"نهال و بذر"
جلد ۲۴ ، شماره ۱، سال ۱۳۸۷

تجزیه ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیک در گندم دوروم ازطریق تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی

Genetic Analysis of some Morphological Traits in Durum Wheat by Generation Mean Analysis under Normal and Drought Stress Conditions

مریم گل‌آبادی[۱]، احمد ارزانی[۲] و سیدعلی‌محمد میرمحمدی میبدی[۲]

۱- دانشجوی سابق دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان
۲- به ترتیب استاد و دانشیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان

تاریخ دریافت: ۱۳۸۵/۷/۵ **تاریخ پذیرش: ۱۳۸۶/۵/۲۵**

چکیده

گل‌آبادی، م.، ارزانی، ا.، و میرمحمدی میبدی، س. ع. م. ۱۳۸۷. تجزیه ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیک در گندم دوروم از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی. **نهال و بذر ۲۴:** ۱۱۶-۹۹.

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که به شدت عملکرد دانه را تحت تاثیر قرار می‌دهد. با توجه به اینکه عملکرد دانه محصول اثر متقابل صفات زیادی از گیاه و محیط است، بنابراین ارزیابی صفات مورفولوژیک مرتبط با عملکرد دانه که از نظر ژنتیکی دارای پیچیدگی بسیار کمتری هستند می‌توانند به عنوان معیار گزینش در شرایط محیطی مختلف مد نظر قرار گیرد. در این مطالعه ژنوتیپ‌های Oste-Gata به عنوان والد متحمل و Massara-1 به عنوان والد حساس به خشکی تلاقی داده شده و نسل‌های F_1، F_2 و F_3 از نظر صفات مرتبط با قامت گیاه و برگ پرچم مورد تجزیه و تحلیل ژنتیکی قرار گرفتند. این آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در دو شرایط آبیاری بدون تنش و تنش رطوبتی انتهای فصل اجرا شد. تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از آزمون مقیاس مشترک که همزمان تمام نسل‌ها را مورد آزمون قرار می‌دهد انجام شد. برای کلیه صفات مدل سه پارامتری [d] , [m] و [h] بهترین برازش را در سطح احتمال معنی دار یک درصد در هر دو محیط و برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل مدل چهار پارامتری درسطح احتمال معنی دار پنج درصد در شرایط تنش رطوبتی نشان داد. اگرچه هر دو نوع اثر افزایشی و غالبیت در کنترل صفات مختلف در هر دو شرایط محیطی نرمال و تنش خشکی دخالت داشتند اما توجه به اثرهای مختلف و اجزای تنوع نشان داد که جزء غالبیت موثرتر از جزء افزایشی است و صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم و طول پدانکل دارای واریانس غالبیت بیش از واریانس افزایشی بودند. لذا استفاده از این صفات در برنامه‌های انتخاب مفید نخواهد بود. در این مطالعه تنها برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی مشاهده شد و سایر صفات هیچ نوع اثر اپیستازی نشان ندادند که نشان دهنده عدم وجود اثر متقابل ژن‌ها در توارث این صفات در جمعیت در حال تفرق حاصل از این تلاقی بود. کنترل ژنتیکی صفات در هر دو شرایط محیطی مشابه بود و محیط اثرهای ژنی را در صفات مورد مطالعه تغییر نداد.

واژه‌های کلیدی: گندم دوروم، تجزیه میانگین نسل‌ها، صفات مورفولوژیک، اثر غالبیت و افزایشی.

نویسنده مسئول: m-golabadi@yahoo.comm-

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

کمبود آب در بسیاری از نقاط دنیا به عنوان مهم‌ترین عامل محدودکننده است که لزوم ایجاد و استفاده از ژنوتیپ‌های سازگار به شرایط خشکی را بدیهی ساخته است. بدین منظور شناسایی صفات مرتبط باتحمل به خشکی و نحوه کنترل ژنتیکی این صفات می‌تواند در گزینش ژنوتیپ‌های سازگار به کار گرفته شود. از بین صفات مختلف مورفولوژیکی، صفات مرتبط با قامت گیاه ازجمله ارتفاع بوته و طول پدانکل ارتباط نزدیکی را با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی نشان دادند. مطالعات اینز و همکاران (Innes *et al*., 1985) نشان دادند که در شرایط تنش خشکی پایانی فصل، ژنوتیپ‌های پابلند به طور معنی‌داری عملکرد دانه بیشتری را نسبت به ژنوتیپ‌های پاکوتاه داشتند. این امر را می‌توان به ریشه‌های گسترده‌تر و عمیق‌تر ژنوتیپ‌های پابلند و در نتیجه بهره‌برداری بهینه از آب موجود در خاک نسبت داد. ضمن این که وجود ذخایر بیشتر مواد پرورده در ساقه و مصرف آن ها در دوران پر شدن دانه در شرایط خشکی انتهای فصل رشد موجب افزایش عملکرد در ژنوتیپ‌های پابلند می‌شود (Austin, 1989). طبق نظر بلوم (Blum, 1998) ذخایر موجود در ساقه جهت تکمیل پرشدن دانه‌ها ضروری بوده و نقش این ذخایر بسیار بیشتر از ذخایر موجود در ریشه و برگ‌هاست. پتانسیل ذخیره‌ای ساقه از طریق سنجش طول ساقه و وزن خشک ساقه در واحد طول ساقه تعیین می‌شود. از طرف دیگر میزان ذخیره قابل تحرک ساقه در بخش‌های مختلف آن متفاوت است به طوری که در گندم پدانکل بیشترین ذخیره را شامل می‌شود. در شرایط تنش با کاهش انباشتگی مواد در مدت پرشدن دانه، تحرک مواد از ساقه به دانه افزایش می‌یابد بنابراین بهبود ظرفیت پرشدن دانه از طریق ژنوتیپ‌های پا بلند با ذخیره ساقه بیشتر امکان‌پذیر می‌شود (Blum, 1998). فلانگ و سیدیک (Pheloung and Sidique, 1991) مشاهده کردند که ارقام گندم Gutha و Kulin با عملکرد بالا ذخیره ساقه کمتری داشته و در شرایط تنش خشکی طی مرحله پر شدن دانه دچار اُفت عملکرد شدیدتری شدند.

در ارتباط با صفت سطح برگ پرچم و تاثیر آن بر عملکرد دانه گزارش‌های متفاوتی وجود دارد اما در برخی از گزارش‌های به رابطه سطح برگ پرچم کوچک‌تر با عملکرد بالاتربه لحاظ توانایی لوله کردن سریع‌تر در شرایط تنش خشکی اشاره شده است (Cedola *et al*., 1994؛ Amawate and Behl, 1995).

