مجله علوم گیاهان زراعی ایران
دوره ۴۴، شماره ۲، ۱۳۹۲ (۳۲۶-۳۱۷)

توارث برخی صفات کمی گندم نان (*Triticum aestivum* L.) تحت تنش خشکی

مجاهد کمالی زاده[1*]، عبدالهادی حسین زاده[2] و حسن زینالی خانقاه[3]
۱، دانش آموخته کارشناسی ارشد، ۲و ۳، دانشیاران پردیس کشاورزی و منابع دانشگاه تهران، کرج
(تاریخ دریافت: ۹۱/۲/۱۸ - تاریخ تصویب: ۹۲/۴/۱۸)

چکیده

بررسی نحوه توارث، نوع عمل ژن‌ها و تعیین استراتژی مؤثر اصلاحی در جهت بهبود صفات فیزیولوژیک و مورفوفیزیولوژیک به‌خصوص در شرایط تنش خشکی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. به منظور تعیین نحوه توارث و برآورد اجزای ژنتیکی کنترل‌کننده برخی صفات کمّی گندم نان در شرایط معمول و محدود آبی، والدین P_1 و P_2 و نسل‌های F_1، F_2، BC_1 و BC2 از ژرم‌پلاسم‌های (بزوستایا × بولانی و بزوستایا × لاین ۵۱۸) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در دو شرایط آبی (معمول و محدود) مورد ارزیابی قرار گرفتند. صفات عملکرد دانه، طول پدانکل، طول خوشه، وزن صد دانه، شاخص برداشت و وارثت‌پذیری عمومی و خصوصی در نسل‌های مختلف، مورد بررسی قرار گرفتند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی صفات بین ۰/۸۳- ۰/۲۲ در شرایط معمول آبی و بین ۰/۹۵- ۰/۱۹ در شرایط محدود آبی و وراثت‌پذیری خصوصی بین ۰/۷۱- ۰/۱۷ در شرایط معمول آبیاری و بین ۰/۷۱- ۰/۰۷ در شرایط محدود آبی متغیر بود. نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که میانگین مربعات نسل‌ها برای اکثر صفات معنی‌دار است. لذا تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفات صورت گرفت. کنترل ژنتیکی اکثر صفات در تلاقی اول (بزوستایا × بولانی) به‌صورت غالبیت بود، در این مورد پیشنهاد می‌شود گزینش را تا نسل‌های بعدی به تأخیر انداخت و یا از راهبردهای اصلاحی دیگر نظیر دورگ‌گیری (هیبریداسیون) استفاده نمود. در صورتی که در تلاقی دوم (بزوستایا × لاین ۵۱۸) اجزای افزایشی در کنترل صفات نقش بارزی اعمال کردند و مشخص می‌کند که در این تلاقی، گزینش در نسل‌های اولیه مؤثرتر می‌باشد. کنترل ژنتیکی صفات در هر دو شرایط محیطی مشابه بود و تنش کم‌آبی کنترل ژنتیکی صفات را تغییر نداد.

واژه‌های کلیدی: گندم نان، تنش خشکی، تجزیه میانگین نسل‌ها، عملکرد

مقدمه

کمبود آب در بسیاری از نقاط دنیا به‌عنوان مهم‌ترین عامل محدودکننده است، بنابراین ایجاد و استفاده از ارقام متحمل به شرایط خشکی از اهمیت زیادی برخوردار است (Gol-Abadi et al., 2008). با توجه به کاهش بارندگی-های سالانه و افزایش خشکی و دمای محیط، ایجاد ارقام متحمل و دارای پتانسیل عملکرد بالا، از طریق اصلاح-نباتات امکان‌پذیر است. در این راستا شاخص برداشت و عملکرد به‌عنوان مهمترین صفات در این زمینه معرفی شده‌اند (Ahmadi et al., 2007).

به‌علاوه در برنامه‌های اصلاحی مهم‌ترین شاخصی که برای مقاومت به خشکی استفاده می‌شود، ارزیابی عملکرد دانه است، ولی عملکرد دانه معیار مناسبی برای انتخاب نمی‌باشد زیرا عملکرد یک خصوصیت بسیار

* نویسنده مسئول: مجاهد کمالی زاده تلفن: ۰۹۱۷۱۹۲۳۲۳۸ E-mail: mkamalizadeh@ut.ac.ir

