاصله ردیف‌های ۵۰ سانتی‌متر بود. کلیه مدیریت‌های زراعی به نحو مطلوب انجام شد. علف‌های هرز با دست وجین شدند. آبیاری به صورت نشتی و با کمک سیفون انجام شد. در شرایط مطلوب، آبیاری طی پنج نوبت به ترتیب در مراحل کاشت، روزت، شروع گلدهی، تشکیل خورجین و توسعه دانه انجام گردید. در شرایط تنش گیاهان از مرحله شروع تشکیل خورجین به بعد در معرض تنش خشکی قرار گرفتند. به منظور اعمال تنش، در بین بلوک‌ها دو کانال اصلی آب یکی برای آبیاری و دیگری برای جمع‌آوری زه آب طراحی گردید، بطوریکه هر کرت اصلی مستقل از سایر کرت‌ها آبیاری شد. محصول دانه ۱۰۰ بوته رقابت‌کننده با برداشت سطحی معادل ۲/۵ متر مربع از هر کرت فرعی برای تعیین عملکرد دانه بر حسب تن در هکتار به کار گرفته شد. از داده‌های عملکردی، شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی با استفاده از فرمول‌ها و روابط زیر محاسبه شدند (۵، ۱۲، ۱۳، ۳۱).

$$SSI = (1 - Y_s / Y_p) / SI$$

$$TOL = Y_p - Y_s$$

$$MP = (Y_s + Y_p) / 2$$

$$GMP = \sqrt{(Y_p \cdot Y_s)}$$

$$STI = (Y_p)(Y_s) / (\bar{Y}_p)^2$$

$$DSI = (Y_p - Y_s) / Y_p$$

$$DRI = (Y_A - Y_{ES}) / SES$$

در روابط فوق:

Y_s : عملکرد بالقوه هر ژنوتیپ تحت شرایط تنش محیطی،

تجزیه دی آلل به روش سوم گاردنر و ابرهات

الف: عملکرد دانه

تجزیه دی آلل به روش سوم گاردنر و ابرهات (جدول ۳) برای عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی نشان داد که تفاوت بین ژنوتیپ‌ها، بین دورگ‌ها و نیز بین والد‌ها در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشد. واریانس ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای آن در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار گردید. این موضوع نشان دهنده اهمیت توام واریانس ژنتیکی افزایشی و غیر افزایشی در کنترل عملکرد دانه است. با توجه به نسبت واریانس GCA به SCA و بالعکس، چنین برمی‌آید که در هر دو شرایط آزمایش، برای عملکرد دانه هر دو اثر افزایشی و غیر افزایشی تقریباً به یک اندازه مهم بودند. همچنین میانگین مربعات والد‌ها در برابر دورگ‌ها در شرایط تنش و بدون تنش برای عملکرد دانه بسیار معنی‌دار بود.

جدول ۳- تجزیه دی آلل به روش سوم گاردنر و ابرهات برای

عملکرد دانه تحت دو شرایط محیطی در کلزا

شرایط تنش		شرایط مطلوب		منابع تغییر
MS	df ^a	MS	df ^a	
۰/۰۰۵ ^{ns}	۱	۰/۰۰۱ ^{ns}	۱	تکرار
۰/۱۲۵ ^{**}	۲۰	۰/۱۱۶ ^{**}	۱۴	ژنوتیپ
۰/۰۸۱ ^{**}	۱۴	۰/۱۲۴ ^{**}	۹	دورگ‌ها
۰/۱۴۹ ^{**}	۵	۰/۰۸۸ ^{**}	۴	GCA
۰/۰۴۴ ^{**}	۹	۰/۱۵۴ ^{**}	۵	SCA
۰/۲۵۹ ^{**}	۵	۰/۱۱۷ ^{**}	۴	والدین
۰/۰۶۵ ^{**}	۱	۰/۰۳۹ ^{**}	۱	دورگ‌ها در مقابل والد‌ها
۰/۰۰۷	۲۰	۰/۰۰۱	۱۴	اشتباه
۳/۳۸۶	-	۰/۵۷۱	-	F ^۳

۱- شامل ۵ والد و ۱۰ نتاج ۲- شامل ۶ والد و ۱۵ نتاج

*, **, *: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪

ns: غیر معنی‌دار

۳- فاکتور F از تقسیم میانگین مربعات GCA به میانگین مربعات SCA به دست آمد.

ب: شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی

تفاوت بین ژنوتیپ‌ها برای کلیه شاخص‌ها در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۴). بنابراین والدین و تلاقی‌های حاصل از آنها از نظر ژنتیکی متفاوت بودند و امکان بررسی

همبستگی فنوتیپی بین صفات در جامعه هیبریدها از طریق تشکیل جداول تجزیه واریانس و کواریانس صورت گرفت. برای برآورد اجزاء واریانس ژنتیکی از روش جینکز و هیمن (۱۸) استفاده شد.

نتایج

آزمون معتبر بودن فرضیات

ژنوتیپ گیاهان F₂ به علت تفرق صفات متفاوت است، بنابراین شاید تصور تکرار برای این نسل صحیح به نظر نرسد. اما از آنجا که هر تکرار نمونه تصادفی از جمعیت مورد مطالعه می‌باشد، و از طرف دیگر تجزیه واریانس روی میانگین‌ها صورت می‌پذیرد، هر تکرار دامنه تغییرات کلی صفات را شامل شده و مفهوم پیدا می‌نماید.