از طرف دیگر در بعضی مطالعات سطح برگ پرچم بیشتر را معادل با سطح فتوسنتز کننده بیشتر دانسته‌اند (Pecetti *et al*., 1993 ؛Adams, 1967).

نوع عمل ژن در انتخاب روش اصلاحی مهم است. برآورد اجزای افزایشی، غالبیت و نیز تعیین اپیستازی برای تعیین روش اصلاحی و

Archive of SID

www.SID.ir

تشخیص لزوم تولید دورگ یا لاین خالص و نیز پیش بینی احتمال به دست آمدن لاین‌هایی که بهتر از لاین‌های اولیه هستند، مهم می‌باشد (Jinks and Pooni, 1979). وجود غالبیت و اپیستازی تکمیلی کارائی انتخاب را در نسل‌های اولیه کاهش می‌دهد و هرچه سهم اثر غالبیت در توارث صفت بیشتر باشد توارث صفت پیچیده‌تر است. انتخاب بهترین روش اصلاحی و موفقیت آن به میزان اطلاع از کنترل ژنتیکی صفت موردنظر و نحوه توارث آن بستگی دارد (Dixit, 1998). شیخ و همکاران (Sheikh *et al*., 2000) نشان دادند که صفت ارتفاع بوته توسط ژن‌هایی با اثر افزایشی کنترل می‌شود، بنابراین امکان اصلاح این صفت به واسطه گزینش در نسل های اولیه وجود خواهد داشت. میشرا و همکاران (Mishra *et al*., 1996) اثر فوق غالبیت را برای صفت سطح برگ پرچم گزارش کردند. چاودری و همکاران (Chowdhry *et al*., 1999) گزارش کردند که برای صفت سطح برگ پرچم نوع ژن‌های دخیل در شرایط محیطی تنش و عدم تنش خشکی تفاوت داشته و در شرایط بدون تنش ژن‌هایی با اثر افزایشی و در شرایط تنش ژن‌هایی با اثر فوق غالبیت مهم هستند. شارما و ساین (Sharma and Sain, 2002a) با استفاده از مدل ده پارامتری به مطالعه آثار ژن‌ها برای صفت سطح پدانکل(طول پدانکل × قطر پدانکل ×۳/۱۴۱۶) در گندم دوروم پرداخته و به طور معنی‌داری اثر افزایشی را بیش از اثر غالبیت برآورد کردند. آن‌ها همچنین به اثر اپیستازی سه ژنی نیز دست یافتند. خان و همکاران(Khan *etal*., 1992) در تجزیه ژنتیکی گندم نان اثر افزایشی ژنی را به همراه درجاتی از غالبیت جزئی برای صفت طول سنبله به دست آوردند.

از آن جایی‌که صفات مورفولوژیک مرتبط با قامت گیاه ارتباط بسیار نزدیکی را با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی و شرایط نرمال در جمعیت در حال تفرق حاصل از تلاقی Oste-Gata به عنوان والد متحمل و Massara-1 به عنوان والد حساس نشان دادند، در این مطالعه اقدام به برآورد پارامترهای ژنتیکی مرتبط با این صفات و شناسایی آثار ژن‌ها از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها گردید.

مواد و روش‌ها

والدین (P_1 – P_2) و نسل‌های F_1,F_2 و F_3 حاصل از تلاقی دو رقم گندم دوروم Oste-Gata به عنوان والد متحمل و Massara-1 به عنوان والد حساس به خشکی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در هریک از شرایط آبیاری بدون تنش و تنش رطوبتی در مرحله ۵۰ درصد سنبله‌دهی در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان واقع در منطقه لورک نجف‌آباد کاشته شدند، به این ترتیب که در هر تکرار پنج ردیف به هریک از والدین، یک ردیف به F_1، پنج ردیف به F_2 و ۱۵۱ خانواده

Archive of SID

www.SID.ir

F_3 هر کدام در یک ردیف کاشته شدند. برای تمام نسل‌ها، طول هر ردیف سه متر، فاصله بوته پنج سانتی‌متر و فاصله ردیف ۳۰ سانتی‌متر انتخاب شد. لازم به ذکر است که این دو رقم در طی آزمایش ازریابی ۴۵۰ ژنوتیپ گندم دوروم درسالهای ۱۳۷۷ و ۱۳۷۸ در چهار منطقه مختلف مرکزی و غربی ایران گزینش شدند (Arzani, 2002). صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، طول پدانکل، طول ریشک و طول سنبله در ده بوته از هر ردیف والدی، F_1 و F_3 و تک بوته‌های F_2 یادداشت‌برداری شد.

برآورد اثر ژنتیکی با استفاده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها در هریک از شرایط محیطی به طور جداگانه از روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) انجام شد. میانگین کلی هر صفت در این روش به صورت زیر محاسبه شد:

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

در این فرمول Y: میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها، [d]: مجموع اثر افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل بین اثر افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل بین اثر غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل بین اثر غالبیت و اثر افزایشی، α، β، α^2، β^2، $2\alpha\beta$: ضرایب هر یک از پارامترهای مدل هستند..

آزمون‌های انفرادی وزنی به منظور آزمون معنی داری انحراف از صفر در دو معادله $C=4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2$ و $D=8F_3 - 3P_1 - 3P_2 - 2F_1$ به کار رفت. در حالت عدم وجود اپیستازی باید این معادله‌ها برابر با صفر باشند. واریانس‌های مربوط به هر کدام از آزمون‌های وزنی به صورت زیر محاسبه شدند:

$$V_C=16V_{F2} +4V_{F1} +V_{P1}+ V_{P2}$$

$$V_D=64V_{F3} - 9V_{P1} - 9V_{P2} - 4V_F$$

که در آن‌ها V_C و V_D برابر با واریانس برآورد C و D است. آزمون مقیاس مشترک نیز به منظور استفاده از ترکیب تمام سری‌های آزمون مقیاس به جای آزمون کردن تک تک روابط و استفاده از اطلاعات کلیه نسل‌ها به کار رفت. در این روش پارامترهای مدل از میانگین تمامی نسل‌های موجود برآورد می‌شود و سپس میانگین‌های مشاهده شده با میانگین‌های مورد انتظار که از برآورد پارامترهای مذکور حاصل می‌شود، مقایسه می‌گردد. به همین منظور پارامترهای مختلف ژنتیکی با استفاده از نسل‌های والدین P_1، P_2 ، F_1، F_2 و F_3 و با استفاده از روش حداقل توان‌های دوم برآورد شد. در این مطالعه هر پنج نسل با مدل‌های دو، سه، چهار و پنج پارامتری آزمون شدند تا بهترین مدلی که می‌تواند میانگین‌ها را توجیه کند، بدست آید. تمام مدل‌ها به وسیله آزمون مقیاس مشترک (χ^2) با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی مورد مقایسه قرار گرفتند(Mather and Jinks, 1982). اجزای واریانس ژنتیکی و همچنین واریانس اثرمحیطی یعنی مقادیر D, H, E_1 و E_2 براساس روش هالوور و میراندا

