مطالعه توارث عملکرد دانه گندم و اجزای آن تحت شرایط تنش و عدم تنش خشکی

جعفر احمدی[۱]، صدیقه فابریکی اورنگ[۲]، عباسعلی زالی[۲]، بهمن یزدی صمدی[۲]، محمدرضا قنادها[۲] و علیرضا طالعی[۲]

چکیده

به منظور تعیین نحوه عمل ژن و توارث عملکرد دانه و اجزای آن از روش تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از آزمون مقیاس مشترک که هم‌زمان تمام نسل‌ها را مورد آزمون قرار می‌دهد، استفاده شد. این تحقیق در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج انجام گرفت. به منظور به دست آوردن بهترین مدل ژنتیکی برای صفات مختلف تحت شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی، ژنوتیپ‌ها و نسل‌های آماده شده در سال‌های قبل مربوط به هر تلاقی به طور جداگانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. در آزمایش مربوط به هر تلاقی از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار استفاده گردید، به طوری که در هر آزمایش دو تکرار تحت شرایط آبیاری معمول و دو تکرار تحت شرایط تنش آبی قرار گرفت. صفات اندازه‌گیری شده در آزمایش‌ها عبارت بودند از: وزن بوته، تعداد پنجه، ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن سنبله‌های هر بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه. میانگین (m) و اثرهای ژن‌ها شامل، اثر افزایشی (d)، اثر غالبیت (h)، اثر متقابل افزایشی × افزایشی [i]، افزایشی× غالبیت [j] و غالبیت × غالبیت [l] برای صفات مختلف مشاهده شد، ولی همه اثرهای ژنی تواما در کلیه صفات مشاهده نشد. اثر غالبیت ژن‌ها مهم‌ترین عامل ژنتیکی کنترل در بیشتر صفات مورد بررسی شناخته شد. علی‌رغم معنی‌دار بودن اثر افزایشی در بیشتر صفات، اهمیت این اثر کمتر از اثر غالبیت بود.ضمناً اپیستازی غالبیت × غالبیت [l] اهمیت بیشتری نسبت به اپیستازی افزایشی × افزایشی [i] داشت و برآوردهای درجه غالبیت مبین کنترل ژنی بیشتر صفات به صورت غالبیت بود.

واژه‌های کلیدی: گندم، توارث، عمل ژن، مقاومت، تنش خشکی

مقدمه

مطالعات ژنتیکی و دانستن نوع عمل ژن‌های دخیل در کنترل یک صفت و ترکیب‌پذیری، در تعیین روش‌های اصلاحی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. اطلاعات و مطالعه دقیق ترکیب‌پذیری ژنوتیپ‌ها می‌تواند در رابطه با انتخاب روش‌های اصلاحی و انتخاب لاین‌ها برای ایجاد ترکیبات دورگ مفید واقع گردد (۲). اصلاح غیر مستقیم برای مقاومت به خشکی، همواره مد نظر محققین بوده است. در این روش مواد ژنتیکی

۱. استادیار اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام

۲. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، استاد و دانشیاران زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران

Archive of SID

www.SID.ir

مستقیماً از نظر مقاومت به خشکی آزمون نمی‌شوند، بلکه این مواد در طی سال‌های زیاد و در چندین منطقه مورد ارزیابی قرار می‌گیرند، با این فرض که ژنوتیپ‌ها در طی این ارزیابی‌ها در معرض تنش خشکی و سایر تنش‌های محیطی دیگر نیز قرار می‌گیرند. ژنوتیپ‌هایی که تحت این شرایط خوب عمل می‌کنند، دارای صفات مطلوبی خواهند بود که آنها را قادر می‌سازد در مراحل مختلف نمو خود از تنش خشکی فرار کرده یا آن را تحمل کنند. هم‌چنین بسیاری از خصوصیات گیاهی ممکن است باعث بهبود رشد و عملکرد گیاه زراعی تحت شرایط تنش آبی شوند که از جمله می‌توان سازگاری فنولوژیکی، انعطاف‌پذیری نمو، تنظیم اسمزی، زاویه برگ، سیستم ریشه‌ای کارامد، قدرت رویش اولیه، حفظ سطح برگ، افزایش انعکاس نور از برگ و غیره را نام برد. سایر صفات نیز از جمله شاخص برداشت بالا که می‌توانند در بهبود عملکرد تحت شرایط دیم و آبیاری مفید باشند، در برنامه‌های به نژادی برای ارزیابی گیاهان تحت شرایط مناطق نیمه خشک مورد استفاده قرار گرفته‌اند (۸). کیتاتا و همکاران (۱۴) دو آزمایش برای تعیین اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی در گندم زمستانه انجام دادند. نتایج نشان دادند که برای صفات مقدار پروتئین، تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله اثر افزایشی ژن‌ها مهم بود . برای صفت تعداد پنجه نیزعمل افزایشی ژن قوی‌تر از عمل غالبیت مشاهده شد. این مطالعات نشان داد که انتخاب برای اجزای عملکرد یعنی تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد پنجه مؤثرتر می‌باشد. در مطالعه مذکور وراثت وزن دانه که توسط ژن‌هائی با اثر افزایشی ژن کنترل می‌شد، نشان داد که برای اصلاح این صفت می‌توان از روش‌های استاندارد انتخاب استفاده کرد. برای صفات ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله واریانس غالبیت معنی‌داری در آزمایش دوم به دست آمد. میانگین درجه غالبیت برای ارتفاع بوته ۰/۸۶ بود که غالبیت نسبی را نشان داد و برای صفت تعداد دانه در سنبله غالبیت نسبی پایین و برابر ۰/۴۵ مشاهده شد. ادواردز و همکاران (۱۰) با استفاده از دو تلاقی گندم عمل ژن را برای تعدادی از صفات مانند زمان ظهور سنبله، ارتفاع گیاه، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه مورد بررسی قرار دادند و نتیجه گرفتند که تنها اثر افزایشی ژن‌ها برای ارتفاع بوته، تعداد سنبله در بوته و وزن دانه معنی‌دار بود، که نشان دهنده امکان اصلاح این صفات از طریق گزینش در نسل‌های اولیه می‌باشد. در این مطالعه زمان ظهور سنبله و تعداد دانه در سنبله بیشتر به وسیله اثرهای افزایشی و غالبیت، کنترل شده‌اند که بیانگر این است که گزینش برای بهبود این صفت در نسل‌های بعدی مؤثرتر خواهد بود. بلوم (۸) اظهار داشت که اصلاح برای تنش خشکی تحت شرایط تنش، واریانس ژنتیکی و قابلیت توارث عملکرد را کاهش خواهد داد و کارایی و پیشرفت گزینش برای عملکرد تحت تنش را محدود می‌سازد. سینک و همکاران (۲۱) از روش تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از ۶ نسل (P1، P_2، F_1، F_2، BC_1 و BC_2) حاصل از والدین متنوع گندم نان برای مطالعه توارث تعداد دانه در سنبله، وزن دانه و تعداد دانه در سنبلچه استفاده کردند و نتیجه گرفتند که اثرهای ژنی افزایشی و اپیستازی افزایشی × افزایشی در بیشتر تلاقی‌ها معنی‌دار بودند ، ولی اثرهای ژنی افزایشی در مقایسه با دیگر اثرهای ژنی از جمله اثرهای ژنی غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت از اهمیت کمتری برخوردار بودند. در مطالعه ایشان، تعیین میزان اثرهای ژنی قابل تثبیت (افزایشی) و غیر قابل تثبیت (غالبیت) و اپیستازی مضاعف نشان داد که بهبود اجزای عملکرد با استفاده از روش‌های گزینشی ساده امکان پذیر نیست و استفاده از یک روش حاوی دورگ گیری در نسل‌های اولیه در حال تفکیک پیشنهاد گردید. سینک و همکاران (۲۰) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها با ۶ نسل پایه و اصلی از تلاقی دو رقم گندم نان برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله عمل افزایشی ژن و اثر متقابل افزایشی × افزایشی را در اغلب صفات مورد مطالعه مهم تشخیص دادند. هم‌چنین عمل افزایشی و غالبیت و اپیستازی نوع غالبیت × غالبیت را در صفات طول سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله معنی‌دار به دست آوردند.