در جدول ۲ معنی‌دار شدن آماره W_T-V_T که به منزله وجود اثرات اپیستازی است (۱۷)، برای عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی معنی‌دار شد. برای تمامی شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی به جز شاخص تحمل (TOL) نیز آماره W_T-V_T معنی‌دار بود. بنابراین بر اساس پیشنهاد جینکز (۱۹۵۴) برای چنین مواردی برخی ارقام از آزمایشات حذف و محاسبات آماری بر روی بقیه ژنوتیپ‌ها انجام گرفت.

جدول ۲- نتایج آزمون W_T-V_T برای عملکرد دانه (تن / هکتار) و

شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا

صفت	W _T -V _T	
	والد(های) حذف شده	قبل از حذف والد‌ها بعد از حذف والد‌ها
عملکرد دانه (N)	۰/۰۰۱ ۳۸ ^{ns}	۰/۰۰ ۴۸۹ ^{**}
عملکرد دانه (S)	۰/۰۰۲ ۲۲ ^{ns}	۰/۰۰ ۳۵۷ [*]
TOL	---	۰/۰۰۰ ۴۷ ^{ns}
SSI	۰/۰۰ ۱۵ ^{ns}	۰/۰۰ ۲۷ [*]
STI	۰/۰۰۰۰ ۵۷ ^{ns}	۰/۰۰۰۰ ۷ ^{**}
DSI	۰/۰۰۰۰۰۰ ۶ ^{ns}	۰/۰۰۰۰۰ *
MP	۰/۰۰۰ ۴ ^{ns}	۰/۰۰ ۲۹۴ ^{**}
GMP	۰/۰۰۰۰ ۹ ^{ns}	۰/۰۰ ۲۸۱ ^{**}
DRI	۰/۱۳۹۱ ^{ns}	۰/۲۹۱ ^{**}

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪

ns: غیر معنی‌دار

N و S: به ترتیب بیانگر محیط‌های مطلوب و تنش است.

تمامی شاخص‌ها بجز شاخص تحمل (TOL) در سطوح احتمال ۵ تا ۱ درصد معنی‌دار گردید.

برآورد وراثت‌پذیری صفات

تجزیه واریانس فنوتیپی به اجزای ژنوتیپی (واریانس افزایشی و غالبیت) و محیطی برای کلیه صفات مورد اندازه‌گیری انجام گرفت (جدول ۵). برای عملکرد دانه (شرایط مطلوب) و نیز کلیه شاخص‌ها بجز شاخص پاسخ به خشکی (DRI) و متوسط بهره‌وری (MP) سهم واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود. مقدار وراثت‌پذیری عمومی صفات بالا برآورد شد. می‌توان اظهار داشت که واریانس محیطی در این بررسی نسبتاً کم بوده است. درصد وراثت‌پذیری خصوصی به طور کلی برای صفات

کامل‌تر و شناسایی جزئیات این تفاوت‌های ژنتیکی وجود داشت. میانگین مربعات قابلیت ترکیب عمومی برای کلیه شاخص‌ها در سطح احتمال ۱ درصد و قابلیت ترکیب خصوصی شاخص پاسخ به خشکی (DRI) غیر معنی‌دار و در مورد بقیه شاخص‌ها در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. مقایسه میانگین مربعات GCA نسبت به میانگین مربعات SCA (جدول ۴) نشان داد که تمام شاخص‌ها بجز DRI از نظر ژنتیکی توسط هر دو نوع اثر افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها ولی با سهم نسبتاً بیشتر اثرات غیر افزایشی کنترل شدند. شاخص DRI عمدتاً تحت کنترل عمل افزایشی ژن‌ها بود. همچنین واریانس والد‌ها در برابر دورگ‌ها که آزمون‌ی برای وجود هتروزیس متوسط است، برای

جدول ۴- تجزیه دی آلل به روش سوم گاردنر و ابرهات برای شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا

MS			MS				MS		منابع تغییر	
DRI	GMP	MP	df	DSI	STI	SSI	df	TOL	df	
۰/۰۵۶	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۱۵	۱	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۵	۱	۰/۰۰۰۵	۱	تکرار
۰/۰۸۶**	۰/۰۶۹**	۰/۰۲۵**	۹	۰/۰۰۳**	۰/۰۱**	۰/۱۴۵**	۲۰	۰/۰۷۸**	۲۷	ژنوتیپ
۱/۰۲۱**	۰/۰۶۱**	۰/۰۳۲**	۵	۰/۰۰۳**	۰/۰۱**	۰/۱۴۴**	۱۴	۰/۰۸۴**	۲۰	دورگ‌ها
۱/۶۶**	۰/۰۳۵**	۰/۰۴۲**	۳	۰/۰۰۵**	۰/۰۱**	۰/۱۹۶**	۵	۰/۱۳۱**	۶	GCA
۰/۰۵ ^{ns}	۰/۰۹۹**	۰/۰۱۵**	۲	۰/۰۰۳**	۰/۰۱**	۰/۱۱۵**	۹	۰/۰۶۵**	۱۴	SCA
۰/۴۵۹**	۰/۰۹۴**	۰/۰۱۶**	۳	۰/۰۰۴**	۰/۰۱۲**	۰/۱۷**	۵	۰/۰۷**	۶	والدین
۱/۲۵**	۰/۰۴**	۰/۰۱۴*	۱	۰/۰۰۱**	۰/۰۰۳**	۰/۰۴**	۱	۰/۰۰	۱	دورگ‌ها در مقابل والد‌ها
۰/۰۱۵	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱۵	۹	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۳	۲۰	۰/۰۰۱	۲۷	اشتباه
۳۳/۳۶	۰/۳۵۴	۲/۸۶۷	-	۱/۶۶۷	۱	۱/۷۰۴	-	۲/۰۱۵	-	F ^۴