Archive of SID

www.SID.ir

(Hallauer and. Miranda, 1985) و با استفاده از امید ریاضی مربوطه به صورت زیر محاسبه شد:

$V_F^2=1/2D+1/4H+E_2$

$= 1/2D+1/16H+E_1= (M_{32}-M_2)/r\ v_{\bar{F3}}$

$= 1/4D+1/8H+E_2=M_{12}\ \bar{v}_{F3}$

$M_2/r= E_1$ $M_{11}= E_2$

بر اساس معادلات ارائه شده، واریانس گیاهان F_2 (V_{F2})، واریانس میانگین‌های نتاج F_3 ($\overline{V}_{F3}$)، میانگین واریانس‌های نتاج F_3 ($\overline{V}_{F3}$)، واریانس میانگین‌های نسل‌های تفرق ناپذیر(E_1) و میانگین واریانس نسل‌های تفرق ناپذیر (E_2.) هستند.

مقادیر متفاوت وراثت پذیری، هتروزیس نسبت به والد برتر و میانگین والدین و آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی، مطابق فرمول‌های زیر محاسبه شد:

$h^2_b=[V_{F2}-\{(V_{PI}+V_{P2}+2V_{F1})\}/4]/V_{F2}$

(Allard, 1960)

$h^2_b=[V_{F2}-(\sqrt{V_{PI}\times V_{P2}})]/V_{F2}$

(Mahmud and Kramer, 1951)

$h^2_b=[V_{F2}-(\sqrt[3]{V_{PI}\times V_{P2}\times 2V_{F1}})]/V_{F2}$

(Warner, 1952)

$H_t =[(F_1-P_m)/ P_m] \times 100$

$H_b =[(F_1-MP)/ MP] \times 100$

$I_n =[(F_2-F_1)/ F_1] \times 100$

نرم افزارهای آماری SAS، SPSS و MATLAB جهت محاسبات به کار گرفته شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس و امید ریاضی والدین، F_1 و F_3 های آزمون شده در جدول ۱ نشان داده شده است. نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مختلف برای صفات مورد بررسی به جز صفت عرض برگ پرچم در شرایط نرمال و تنش خشکی وجود دارد(جدول ۲)، لذا تجزیه ژنتیکی و بررسی نحوه توارث برای این صفات امکان‌پذیر بود.

میانگین و خطای معیار هریک از صفات اندازه گیری شده در نسل‌های مختلف، در دو شرایط محیطی در جدول ۳ نشان داده شده است. قرار گرفتن نتاج در حد واسط دو والد برای بعضی از صفات می‌تواند نشانه وجود آثار افزایشی در کنترل این صفات باشد. از طرف دیگر میانگین صفات در F_1 حاصل از تلاقی دو والد در بعضی از صفات از قبیل ارتفاع بوته و طول پدانکل به یکی از والدین نزدیک‌تر بود که این وضعیت حاکی از وجود غالبیت نسبی و یا غالبیت کامل در این گونه صفات است. نکته قابل توجه دیگر در مورد اکثر صفات این بود که میانگین هیبریدهای F_1 بیش از جمعیت‌های F_2 مربوطه بود که دلیل آن را می‌توان به آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی ربط داد. میانگین صفات در والد دوم (Oste-Gata) برای کلیه صفات و در هر دو شرایط محیطی بیش از والد اول بود. میزان خطای معیار در نسل‌های مختلف معرف تفاوت افراد مختلف در داخل نسل‌ها بود

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱- تجزیه واریانس و امید ریاضی والدین، F_1 و F_3 های آزمون شده در یک محیط

Table 1. Analysis of variance and expected value of mean squares of two inbred parents, their F_1 hybrids, and F_3 entries tested in one environment

Source of variation	منابع تنوع	میانگین مربعات Mean squares	میانگین مربعات موردانتظار Expected mean squares
Replication			
Entries		M3	
Among generations	بین نسل‌ها	M31	$\sigma^2 + r\sigma^2_g$
Among F3 progenies	بین نتاج نسل F3	M32	$\sigma^2 + r\sigma^2_{F3}$
Error		M2	σ^2
Total			
Within		M1	
F3 entries	داخل نتاج نسل F3	M12	$\sigma^2_{wg} + \sigma^2_{we}$
Homogeneous entries	داخل نسل‌های بدون تفرق	M11	σ^2_{we}

جدول ۲- میانگین مربعات صفات مختلف در نسل‌های حاصل از تلاقی دو رقم گندم دوروم

Table 2. Analysis of variance for different traits in different generations of cross between two durum wheat cultivars

Traits	صفات	محیط Environments	منابع تنوع S.O.V.		
			Replication	Generations	Error
Plant height	ارتفاع بوته	Non-stress	26493.30 **	5319.30 **	425.50
		Stress	9891.10 **	4268.14 **	192.15
Peduncle lenght	طول پدانکل	Non-stress	3414.80 **	134.60 *	76.76
		Stress	10.80 ns	125.70 *	98.90
Spike length	طول سنبله	Non-stress	19.25 ns	16.10 *	6.84
		Stress	2.39 ns	12.70 **	1.90
Awn length	طول ریشک	Non-stress	3.84 ns	52.90 **	7.64
		Stress	4.41 ns	33.15 **	6.70
Flag leaf length	طول برگ پرچم	Non-stress	2.69 ns	82.47 **	23.14
		Stress	35.70 **	42.70 **	11.60
Flag leaf width	عرض برگ پرچم	Non-stress	0.78 ns	1.08 ns	0.6
		Stress	0.12 ns	0.41ns	0.43

**، * و ns:: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۱ درصد، ۵ درصد و غیرمعنی‌دار.

ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

Archive of SID

www.SID.ir

و بر این اساس نسل‌های F_2 وF_3 بیشترین مقادیر خطای معیار را نشان دادند.