Archive of SID

www.SID.ir

در بررسی صبا (۱) در مورد نحوه توارث عملکرد و صفات زراعی دیگر هر دو نوع اثر ژنتیکی افزایشی و غالبیت سهیم بودند ولی سهم جزء افزایشی بیشتر از جزء غالبیت بود و از میان صفات زراعی، صفات وزن هزار دانه، تعداد پنجه بارور ، طول ریشک ، تعداد روز تا ظهور سنبله و تعداد روز تا گل‌دهی برای بهبود غیر مستقیم عملکرد دانه و مقاومت به خشکی توصیه شد. شارما و همکاران (۱۹) در تعیین عمل ژن و پارامترهای انتخاب در گندم نان نتیجه گرفتند که واریانس ژنتیکی افزایشی برای صفات زمان رسیدن، طول سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله مهم هستند و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار برای عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و ارتفاع گیاه بالاست. در مطالعه آنها اثر فوق غالبیت در هر دو نسل F_1 و F_2 برای صفت تعداد سنبله در بوته وجود داشت، در صورتی که برای صفات زمان رسیدن، طول سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله غالبیت ناقص گزارش شد.

اطلاع از نحوه توارث مقاومت و ارزیابی و انتخاب نسل‌های مناسب برای به نژادگران حائز اهمیت زیادی است، به طوری که بررسی و تعیین اجزای ژنتیکی دخیل در مقاومت از عوامل مهم و اصلی برای موفقیت در هر برنامه اصلاحی می‌باشد. بنابراین در این بررسی شناسایی اثرهای ژن‌ها بر نحوه توارث عملکرد و اجزا عملکرد از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها مهم‌ترین هدف تحقیق حاضر را تشکیل می‌دهد.

مواد و روش‌ها

بذرهای نسل‌های مورد نیاز برای انجام آزمایش تجزیه میانگین نسل‌ها شامل نسل‌های والدین (P_1 , P_2) ، F_1 ، F_2، BC_1 و BC_2 برای تلاقی‌های سرداری × ۷۰۰۷، سرداری × ۷۱۰۷ و ۷۱۰۷×۵۵۹۳ تهیه شدند. ارقام سرداری و ۵۵۹۳ مقاوم و ارقام ۷۰۰۷ و ۷۱۰۷ حساس به خشکی می‌باشند. این تحقیق در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج انجام گرفت. ژنوتیپ‌ها و نسل‌های تهیه شده مربوط به هر تلاقی به طور جداگانه در یک طرح آزمایشی مورد ارزیابی قرار گرفتند. در آزمایش مربوط به هر تلاقی از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار استفاده گردید، که در هر آزمایش دو تکرار به صورت معمول (بدون تنش) تا زمان برداشت آبیاری گردید و به عنوان محیط شاهد در نظر گرفته شد، و در دو تکرار تحت تیمار تنش، به خاطر سبز شدن بذرها یکبار آبیاری کامل انجام گردید و پس از سبز شدن کامل مزرعه تا پایان برداشت هیچ‌گونه آبیاری انجام نگرفت و شرایط تنش خشکی برای آنها فراهم گردید. در هر تکرار، کرت مربوط به والدین، تلاقی‌های برگشتی و F_1 ها هر کدام دارای ۲ ردیف ۲/۵ متری و کرت مربوط به جمعیت F_2 دارای چهار ردیف ۲/۵ متری بود و فاصله بین ردیف‌ها ۲۵ سانتی‌متر بود. برای اندازه‌گیری صفات مورد مطالعه از جوامع والدین و F_1 ها ازهر کرت ۱۰ بوته تصادفی، در جوامع حاصل از تلاقی‌های برگشتی از هر کرت ۵۰ بوته و در F_2 ها از هر کرت ۱۰۰ بوته رقابت کننده انتخاب شدند. صفات اندازه‌گیری شده در هر آزمایش عبارت بودند از: وزن بوته، تعداد پنجه، ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن سنبله‌های هر بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه. پس از جمع‌آوری داده‌ها به منظور آزمون معنی‌داری برای اختلافات بین میانگین خانواده‌ها، تجزیه واریانس وزنی صورت گرفت و در نهایت تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات مختلف در هر سه تلاقی و در دو محیط به طور جداگانه انجام گرفت. برای تجزیه میانگین نسل‌ها مدل متر و جینکز (۱۸) به‌کار گرفته شد، این مدل رابطه بین اجزای میانگین را نشان می‌دهد و اثرهای ژن‌ها را به شش جزء تفکیک می‌نماید. مدل به‌کار رفته عبارت بود از:

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

که Y میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، [d]: مجموع اثر افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل اثرات غالبیت و α، β ، α^2 و $\alpha\beta^2$ و β^2 حاصل‌ضرب‌های پارامترهای ژنتیکی می‌باشند.