پیچیده است و به وسیله چندین فرایند متابولیکی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی تعیین می‌شود که ژنتیک و ارتباط آن‌ها با یکدیگر بسیار پیچیده است (Ehdaei & Ghaderi, 1972). بدین منظور شناسایی صفات مرتبط با تحمل به خشکی و نحوه کنترل ژنتیکی این صفات می‌تواند در گزینش ژنوتیپ‌های سازگار به‌کار گرفته شود. از بین صفات مختلف مورفولوژیکی، صفات مرتبط با قامت گیاه از جمله ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول خوشه ارتباط نزدیکی با عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی نشان دادند (Singh et al., 1998). در شرایطی که به‌نژادگر تصمیم دارد چند صفت را به طور همزمان اصلاح کند، ضروری است که برای تصمیم‌گیری در مورد هر یک از صفات اصلاحی ابتدا پارامترهای مربوط به آن‌ها را تخمین بزند و سپس بر اساس اطلاعات موجود، روش مناسب اصلاحی را برگزیند. یکی از بهترین روش‌هایی که برای تعیین پارامترهای ژنتیکی وجود دارد، روش تجزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد (Kang, 1994). در این روش می‌توان علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات اپیستازی را نیز برآورد نمود. این روش در مقایسه با سایر طرح‌های ژنتیکی نیاز به آزمایش‌های کوچک‌تری از لحاظ مواد ژنتیکی و سطح زیر کشت دارد (Ehdaei & Wains, 1997). Gol-Abadi et al. (2008) در مطالعات خود بر روی تلاقی های گندم با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها به این نتیجه رسیدندکه برای صفات ارتقاع بوته، طول پدانکل مدل چهار پارامتری در شرایط تنش رطوبتی بهترین برازش را نشان می دهد. Khan et al. (1992) در تجزیه ژنتیکی گندم نان اثر افزایشی ژنی را به همراه درجاتی از غالبیت جزئی برای صفت طول سنبله به دست آوردند. با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون مقیاس مشترک مشخص شد که توارث صفات ظهور سنبله، ارتفاع بوته، شاخص برداشت، عملکرد دانه، طول سنبله، وزن هزار دانه و تعداد سنبلچه علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت تحت کنترل اثرات اپیستازی قرار دارد. همچنین مشخص گردید که صفات مربوط به سنبله دارای وراثت‌پذیری عمومی نسبتا بالایی هستند. Ahmadi et al (2007) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون مقیاس مشترک صفات زراعی از قبیل عملکرد دانه، ارتفاع بوته، وزن بوته، طول سنبله و وزن هزار دانه در گیاه گندم، نتیجه گرفتند که اثر غالبیت مهم‌ترین عامل در وراثت‌پذیری اکثر صفات بود. با توجه به این که شناخت و استفاده از نحوه عمل ژن در یک برنامه به‌نژادی مهم بوده و موجب افزایش دقت در گزینش و صرفه‌جویی در هزینه و زمان می‌شود، لذا هدف از اجرای این تحقیق بررسی پارامترهای ژنتیکی عملکرد و صفات مذکور و نیز بررسی نحوه عمل ژن و توارث‌پذیری این صفات در شرایط آبی معمول و محدود، در دو تلاقی گندم نان پاییزه با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها می‌باشد، که در نهایت دستیابی به چنین اطلاعاتی می‌تواند زمینه‌ای برای انتخاب روش اصلاحی مناسب در هر دو شرایط باشد. لازم به ذکر است که منطقه کرج دارای آب و هوای مدیترانه‌ای و به تبع آن دارای الگوی تنش آبی آخر فصل (بعد از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی) می‌باشد. به همین دلیل می‌توان تنش خشکی را از مرحله ساقه رفتن، اعمال نمود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی نسل‌های مورد نیاز برای انجام آزمایش تجزیه میانگین نسل‌ها شامل والدین P_1 و P_2 و نسل‌های F_1، F_2، BC_1 و BC_2 که در تلاقی‌های بزوستایا × بولانی (تلاقی اول) و بزوستایا × لاین ۵۱۸ (تلاقی دوم) به‌دست‌آمدند. در هر دو تلاقی والد بزوستایا (P_1) به‌عنوان والد مادری مورد استفاده قرارگرفت. نسل F_2 در اثر خودگشنی نسل F_1، BC_1 در اثر تلاقی F_1 با والد بزوستایا (P_1) و BC_2 در اثر تلاقی F_1 با والد دیگر به‌دست آمدند. گفتنی است رقم بزوستایا به‌عنوان والد مقاوم در هر دو تلاقی، والد بولانی (P_2) به‌عنوان والد حساس در تلاقی اول و لاین ۵۱۸ (P_2) به‌عنوان والد خیلی حساس به خشکی در تلاقی دوم مورد استفاده قرار گرفتند (Fower et al., 1981). والدین و نسل‌های مربوط به هر تلاقی در یک طرح آزمایشی جداگانه در هر دو شرایط آبی (معمول و محدود)، در مزرعه آموزشی و پژوهشی دانشکده علوم زراعی و دامی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در دولت آباد کرج طی سال زراعی۸۷ - ۱۳۸۶ کشت گردید. آزمایش به صورت طرح بلوک کامل تصادفی با ۴ تکرار اجرا گردید. هر واحد آزمایشی شامل یک ردیف به طول ۲ متر و

عرض ۵۰ سانتی‌متر بوده و فاصله بوته‌ها از هم ۱۰ سانتی‌متر و عمق تقریبی کاشت ۴ سانتی‌متر بود. در هر تکرار ۱۱ ردیف کاشت شامل ۲ ردیف مربوط به هر والد، یک ردیف مربوط به F_1، ۴ ردیف مربوط به F_2 و ۲ ردیف مربوط به BC_1 و BC_2 وجود داشت. ابتدا ردیف‌ها تصادفی شدند سپس در هر ردیف ۲۰ بذر کشت گردید. فاصله بین هر تکرار ۲ متر لحاظ گردید. بذرها قبل از کشت با قارچ‌کش کاربوکسین تیرام (ویتاواکس) پنج درصد، ضدعفونی شدند. طبق داده‌های هواشناسی در محل پژوهش، مجموع نزولات جوی سالیانه برابر با ۲۴۳/۷ میلی‌متر و میزان رطوبت نسبی ۴۷ درصد بود. کلیه مراقبت‌های لازم در طول مراحل کاشت و داشت هر آزمایش مانند آبیاری، مبارزه با علف‌های هرز و کوددهی بر طبق استانداردهای موجود صورت پذیرفت. در بهار و تا مرحله رسیدگی، کرت‌های مربوط به شرایط آبیاری طبیعی به فاصله ۷ روز یک‌بار آبیاری شدند. تنش خشکی از مرحله ساقه رفتن بر اساس محاسبه درصد رطوبت وزنی و پتانسیل آب خاک اعمال شد. بعد از توقف کامل آبیاری، حفر کانال و ایجاد سایبان (جهت جلوگیری از روان‌آب و نزولات جوی)، به صورت هفتگی درصد وزنی نمونه خاک قسمت تنش محاسبه شد تا در صورت لزوم (رسیدن پتانسیل آب خاک به ۵۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای) آبیاری صورت بگیرد که با توجه به ذخیره آبی زمستانه، آخرین آبیاری کرت‌های مربوط به شرایط تنش آبی یک هفته قبل از ظهور گل‌ها و شروع مرحله گلدهی انجام گرفت. جهت دقت در کار همه بوته‌ها پس از رسیدگی کامل برداشت شدند و بعد از انتقال به آزمایشگاه، صفات عملکرد دانه، طول پدانکل، طول خوشه و وزن صددانه اندازه‌گیری شدند و سپس شاخص برداشت، محاسبه شد.

در این آزمایش ابتدا آزمون نرمال بودن داده‌ها از طریق برنامه آماری مینی‌تب (نسخه ۹.۰۱) صورت‌گرفت. سپس تجزیه واریانس وزنی (به دلیل تفاوت در تعداد افراد هرنسل) برای داده‌های حاصل از هر دو آزمایش به طور جداگانه برای هر یک از صفات، با کمک نرم افزار SAS (نسخه ۸.۷) انجام پذیرفت.

تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفـــاتی که تفاوت نسل‌های آن‌ها معنی‌دار شده‌بود، با کمک نرم‌افزار آماری مینی‌تب (نسخه ۹.۰۱) انجام‌گرفت. برای تجزیه میانگین نسل‌ها از روش Mather & Jinks (1982) استفاده شد. برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به‌دلیل تفاوت واریانس‌ها در هر نسل، از روش حداقل مربعات وزنی (Weighted least squares) استفاده شد. مناسب‌ترین وزن از تقسیم تعداد افراد آن خانواده به واریانس خانواده محاسبه شد. کفایت مدل افزایشی- غالبیت از طریق آزمون مقیاس مشترک وزنی (Joint scaling test) با استفاده از آزمون کای اسکوئر مورد بررسی قرارگرفت. سپس در صورت عدم کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت، مدل شش پارامتری انتخاب و به منظور داشتن درجه آزادی کافی از رگرسیون وزنی به روش نزولی استفاده شد. با حذف اثرات متقابل غیر معنی‌دار از مدل، درجه آزادی غیر صفر شد (Mather & Jinks, 1982). آزمون وزنی توأم قوی‌ترین آزمون برای برآورد پارامترهای ژنتیکی و تشخیص وجود اثرات اپیستازی است، زیرا با استفاده از اطلاعات کلیه نسل‌ها می توان مدل افزایشی- غالبیت را بر آن برازش داد. بنابراین همهٔ مدل‌های دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری برای شناسایی نحوهٔ عملکرد ژن‌ها در توارث تمام صفات برازش داده‌شدند و مدلی انتخاب شد که تمامی پارامترها در آن مدل معنی‌دار شده‌باشد (یا بیشترین تعداد پارامتر معنی‌دار داشته‌باشد) و نیز کفایت مدل با غیرمعنی‌دارشدن آزمون کای اسکوئر تایید شود. در نهایت میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی و اجزای مختلف تنوع طبق رابطه‌های زیر محاسبه گردید.

میانگین کلی هر صفت در این روش به‌صورت زیر محاسبه شد:

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

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 بین اثرات غالبیت، α، β، α2، 2αβ و β2 حاصل‌ضرب‌های پارامترهای ژنتیکی.

میـزان وراثت‌پذیری عمومـــی و خصوصی طبق فرمول‌های زیر برآورد گردید.

$h^2_{bs} = VF2 - (V_{p1} \times V_{P2}) / VF2$ (Kearsey & Pooni, 1996)

$h^2_{ns} = 2V_{F2} - (V_{BC1} + V_{BC2}) / V_{F2}$ (Warner, 1952)

همچنین اجزای واریانس براساس روش Mather & Jinks (1982) به‌صورت زیر برآورد گردیدند:

$$E = \frac{\sigma^2_{P1}}{4} + \frac{\sigma^2_{P2}}{4} + \frac{\sigma^2_{F1}}{2}$$
$$A = 4\sigma^2_{F2} - 2(\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2})$$
$$D = 4(\sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2} - \sigma^2_{F2} - E)$$
$$F = \sigma^2_{BC2} - \sigma^2_{BC1}$$

در روابط فوق E جزءغیر قابل توارث (محیطی)، A جزء افزایشی واریانس، D جزء غالبیت واریانس وF بخش ناشی از همبستگی d و h در برآیند تمام مکان‌های ژنی می‌باشد. مقدار مثبت پارامترF نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار بیشتری از صفت اندازه‌گیری‌شده (نسبت به والد دیگر) را دارد و مقدار منفی این پارامتر بیانگر این است که ژن‌های غالب بیشتر در والد دارای ارزش کمتر، برای صفت مورد نظر، قرار دارند.

سپس با استفاده از اجزائ فوق، پارامتر متوسط غالبیت ($\sqrt{D/A}$) محاسبه‌شد و همچنین پارامتر انحراف غالبیت ($F/\sqrt{DA}$) برای نشان دادن وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده صفات محاسبه گردید.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس وزنی برای تمامی صفات در نسل‌های مختلف نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌ها در تلاقی‌های مختلف وجود دارد، بنابراین تجزیه میانگین نسل‌ها بلامانع می‌باشد. تنها صفت طول خوشه در تلاقی مقایسات میانگین هر یک از صفات اندازه‌گیری شده در نسل‌های مختلف هر دو تلاقی و در هر دو شرایط آبی در جدول (۲) آمده‌است. قرار گرفتن نتایج در حدواسط 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 به یکی از والدین نزدیک‌تر بود که این وضعیت بیانگر وجود غالبیت نسبی و یا غالبیت کامل در این گونه بود که دلیل آن را می توان به آثار سوء ناشی از خویش آمیزی ربط داد.

جدول۱- تجزیه واریانس وزنی صفات مختلف در دو تلاقی گندم نان در دو شرایط محیطی

تلاقی	منابع تغییرات	شرایط آبی آزمایش	درجه آزادی	عملکرد دانه	طول‌پدانکل	طول خوشه	وزن صد دانه	شاخص برداشت
بزوستایا × بولانی آزمایش اول	تکرار	معمول	۳	۱۱۴/۵۳	۳۰/۰۷	۱/۹۲	۰/۵۸	۰/۰۰۷
		محدود	۳	۵۴/۲۸	۳۲/۷۶	۲/۵۲	۰/۸۱	۰/۰۱۷۶
	تیمار(نسل)	معمول	۵	۷۰۲/۵۳**	۷۷/۸۷*	۹/۹۴*	۱/۶۷**	۰/۰۱۴**
		محدود	۵	۶۴/۲۸**	۱۰۰/۱*	۱۸/۴۱**	۱/۸۷**	۰/۰۳۳۸**
	خطای‌آزمایش	معمول	۱۵	۹۴/۲۵	۲۷/۵۱	۲/۶۱	۰/۳۷	۰/۰۰۵
		محدود	۱۵	۲۲/۴	۱۹/۸۹	۱/۹۳	۰/۴	۰/۰۰۶
بزوستایا × لاین ۵۱۸ آزمایش دوم	تکرار	معمول	۳	۳۱/۴۳	۷۵/۰۹	۱/۸۱	۱/۵۷	۰/۰۰۲۱
		محدود	۳	۰/۴۴	۳۶/۴	۰/۶۹	۱/۵۶	۰/۰۲۲
	تیمار(نسل)	معمول	۵	۲۵۱/۷۳**	۱۵۴/۷۵**	۵/۱۴*	۲/۰۱**	/۰۰۷۱**
		محدود	۵	۰/۵**	۵۲/۳۸*	۳/۳۸ ns	۱/۹۲**	۰/۰۱۷*
	خطای‌آزمایش	معمول	۱۵	۲۲/۵۲	۳۲/۶۸	۲/۳۱	۰/۲۲	۰/۰۰۲۴
		محدود	۱۵	۰/۰۷۹	۲۳/۸۶	۳/۸	۰۰/۲۱۹	۰/۰۰۷