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس آزمون مقیاس مشترک برای همه صفات و در دو محیط نرمال و تنش خشکی در جدول ۴ ارائه شده است. در هر دو محیط رطوبتی و برای همه صفات، مدل سه پارامتری مشتمل بر [d] , [m] و [h] بهترین برازش را در سطح معنی دار یک درصد داشتند. لازم به ذکر است که در مورد صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل مدل ۴ پارامتری [d] , [m] و [h] و اثرمتقابل افزایشی در افزایشی در احتمال ۵ درصد بهترین برازش را در شرایط تنش محیطی نشان داد. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در آزمون‌های وزنی انفرادی (C,D) نیز نشان داد که در شرایط نرمال هیچکدام از آزمون‌های وزنی انفرادی اختلاف معنی داری با صفر در محدوده اشتباه آزمایشی نداشتند (جدول۷). این وضعیت در شرایط محیطی تنش رطوبتی نیز برای همه صفات بجز ارتفاع بوته و طول پدانکل دیده شد، بنابراین فرض عدم وجود اپیستازی برای این دو صفت رد می‌شود. نتایج آزمون‌های وزنی انفرادی به خوبی با نتایج آزمون مقیاس مشترک هماهنگی داشت و بیانگر نکوئی مدل افزایشی-غالبیت در شرایط محیطی نرمال و وجود اثرمتقابل افزایشی در افزایشی درسطح احتمال معنی‌دار ۵ درصد و در شرایط محیطی تنش رطوبتی در جمعیت مورد مطالعه بود. برای صفات ارتفاع بوته، طول برگ پرچم و طول پدانکل در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی اثر غالبیت و افزایشی نقش عمده را در کنترل توارث صفات ایفا کردند و لذا معنی دار شدن اجزاء افزایشی و غالبیت بیانگر اهمیت اثر افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات است. علامت مثبت یا منفی در اثر افزایشی ژن‌ها (d) بستگی به این دارد که کدام والد به عنوان P_1 و کدام والد به عنوان P_2 در نظر گرفته شود (Cukadar-Olmedo and Miller, 1997) و در اثر غالبیت ژن‌ها(d) علامت آن تابعی از میانگین نسل F_1 در رابطه با میانگین والدین است و نشان می دهد که کدام والد در اثر غالبیت ژن‌ها نقش دارد (Miller and Pikett, 1956) به طوری که علامت منفی برای پارامتر h نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش صفت مربوطه است (Mather and Jinks, 1982). اگرچه کمیت درجه غالبیت برای صفت ارتفاع بوته کمتر از یک بود و نشانه غالبیت ناقص است، اما نزدیکی فرد هتروزیگوت به افراد هموزیگوت گزینش را دچار خطا می کند. مقدار مثبت درجه غالبیت در این صفت نشانه غالبیت نسبی به طرف والد پابلندتر یعنی والد متحمل به خشکی بود. در صفات طول برگ پرچم و طول پدانکل درجه غالبیت بزرگ‌تر از یک بود که معرف وجود پدیده فوق غالبیت در این دو صفت است که ممکن است ناشی از تجمع آثار تعداد زیادی ژن با غالبیت جزیی یا کامل و پیوستگی ژن‌های غالب مطلوب و مغلوب نامطلوب است

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۳- میانگین‌ها و خطای معیار صفات در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی دو رقم گندم دوروم
Table 3. Mean along with standard error of different traits in different generations of cross between two durum wheat cultivars

Traits	صفات	محیط Environments	P1	P2	F1	F2	F3
Plant heigth	ارتفاع بوته	Non-stress	89.97±7.4	104.1±10.1	90.7±10.7	88.89±17.2	91.99±12.3
		Stress	94.94±5.9	109±6.9	97.3±7.9	89.15±15.3	96.85±13.2
Peduncle ength	طول پدانکل	Non-stress	40.60±6.8	42.3±7.9	38.0±7.6	39.20±9.3	41.60±8.2
		Stress	43.09±4.7	49.4±2.3	44.5±4.8	39.80±9.8	43.94±7.2
Spike ength	طول سنبله	Non-stress	6.50±0.6	8.2±0.7	7.0±0.84	7.13±2.1	7.44±2.3
		Stress	6.27±0.5	7.9±0.4	7.6±0.54	7.95±1.5	7.16±1.1
Awn length	طول ریشک	Non-stress	11.11±1.2	13.1±1.5	11.5±1.3	10.98±1.9	12.30±1.8
		Stress	11.58±0.9	14.0±1.2	14.4±1.5	11.57±5.9	12.18±4.7
Flag leaf ength	طول برگ پرچم	Non-stress	18.80±3.1	20.6±3.7	17.1±2.6	16.80±4.9	18.70±4.7
		Stress	19.54±2.4	21.0±2.7	15.1±2.1	18.06±3.6	20.11±3.4

جدول ۴- برآورد میانگین و اجزاء ژنتیکی و خطای استاندارد در آزمون مدل سه پارامتری برای صفات مختلف در شرایط محیطی نرمال و تنش رطوبتی
Table 4. Estimation of mean and genetical components and standard error in three parameters scaling for different traits under normal and stress conditions

صفات Traits		محیط Environments	m	[d]	[h]	h/d	χ^2
Plant height	ارتفاع بوته	Non-stress	96.93±0.06 **	-8.36±0.08 **	-6.03±0.12 **	0.72	4.44
		Stress	87.75±0.08 **	-9.83±0.11 **	-5.01±0.15 **	0.51	6.57 *
Peduncle length	طول پدانکل	Non-stress	40.59±0.08 **	0.41±0.09 **	-2.09±0.15 **	-5.10	0.022
		Stress	39.92±0.14 **	1.32±0.21 **	-4.92±0.28 **	-3.53	6.9 *
Spike length	طول سنبله	Non-stress	7.52±0.54 **	-0.81±0.26 *	-0.52±1.03 ns	0.64	0.01
		Stress	7.48±0.89 **	-0.79±0.16 *	0.55±1.30 ns	-0.73	0.04
Awn length	طول ریشک	Non-stress	12.21±0.42 **	-0.97±0.16 **	-1.22±0.90 ns	1.25	0.04
		Stress	11.45±0.46 **	-1.46±0.64 **	1.20±0.88 ns	-0.82	0.61
Flag leaf length	طول برگ پرچم	Non-stress	19.47±0.17 **	-0.96±0.20 **	-3.33±0.40 **	3.47	0.11
		Stress	21.17±0.22 **	-0.65±0.21 **	-7.69±0.33 **	11.80	5.43