چون تعداد افراد و واریانس‌ها در هر نسل متفاوت بودند،

Archive of SID

www.SID.ir

برآورد پارامترها با استفاده از حداقل مربعات وزنی به دست آمدند. در این مطالعه هر شش نسل با مدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری آزمون شدند تا مناسب‌ترین مدل همانند مدل کامل بتواند میانگین‌های مشاهده شده را تشریح نماید. این مدل‌ها برای میانگین‌های مشاهده شده به وسیلهٔ آزمون کی دو (χ^2) با ۴، ۳، ۲ و یک درجه آزادی برای نیکوئی برازش بررسی شدند که این روش بنام آزمون مقیاس مشترک نام گرفته است.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها و برآورد پارامترهای شش‌گانه ژنتیکی برای تمام تلاقی‌ها (سرداری × ۷۱۰۷، ۷۰۰۷ × سرداری و ۵۵۹۳ × ۷۱۰۷) در شرایط معمول آبیاری و تنش رطوبتی برای صفت وزن بوته در جدول ۱ ارائه شده است. با توجه به غیر معنی‌دار شدن آزمون کای اسکور در هر ۳ تلاقی ودر دو شرایط رطوبتی برای مدل ژنتیکی دارای آثار اپیستازی جدول ۱، عدم تطابق مدل ساده افزایشی- غالبیت برای صفت وزن بوته دیده شد، به‌عبارت دیگر مدل ساده افزایشی- غالبیت نتوانست آثار ژنتیکی بین میانگین نسل‌ها را تبیین کند. بنابراین به طور کلی می‌توان نتیجه گرفت که ژن‌های کنترل کننده این صفت در هر سه گروه تلاقی و در دو شرایط محیطی به‌صورت مستقل عمل نکرده و اثرهای متقابل غیرآللی (اپیستازی ژنی) دو گانه افزایشی × افزایشی (i)، افزایشی × غالبیت (j) و غالبیت × غالبیت (l) به همراه اثرهای اصلی افزایشی و غالبیت در کنترل این صفت نقش داشتند و لذا بین اثرهای افزایشی و غالبیت ژن‌ها و اثرهای متقابل آنها اختلاط وجود خواهد داشت. نتایج به دست آمده برای صفت وزن بوته نشان دهنده وجود اپیستازی ژنی در کنترل این صفت بود که در تناقض با نتایج به‌دست آمده توسط سانگ و لی (۲۲) مبنی بر کفایت مدل افزایشی- غالبیت در کنترل این صفت می‌باشد که این عدم تطابق می‌تواند به‌دلیل نوع والدین استفاده شده در تلاقی‌ها باشد. مطالعات زالوسکی و همکاران (۲۴) اثرهای اپیستازی ژنی در کنترل این صفت را نشان داده است. اجزا واریانس داده‌های نسل‌های مختلف شامل واریانس اثرهای محیطی (Ew)، واریانس اثرهای افزایشی (D)، واریانس اثر غالبیت (H)، مقدار F، $\sqrt{\frac{H}{D}}$ و $\frac{F}{\sqrt{H \times D}}$ در جدول ۱ برآورد شده است. منفی بودن علامت F در جدول ۱ در چهار حالت (سرداری × ۷۱۰۷ و ۷۰۰۷ × سرداری در دو شرایط معمول و تنش رطوبتی) بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر بر آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر برای وزن بوته است. به عبارت دیگر ژن‌های مسئول وزن بوته در این چهار حالت در جهت کاهش وزن بوته برتری داشتند. ولی در حالت ۵ و ۶ (۵۵۹۳ × ۷۱۰۷ در شرایط معمول و تنش رطوبتی) علامت F مثبت بود و بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر (۷۱۰۷) نسبت به آلل‌های مربوط به والد با میانگین کوچک‌تر (۵۵۹۳) است. به عبارت دیگر ژن‌های مسئول وزن بوته در این دو گروه برای وزن بوته بیشتر برتری داشتند. با مقایسه واریانس افزایشی (D) و غالبیت (H)، بیشتر بودن واریانس افزایشی در گروه‌های تلاقی ۲ (سرداری × ۷۱۰۷ در شرایط تنش رطوبتی) ۳، ۴ (۷۰۰۷ × سرداری در شرایط معمول و تنش رطوبتی) ۵، ۶ (۵۵۹۳ × ۷۱۰۷ در شرایط معمول و تنش رطوبتی) دیده می‌شود و مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ که در همین ۵ گروه کمتر از یک بود اهمیت بیشتر واریانس افزایشی را در کنترل این صفت نشان داد. در حالی که در گروه اول $\sqrt{\frac{H}{D}}$ بیشتر از واحد بوده که نشان دهنده اهمیت بیشتر واریانس غالبیت است. مقادیر نسبت $\frac{F}{\sqrt{H \times D}}$ در هر ۶ گروه تلاقی بیانگر این امر است که انحرافات غالبیت $\frac{h}{d}$ در مکان‌های ژنی متفاوت خصوصاً از لحاظ علامت و بزرگی یکسان نیستند. در تلاقی‌هایی که مجموع اثرهای [i] + [d] بزرگ‌تر از اثرهای غالبیت باشد، گزینش در نسل‌های اولیه برای بهبود وزن بوته مؤثر خواهد بود. در حالی که در تلاقی‌هایی که مجموع اثرهای [l] + [h] بزرگ‌تر از اثرهای افزایشی باشد گزینش بایستی در نسل‌های