۱- شامل ۷ والد و ۲۱ نتاج ۲- شامل ۶ والد و ۱۵ نتاج ۳- شامل ۴ والد و ۶ نتاج

ns: غیر معنی‌دار

*, **, * : به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪

۴- فاکتور F از تقسیم میانگین مربعات GCA به میانگین مربعات SCA به دست می‌آید.

جدول ۵- برآورد اجزای واریانس، وراثت‌پذیری و میانگین درجه غالبیت برای صفات مورد مطالعه در کلزا

صفات	واریانس افزایشی		واریانس غالبیت		واریانس خطا		واریانس فنوتیپی		وراثت‌پذیری*		میانگین درجه غالبیت
	مقدار	درصد	مقدار	درصد	مقدار	درصد	مقدار	درصد	عمومی	خصوصی	
عملکرد دانه (N)	۰/۰۷۷	۲۱/۹۷	۰/۲۷۱	۷۷/۶۸	۰/۰۰۱	۰/۳۵	۰/۳۴۹	۱۰۰	۲۱/۹۸	۹۹/۶۶	۲/۶۵
عملکرد دانه (S)	۰/۰۹۵	۵۶/۶۱	۰/۰۶۵	۳۹/۱۱	۰/۰۰۷	۴/۲۸	۰/۱۶۷	۱۰۰	۵۶/۶۲	۹۵/۷۳	۱/۱۷
TOL	۰/۰۶۹	۳۷/۷۵	۰/۱۱۳	۶۱/۶۳	۰/۰۰۱	۰/۶۲	۰/۱۸۳	۱۰۰	۳۷/۷۵	۹۹/۳۹	۱/۸۱
SSI	۰/۱۲۹	۳۸/۸۷	۰/۱۹۹	۶۰/۱۵	۰/۰۰۳	۰/۹۸	۰/۳۳۱	۱۰۰	۳۸/۸۷	۹۹/۰۳	۱/۷۵
STI	۰/۰۰۶	۲۷/۲۳	۰/۰۱۷	۷۱/۵۸	۰/۰۰۰	۱/۱۹	۰/۰۲۴	۱۰۰	۲۷/۲۲	۹۸/۸۱	۲/۳۸
DSI	۰/۰۰۳	۳۸/۰۹	۰/۰۰۵	۶۱/۰۳	۰/۰۰۰	۰/۸۸	۰/۰۰۸	۱۰۰	۳۸/۹۱	۹۹/۰۱	۱/۸۲
MP	۰/۰۵۵	۶۸/۰۱	۰/۰۲۵	۳۰/۱۶	۰/۰۰۱	۱/۸۳	۰/۰۸۱	۱۰۰	۶۸/۰۱	۹۸/۱۸	۰/۹۵
GMP	۰/۰۴۶	۲۰/۶۴	۰/۱۷۴	۷۸/۸۲	۰/۰۰۱	۰/۵۴	۰/۲۲۱	۱۰۰	۲۰/۶۴	۹۹/۴۵	۲/۷۵
DRI	۲/۲۰۵	۹۶/۶۸	۰/۶۰۴	۲/۷۹	۰/۰۱۵	۰/۶۳	۲/۲۸۳	۱۰۰	۹۶/۵۸	۹۹/۳۸	۰/۲۴

*: بر اساس درصد میانگین تیمار

N و S به ترتیب بیانگر محیط‌های مطلوب و تنش است.

یک برآورد گردید. بنابراین والد‌های مورد مطالعه از نظر این صفت دارای آل‌های غالب بیشتری نسبت به آل‌های مغلوب هستند و علامت مثبت پارامتر h^2 مبین اثر افزایشی آل‌های غالب است. محاسبه درجه غالبیت $1/805 = \sqrt{H_1/4D}$ در شرایط مطلوب دلالت بر وجود فوق غالبیت دارد، در حالیکه این مقدار در حالت وجود تنش نزدیک به یک محاسبه شد. لذا مساوی بودن آن با یک بیانگر غالبیت کامل می‌باشد. ضریب همبستگی میانگین والد مشترک هر ردیف با W_T+V_T ، برای عملکرد دانه در شرایط تنش معنی‌دار بود. بنابراین می‌توان گفت که توزیع آل‌های غالب و مغلوب با فنوتیپ والد مشترک همبستگی دارد.