**، * و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۱ درصد، ۵ درصد و غیرمعنی‌دار.

Ns, * and **: Not significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

(Falconer, 1989). تخمین بیشتر مقادیر h نسبت به d در صفات طول پدانکل، طول ریشک و طول برگ پرچم نشان داد که ژن‌های غالب موجود در والدین در هیبریدهای حاصل از این دو والد تجمع یافته است و هرچند آثار افزایشی در تجزیه میانگین صفت طول پدانکل معنی دار شده است ولی مقادیر آن کوچک‌تر از آثار غالبیت است. والیا و همکاران

Archive of SID

www.SID.ir

(Walia *et al.*, 1995) در مطالعه خود بر روی گندم نان با استفاده از روش تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها با این نتیجه رسیدند که اثر متقابل افزایشی در افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع بوته و عملکرد دانه گیاه نقش مهمی دارد که برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی حائز اهمیت فراوان است. در مطالعه شهبازی (Shahbazi, 2005) درجه غالبیت برای کلیه صفات مورد بررسی در گلرنگ کمتر از یک به دست آمد که معرف وجود غالبیت ناقص برای صفات بود.

برای صفات طول سنبله و طول ریشک اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت نقش بارزتری را در کنترل توارث این صفات ایفا کرد. لذا گزینش بر اساس این دو صفت می‌تواند موثر باشد و آثار ژنی قابل تثبیت برای این دو صفت از والدین به نتاج منتقل می‌شود. درجه غالبیت برای صفت طول سنبله کمتر از یک و به صورت منفی در شرایط تنش رطوبتی و به صورت مثبت در شرایط نرمال بود که به ترتیب نشانه جهت‌گیری غالبیت نسبی به سمت والد با میانگین کوچک‌تر و بزرگ‌تر است و نشان می‌دهد که شرایط محیطی در بروز آثار ژن‌ها اثر گذاشته و جهت آن را به سمت هر یک از دو والد تغییر می‌دهد. باقی‌زاده و همکاران (Baghizadeh *et al.*, 2004) در تجزیه ژنتیکی صفات کمی جو با استفاده ازپنج نسل والدین P_1 ، P_2، F_1، F_2 و F_3 به اهمیت بیشتر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی در صفات مورد بررسی از قبیل ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن هزاردانه و عملکرد دانه پی بردند. شارما و ساین (Sharma and Sain, 2002a) اثر افزایشی بیشتری را در مقایسه با اثر غالبیت برای صفت سطح پدانکل در گندم دوروم گزارش کردند. دهاندا و ستی (Dhanda and Sethi, 1996) در تجزیه ژنتیکی صفات مختلف گندم نان در دو شرایط محیطی نرمال و تنش خشکی مشخص کردند که هر دو نوع اثر ژنی افزایشی و غالبیت نقش مهمی را در کنترل وراثت صفات در هر دو شرایط محیطی دارند اما برای صفات مختلف میزان اهمیت این اثرها در محیط‌های مختلف متفاوت بود. در مطالعه‌ای با استفاده از نسل‌های مختلف گندم نان مشخص شد که مدل افزایشی-غالبیت برای اکثر صفات مورد بررسی به علت وجود آثار متقابل غیر آللی مناسب نبود (Mostafavi *et al.*, 2005).

مقادیر واریانس گیاهان F_2 (V_{F2})، واریانس میانگین‌های نتاج F_3 ($V_{F\bar{3}}$) ، میانگین واریانس‌های نتاج F_3 ($\overline{V}_{F3}$) و میانگین واریانس و واریانس میانگین نسل‌های تفرق‌ناپذیر در جدول ۵ آمده است. با استفاده از این واریانس‌ها اجزای تنوع D, H, E1, E2 برآورد شدند (جدول ۶). جزء غالبیت (H) برای اکثر صفات و در هر دو محیط نرمال و تنش خشکی بیش از جزء افزایشی بود. این تفاوت در صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول برگ پرچم بسیار بیشتر بود که نشانگر اهمیت جزء غالبیت است. متوسط غالبیت ژنی ($H/D^{1/2}$) نیز در اکثر

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۵- واریانس‌های مختلف اندازه‌گیری شده در نسل‌های مورد ارزیابی

Table 5. Different variances measured in evaluated generations

Variances		محیط Environments	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle length	طول سنبله Spike length	طول ریشک Awn length	طول برگ پرچم Flag leaf length
$(V_{F2})F_2$	واریانس	Non-stress	296.21	86.04	1.15	1.86	13.17
		Stress	337.80	95.95	1.31	26.00	13.40
$(V_{F3})F_3$	واریانس میانگین نتاج	Non-stress	61.59	8.23	0.335	-0.44	-2.04
		Stress	25.68	1.36	0.355	0.43	0.07
$(V_{F3})F_3$	میانگین واریانس‌های نتاج	Non-stress	17.41	6.91	0.22	0.53	11.26
		Stress	20.55	11.11	1.07	0.39	-0.33
E_1	واریانس میانگین نسل‌های تفرق‌ناپذیر	Non-stress	13.18	5.04	0.105	0.60	2.21
		Stress	33.56	10.08	0.115	0.31	1.37
E_2	میانگین واریانس نسل‌های تفرق‌ناپذیر	Non-stress	64.85	55.17	0.52	1.54	8.75
		Stress	30.60	11.00	0.25	1.05	7.45

جدول ۶- اجزای واریانس برای صفات مختلف در شرایط نرمال و تنش رطوبتی

Table 6. Variation components fr different traits under normal and stress conditions

Traits	صفات	محیط Environments	D	H	E_1	E_2	$H/D^{1/2}$
Plant height	ارتفاع بوته	Non-stress	37.25	876.75	13.18	64.85	4.80
		Stress	-178.25	759.11	33.56	30.60	2.06
Peduncle length	طول پدانکل	Non-stress	11.86	305.41	5.04	55.17	5.07
		Stress	-29.95	278.90	10.08	11.00	3.05
Spike length	طول سنبله	Non-stress	0.64	2.60	0.10	0.50	2.01
		Stress	1.96	1.36	0.11	0.25	0.83
Awn length	طول ریشک	Non-stress	-1.33	9.18	0.60	1.54	2.60
		Stress	-12.23	108.20	0.31	1.05	2.90
Flag leaf length	طول برگ پرچم	Non-stress	5.53	43.08	2.21	8.75	2.70
		Stress	-7.46	57.43	1.37	7.45	7.70