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت وزن بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{H/D}$	$F/\sqrt{H^*D}$
(۵×۳)+	N	۳۲/۷۲**±۲/۷	۵/۲۸**±۰/۷	۲۱/۳**±۳/۷	۸/۵**±۲/۹	ــــ	ــــ	۰/۹۶^{ns}	۱۶/۲۵	۱۸۶/۴	۲۲۰/۷	-۶۸/۳	۱/۰۹	-۰/۳۴
(۵×۳)	S	۸۸/۹**±۵/۲	-۱/۴۹^{ns}±۱/۱	-۱۲۷/۴**±۱۳	-۶۲/۷**±۵/۲	۹/۴۲*±۳/۹	۸۸/۷**±۸/۷	۰/۰۰۰ ^{ns}	۲۷/۱۴	۱۲۶/۲۶	۳۶/۱۶	-۱۱	۰/۵۳	-۰/۱۶
(۳×۶)	N	۳۷/۱۵**±۰/۹	۰/۸۶ ^{ns}±۰/۹	۲۷/۲۷**±۴/۷	ــــ	۲۱/۱**±۴/۳	-۲۱/۶**±۵/۶	۰/۱۵۲ ^{ns}	۳۱/۸۵	۲۵۵/۳	۱۹/۹	-۶۲/۵	۰/۲۸	-۰/۸۸
(۳×۶)	S	۱۸/۲**±۲/۸	-۱/۶۷ ^{ns}±۱/۱	۱۹/۲۲**±۴/۶	۱۱/۰۶**±۲/۹	۲۰/۹۸**±۳/۵	ــــ	۰/۱۶۲ ^{ns}	۴۳/۴	۳۴/۸۶	۱/۴۷	-۴۴/۳	۰/۲۱	-۶/۱۸
(۵×۱)	N	۳۸/۷۶**±۲	۰/۲۸ ^{ns}±۱/۰	۵۰/۵*±۲/۲	۶/۸*±۲/۵	ــــ	ــــ	۰/۱۸۶ ^{ns}	۱۷/۴	۱۹۹/۷	۲۳/۱۲	۱۲/۴۱	۰/۳۴	۰/۱۸
(۵×۱)	S	۵/۵**±۰/۱	-۰/۲۵*±۰/۱	-۱/۸**±۰/۴	ــــ	۲/۵**±۰/۳	۲/۶**±۰/۴۳	۲/۶ ^{ns}	۰/۲۲	۰/۸۸	۰/۱۹	۰/۵۹	۰/۴۷	-۱/۴۴

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

+ : والد ۶-۷۱۰۷ (۵) والد ۵۵۹۳/۲ (۱)

والد ۲-۷۰۰۷ (۶) والد سرداری (۳)

Archive of SID

www.SID.ir

پیشرفته‌تر صورت بگیرد(۱۸). منفی بودن اثر افزایشی [d] در سه گروه تلاقی ۲ و ۴ و ۶ (هر سه گروه تلاقی در شرایط تنش رطوبتی) نشان دهنده غالبیت آلل‌های کاهش دهنده وزن بوته می‌باشد.

در مورد صفت تعداد پنجه (جدول ۲) غیر معنی‌دار بودن کای اسکور برای مدل دارای اثرهای اپیستازی در هر ۶ گروه نشان دهنده عدم کارایی مدل افزایشی- غالبیت در تعیین نحوه کنترل این صفت بود. لذا ژن‌های کنترل کننده این صفت مستقل عمل نکرده و اثرهای متقابل اپیستازی ژنی نقش مهمی را در کنترل این صفت نشان دادند. واریانس غالبیت برای این صفت در برخی موارد منفی برآورد شد (این اعداد منفی برای واریانس‌ها در جداول آورده نمی‌شود) که این می‌تواند ناشی از خطای آزمایش باشد (۱۸). با توجه به ضرایب F، ملاحظه می‌شود که در تلاقی (۷۰۰۷ × سرداری در شرایط معمول رطوبتی) ضریب F مثبت بود و بیانگر غالب بودن آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر (سرداری) نسبت به آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر (۷۰۰۷) است. ولی در حالت‌های دیگر علامت منفی F بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر نسبت به آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر می‌باشد. لذا استنباط می‌شود که ژن‌های غالبیت در جهت کاهش تعداد پنجه عمل می‌کنند. با مقایسه واریانس افزایشی (D) و غالبیت (H) برای این صفت، اهمیت بیشتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت در کنترل این صفت در همه گروه‌ها به غیر از گروه یک ملاحظه می‌شود. مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ که اهمیت واریانس افزایشی را مشخص می‌کند، به غیر از گروه تلاقی یک (۱/۹۴) در بقیه گروه‌ها کمتر از یک بود. مقادیر $\frac{F}{\sqrt{H \times D}}$ نیز متفاوت بودن انحرافات درجه غالبیت در مکان‌های ژنی به خصوص از لحاظ علامت و بزرگی را نشان می‌دهد. نتایج به دست آمده برای صفت تعداد پنجه در این آزمایش با یافته‌های مان و شارما (۱۷) و لونک (۱۶) مطابقت دارد. نتایج جدول ۳ عدم کارایی مدل ساده افزایشی-غالبیت ولذا وجود اثرهای متقابل غیرآللی (اپیستازی) در کنترل صفت ارتفاع بوته را نشان می‌دهد که این نتایج با نتایج آزمایش‌های یاداوا و همکاران (۲۳)، نورمحمدی (۵)، گامیل و ساحل (به نقل از فرشادفر ، ۳)، ادواردز و همکاران (۱۰)، لونک (۱۶) و نیکخواه (۶) در تطابق بود و آزمایش لیانگ و والتر (۱۵) نیز سهم بیشتر اثرهای افزایشی را در کنترل این صفت نشان داده است.

نقش اثرهای اپیستازی ژنی به همراه اثرهای افزایشی و غالبیت در کنترل صفت طول سنبله اصلی (جدول ۴) مشاهده شد. مقادیر d و h نیز به ترتیب اهمیت اثرهای افزایشی و غالبیت را در کنترل این صفت نشان می‌دهند. با توجه به غیر معنی‌دار بودن مقادیر کای اسکور برای مدل دارای اثرهای اپیستازی و معنی‌دار بودن پارامترهای اثرهای اپیستازی (l , j , i)، نقش اپیستازی ژنی در کنترل صفت وزن سنبله‌های هر بوته (جدول ۵) کاملاً مشهود است و مدل‌های ۴ و ۵ پارامتری برای هر ۳ گروه تلاقی در دو شرایط بهترین برازش را نشان دادند. درجه غالبیت به صورت فوق غالبیت برای این صفت تعیین گردید. برای صفت طول سنبله، شارما و همکاران (۱۹)، نورمحمدی (۵)، لونک (۱۶)، گامیل و ساحل (به نقل از منبع شماره ۳) و نیکخواه (۶) نتایج مشابه با این آزمایش گزارش کرده‌اند.