ب: شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی

پارامترهای ژنتیکی محاسبه شده برای هر هفت شاخص مورد بررسی در جدول ۷ درج شده‌اند. برآورد جزء افزایشی D فقط در شاخص پاسخ به خشکی (DIR) و بهره‌وری متوسط (MP) از لحاظ آماری معنی‌دار نشد. تفاوت بین اجزاء غالبیت برای دو شاخص حساسیت به تنش (SSI) و حساسیت به خشکی (DSI) منفی بود که نشان‌دهنده یکسان بودن فراوانی آل‌های غالب و مغلوب در تمام مکان‌های ژنی است. همچنین نسبت $H_2/4H_1$ که معادل مقدار حداکثر آن یا $0/25$ است، مؤید همین نتیجه‌گیری است. این نسبت برای سایر شاخص‌ها با مقدار $0/25$ تفاوت داشت که نشان می‌دهد فراوانی آل‌های غالب و مغلوب مساوی نیست.

محاسبه نسبت $\sqrt{DH_1+1/2F}/\sqrt{DH_1-1/2F}$ نشان داد که

والدهای مورد بررسی از نظر شاخص پاسخ به خشکی دارای آل‌های مغلوب بیشتری نسبت به آل‌های غالب می‌باشند و علامت منفی پارامتر F نیز مبین فراوانی بیشتر آل‌های مغلوب است. مقدار نسبت فوق برای شاخص‌های تحمل، تحمل به تنش (STI)، متوسط بهره‌وری (MP) و میانگین هندسی بهره‌وری (GMP) بیشتر از یک برآورد گردید، بنابراین می‌توان گفت که فراوانی آل‌های غالب بیشتر از مغلوب می‌باشد. مقدار F مثبت نیز اثبات دیگری بر این نتیجه است. میانگین درجه غالبیت برای صفات بزرگتر از یک بدست آمد که دلالت بر وجود فوق غالبیت دارد. ضریب همبستگی میانگین والد مشترک هر ردیف با W_T+V_T برای کلیه شاخص‌ها منفی بود. بنابراین در والدین این شاخص‌ها

مورد مطالعه کم و یا متوسط بود. فقط عملکرد دانه در شرایط تنش و دو شاخص MP و DRI از وراثت‌پذیری خصوصی بالایی برخوردار بودند (به ترتیب $56/62$ ، $68/01$ و $96/58$ درصد). درجه غالبیت برای ژن‌های کنترل کننده شاخص‌های MP و DRI به ترتیب برابر $0/95$ و $0/24$ بود. این مقادیر حاکی از وجود عمل غالبیت ناقص ژن‌ها در کنترل این شاخص‌ها می‌باشد. میانگین درجه غالبیت ژن‌های کنترل کننده سایر صفات بیشتر از یک برآورد شد که مبین عمل فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل آنها می‌باشد.

جدول ۶- برآورد پارامترهای ژنتیکی در روش جینکز و همین

برای عملکرد دانه در دو شرایط محیطی در کلزا

پارامترهای ژنتیکی	عملکرد دانه (t/h)	
	شرایط مطلوب	شرایط تنش
D	$0/21 \pm 0/117$	$0/28 \pm 0/25$
H_1	$0/219 \pm 1/515$	$0/288 \pm 1/224$
H_2	$0/199 \pm 1/406$	$0/25 \pm 0/71$
h^2	$0/134 \pm 0/105$	$0/168 \pm 0/075$
F	$0/099 \pm 0/093$	$0/133 \pm 0/384$
H_1-H_2	$0/109$	$0/314$
$H_2/4H_1$	$0/231$	$0/174$
$(H_1/4D)^{.5}$	$1/805$	$1/008$
$\sqrt{DH_1+1/2F}/\sqrt{DH_1-1/2F}$	$1/245$	$2/219$
Corr. of $Y_T, (W_T+V_T)$	$-0/343^{ns}$	$-0/926^{**}$

** معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪. ns: غیر معنی‌دار

تجزیه جینکز و همین

الف: عملکرد دانه

شاخص‌های آماری و برآورد پارامترهای ژنتیکی برای عملکرد دانه در شرایط تنش و عدم تنش خشکی در جدول ۶ نشان داده شده‌اند. مقدار جزء افزایشی D نسبت به اجزای غالبیت (H_1 و H_2) برای هر دو حالت کمتر بوده است. مقدار مثبت ($H_1 - H_2$) نشان می‌دهد که فراوانی آل‌های غالب و مغلوب در تمام مکان‌های ژنی مساوی نیست. همچنین برآورد کمتر از $0/25$ برای نسبت $H_2/4H_1$ ، اثبات دیگری بر این مدعا است. مثبت بودن مقدار F در این جدول حاکی از فراوانی بیشتر آل‌های غالب نسبت به مغلوب می‌باشد. نسبت $\sqrt{DH_1+1/2F}/\sqrt{DH_1-1/2F}$ نیز در هر دو حالت بزرگتر از

جدول ۷ - برآورد پارامترهای ژنتیکی در روش جینکز و هیمن برای شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا

پارامترهای ژنتیکی	شاخص‌ها						
	TOL	SSI	STI	DSI	MP	GMP	DRI
D	۰/۰۶۹ ± ۰/۰۱۱	۰/۱۶۶ ± ۰/۰۱۹	۰/۰۱۱ ± ۰/۰۰۱	۰/۰۳۸ ± ۰/۰۰۴	۰/۰۱۴۲ ± ۰/۰۱۱	۰/۰۹۲۵ ± ۰/۰۰۴	۰/۴۴۵ ± ۰/۲۷
H ₁	۰/۸۷۳ ± ۰/۱۹	۱/۰۸۹ ± ۰/۲۳	۰/۰۹۸ ± ۰/۰۱۱	۰/۰۲۵ ± ۰/۰۰۴	۰/۳۶۷ ± ۰/۱۳۱	۰/۵۹۶ ± ۰/۰۵۷	۹/۱۴۷ ± ۲/۴
H ₂	۰/۷۶۴ ± ۰/۰۹۶	۱/۰۹۴ ± ۰/۱۸۱	۰/۰۹۵ ± ۰/۰۱	۰/۰۲۵ ± ۰/۰۰۴	۰/۲۷۸ ± ۰/۱۲۱	۰/۵۹۴ ± ۰/۰۵۳	۶/۸۶۶ ± ۲/۲۳
h ²	---	۰/۰۵۹ ± ۰/۱۲۱	۰/۰۰۴۳ ± ۰/۰۰۷	۰/۰۰۱۳ ± ۰/۰۰۲	۰/۰۳۴ ± ۰/۰۰۸۱	۰/۱۳۷ ± ۰/۰۳۶	۴/۵۳۹ ± ۱/۵۱
F	۰/۰۲۷ ± ۰/۰۵۴	-۰/۰۳۸ ± ۰/۰۹۶	۰/۰۰۴۵ ± ۰/۰۰۵	-۰/۰۰۰۸ ± ۰/۰۰۲	۰/۰۲۲ ± ۰/۰۵۵	۰/۰۲۶ ± ۰/۰۲۴	-۰/۵۶۸ ± ۱/۰۳
H ₁ -H ₂	۰/۱۸	-۰/۰۰۵۱	۰/۰۰۲۴	-۰/۰۰۰۱۲	۰/۰۸۹	۰/۰۰۱۶	۲/۲۸۱
H ₂ /4H ₁	۰/۲۱۸	۰/۲۵۱	۰/۲۴۳	۰/۲۵۱	۰/۱۸۹	۰/۲۴۹	۰/۱۸۷
(H ₁ /4D) ^{1/5}	۱/۷۸	۱/۲۷۹	۱/۴۵۸	۱/۲۷۹	۲/۵۳۹	۱/۲۶۸	۲/۲۶۸
$\sqrt{DH_1 + 1/2 F} / \sqrt{DH_1 - 1/2 F}$	۱/۱۱۵	۰/۹۱۵	۱/۱۴۱	۰/۹۱۳	۱/۳۵۹	۱/۱۲۱	۰/۷۵۴
Corr. of Y _r , (W _r +V _r)	-۰/۳۴۸	-۰/۵۸۱	-۰/۷۵۳	-۰/۵۸۳	-۰/۴۳۴	-۰/۴۳۲	-۰/۲۳۴

ژنتیکی برای عملکرد دانه (۳۰) ارائه گردیده است. همچنین معنی‌دار بودن میانگین مربعات والد‌ها در برابر دورگ‌ها برای عملکرد دانه و کلیه شاخص‌ها بجز شاخص تحمل مبین وجود هتروزیس متوسط می‌باشد (۱۶).

محاسبه میانگین درجه غالبیت برای عملکرد دانه و کلیه شاخص‌ها بجز MP و DRI، حاکی از وجود عمل فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل آنها بود. با توجه به معنی‌دار بودن اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل صفات (جدول ۳ و ۴)، عمل فوق غالبیت می‌تواند از نوع کاذب (Pseudo overdominance) و ناشی از تجمع اثرات غالبیت ناقص یا کامل ژن‌های کنترل‌کننده این صفات و یا ناشی از پیوستگی ژن و یا از عدم توزیع تصادفی ژن‌ها در والدین باشد. نتایج مربوط به عملکرد دانه در ارتباط با وجود اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها مشابه سایر گزارش‌ها (۲۲، ۳۲) است. هرچند که برخی از محققین تنها وجود اثرات افزایشی (۲۴) یا غیر افزایشی (۹) را در کنترل این صفت موثر دانسته‌اند.

چیانگ و اسمیت (۱۹۶۷) معتقدند که سهم نامساوی بوته‌های F₂ در میانگین این نسل ممکن است اثراتی شبیه به اثرات ناشی از فوق غالبیت ژن‌ها ایجاد کند. مول و استوبر (۱۹۷۴) نیز با مقایسه نتایج بسیاری از مطالعات، نتیجه گرفتند که اثر فوق غالبیت ژن در توارث عملکرد دانه و سایر شاخص‌های مرتبط با آن، در گیاهان مهم زراعی نقش نداشته و اکثر نتایج گزارش شده برای غالبیت یا فوق غالبیت احتمالاً از نوع کاذب هستند.

آل‌های افزایشی غالب می‌باشند و علامت جبری پارامتر h² مبین اثر افزایشی آل‌های غالب است.