ns، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس آزمون مقیاس مشترک برای هر دو آزمایش در جدول‌های ۲ و ۳ ارائه شده‌است. پارامتر m برای کلیه صفات در هر دو تلاقی در سطح یک درصد معنی‌دار بود. در آزمایش اول (تلاقی بزوستایا × بولانی) عدم معنی‌دار شدن کای اسکوئر برای مدل ساده سه پارامتری افزایشی - غالبیت (m، [d] و [h])، نشان‌دهنده کفایت این مدل در توجیه توارث صفت وزن صددانه در شرایط محدود آبی می‌باشد (جدول۳). اما در بقیه موارد، نتایج آزمون مقیاس مشترک نشان داد که برازش مدل ساده افزایشی - غالبیت قادر به توجیه تمامی اثرهای ژنتیکی صفات بررسی‌شده نبوده و به‌عبارتی بیانگر عدم کفایت مدل و لزوم افزودن اثر اپیستازی بود. باوجود آن‌که آزمون‌های کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای بقیه صفات معنی‌دار بود، برای برخی از صفات (مانند شاخص برداشت) هیچ کدام از اثرات اپیستازی معنی‌دار نشدند،در این رابطه Kearsey & Pooni (1996) اظهار داشته‌اند عدم معنی‌دار بودن اثرهای اپیستازی دو ژنی می‌تواند ناشی از عدم بررسی

اثرات متقابل غیرآللی در تعداد مکان‌های ژنی بیشتر، اثرات مادری و یا لینکاژ جنسی باشد. در آزمایش اول (تلاقی بزوستایا × بولانی) مطابق با جدول (۳)، برای عملکرد دانه در بوته مدل چهار پارامتری با دو درجه آزادی برازش داده‌شد، زیرا کای اسکوئر مربوطه معنی‌دار نگردید. علاوه‌بر اثرات افزایشی و غالبیت اثرات اپیستازی غالبیت در غالبیت در شرایط معمول آبی و غالبیت در افزایشی در شرایط محدود آبی وارد مدل شده‌است. درجه غالبیت به‌ترتیب در شرایط معمول و محدود آبی ۲۲/۷ و ۱۹/۷ حاصل‌شد (جدول۵).

جدول ۲ – مقایسات میانگین صفات مختلف گندم نان در دو تلاقی گندم نان در دو شرایط محیطی

تلاقی	صفت	شرایط آبی آزمایش	P_1	P_2	F_1	F_2	BC_1	BC_2
بزوستایا × بولانی آزمایش اول	عملکرد دانه	معمول	۱۲/۱^{a}	۹/۲^{b}	۱۱/۱^{ab}	۱۰/۸^{ab}	۱۱/۳^{ab}	۱۰^{b}
	دربوته (گرم)	محدود	۱۰/۴^{a}	۷/۷۱^{b}	۱۰/۳^{a}	۹/۹^{a}	۱۰/۲۸^{a}	۹/۵^{a}
	طول‌پدانکل (سانتی‌متر)	معمول	۳۳/۶^{ab}	۳۵/۸^{a}	۳۴^{ab}	۳۵/۸^{a}	۳۲/۱^{b}	۳۵/۲^{a}
		محدود	۲۹^{a}	۲۵/۸^{b}	۲۸/۷^{a}	۲۸/۲^{a}	۲۶/۲^{ab}	۲۶/۶^{ab}
	طول خوشه (سانتی‌متر)	معمول	۱۲/۲^{a}	۹/۸^{b}	۱۱/۹^{a}	۱۱/۲^{ab}	۱۱/۷^{a}	۱۰^{b}
		محدود	۱۰/۳^{a}	۸/۴^{b}	۹/۹۵^{a}	۸/۹^{ab}	۱۰/۴^{a}	۸/۸^{ab}
	وزن صد دانه (گرم)	معمول	۴/۰۳^{a}	۳/۰۵^{b}	۳/۷^{a}	۳/۳^{ab}	۳/۸^{a}	۴^{a}
		محدود	۲/۶۴^{ab}	۲/۳^{b}	۳/۱^{a}	۲/۸^{ab}	۳^{a}	۲/۷^{ab}
	شاخص برداشت	معمول	۰/۳۸^{ab}	۰/۳۹^{ab}	۰/۴۵^{a}	۰/۴^{a}	۰/۴۲^{a}	۰/۴۵^{a}
		محدود	۰/۳۷^{a}	۰/۲۹^{b}	۰/۳۳^{ab}	۰/۳۵^{a}	۰/۳۳^{ab}	۰/۳۸^{a}
بزوستایا × لاین ۵۱۸ آزمایش دوم	عملکرد دانه	معمول	۱۱/۵^{a}	۸/۹^{b}	۱۱/۱^{a}	۱۰/۱^{ab}	۱۱/۸^{a}	۱۰/۵^{ab}
	دربوته (گرم)	محدود	۹/۷۱^{a}	۴/۹^{b}	۹/۲۶^{a}	۸/۳۴^{ab}	۸/۵^{ab}	۷/۸^{ab}
	طول‌پدانکل (سانتی‌متر)	معمول	۳۸/۳^{a}	۲۷/۷^{b}	۳۴/۶^{a}	۳۶^{a}	۳۵/۱^{a}	۳۴^{a}
		محدود	۲۶/۵^{a}	۲۲/۳^{b}	۲۷/۴^{a}	۲۷/۱^{a}	۲۸^{a}	۲۷/۶^{a}
	طول خوشه (سانتی‌متر)	معمول	۱۰/۶^{a}	۸/۸^{b}	۹/۵^{ab}	۹/۷^{ab}	۱۰^{ab}	۸/۷۱^{b}
		محدود	۹/۳^{a}	۸/۹^{a}	۹/۱۶^{a}	۹/۳۴^{a}	۹/۱^{a}	۸/۸^{a}
	وزن صد دانه (گرم)	معمول	۴/۰۷^{a}	۲/۵^{b}	۳/۶۳^{ab}	۳/۲۸^{ab}	۳/۷۴^{ab}	۳/۱۱^{ab}
		محدود	۱/۵۶^{a}	۰/۷۳^{b}	۱/۴^{a}	۰/۹۵^{ab}	۱/۰۶^{ab}	۰/۹۱^{ab}
	شاخص برداشت	معمول	۰/۳۷^{a}	۰/۳۴^{b}	۰/۳۹^{a}	۰/۳۹^{a}	۰/۴^{a}	۰/۳۵^{b}
		محدود	۰/۳۹^{a}	۰/۳^{b}	۰/۳۱^{b}	۰/۳۳^{ab}	۰/۳۶^{ab}	۰/۳۱^{b}