در جدول ۶ ملاحظه می‌شود که مدل افزایشی- غالبیت برای توجیه ژنتیکی صفت تعداد دانه در سنبله اصلی کفایت نکرده و اثرهای متقابل اپیستازی ژنی در کنترل آن سهیم بوده‌اند، به طوری که اپیستازی‌های نوع i و j مهم‌ترین اثرهای متقابل در کنترل این صفت می‌باشند. نتایج آزمایش‌های جدنیسکی (۱۲)، نورمحمدی (۵)، پاتهاک و لنا (نقل از فرشادفر، ۳)، لونک (۱۶)، گامیل و ساحل(نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاری و همکاران (۹) و نیکخواه (۶) برای صفت تعداد دانه سنبله در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی در تطابق کامل با نتایج حاصل از این آزمایش می‌باشند. با توجه به هر شش حالت در جدول ۷ ملاحظه می‌شود که اثرهای اپیستازی ژنی در کنترل صفت عملکرد دانه حائز اهمیت بوده‌اند و با توجه به بزرگی ضریب h نسبت به d در

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت تعداد پنجه در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(۵×۳)	N	۶/۷۹**±۰/۸	−۱/۳۶**±۰/۲	۸/۴**±۱/۳	۶/۳**±۰/۸	ــــ	ــــ	۰/۳۴^{ns}	۲/۲	۶/۱۲	۲۳	−۰/۵۸	۱/۹۴	−۰/۰۵
(۵×۳)	S	۳۶/۶**±۱/۷	−۰/۸۱**±۰/۲	−۵۳**±۴/۲	−۲۵**±۱/۷	ــــ	۲۹/۴**±۲/۶	۲/۰۱ ^{ns}	۱/۵۸	۲۵/۷	ــــ	−۰/۴۷	ــــ	ــــ
(۳×۶)	N	۱۷/۳**±۱/۸	۱/۰۶**±۰/۲	−۱۱/۷**±۴/۵	−۴/۴*±۱/۸	ــــ	۶/۶**±۳	۰/۵۳ ^{ns}	۳/۶۹	۲۱/۷	ــــ	۱/۸۴	ــــ	ــــ
(۳×۶)	S	۱۲/۵**±۰/۳	−۰/۴ ^{ns}±۰/۳	−۵/۶**±۱/۵	ــــ	۴/۹۸**±۱/۲	۵/۷۵**±۱/۵	۰/۱۴ ^{ns}	۲/۷۵	۱۳/۳	۴۲	−۳/۴	۰/۱۸	−۱/۴
(۵×۱)	N	۱۲/۲**±۰/۴	−۰/۴۵ ^{ns}±۰/۴	−۴/۵**±۱/۵۶	ــــ	۱/۵^{ns}±۱/۳	۲/۵*±۱/۳	۰/۰۰۳ ^{ns}	۲/۳	۹/۴	۶/۵	−۲/۹	۰/۸۳	−۰/۳۸
(۵×۱)	S	۱۱**±۰/۳	۰/۳۵ ^{ns}±۰/۳	−۷/۶**±۱/۳	ــــ	۴/۳۸**±۱/۱	۷/۷**±۱/۳	۰/۷۶ ^{ns}	۲/۱	۱۲/۲	۳/۲	−۴/۷	۰/۵۱	−۰/۷۶

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

جدول ۳. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت ارتفاع بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(۵×۳)	N	۱۲۴/۴**±۴/۶	۱۱/۸**±۰/۶	−۴۲/۹**±۱۱	−۱۳/۲**±۴/۵	−۱۰/۷**±۳	۲۶/۳**±۷/۲	۰/۰۰۰ ^{ns}	۱۲/۶	۱۳۰	۹/۷	−۲۰/۴	۰/۲۷	−۰/۵۷
(۵×۳)	S	۱۳۵/۲**±۴/۲	−۰/۶۵**±۰/۶	−۸۴/۴**±۱۰/۵	−۳۳/۲**±۴	−۶/۶*±۲/۹	۵۴**±۷	۰/۰۰۰ ^{ns}	۱۷/۵	۵۲/۸	۷۰/۵	۵۳/۸	۱/۱۶	۰/۸۸
(۳×۶)	N	۹۹/۹**±۰/۷	−۰/۶۵**±۰/۷	۳۶/۶**±۳/۵	ــــ	۶/۶*±۳/۴	−۲۴/۳**±۳/۸	۱/۷۷ ^{ns}	۱۳/۸	۱۴۷/۳	۳۱/۳	−۳/۱	۰/۴۶	−۰/۰۵
(۳×۶)	S	۸۴/۶**±۴/۴	۰/۶۹**±۰/۷	۳۲**±۱۰/۷	۱۱/۷**±۳/۴	۱۹/۳**±۳	−۱۶/۵*±۶/۹	۰/۰۰۰ ^{ns}	۱۳/۹	۱۱۶/۴	ــــ	۱۷/۴	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۹۹/۹**±۳/۵	۳/۹۵**±۰/۸	۳۴**±۸/۸	۱۹/۸**±۳/۴	−۲۵**±۲/۷	−۲۱/۹**±۵/۹	۰/۰۰۰ ^{ns}	۱۴/۴	۴۸/۹	۱۱/۴	−۶/۲	۰/۴۸	−۰/۲۶
(۵×۱)	S	۱۱۲/۶**±۱/۹	۲/۵**±۰/۸	−۸/۷**±۲/۵	−۸**±۲/۲	ــــ	ــــ	۲/۶ ^{ns}	۱۲/۴	۱۱۸/۹	۹۲/۷	−۲۲	۰/۸۸	−۰/۲۱

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۴. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت طول سنبله در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{H/D}$	$F/\sqrt{H*D}$
(۵×۳)	N	۱۳/۵**±۰/۳	۱/۲**±۰/۱	−۱/۸**±۰/۶۱	−۱/۹**±۰/۴	−۲/۲**±۰/۵	ــــ	۰/۷۱^{ns}	۰/۷۸	۲/۱	ــــ	−۰/۱۴	ــــ	ــــ
(۵×۳)	S	۲۹/۶**±۱/۱	۱/۳**±۰/۴	۱۲/۱**±۱/۸	۸/۳**±۱/۲	ــــ	ــــ	۲/۳۶ ^{ns}	۷/۱۹	۲۹/۹	ــــ	۲/۷	ــــ	ــــ
(۳×۶)	N	۱۴/۸**±۰/۷	−۰/۴۷**±۰/۱	−۶/۶**±۱/۷	−۳/۸**±۰/۶	ــــ	۳/۰۳**±۱/۱	۰/۲۹ ^{ns}	۰/۴۹	۲/۹	۰/۴۶	−۰/۰۰۴	۰/۴۱	−۰/۰۰۳
(۳×۶)	S	۱۱/۱۳**±۰/۱	۰/۰۲۵*±۰/۱	۱/۰۹*±۰/۵	ــــ	۲/۸۲**±۰/۵	−۰/۷۴±۰/۵	۱/۶۶ ^{ns}	۰/۳۱	۴/۹	ــــ	−۰/۳۷	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۱۲/۴**±۰/۱	۰/۲۸*±۰/۱	−۱/۸**±۰/۶	ــــ	ــــ	۱/۴*±۰/۵	۱/۲۴ ^{ns}	۰/۴۴	۲/۴	ــــ	۱/۰۶	ــــ	ــــ
(۵×۱)	S	۱۰/۳**±۰/۷	−۰/۴۷**±۰/۱	۳/۶**±۱/۸	۱/۷**±۰/۶	ــــ	−۲/۱*±۱/۲	۱/۴ ^{ns}	۰/۶۷	۲/۱۵	ــــ	−۰/۳۵	ــــ	ــــ