برآورد همبستگی‌های فنوتیپی بین صفات

همبستگی فنوتیپی عملکرد دانه در شرایط تنش و بدون تنش خشکی با هفت شاخص در جدول ۸ نشان داده شده است. در شرایط تنش عملکرد دانه با شاخص‌های حساسیت به تنش، تحمل، بهره‌وری متوسط و میانگین هندسی بهره‌وری همبستگی مثبت و معنی‌دار نشان داد، در حالی که با شاخص پاسخ به خشکی این همبستگی منفی و معنی‌دار بود. همبستگی مثبت بین عملکرد دانه و کلیه شاخص‌ها بجز شاخص پاسخ به خشکی در شرایط عادی مشاهده گردید. شاخص‌های تحمل، حساسیت به خشکی و پاسخ به خشکی رابطه معنی‌داری با یکدیگر داشتند. شاخص حساسیت به تنش با هر یک از شاخص‌های یاد شده نیز همبستگی مثبت نشان داد. رابطه مثبت و معنی‌دار بین شاخص بهره‌وری متوسط و شاخص میانگین هندسی بهره‌وری و نیز شاخص حساسیت به خشکی با شاخص پاسخ به خشکی بدست آمد. شاخص تحمل به تنش نیز با شاخص‌های بهره‌وری متوسط و میانگین هندسی بهره‌وری همبستگی مثبت داشت.

بحث

تنوع، مبنای همه‌گزینش‌ها می‌باشد. انتخاب ژنوتیپی نیز نیازمند تنوع است. با افزایش تنوع ژنتیکی در یک جامعه، حدود انتخاب چه در حالت طبیعی و چه مصنوعی وسیع‌تر می‌گردد. گزارش‌های مشابه نتایج این آزمایش در زمینه وجود تنوع

جدول ۸ - ضرایب همبستگی فنوتیپی بین عملکرد دانه (تن / هکتار) و شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا

صفات	عملکرد دانه (N)	عملکرد دانه (S)	TOL	SSI	STI	DSI	MP	GMP	DRI
عملکرد دانه (N)	۱								
عملکرد دانه (S)	۰/۶۲۱ **	۱							
TOL	۰/۶۶۲ **	-۰/۱۷۷ ns	۱						
SSI	۰/۵۱۳ *	-۰/۳۵۳ ns	۰/۹۸۱ **	۱					
STI	۰/۹۱۹ **	-۰/۸۷۷ **	۰/۳۱۶ ns	۰/۱۳۸ ns	۱				
DSI	۰/۵۱۳ *	-۰/۳۵۳ ns	۰/۹۸۲ **	۰/۹۷۹ **	۰/۱۳۸ ns	۱			
MP	۰/۹۲۷ **	۰/۸۷ **	۰/۳۳۲ ns	۰/۱۵۴ ns	۰/۹۹۹ **	۰/۱۵۴ ns	۱		
GMP	۰/۹۱۳ **	۰/۸۸۷ **	۰/۲۹۸ ns	۰/۱۱۹ ns	۰/۹۹۸ **	۰/۱۱۸ ns	۰/۹۹۹ **	۱	
DRI	۰/۰۹۴ ns	-۰/۷۲۱ ns	۰/۸۰۶ **	۰/۸۹۹ **	-۰/۳۰۱ ns	۰/۸۸۹ **	-۰/۲۸۶ ns	-۰/۳۲ ns	۱

N و S به ترتیب بیانگر محیط‌های مطلوب و تنش است. *، ** : به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪
n: غیر معنی‌دار

فالكونر (۱۹۸۳) معتقد است که در صورت نبودن تعادل در پیوستگی ژن‌ها، اثر غالبیت باعث آریبی در وراثت‌پذیری می‌گردد. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی صفات می‌تواند به علت بیشتر بودن سهم اثرات غیر افزایشی نسبت به افزایشی باشد. چنین برآوردهایی نیز توسط داهون و همکاران (۱۹۸۲) و لبانا و جندل (۱۹۸۲) برای صفات پیچیده‌ای مانند عملکرد دانه گزارش شده است. از میان شاخص‌ها، تنها دو شاخص DRI و MP از وراثت‌پذیری خصوصی بالایی به ترتیب ۹۶/۵۸ و ۶۸/۰۱ برخوردار بودند.

بررسی‌های همبستگی نیز نشان داد که شاخص حساسیت به تنش همبستگی فنوتیپی مثبت و معنی‌داری با عملکرد دانه در شرایط عادی داشت. چنین مشاهداتی توسط فیشر و مورر (۱۹۷۸) و نتایج مغایری با این مشاهدات برای شاخص مذکور گزارش شده است (۱۰، ۲۱). نبودن همبستگی میان عملکرد دانه در شرایط مطلوب و شاخص پاسخ خشکی نشان می‌دهد که احتمالاً از طریق گزینش برای هر دو صفت، می‌توان سطح بالایی از مقاومت به خشکی و عملکرد بالقوه را در ارقام کلزا بدست آورد. همچنین وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه در هر دو محیط آزمایش نشان می‌دهد که عملکرد در شرایط عادی می‌تواند بیانگر وضعیت ارقام در شرایط وجود تنش باشد.