جدول ۳- برآورد مدل ژنتیکی (میانگین و اجزاء ژنتیکی آن) برای صفات مورد اندازه‌گیری در آزمایش اول (تلاقی بزوستایا × بولانی)

اجزاء / صفات	شرایط آزمایش	میانگین نسل m	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اپیستازی افزایشی درافزایشی [i]	اپیستازی غالبیت در افزایشی [j]	اپیستازی غالبیت در غالبیت [l]	χ^2	درجه غالبیت [h]/[d]
عملکرد دانه دربوته (گرم)	معمول آبی	۲۴/۸۵±۴/۲۴**	-۱/۸۱±۳/۲۱ *	-۴۰/۹۹±۱۵/۲۳**	–	-	۶۶/۶۵±۶/۲۶**	۰/۱۵	۲۲/۷
	محدود آبی	۵/۱۱±۰/۵۷**	۰/۵۷±۰/۳۹ *	۱۱/۲۶±۱/۹۴**	–	۴/۹±۰/۸۷ *	–	۰/۷	۱۹/۷
طول‌پدانکل (سانتی‌متر)	معمول آبی	۳۷/۳۷±۵/۰۳**	-۱/۱۷±۰/۰۹*	-۱۲/۸۲±۰/۹۵ ^{ns}	-	۹/۸۳±۳/۹۹*	-	۰	۱۱/۶
	محدود آبی	۲۲/۵۵±۱/۲۳**	-۱/۹۷±۰/۹۳*	۱۶/۱۵±۴/۴۹ **	–	–	-۹/۸۲±۴/۴۵*	۱/۰۵	-۸
طول خوشه (سانتی‌متر)	معمول آبی	۱۲/۴۸±۱/۳۹**	-۱/۲۱±۰/۴۲**	-۴/۹۹±۳/۵۷*	-۱/۴۶±۱/۳۲*	-	۴/۸۵±۲/۳۶*	۰	¼
	محدود آبی	۹/۵۴±۰/۵۱**	-۱/۶۶±۰/۳۳**	۵/۲۴±۱/۸**	–	–	-۴/۸۳±۱/۷۹**	۰/۷۴	-۳/۲
وزن صد دانه (گرم)	معمول آبی	۱/۹۵±۰/۶۱**	-۰/۱۷±۰/۱۳*	۶/۸۲±۱/۵۷**	۲/۱۳±۰/۵۷**	–	-۴/۰۸±۱/۱۱**	۰/۷۳	-۴۰
	محدود آبی	۲/۴۵±۰/۱۶**	۰/۲۱±۰/۰۳*	۰/۷۳±۰/۲۹*	–	–	–	۰/۳	۳/۴
شاخص برداشت	معمول آبی	۰/۲۷±۰/۰۸**	-۰/۰۴±۳/۲۱ ^{ns}	۰/۳۶±۰/۲*	۰/۱۱۴۴±۰/۰۷*	-	-۰/۱۸±۰/۱۵**	۰	-۹
	محدود آبی	۰/۳۴±۰/۰۴**	۰/۰۵±۰/۰۳۷ *	۰/۲۴±۰/۱۶ *	–	۰/۲۳±۰/۲۵ ^{ns}	–	۰/۳۱	۴/۸

* و ** : به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد ، ns : غیر معنی دار

برای صفت طول پدانکل نیز مدل چهار پارامتری بهترین برازش را داشت. آزمون t- استیودنت برای اثر میانگین در سطح یک درصد و برای اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی در غالبیت در سطح پنج درصد معنی‌دار گردید و برای اثر غالبیت، معنی‌دار نگردید. علاوه‌بر اثرات افزایشی و غالبیت اثر غالبیت در غالبیت، در شرایط محدود آبی وارد مدل شده‌است (جدول۳). نتایج آزمایش‌های Yavav et al. (1997) و Dashti *et al*. (2010)، نیز نقش اپیستازی ژنی را در کنترل این صفت نشان داد. در شرایط معمول آبی با وجودی که اثر غالبیت وارد مدل شده‌است اما معنی‌دار نیست. مشاهده اثر غالبیت غیرمعنی‌دار ممکن است به‌واسطه حضور

غالبیت دو جهته با اثرات ژنی نامتقارن باشد (Kearsey & Pooni, 1996). مدل ساده افزایشی - غالبیت برای توجیه کنترل ژنتیکی طول خوشه کافی نمی‌باشد و می‌بایست اثرات اپیستازی ژن‌ها به‌ویژه غالبیت در غالبیت را در کنترل این صفت مدنظر قرارداد. در شرایط معمول آبی برای این صفت، مدل پنج پارامتری و در شرایط محدود آبی مدل چهار پارامتری بهترین برازش را داشتند (جدول۳).

در شرایط معمول آبی و در مورد صفت وزن صددانه، کای اسکوئر برای مدل پنج پارامتری معنی‌دار نشدآزمون t استیودنت برای اثرات غالبیت، افزایشی در افزایشی و غالبیت در غالبیت در سطح یک درصد معنی‌دار گردید. درجه غالیبت برای این صفت در این تلاقی ۴۰- برآورد گردید. Chowdhry et al. (2002) نیز اثر فوق غالبیت را برای کنترل این صفت گزارش کردند. در شرایط محدود آبی مدل سه پارامتری بهترین برازش را داده داشت.