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

جدول ۵. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت وزن سنبله‌های هر بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{H/D}$	$F/\sqrt{H*D}$
(۵×۳)	N	۱۴/۳**±۱/۶	۲/۴**±۰/۶	۱۶/۸**±۲/۵	۷/۲**±۱/۸	ــــ	ــــ	۰/۷۶^{ns}	۱۲/۸	۴۵/۷	۳۱	−۱۹/۹	۰/۸۲	−۰/۵۳
(۵×۳)	S	۱۹/۴**±۱/۹	۱/۱۴**±۰/۳	−۱۱/۲**±۴/۹	−۶/۱**±۱/۹	ــــ	۱۷**±۲/۶	۰/۰۰۹^{ns}	۷/۰۵	۱۹/۸	ــــ	۴/۲	ــــ	ــــ
(۳×۶)	N	۱۹/۷**±۰/۵	−۰/۸۶*±۰/۵	۱۰/۴**±۲/۸	ــــ	۱۷**±۲/۶	−۶/۵*±۳/۲	۰/۳ ^{ns}	۱۰/۵	۸۳/۵	۶/۷	−۳/۰۵	۰/۲۸	−۰/۱۳
(۳×۶)	S	۱/۲۷**±۰/۰۱	−۰/۰۱**±۰/۰۰	۰/۰۷**±۰/۰۱	۰/۰۲۷*±۰/۰۱	۰/۱۱ ^{ns}±۰/۰۱	ــــ	۰/۳۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۲	ــــ	−۰/۰۰۰۲	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۲۰/۴**±۱/۰۶	−۰/۲۲ ^{ns}±۰/۵	۳/۹**±۱/۲	۱/۴ ^{ns}±۱/۳	ــــ	ــــ	۲/۳ ^{ns}	۴/۸	۴۵/۲	۱۰	۸/۶	۰/۴۳	۰/۳۷
(۵×۱)	S	۱۴/۷**±۰/۴	−۰/۹*±۰/۴	۶/۲**±۱/۹	ــــ	۱۳/۴**±۱/۹	۱۳/۳**±۲/۱	۰/۴۱ ^{ns}	۹/۳	۴۹/۶	۱۵	−۱۵/۷	۰/۵۵	−۰/۵۸

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۶. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت تعداد دانه در سنبله در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(۵×۳)	N	۷۲/۱**±۳	۱۳/۴*±۰/۷	−۲۷/۴**±۴/۵	−۲۷**±۳/۱	ــــ	ــــ	۱/۸۸^{ns}	۲۴/۲	۲۰۷	۶۱/۵	−۴۶/۶	۰/۵۵	−۰/۴۱
(۵×۳)	S	۸۶/۱**±۳/۴	۱/۹۵*±۰/۹	−۹۰/۳**±۸/۵	−۴۳/۷**±۳/۳	۶/۱**±۲/۸	۵۵/۱**±۵/۴	۰/۰۰۰ ^{ns}	۱۱/۲	۵۲	۱۱/۸	۹۰/۱	۰/۴۸	۰/۳۷
(۳×۶)	N	۵۹/۴**±۲/۱	−۱۲/۸**±۰/۸	−۱۳/۲**±۴/۳	−۱۴/۸**±۲/۸	۴/۱۶**±۳/۴	ــــ	۰/۰۱۲ ^{ns}	۲۷/۹	۱۱۶/۹	ــــ	۱۰/۹	ــــ	ــــ
(۳×۶)	S	۴۶/۴**±۰/۷	−۷/۵**±۰/۷	۷/۳*±۳/۹	ــــ	۲۳/۸**±۳/۴	−۶/۵^{ns}±۴/۹	۱/۴ ^{ns}	۲۶/۶	۱۳۸/۲	ــــ	−۳۳/۱	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۳۸**±۲/۳	۵/۳**±۱/۸	۱۸/۱**±۳/۲	۱۷/۲**±۲/۵	−۹/۷**±۳/۱	ــــ	۰/۱۹۲ ^{ns}	۱۵/۲	۲۷۳/۴	ــــ	−۱/۸۴	ــــ	ــــ
(۵×۱)	S	۳۸/۳**±۳/۲	−۳/۹**±۱/۱	۱۹**±۵/۱	۱۰/۴**±۳/۴	۱۶/۷**±۳/۸	ــــ	۲/۹ ^{ns}	۴۳/۲	۱۹۷/۶	ــــ	−۳۲/۱	ــــ	ــــ

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

جدول ۷. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت عملکرد دانه تک بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	J	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(۵×۳)	N	۳/۲۲**±۰/۱	۰/۱۴*±۰/۰۵	۱/۴۷**±۰/۱	۰/۴۳**±۰/۱	ــــ	ــــ	۱/۶۷^{ns}	۰/۰۴۷	۰/۶۴	۰/۱۱	−۰/۱۳	۰/۴۲	−۰/۴۹
(۵×۳)	S	۳/۴**±۰/۳	۰/۲۹*±۰/۷	۵/۵**±۰/۸	۵/۵**±۰/۳	ــــ	۹/۹**±۰/۷۴	۱/۸۸ ^{ns}	۰/۴۴	۰/۳۹	ــــ	۰/۱۴	ــــ	ــــ
(۳×۶)	N	۴/۶*±۲/۶	۰/۷۲*±۰/۳	۳۲/۳**±۶/۴	۷/۳**±۲/۶	۱۴/۱**±۱/۸	−۲۰/۷**±۴/۱	۰/۰۰۰ ^{ns}	۳/۹	۳۷/۹	۱۱	−۰/۸۲	۰/۵۴	−۰/۰۴
(۳×۶)	S	۷/۱**±۱/۰۸	۰/۷۴**±۰/۲	۵/۱*±۱/۸	۱/۸ ^{ns}±۱/۰۹	ــــ	ــــ	۱/۶۹ ^{ns}	۶/۱	۱۲/۱	ــــ	−۴/۵	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۱۴/۹**±۰/۳	−۰/۶۲ ^{ns}±۰/۳	۲/۸**±۰/۵	ــــ	ــــ	ــــ	۱/۹۴ ^{ns}	۴/۴	۲۴/۶	۳/۸	۲/۳	۰/۳۹	۰/۲۳
(۵×۱)	S	۹/۵**±۰/۳	−۰/۲۵^{ns}±۰/۳	−۲/۱^{ns}±۱/۴	ــــ	۸/۶**±۱/۳	۷/۹**±۱/۵۲	۰/۴۵ ^{ns}	۲/۲	۲۳/۴	۵/۵	−۶/۲	۰/۴۸	−۰/۵۵