صفات و محیط‌های اعمال شده بزرگ‌تر از یک بود که بیانگر اهمیت جزء غالبیت است. این نتایج با بخشی از نتایج به دست آمده از تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که احتمالا می‌تواند ناشی از خنثی شدن اثر ژنی مثبت و منفی مسئول غالبیت در بیشتر مکان‌های ژنی باشد. دهاندا و ستی (Dhanda and Sethi, 1996) نیز در مطالعه

Archive of SID

www.SID.ir

خود به همین تناقض دست یافتند. اصولا تخمین اثرهای مختلف ژنی با صادق بودن فرضیاتی از قبیل تفرق دیپلوئیدی، هموزیگوت بودن والدین، عدم وجود آلل‌های چندگانه، عدم وجود پیوستگی ژنی و عدم وجود اثر متقابل محیط و ژنوتیپ قابل دستیابی است. دو فرض اول در جمعیت‌های گندم صادق است اما در مورد سایر فرضیات، هرگونه انحرافی از آن‌ها منجر به برآوردهای ناصحیح از اثرها ژنی می‌شود(Kempthone, 1957). نکته قابل توجه در بررسی اجزاء تنوع این بود که جزء ارثی تنوع(D,H) در همه صفات بسیار بزرگ‌تر از بخش تنوع محیطی (E_1, E_2) بود و از آنجایی که واریانس محیطی منبع خطایی است که از دقت مطالعات ژنتیکی می‌کاهد می‌توان به صحت نتایج بدست آمده از نظر تاثیر کم محیط بر آن اطمینان بیشتری داشت. نکته دیگر این که اثر ژن‌ها در دو محیط متفاوت رطوبتی تغییر قابل توجهی نداشت که دلیل آن را می‌توان به زمان اعمال تنش در شروع رشد زایشی و تاثیر کمتر آن بر مراحل رشد رویشی ربط داد زیرا عمده تغییرات صفات مورد مطالعه در مراحل رویشی رخ می‌دهد.

برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی، میزان هتروزیس و پس روی خویش آمیزی در جدول ۷ آورده شده است. قابلیت توارث‌پذیری عمومی برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول سنبله نسبت به سایر صفات بیشترین مقدار را نشان داد به طوری که در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۷۸ تا ۰/۸۸ و در شرایط عدم تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۲۱ تا ۰/۷۵ قرار داشتند که احتمالاً معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و همچنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در جامعه مورد نظر است. لازم به ذکر است که این برآوردها به علت عدم تکرار آزمایش در چند سال و مکان از اعتبار کافی برخوردار نبوده و مقدار آن‌ها بیش از حد واقعی برآورد می‌شود. میزان وراثت‌پذیری در شرایط تنش رطوبتی بیش از شرایط نرمال تخمین زده شد که دلیل آنرا می‌توان به زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسل‌های مورد مطالعه و به ویژه نسل F_2 در شرایط تنش رطوبتی و عدم اعمال تنش شدید بر روی ژنوتیپ‌ها نسبت داد. اگرچه وراثت‌پذیری عمومی به خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید اما بالا بودن میزان آن معرف انتقال صفات از والدین به نتاج و سرعت پیشرفت تحت گزینش متعاقب تلاقی دو لاین است. باید توجه داشت که مقدار وراثت‌پذیری تحت تاثیر نوع صفت، جمعیت مورد مطالعه و شرایط محیطی دربرگیرنده افراد تحت بررسی و نحوه اندازه‌گیری فنوتیپ موردنظر بوده و در یک جمعیت معین و تحت شرایط معین به دست آمده و قابل تعمیم به شرایط و جمعیت‌های دیگر نیست (Sadrabady *et al.*, 1996). ایکرم و تاناچ (Ikram and Tanach, 1991) در گندم دوروم

Archive of SID

www.SID.ir

قابلیت توارث عمومی را برای ارتفاع بوته ۰/۸۵، طول پدانکل ۰/۵۵ و طول سنبله ۰/۶۶ گزارش کردند. بهوتا و میشرا (Bhutta and Mishra, 1995) نیز با استفاده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها در گندم دامنه وراثت‌پذیری عمومی را برای صفات مورفولوژیک و زراعی مورد مطالعه از ۵۰ تا ۹۱ درصد گزارش کردند.در تحقیقی که به وسیله تجزیه ژنتیکی نسل‌های مختلف جو انجام شده بود، وراثت‌پذیری عمومی به سه روش آلارد (۱۹۶۰)، محمود و کرامر (۱۹۵۱) و وارنر (۱۹۵۲) محاسبه شد که بر اساس هر سه روش مقدار این پارامتر به یک میزان برآورد شد و مقدار آن برای صفات ارتفاع بوته و طول سنبله به ترتیب معادل۰/۸۸ و ۰/۸ تخمین زده شد(باقی زاده و همکاران، ۲۰۰۴). مقدار این پارامتر در مطالعه دیگری که بر روی گندم نان انجام شده بود برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله و طول ریشک به ترتیب معادل ۰/۶۴، ۰/۶۳ و ۰/۹۵ به دست آمد (مصطفوی وهمکاران، ۲۰۰۵).

میزان هتروزیس یا برتری هیبرید نسبت به میانگین والدین بیشترین مقدار را برای صفات طول ریشک، طول برگ پرچم و ارتفاع بوته در شرایط تنش رطوبتی (به ترتیب ۱۲/۵، ۸/۲، ۷/۱-) و عدم تنش رطوبتی (به ترتیب ۸/۱- ، ۱۳/۵-، ۶/۱-) نشان دادند. مقادیر هتروزیس در شرایط عدم تنش رطوبتی برای کلیه صفات مقدار منفی نشان داد، لذا از نتاج این تلاقی می‌توان در جهت تولید ژنوتیپ‌های پاکوتاه در شرایط عدم تنش بهره گرفت. این وضعیت تنها برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل در شرایط تنش رطوبتی صادق بود. میزان هتروزیس نسبت به والد برتر بیشترین مقدار را برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل در شرایط تنش رطوبتی نشان داد اما در شرایط عدم تنش رطوبتی میزان هتروزیس برای همه صفات به جز طول پدانکل به یک میزان بود و بیشترین مقدار در صفت طول برگ پرچم (۱۷/۳۵) دیده شد. در بسیاری از گزارش‌ها عنوان شده که بیان هتروزیس بستگی به سطح غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده صفات دارد (Mather and Jinks, 1982) و هتروزیس در اثر غالبیت کامل یا نسبی ایجاد می‌شود که از طریق جمع شدن آلل‌های مطلوب غالب از هر دو والد در هیبرید حاصل می‌شود. از طرف دیگرپدیده فوق غالبیت هم عاملی در جهت ایجاد هتروزیس بوده و باعث می‌شود تا ارزش ژنوتیپ هتروزیگوت نسبت به ارزش هریک از ژنوتیپ‌های هموزیگوت بیشتر باشد (Comstock and Robinson, 1948). در عین حال عده‌ای معتقدند که هتروزیس ناشی از اثر متقابل بین مکان‌های ژنی یا اپیستازی است و برخی دیگر عوامل وراثتی سیتوپلاسم و اثرمتقابل آن‌ها با فاکتورهای وراثتی هسته را در هتروزیس دخیل می‌دانند (Larik *et al.*, 1995). در این مطالعه نیز