در نهایت مدل ساده افزایشی - غالبیت برای توجیه ژنتیکی صفت شاخص برداشت کفایت نکرده و اثر متقابل اپیستازی ژنی در تظاهر آن دخیل است. همان‌گونه که در جدول ۳ دیده‌می‌شود اپیستازی‌های نوع افزایشی در افزایشی و غالبیت در غالبیت در شرایط معمول آبی و اپیستازی نوع افزایشی در غالبیت در شرایط محدود آبی، مهمترین اثرات متقابل در کنترل این صفت می‌باشند. در شرایط محدود آبی، باوجودی‌که اثر اپیستازی غالبیت در افزایشی وارد مدل شده‌است اما این اثر معنی‌دار نیست که دلیل احتمالی آن ذکرشد.

جدول ۴- برآورد مدل ژنتیکی (میانگین و اجزاء ژنتیکی آن) برای صفات مورد اندازه‌گیری در آزمایش دوم (تلاقی بزوستایا × لاین ۵۱۸)

اجزاء / صفات	شرایط آزمایش	میانگین نسل m	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اپیستازی افزایشی درافزایشی [i]	اپیستازی غالبیت در افزایشی [j]	اپیستازی غالبیت در غالبیت [l]	χ^2	درجه غالبیت [h]/[d]
عملکرد دانه در بوته (گرم)	معمول آبی	۱۱/۳۹±۰/۵**	۱/۳۸±۰/۹۶*	-	-۱/۲۱±۰/۱۵*	-	-	۰/۶۱	-
	محدود آبی	۷/۵۵±۰/۹۸**	۲/۴۷±۱/۱۶*	۲/۱۳±۱/۸۹ns	-	-۳/۶۶±۳/۲*	-	۰/۳۰۳	۰/۹
طول‌پدانکل (سانتی‌متر)	معمول آبی	۳۱/۱۱±۱/۳۲**	-۳/۶۷±۱/۵*	۷/۵۴±۲/۵۵**	-	۳/۰۴±۴/۷*	-	۱/۵۶	-۲
	محدود آبی	۲۴/۱۸±۱/۳۴**	۲/۰۵±۱/۱۳ns	۱۹/۵۸±۵/۴۲**	-	-	-۱۶/۲۹±۵/۳۴**	۱/۵۶	۹/۶
طول خوشه (سانتی‌متر)	معمول آبی	۹/۶۷±۰/۴۶**	-۱/۱۴±۰/۳۲**	۱/۷۹±۰/۶۹ns	-	-	-	۱/۰۹	۱/۶
	محدود آبی	-	-	-	-	-	-	-	-
وزن صد دانه (گرم)	معمول آبی	۲/۹۷±۰/۲**	۰/۷۴±۰/۲**	۰/۶۶±۰/۲۳**	۰/۲۸±۰/۲۶*	-	-	۰/۶۳	۰/۹
	محدود آبی	۲/۶±۰/۰۵**	۰/۷۴±۰/۱**	-	۰/۱۵±۰/۱۲*	-	-	۱/۴۲	-
شاخص برداشت	معمول آبی	۰/۳۹±۰/۰۰۷**	-۰/۰۲۵±۰/۰۱*	-	-۰/۰۳±۰/۰۱۴ns	-	-	۳/۳۱	-
	محدود آبی	۰/۲۸±۰/۰۶**	۰/۰۵±۰/۰۲**	۰/۱۹±۰/۰۶*	-	-۰/۰۶±۰/۰۴*	-۰/۱۷±۰/۱۲*	۰	۳/۸

*و** : به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد ، ns : غیر معنی دار

نکته قابل توجه این‌که در مورد همه صفات به‌غیر از عملکرد، اثرات غالبیت [l] و اثرات متقابل غالبیت در غالبیت [h] دارای علامت‌های مخالف بودند (جدول۳)، از این رو احتمال وجود اپیستازی از نوع دوگانه (Duplicate interaction) وجود دارد این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد. جدول ۳ نشان‌می‌دهد که برای همه صفات عمدتا اثرات غالبیت نقش عمده را در کنترل توارث ایفاء می‌کنند. همچنین بزرگ بودن پارامتر درجه غالبیت، نقش بیشتر غالبیت ژنی را نسبت به اثرات افزایشی نشان می‌دهد. از طرف دیگر پارامتر غالبیت [h] در آزمایش اول برای اکثر صفات (به‌غیر از عملکرد دانه، طول خوشه و طول پدانکل در شرایط معمول آبی) معنی‌دار بود و با توجه به این که علامت این پارامتر مثبت بود می‌توان اظهار داشت که آلل‌هایی که این صفات را افزایش می‌دهند، باید نسبت به آلل‌هایی که آن-ها را کاهش می‌دهند، غالب باشند (Mather & Jinks, 1982). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که در این آزمایش (تلاقی بزوستایا × بولانی) علاوه‌بر اثرات ساده افزایشی و غالبیت، اپیستازی ژنی به خصوص نوع [l] در کنترل این صفات مهم بوده‌اند. نتیجه ثانویه این‌که برای صفات مورد بررسی گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل