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

Archive of SID

www.SID.ir

هر شش حالت نقش بیشتر اثرهای غالبیت نسبت به اثرهای افزایشی در وراثت این صفت دیده می‌شود. برآوردهای درجه غالبیت در هر سه گروه تلاقی در دو شرایط رطوبتی، اثر فوق غالبیت را در کنترل عملکرد دانه در هر دو شرایط معمول و تنش آبی نشان دادند. نتایج آزمایش‌های لیانگ و والتر در سورگوم دانه‌ای (۱۵)، نورمحمدی در گندم (۵)، وجدانی در گندم نان (۷)، پاتهاک و لنا در گندم (نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاری و همکاران در گندم نان (۹)، زالوسکی و همکاران در گندم نان (۲۴)، لاریک و همکاران در گندم نان (۱۳)، لونک در گندم نان (۱۶) و نیکخواه در گندم نان (۶) در تطابق کامل با نتایج این آزمایش، برای صفت عملکرد دانه در محیط‌های تنش و بدون تنش رطوبتی بوده‌اند. در حالی که مان و شارما (۱۷) در گندم دوروم عمل افزایشی ژن را برای کنترل عملکرد دانه گزارش کردند.

در مورد صفت وزن صد دانه اهمیت اثر متقابل نوع افزایشی × غالبیت (j) با توجه به معنی‌دار بودن در هر ۶ گروه مهم‌تر از دو اثر متقابل دیگر می‌باشد (جدول ۸)، و نتایج گزارش‌ها یاداوا و همکارانش (۲۳)، جدنیسکی (۱۲)، نورمحمدی (۵)، پاتهاک و لنا (نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاری و همکاران (۹)، لونک (۱۶)، زالوسکی و همکاران (۲۴)، نیکخواه (۶) و سان و همکاران (نقل از فرشادفر، ۳)، نتایج این آزمایش برای صفت وزن دانه در شرایط مختلف را تأیید می‌کند.

معنی‌دار نشدن اثر متقابل افزایشی × غالبیت که در بعضی تلاقی‌ها مشاهده می‌شود ممکن است به علت خنثی کردن اثرهای مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد. این نوع اثر متقابل نمی‌تواند به وسیله انتخاب (مخصوصاً در نسل‌های اولیه در حال تفرق) تثبیت گردد (۴). در تلاقی‌هایی که علاوه بر اثرهای اصلی، اثرهای اپیستازی دوگانه معنی‌دار شده‌اند، اهمیت تأثیر این اجزا را در کنترل آن صفت نشان می‌دهد. گواه بر پلی ژنیک بودن تمام صفات در این آزمایش وجود دارد، چون مدل افزایشی- غالبیت، مدل مناسبی برای هیچ‌کدام از تلاقی‌ها نبود و در تمام تلاقی‌ها اثرهای اپیستازی حضور داشتند. پس با مشاهده اپیستازی منطقی است که فرض کنیم ژن‌های بیشتری آن صفت را کنترل می‌کنند. در حقیقت عمل ژن اپیستاتیک در نحوه توارث صفات کیفی معمول نبوده و برای صفات کمی معمول می‌باشد. با افزایش تعداد ژن‌های کنترل کننده یک صفت منطقی است تعداد عواملی که باهم اثر متقابل دارند، افزایش می‌یابد (۲۱). در تمام تلاقی‌های این آزمایش برای تمام صفات تنوع پیوسته در توزیع فراوانی نسل F_2 مشاهده شد و لذا می‌توان گفت این تنوع پیوسته شامل اثرهای ژن و اثرهای متقابل ژنوتیپ با محیط می‌باشد. از طرفی تنوع پیوسته الزاما دلالت بر توارث پلی ژنیک نمی‌کند، در حقیقت توزیع پیوسته در جمعیت‌های در حال تفرق تلاقی‌ها ممکن است به علت تفرق چندین عامل ژنتیکی، توارث پذیری پایین یا هر دو باشد (۴). واریانس اثر متقابل بین اجزای افزایشی و غالبیت (F) بری تلاقی‌های مختلف برای هر صفت بسیار متفاوت بود. هر گاه مکان‌های ژنی مختلف اثر متقابل نشان دهند، این نوع واریانس که آن را واریانس انحراف‌های اثر متقابل نیز می‌نامند پدید می‌آید. بدون تردید اثر متقابل در بین مکان‌های ژنی مسئول اکثر صفات شایع می‌باشد. این نکته در مطالعات زیادی ثابت شده است (۱۱).

به طور کلی اطلاعات و دانش در مورد نحوه عمل ژن‌ها، استراتژی انتخاب و روش اصلاحی مناسب را برای یک صفت مشخص می‌کند. به طوری که در برآوردهای ژنتیکی که اثرهای غالبیت و اپیستازی اهمیت بیشتری نسبت به اثرهای افزایشی داشته باشند، روش‌های اصلاحی تولید هیبرید و در صورتی که اثرهای افزایشی اهمیت بیشتری نسبت به اثرهای غالبیت و اپیستازی داشته باشند، روش‌های اصلاحی گزینشی نظیر گزینش توده‌ای به عنوان استراتژی اصلی اصلاح یک صفت به کار برده می‌شود (۱۸).

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۸. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ژنتیکی برای صفت وزن صد دانه در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