فوق غالبیت را تنها می‌توان در جوامع در حال تعادل از نظر پیوستگی ژن‌ها و یا در سطح یک مکان ژنی مطالعه نمود (۱۱). وقوع فوق غالبیت می‌تواند ناشی از ژن‌های با غالبیت ناقص با قطعات کروموزومی در حالت دفع (ناجفت) باشد. همچنین از پیوستگی ژن‌های غالب مطلوب و مغلوب نامطلوب در حالت ناجفت و یا از عدم توزیع تصادفی ژن‌ها در والدین نوعی فوق غالبیت کاذب به دست می‌آید (۱۱، ۱۹). در این مطالعه و اکثر مطالعات مشابه، واحد تفرق صفات مکان‌های ژنی منفرد نیستند، بلکه قطعات کروموزومی می‌باشند. هرچند در این آزمایش امکان تمایز بین فوق غالبیت حقیقی و کاذب وجود نداشته است ولی به طور کلی با توجه به وجود اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار می‌توان استنباط نمود که هر دو اثر در توارث عملکرد و کلیه شاخص‌ها بجز شاخص پاسخ به خشکی موثر بوده‌اند. لذا یکی از روش‌های به‌نژادی برای مقاومت به خشکی را می‌توان دورگ‌گیری و انتخاب در نسل‌های تفرق صفات پیشنهاد نمود.

با توجه به جدول ۵، وراثت‌پذیری عمومی صفات به طور کلی بالا برآورد گردید. این موضوع می‌تواند ناشی از شرایط کنترل شده آزمایش باشد و به علت انجام آزمایش در یک سال، احتمالاً بخشی از واریانس ژنتیکی مربوط به واریانس اثر متقابل ژنوتیپ × محیط می‌باشد. همچنین پیوستگی ژن‌ها نیز بخشی از تفاوت در برآورد قابلیت توارث صفات را توجیه می‌نماید.

خشکی با عملکرد دانه همبستگی نداشت. بنابراین در این آزمایش، شاخص متوسط بهره‌وری شاخص مناسبی برای گزینش ارقام و لاین‌های متحمل به تنش خشکی به نظر می‌آید، ولی نتایج به دست آمده به علت ثابت بودن رقم‌ها قابل تعمیم به سایر ژنوتیپ‌ها نیست و تنها در رابطه با ارقام مورد آزمایش صادق می‌باشد.

سپاسگزاری

در طول اجرای آزمایش، از مشاورت و راهنمایی‌های ارزشمند آقایان دکتر مصطفی ولیزاده و دکتر محمدرضا شکیبیا و نیز در تهیه مقاله از کمک‌های ارزنده آقای دکتر عبدالرشید بهره‌مند بودیم، بنابراین از این همکاری‌ها کمال تشکر و قدردانی را داریم.

در شرایط تنش نیز عملکرد دانه تنها با شاخص‌های تحمل به تنش خشکی و متوسط بهره‌وری همبستگی مثبت و معنی‌دار نشان داد.

نتیجه‌گیری

۱- با توجه به وجود عمل افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل عملکرد دانه و اکثر شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی در کلزا، بهتر است از میانگین آزمایش‌های S_1 ، S_2 و نیمه‌خواهری برای ارزیابی والدین نسبت به تحمل به خشکی استفاده کرد. مطالعات پاتل و همکاران (۱۹۹۱)، تامپسون و هاکس (۱۹۸۶) نیز موید این نتایج می‌باشند.

۲- کلیه شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی وراثت‌پذیر بودند. با وجود این، وراثت‌پذیری خصوصی شاخص پاسخ به خشکی و شاخص متوسط بهره‌وری بالا بود اما شاخص پاسخ به

REFERENCES

۱. سرمدنیا، غ. ۱۳۷۲. اهمیت تنش‌های محیطی در زراعت. مجموعه مقالات کلیدی اولین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشکده کشاورزی کرج، دانشگاه تهران.
۲. صبا، ج. م. مقدم و م.ع. بزرگ‌زاده. ۱۳۷۹. بررسی توارث معیارهای تحمل خشکی در گندم زمستانه. چکیده مقالات کلیدی ششمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشکده کشاورزی بابلسر، دانشگاه مازندران.
۳. هاشمی دزفولی، ا. ع. کوچکی و م. بنایان اول. ۱۳۷۴. افزایش عملکرد گیاهان زراعی (ترجمه). انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.
4. Baker, R.J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18(4):533-536.
5. Bidinger, F.R., V. Mahalakshmi, & G.D.P. Rao. 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet. II. Estimation of genotype response to stress. *Aust. J. Agric. Res.* 38:49-59.
6. Brandle, J.K. & P.B.E. Mcvetty. 1989. Heterosis and combining ability in hybrids derived from oilseed rape cultivars and inbred lines. *Crop Sci.* 29:1191-1195.
7. Brown, J., D.A. Erickson, J.B. Davis, A.P. Brown, & L.Seip. 1996. Efficiency of early generation selection in spring canola (*Brassica napus* L.). *Cruciferae Newsletter* No. 18 (Abstract).
8. Chiang, M.S. & J.D. Smith. 1967. Diallel analysis of the inheritance of quantitative characters in grain sorghum. II. Gene action, the number of effective factors and heritability. *Can. J. Genet. Cytol.* 9:823-830.
9. Duhoon, S.S., S. Chandra, A.K. Basu, & O.P. Makhija. 1982. Components of genetic variation for yield and its attributes in a diallel cross of yellow-seeded Indian Colza. *Indian J. Agric. Sci.* (Abstract).
10. Ehdaie, B., J.G. Waines, & A.E. Hall. 1988. Differential responses of landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments. *Crop Sci.* 28:838-842.
11. Falconer, D.S. 1983. Introduction to quantitative genetics. second edition. Logman, Inc., New York.
12. Fernandez, G.C.J. 1996. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. Proc. of on the Symp. Taiwan, 25:257-270.
13. Fisher, R.A. & R. Muarer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29: 897-912.
14. Gardner, C.O. & S.A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22:439-452.
15. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493.