تثبیت نمی‌باشد. نتایج آزمایشات Novoselovic et al. (2004)، Chowdhry et al. (2002)، Lonc & zalewski (1991) و zalewski et al. (1997) بر روی صفات فوق در گندم نان در هر دو شرایط تنش و غیر تنش رطوبتی، نیز حاکی از نقش مهم‌تر اثرات غالبیت در کنترل این صفات بود. در حالی که Mann and Sharma (1995) در گندم دوروم عمل افزایشی ژن را برای عملکرد دانه گزارش کردند. برآورد اجزای تنوع برای صفات مورد مطالعه در آزمایش اول (تلاقی اول بزوستایا × بولانی) در جدول ۵ آمده‌است. جزء افزایشی برای اکثر صفات و در هر دو شرایط محیطی بیش از جزء غالبیت بود. در مورد صفات عملکرد دانه و شاخص برداشت در شرایط محدود آبی، واریانس غالبیت بسیار بزرگ‌تر از واریانس افزایشی بود که نشانگر اهمیت جزء غالبیت است. مقدار پارامتر F (میزان اثرات متقابل اجزائ افزایشی و غلبه)، برای بیشتر صفات (جدول ۵) مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌ها در جهت افزایش صفات، برتری دارند. قدر مطلق پارامتر $F/\sqrt{DA}$ برای صفات مختلف کمتر از یک بود که نشان‌دهنده وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده این صفات است. متوسط غالبیت ژنی نیز در اکثر صفات کوچک‌تر از یک بود که بیانگر اهمیت جزء افزایشی است. این نتایج با بخشی از نتایج به‌دست آمده از تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که احتمـــالا می‌تواند ناشی از خنثی شدن اثر ژنی مثبت و منفی مسئول غالبیت در بیشتر مکان‌های ژنی باشد. Dhanda & Sethi (1996) نیز در مطالعه 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 اثرهای ژنی می‌شود (Kearsey & Pooni, 1996).برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۵ آورده شده‌است. قابلیت توارث عمومی برای صفات عملکرد دانه در بوته و طول پدانکل نسبت به سایر صفات بیشترین مقدار را نشان داد به‌طوری که در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۱۹تا ۰/۹۵ و در شرایط عدم تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۲۲ تا ۰/۷۱ قرار داشتند که احتمالا 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 می شود. میزان وراثت‌پذیری در شرایط تنش رطوبتی بیش از شرایط نرمال تخمین زده‌شد که دلیل آن‌را می‌توان به زیادتر بودن تنوع ژنتیکی در نسل های مورد مطالعه و به‌ویژه نسل F_2، شرایط تنش رطوبتی 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 به‌دست‌آمده و قابل تعمیم به‌شرایط و جمعیت‌های دیگر نیست (Kearsey & Pooni, 1996). در مورد توارث خصوصی که در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۰۷تا ۰/۶۶ و در شرایط عدم تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۱۷ تا ۰/۴۶ قراردارند (جدول۴)، نیز میزان وراثت‌پذیری در شرایط تنش رطوبتی بیش از شرایط نرمال تخمین زده‌شد و قابلیت توارث خصوصی برای صفات عملکرد دانه در بوته، طول پدانکل و وزن صددانه نسبت به سایر صفات بیشترین مقدار را نشان داد.

در آزمایش دوم (تلاقی بزوستایا × لاین ۵۱۸)، نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها، در جدول۳ آورده‌شده‌است. در آزمایش دوم، اجزای افزایشی نقش به‌مراتب بیشتر و مهم‌تری نسبت به اجزای غالبیت دارند به‌طوری‌که در صفات عملکرد دانه، طول خوشه و شاخص برداشت جزء غالبیت وارد مدل نشده‌اند یا معنی‌دار نیستند.

برای صفت عملکرد دانه مدل سه پارامتری بهترین برازش را در شرایط معمول آبی داشت که علاوه‌بر میانگین، اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی نیز وارد مدل شدند. اثر افزایشی در سطح ۵ درصد

معنی‌دار گردید که مبین اهمیت بیشتر این جزء در کنترل این صفت می‌باشد در شرایط محدود آبی با وجودی‌که مدل چهار پارامتری بهترین برازش را داشت اما جزء غالبیت معنی‌دار نشد (جدول۳). که با نتایج تحقیقات Chowdhry et al (2002)، که گزارش کردند در شرایط محدود و معمول آبی اثرات غیر افزایشی در کنترل صفت عملکرد دانه اهمیت بیشتری دارند، مطابقت نداشت. در مورد صفت طول پدانکل نیز مدل چهار پارامتری بهترین برازش را داشت. علاوه‌بر میانگین و اثرات افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی غالبیت در غالبیت و یا غالبیت در افزایشی وارد مدل شدند. مدل ساده سه پارامتری به‌دلیل معنی‌دار نشدن کای اسکوئر برای صفت طول خوشه برازش داده‌شد. در مورد صفت وزن صددانه در شرایط غیرتنش رطوبتی، مدل چهارپارامتری شامل میانگین و اثرات افزایشی و غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی و در شرایط تنش رطوبتی، مدل سه پارامتری شامل اجزای میانگین و اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی بهترین برازش را داشت. سرانجام در مورد صفت شاخص برداشت در شرایط معمول آبی مدل سه پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی و مدل پنج پارامتری شامل همه اجزاء به‌غیر از اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی در شرایط تنش رطوبتی برازش داده‌شد (جدول۳).

در این آزمایش (تلاقی بزوستایا × لاین ۵۱۸) در مورد صفات طول پدانکل و شاخص برداشت اثرات غالبیت و اثرات متقابل غالبیت در غالبیت دارای علامت‌های مخالف بودند، از این رو احتمال وجود اپیستازی از نوع دوگانه وجود دارد (Mather & Jinks, 1982). جدول ۳ نشان‌می‌دهد که برای صفت طول پدانکل در هر دو شرایط آبی و شاخص برداشت در شرایط محدود آبی، عمدتا اثرات غالبیت نقش عمده را در کنترل توارث ایفاءمی‌کنند. همچنین بزرگ بودن پارامتر درجه غالبیت، نقش بیشتر غالبیت ژنی را نسبت به اثرات افزایشی نشان‌می‌دهد. اما در مورد بقیه صفات اثرات افزایشی نقش مهم‌تری در کنترل صفات دارند. Singh & Singh (1992) با تجزیه میانگین نسل‌ها اثر اپیستازی ژن‌ها را برای صفت عملکرد دانه مهم تلقی کردند و Chowdhry et al. (2002) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در سه تلاقی گندم نان تحت شرایط تنش خشکی تجزیه ژنتیکی تعدادی از صفات کمی از جمله عملکرد و اجزاء آن را مورد بررسی قراردادند که هم آزمون وزنی و هم آزمون مقیاس مشترک نقش عمل اپیستازی ژن را در اکثر صفات در هر سه تلاقی آشکار نمود.