تلاقی	محیط	m	d	h	i	j	l	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{H/D}$	$F/\sqrt{H*D}$
(۵×۳)	N	۲/۰۳**±۰/۳	−۰/۵۴**±۰/۰۶	۵/۵**±۰/۸	۱/۹۶**±۰/۳	۰/۵۲*±۰/۲	−۲/۸**±۰/۵	۰/۰۰۰^{ns}	۰/۰۸	۰/۹	ــــ	−۰/۲۱	ــــ	ــــ
(۵×۳)	S	−۰/۹۷**±۰/۲	−۰/۲۳**±۰/۰۵	۱۰/۱**±۰/۵	۴/۴**±۰/۲	۰/۸۴**±۰/۱	−۴/۹۷**±۰/۳	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۵۷	۰/۵۱	۰/۱۲	−۰/۰۳۶	۰/۷۴	۰/۲۳
(۳×۶)	N	۱/۸۷**±۰/۲	۰/۶۱**±۰/۰۵	۵/۱**±۰/۷	۲/۱**±۰/۲	−۰/۶۹**±۰/۲	−۲/۸**±۰/۴	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۷۱	۰/۳۳	۰/۲۱	۰/۱۱	۰/۷۹	۰/۴۳
(۳×۶)	S	۳/۱۲**±۰/۰۴	۰/۵۵**±۰/۰۴	۰/۸۸**±۰/۱	ــــ	۰/۷۱**±۰/۱	−۰/۹۸**±۰/۲	۰/۰۸۱ ^{ns}	۰/۰۷	۰/۲۴	ــــ	−۰/۰۱۲	ــــ	ــــ
(۵×۱)	N	۵/۰۲**±۰/۱	−۰/۵۴**±۰/۰۶	−۰/۴۲*±۰/۲	−۱/۰۲**±۰/۱	۲/۱**±۰/۱	ــــ	۱/۴۹ ^{ns}	۰/۰۹	۰/۱۵	۰/۱۰۱	−۰/۰۷	۰/۸۲	−۰/۵۸
(۵×۱)	S	۴/۹**±۰/۳	−۰/۰۳**±۰/۰۶	−۳/۶**±۰/۸	−۱/۷**±۰/۳	۰/۹۵**±۰/۲	۲/۸**±۰/۵	۰/۰۰۰ ^{ns}	۰/۰۷	۰/۲۷	۰/۵۲	−۰/۲۷	۱/۳۸	−۰/۷۱

ns * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

Archive of SID

www.SID.ir

نتایج این آزمایش نشان داد که در صفات مورد بررسی در هر دو شرایط تنش و عدم تنش هم جزء افزایشی و هم جزء غالبیت به همراه اثرهای اپیستازی ژنی دارای اهمیت هستند و استراتژی دورگ‌گیری همراه با روش‌های استاندارد گزینش در بهبود این صفات و عملکرد دانه تحت هر دو شرایط رطوبتی مؤثر خواهد بود و از آنجائی که اکثر صفات توارث‌پذیری بالائی را نشان دادند می‌توان از طریق گزینش برای صفات همبسته با عملکرد و از طریق روش‌های معمول انتخاب عملکرد دانه را بهبود بخشید.

منابع مورد استفاده

۱. صبا، ج. ۱۳۷۹. وراثت شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی و صفات مرتبط با آن در گندم. پایان نامه دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز.

۲. طالعی، ع. ر. ۱۳۷۵. بررسی میزان ترکیب پذیری و هتروزیس در ارقام گندم نان به روش دورگ گیری دی آلل. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۷ (۲):۶۷-۷۵.

۳. فرشادفر، ع. ا.... ۱۳۷۶. *کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات*، جلد اول، انتشارات طاق بستان، کرمانشاه.

۴. قنادها ، م. ر. ۱۳۷۸. عمل ژن برای مقاومت در مرحله بلوغ نسبت به زنگ زرد در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۰(۲):۳۹۷-۴۰۷.

۵. نورمحمدی، س. ۱۳۷۱. محاسبه وراثت پذیری و نوع عمل ژن برای صفات آگرونومیکی گندم در سه تلاقی. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.

۶. نیکخواه ، ح. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث عملکرد و اجزای آن در سه تلاقی گندم نان تحت شرایط تنش آبی. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.

۷. وجدانی، پ. و ن. ع. سپهوند. ۱۳۷۲. بررسی قدرت ترکیب پذیری عمومی و خصوصی ارقام گندم نان به روش دورگ گیری دی آلل. نهال و بذر ۹(۳):۱۸-۲۲.

8. Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press. Boca Raton.
9. Chaudhary, B.D., R. K. Pannu, D. P. Singh and P. Singh. 1996. Genetics of metric traits related with biomass partitioning in wheat under drought stress. Annals Biol. 12: 361-367.
10. Edwards, L. H., H. Keteta and E. L. Smith . 1976. Gene acion of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses . Crop Sci. 16: 275-277.
11. Falconer, D. S. 1990. Introduction to Quantitative Genetic. Oliver and Boyed, Edinburgh, London.
12. Jedynski, S. 1988. Heritability and diallel analysis of several agronomic characters in winter wheat hybrids. Wheat, Barley and Triticale Abs. 6:(4) 33-65.
13. Larik, A. S., A. R. Mahar and H. M. Hafiz.1995. Hetrosis and combining ability estimates in diallel crosses of six cultivars of spring wheat. Wheat Inform. Serv. 80: 12-19.
14. Ketata, H., E. L. Smith, L. H. Edwards and R. Mcnew. 1976. Detection of epistatic, additive and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum*). Crop Sci. 16: 14-22.
15. Liang, G. H. and T. L. Walter. 1968. Heritability estimates and gene effects for agronomic traits in grain sorghum. Crop Sci. 8: 77-81.
16. Lonc, W. 1988. A diallel analysis of useful traits of spring wheat (*T. aestivum* L.) hybrids. Genetica Polonica. 29: 265-273.
17. Mann, M. S. and S. N. Sharma. 1995. Combining ability in the F1 and F2 generations of diallel cross in macaroni wheat *(T. durum)*. Indian J. Genet. and Plant Breed. 55: 160-165.
18. Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics, the Study of Continous Variation. Chapman & Hall, USA.
19. Sharma, S. K., S. Iqbal and K. P. Singh. 1980. Heterosis and combining ability in wheat. Crop Imp. 13: 101-103.
20. Singh, G., G. S. Bhullar and K. S. Gill. 1984. Inheritance of plant height, days to heading, spike length, peduncle

Archive of SID

www.SID.ir

length and spikelets per spike in a spring wheat cross. Indian J. Genet. & Plant Breed. 44: 522-524.
21. Singh, G., G. S. Nanda and V. S. Sohu. 1998. Gene effects grains per spike, grain weight and grains per spikelet in a set of nineteen crosses of wheat. Indian J. of Genet. & Plant Breed. 58: (1): 83-89.
22. Song, H. and Y. Li. 1993. A study on genetics of harvest index and source-sink of wheat. Scientia Agricultura Sinica(China) 26: 21-26.
23. Yadava, R. K., N. Maherchandani, M. Singh and K. Singh. 1995. Comparison of the observed and predicted frequencies of transgressive for yield and related traits in two bread wheat population. Indian J. Genet. and Plant Breed. 55:266-272.
24. zalewski, D., W. Lonc and R. Dolinski. 1997. Diallel analysis of stem morphological features and some yield components related to lodging resistance in winter wheat. Biuletyn Institute Hodowli Aklimatyzacji Roslin 204: 57-65.

Archive of SID

www.SID.ir