مراجع مورد استفاده

16. Hallauer, A.R. & J.B. Miranda. 1988. Quantitative genetics in maize breeding (2nd ed.). The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, USA.
17. Jinks, J.L. 1954. The analysis of continuous variation in diallel cross of *Nicotiana rustica*. Genetics. 39:767-788.
18. Jinks, J.L. & B.I. Hayman. 1953. The analysis of diallel crosses. Maize Genet. Coop. News. 27(1):48-54.
19. Kempthorne, O. 1969. An introduction to genetic statistics. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, USA.
20. Kimber, D.S. & D.I. McGregor. 1995. The species and their origin, cultivation and world production. In: D.S. Kimber, & D.I. McGregor (eds.). *Brassica* oilseeds: Production and utilization. CAB International. pp.1-10.
21. Kumar, A. & J.N. Sachan. 1991. Screening and breeding techniques for drought resistance in oiliferous *Brassica*. G.B. Pant Uni. Agric. and Technology, Pantnagar, India.
22. Labana, K.S. & S.K. Jindal. 1982. Genetics of seed yield and its components in Indian colza. Indian J. Agric. Sci. (Abstract).
23. Lefort-Buson, M. 1981. The use of heterosis in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). Quantitative genetics and breeding methods. Poitiers, Francea. Abstract.
24. Mehrotra, N., B.D. Chaudhary, & Naresh-Mehrotra. 1978. Inheritance studies in *Brassica juncea* Coss. Proceeding of 5th International Rapeseed Conference. Vol. 1, Session C. Breeding Abstract.
25. Mendham, N.J. & P.A. Salisbury. 1995. Physiology: Crop development, growth and yield. In: D.S. Kimber and D.I. McGregor (eds.). *Brassica* oilseeds: Production and utilization. CAB International. pp. 11-64.
26. Moll, R.H. & C.W. Stuber. 1974. Quantitative genetics: Imperical results relevant to plant breeding. Adv. Agron. 26:277-313.
27. Patel, J.D., M. Elhalwagy, I. Falak, & L. Tulsieram. 1991. S₁ per se recurrent selection in three spring canola (*Brassica napus*). Proc. 10th International Rapeseed Congress. Canberra-Australia (CD).
28. Pouzet, A. 1995. Agronomy. In: D.S. Kimber & D.I. McGregor (eds.). *Brassica* oilseeds: Production and utilization. CAB International. pp. 65-92.
29. Richards, R.A. 1978. Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*). I. Assessment of environments for maximum selection response in grain yield. Euphytica. 27:609-615.
30. Richards, R.A. & N. Thurling. 1979. Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. napus*). II. Physiological characters. Euphytica. 28(3):755-759.
31. Rosielle, A. A. & J. Hamblin. 1981. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. Crop Sci. 21:943-946.
32. Singh, H. & C.K. Yadav. 1980. Gene action and combining ability for seed yield, flowering and maturity in rapeseed. Indian J. Agric. Sci. 50:9,655 pp.
33. Thompson, K.F. & W.G. Huges. 1986. Breeding and varieties. In: Oilseed Rape. D.H. Scarisbrick and R.W. Daniels (eds.) Collins, London, pp. 32-82.

Gene Action and Heritability of Drought Stress Tolerance Indices in Rapeseed (*Brassica napus*)

H. AMIRI-OGHAN¹, M. MOGHADDAM², M.R. AHMADI³ AND S.J. DAVARI⁴
1, 3, Scientific Members, Oil Seeds Research Department, Seed and Plant Improvement
Institute, Karaj, Iran 2, Professor, Faculty of Agriculture, University of Tabriz,
4, Technical Assistant
Accepted April, 16, 2003

SUMMARY

Gene action and heritability of seed yield as well as drought stress tolerance indices were studied in rapeseed, using diallele crosses. The 28 genotypes including 21 F₂ progenies and 7 parents were studied under two irrigation regimes (drought stress and normal). Genotypic variances were significant for all traits, indicating high genetic diversity among genotypes. Diallele analysis showed additive and non-additive gene action for genetic control of seed yield in both growing conditions as well as in all indices except drought response index (DRI). The results showed heterosis for seed yield and for all indices except tolerance index (TOL). Broad sense heritability was high for all traits, whereas narrow sense heritability for traits varied from low to high. Among indices, DRI and mean productivity (MP) were of high narrow sense heritability (96.58 and 68.01 respectively). The degree of dominance and variance component analysis indicated over-dominance gene action for seed yield as well as for most indices. However this over-dominance might be resulted from deviation from model assumptions, therefore it is classified as pseudo over-dominance. Also in parental lines, the frequency of dominant alleles are more than recessive ones for seed yield and for most indices. All indices except DRI show significant positive correlation with seed yield under normal growing conditions, whereas, seed yield shows a significant positive correlation only with stress tolerance index (STI) and MP under stress condition. It is concluded from this study that MP can be utilized to select drought tolerance genotypes. This index shows high genetic diversity and heritability as well as significant positive correlation with high seed yield.

Key words: Rapeseed, Index, Drought stress, Gene action, Heritability