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۷- برآورد وراثت‌پذیری عمومی، هتروزیس، آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی و مقادیر آزمون‌های انفرادی برای صفات مختلف در دو شرایط محیطی تنش و عدم تنش رطوبتی

Table 7. Estimation of broadsense heritability, heterosis, inbreeding depression and the amount of scaling test for different traits under stress and non- stress environments

صفات Traits		محیط Environments	وراثت‌پذیری عمومی (h^2_b) Allard	Mahmoud & Kramer	Warner	هتروزیس Heterosis Mean parents	High parent	آثار خویش‌آمیزی Inbreeding depression	آزمون‌های انفرادی Scaling tests C	D
Plant height	ارتفاع بوته	Non-stress	0.67	0.75	0.71	-6.07	-12.94	-1.85	-18.38	-15.60
		Stress	0.84	0.87	0.86	-7.13	-15.11	-15.70	-95.50	-48.53
Peduncle length	طول پدانکل	Non-stress	0.24	0.21	0.25	-5.67	-5.02	5.54	3.85	5.04
		Stress	0.81	0.88	0.85	-2.76	-4.15	-19.24	-54.57	-12.21
Spike length	طول سنبله	Non-stress	0.48	0.55	0.53	-4.62	-14.53	1.88	-0.15	1.51
		Stress	0.78	0.80	0.79	4.45	-2.53	4.44	2.00	1.84
Awn length	طول ریشک	Non-stress	0.02	0.02	0.02	-8.15	-15.24	-1.45	-2.62	3.17
		Stress	0.43	0.45	0.44	12.55	2.86	-17.35	-7.34	-5.99
Flag leaf length	طول برگ پرچم	Non-stress	0.25	0.17	0.23	-13.48	-17.35	-1.15	-6.10	-2.59
		Stress	0.35	0.44	0.38	8.16	4.42	-16.60	-8.14	-5.34

Archive of SID

www.SID.ir

صفاتی که دارای مقدار هتروزیس بیشتر در مقایسه با سایر صفات بودند جزء غالبیت بیشتری را نسبت به جزء افزایشی در تجزیه ژنتیکی نسل‌ها نشان دادند و می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که والدین دورگ دارای آلل‌های متفاوتی در هر مکان ژنی بوده که در بین آن‌ها آلل‌های با اثر غالبیت تا فوق غالبیت وجود داشته است (Hill, 2001). واعظی و همکاران (Vaezi *et al.*, 1999) میزان هتروزیس را نسبت به والد برتر و میانگین والدین در نسل‌های در حال مطالعه ذرت محاسبه کرده و نشان دادند که میزان هتروزیس در صفات عملکرد دانه و وزن بلال بیشترین مقدار را داشتند و همچنین مقدار هتروزیس مثبت برای کلیه صفات نشان برتری F_1 نسبت به میانگین والدین و مناسب بودن این تلاقی جهت تولید دورگ بود.

برآورد آثار ناشی از پس روی خویش‌آمیزی نشان داد که مقدار این پارامتر در شرایط تنش رطوبتی و برای کلیه صفات بیش از شرایط عدم تنش رطوبتی بود. در شرایط تنش رطوبتی آثار ناشی از پس روی خویش‌آمیزی موجب کاهش ۲۰/۷ و ۲۹/۲۴ میانگین ارتفاع بوته و طول پدانکل شد اما در شرایط عدم تنش رطوبتی موجب کاهش ۱/۸۵ درصد ارتفاع بوته و ۵/۵۴ درصد افزایش طول پدانکل شد. آثار ناشی از خویش‌آمیزی موجب افزایش درصد طول سنبله در هر دو شرایط محیطی شد،.بنابراین به طور کلی خودگشنی افراد باعث افزایش هموزیگوسیتی و در نتیجه ظهور آثار ژن‌های مغلوب نامطلوبی که توسط آلل‌های غالب والد پوشانده بودند، شده است و باعث کاهش درصد صفات در اثر خویش‌آمیزی می‌شود اما در صورت عدم نامطلوب بودن آلل‌های مغلوب، درصد صفات پس از خویش‌آمیزی افزایش می‌یابد. شارما و ساین (Sharma and Sain, 2002a) در مطالعه ژنتیکی صفت سطح پدانکل در گندم دوروم مشخص کردند که اثر متقابل دو و سه ژنی (اثر اپیستازی) نقش مهمی را در مثبت و معنی دار بودن مقدار هتروزیس به عهده داشتند. در این مطالعه نیز مشخص شد که اثر اپیستازی غالبیت موجود در نسل F_2 دلیل معنی‌دار بودن آثار سوء ناشی از خویش‌آمیزی است. در مطالعه دیگر این محققین بر روی گندم دوروم مشخص شد که اثر متقابل سه ژنی افزایشی در افزایشی در غالبیت عامل اصلی معنی‌دار شدن میزان هتروزیس برای سه تلاقی مختلف و در دو شرایط محیطی کشت نرمال و کشت با تاخیر در صفت تعداد پنجه در گیاه بوده است (Sharman and Sain, 2002b).

آگاهی از نحوه عمل ژن‌ها، راهکار و روش اصلاحی را برای صفات مختلف تعیین می‌کند. در صورت وجود آثار غالبیت و اپیستازی توجه به تولید بذر هیبرید و در صورت برآورد زیاد آثار افزایشی، کاربرد روش‌های مختلف انتخاب می‌تواند روش‌های اصلی اصلاحی را مشخص سازد. در مطالعه حاضر نیز صفات ارتفاع بوته،

Archive of SID

www.SID.ir

طول پدانکل و طول سنبله دارای بیشترین آثار غالبیت ژنی و صفات طول برگ پرچم و طول ریشک دارای بیشترین آثار افزایشی ژنی بودند که انتخاب روش اصلاحی مناسب را جهت بهبود این صفات مشخص می‌کند.

References

Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding, John Wiley and Sons, New York.

Adams, W.M. 1967. Basis of yield components compensation in crop plants. Crop Science 7: 505-510.

Amawate, J.S., and Behl, P.N. 1995. Genetic analysis of some quantitative components of yield in bread wheat. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 55: 120-125.

Arzani, A. 2002. Grain yield performance of durum wheat germplasm under Iranian dryland and irrigated field conditions. Sabrao Journal of Breeding and Genetics 34: 9-18.

Austin, R. B. 1989. Maximising production in water limited environments. Pp. 13-26. In: Baker, F. W. G.(ed.), Drought Resistance in Cereals. C.A.B. International, London.

Baghizadeh, A., Taleei, A., Naghavi, M. R., and Zeinalu, H. 2004. An evaluation of inheritance for some quantitative traits in barley using generation mean analysis. Iranian Journal of Agricultural Science 35: 851-857 (in Farsi).

Bhutta, M.A., and Mishra, Y. 1995. Studies on yield and yield components in spring wheat under drought conditions. Journal of Agricultural Research 35: 75-79.

Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Wheat Prospects for Global Improvement. pp. 135-141.

Cedola, M. C., Iannucci, A., Scalfati, G., Soprano, M., and Rascio, A. 1994. Leaf morphophysiological parameters as screening techniques for drought stress tolerance in *Triticum durum* Desf. Journal of Genetics and Breeding 48: 229-236.

Archive of SID

www.SID.ir

Chowdhry, M.A., Rasool, I., Khaliq, I., Mahmood, T., and Gilani, M.M. 1999. Genetics of some metric traits in spring wheat under normal and drought environment. Rachis 18: 34-39.

Comstock, R.E., and Robinson, H.F. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. Biometrics 4: 254-266.

Cukadar-Olmedo, B., and Miller, J.F. 1997. Inheritance of the stay green In sunflower. Crop Science 37: 150-153.

Dhanda, S.S., and Sethi, G.S. 1996. Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions. Wheat Information Service 83: 19-27.

Dixit, G.P. 1998. Gene action for yield and its components in grass pea. Indian Journal of Genetics 58 :91-95.

Falconer, D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics. Longman Group Ltd. London.

Hallauer, A. R., and. Miranda, B. 1985. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames Iowa. 275 pp.

Hill, A.B. 2001. Commercialization of safflower hybrids. Proceedings of the 5th International Safflower Conference, Montana, July 23-27.

Ikram, U.H., and Tanach, L. 1991. Diallel analysis of grain yield and other agronomic traits in durum wheat. Rachis 10: 8-13.

Innes, P., Hoogendoorn, J., and Blackwell, R. D. 1985. Effects of differences in date of ear emergence and height on yield of winter wheat. Journal of Agricultural Science, Cambridg 105: 543-549.

Jinks, J. L., and Pooni, H.S. 1979. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. Heredity 36: 253-266

Kempthone, O. 1957. An Introduction to Genetic Statistics. John Wiley & Sons Inc, New York.

Khan, M.Q., Alam, K., and Chowdhry, M.A. 1992. Diallel cross analysis of some morphological traits in spring wheat. Pakistan. Journal of Agricultural Science 13: 211-215.

Archive of SID

www.SID.ir

Larik, A.S., Mahar, A.R., and Hafiz, H.M. 1995. Heterosis and combining ability estimates in diallel crosses of six cultivars of spring wheat. Wheat Information Service 80:12-19.

Mahmud, I., and Kramer, H.H. 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soybeans cross. Agricultural Journal 43: 605-609.

Mather, K., and Jinks, L. 1982. Biometrical genetics the study of continuous variation. Chapman and Hall. London. 450pp.

Miller, D., and Pikett, R.C. 1956. Inheritance of parent male fertility in *Sorghum vulgar* Peres. Crop Science 14: 1- 4.

Mishra, P.C., Singh, T.B., Kurmvanchi, S.M., and Soni, S.N. 1996. Gene action in diallel cross of bread wheat under late sown conditions. J. Soil and Crops 6:128-131.

Mostafavi, KH., Hosseinzadeh,A. H., and Zeinali Khanghah, H. 2005. Genetic analysis of yield and correlated traits in bread wheat (*Triticum aestivum*). Iranian Journal of Agricultural Science 36: 187-197 (in Farsi).

Pecetti, L., Annicchiarico, P., and Kashour, G. 1993. Flag leaf variation in Mediterranean durum wheat landraces and its relationship to frost and drought tolerance and yield response in moderately favourable conditions. Plant Genetic Resources 93:25-28.

Pheloung, P.C., and Sidique, K.H.M. 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. Australian Journal of Plant Physiology 18:53-64.

Sadrabady, R., Marashi, H., and Nasseri, M. 1996. Principles of Cultivar Development, Theory and Technique. Ferdowsi University of Mashhad Publications. 538 pp.

Shahbazi, A. 2005. Stimation of genetic parameters for different trait in safflower using generation mean analysis. MSc. Thesis, Isfahan University of Technology (in Farsi).

Sharma, S. N., and Sain, R. S. 2002a. Genetics of peduncle area in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Indian Journal of Genetics 62: 97-100.

Sharma, S. N. and Sain, R. S. 2002b. Inheritance of tillers-per-plant in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Indian Journal of Genetics 62: 101-103.

Sheikh, S., Singh, I., and Singh, J. 2000. Inheritance of some quantitative traits in bread wheat(*Triticum aestivum* L. em. Thell). Annals of Agricultural Research 21:51-54.

Archive of SID

www.SID.ir

Vaezi, SH., Abd-Mishani, C., Yazdi-Samadi, B., and Ghanadha, M. R. 1999. Genetic analysis of quantitative traits in maize, I. Generation mean analysis of yield and yield components. Iranian. Journal of Agricultural Science 30: 839-851 (in Farsi).

Walia, D.D., Tashi Dawa, P.P., and Choudhary, H.K. 1995. Gene effects controlling grain yield and its components in bread wheat. Agricultural Science Digest 15(3): 129-131.

Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. Agronomy Journal 44: 427-430.

Archive of SID

www.SID.ir