برآورد اجزای تنوع برای صفات مورد مطالعه در آزمایش دوم (تلاقی بزوستایا × لاین ۵۱۸) در جدول ۵ آمده‌است. اجزائ واریانس شامل واریانس اثرات محیطی (Ew)، واریانس اثر غالبیت (H)، واریانس اثرات افزایشی (D)، مقدارF، متوسط غالبیت (√D/A) و انحراف غالبیت (F/√DA) و همچنین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول۴، آورده‌شده‌است. برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ آورده‌شده‌است. قابلیت توارث عمومی نسبتا بالا بود و برای صفت عملکرد دانه در بوته نسبت به سایر صفات بیشترین مقدار را نشان داد به‌طوری که در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۳۵تا ۰/۸۹ و در شرایط عدم تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۴۸ تا ۰/۸۳ قرار داشتند که احتمالا معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و همچنین ادغام اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در جامعه مورد نظر است.

جزء افزایشی برای اکثر صفات و در هر دو محیط معمول و تنش خشکی بیش از جزء غالبیت بود. در مورد صفات عملکرد دانه و شاخص برداشت در شرایط محدود آبی، جزء غالبیت بسیار بزرگ‌تر از جزء افزایشی بود که نشانگر اهمیت جزء غالبیت است. متوسط غالبیت ژنی نیز در اکثر صفات کوچک‌تر از یک بود که بیانگر اهمیت جزء افزایشی است. در این تلاقی (بزوستایا × لاین ۵۱۸) اثر غالبیت برای چند صفت غیرمعنی‌دار بود، مشاهده اثر غالبیت غیرمعنی‌دار ممکن است بواسطه حضور غالبیت دو جهته با اثرات ژنی نامتقارن باشد که نتیجه آن فقدان هتروزیس معنی‌دار است. در مورد توارث خصوصی که در شرایط تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۱۸تا ۰/۶۷ و در شرایط عدم تنش رطوبتی در دامنه‌ای بین ۰/۲۹ تا ۰/۷۱ قراردارند (جدول۴). وراثت‌پذیری به‌دست آمده در این تحقیق در مقایسه با سایر مطالعات متفاوت بود، برای مثال میزان وراثت‌پذیری خصوصی برای صفت طول

خوشه درمقایسه با نتایج کمتر برآورد گردید، این اختلاف می‌تواند به تفاوت در والدین انتخابی در آزمایشات مختلف و همچنین تأثیر عوامل محیطی متفاوت بر روی صفات در شرایط مختلف نسبت داده‌شود. البته وجود تفاوت زیاد بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیانگر اهمیت غالبیت در کنترل صفات می‌باشد. بنابراین تفاوت بین نتایج تحقیقات مختلف از نظر میزان وراثت‌پذیری خصوصی می‌تواند به نوع اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی نیز نسبت داده‌شود. Ikram & Tanach (1991) در گندم دوروم قابلیت توارث عمومی را برای ارتفاع بوته ۰/۸۵، طول پدانکل ۰/۵۵ و طول خوشه ۰/۶۶گزارش کردند.

جدول۴- برآورد اجزای تنوع برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم نان

تلاقی	صفت	شرایط آبی آزمایش	واریانس افزایشی D	واریانس غالبیت H	واریانس محیطی E	اثر متقابل F	متوسط غالبیت	انحرافات غالبیت	توارث عمومی	توارث خصوصی
بزوستایا × بولانی آزمایش اول	عملکرد دانه	معمول	۳۴/۵۴	۱۰/۵۲	۱۳۲/۸۶	-۵/۵۲	۰/۵۵	-۰/۲۹	۰/۷۱	۰/۲۳
	(گرم)	محدود	۴۶/۸۲	۲۰۳/۱۳	۱۴/۵۴	-۹۶/۸۲	۲/۰۸	-۰/۹۹	۰/۸۸	۰/۶۱
	طول‌پدانکل	معمول	۳۱/۳۲	۲۵/۲۲	۱۱/۹۱	۱۸/۹۵	۰/۹	۰/۶۷	۰/۶۶	۰/۴۶
	(سانتی‌متر)	محدود	۲۶/۸	۵/۱۲	۹/۶۲	۱/۴۳	۰/۴۴	۰/۱۲	۰/۵۷	۰/۵۳
	طول خوشه	معمول	۱/۹۲	۱/۸۵	۱/۰۱	۰/۴۷	۰/۹۸	۰/۲۵	۰/۵۳	۰/۳۹
	(سانتی‌متر)	محدود	۱/۰۴	۰/۱۲	۱/۶۷	۰/۱۷	۰/۳۳	۰/۴۸	۰/۱۹	۰/۱۳
	وزن صد دانه	معمول	۰/۳۸	۰/۰۲۶	۰/۲۶	-۰/۰۳۶	۰/۲۶	-۰/۳۶	۰/۴۱	۰/۳۸
	(گرم)	محدود	۰/۹۶	۰/۰۶	۰/۲۳	۰/۲۲	۰/۲۵	۰/۹۱	۰/۶۷	۰/۵۸
	شاخص	معمول	۰/۰۳۸	۰/۰۱۴	۰/۰۴۸	-۰/۰۱۲	۰/۶	-۰/۵۴	۰/۳۲	۰/۲۶
	برداشت	محدود	۰/۰۶	۰/۵۹	۰/۰۸	-۰/۱۶	۳/۱۴	-۰/۸۵	۰/۹۵	۰/۶۶
بزوستایا × لاین ۵۱۸ آزمایش دوم	عملکرد دانه	معمول	۲۴/۸۷	۹۲/۸	۷/۰۰	۲۴/۰۴	۱/۹۳	۰/۵	۰/۷۹	۰/۲۹
	(گرم)	محدود	۱۶/۲۷	۰/۵۹	۱۰/۰۴	۰/۵۳	۰/۱۹	۰/۱۷	۰/۴۵	۰/۳۴
	طول‌پدانکل	معمول	۴۸/۶۹	۱۰/۲	۱۶/۰۱	-۱۱/۲۶	۰/۴۶	-۰/۵	۰/۶۲	۰/۵۶
	(سانتی‌متر)	محدود	۱۱۰/۶۶	۱۷/۸۴	۱۲/۱۲	-۳/۹۹	۰/۴	-۰/۰۹	۰/۸۲	۰/۶۷
	طول خوشه	معمول	۵/۴	-۴/۷۵	۱/۶۹	-۰/۳۳	-	-	۰/۴۸	۰/۳۴
	(سانتی‌متر)	محدود	۴/۲۷	۳/۷	۱/۳۵	-۱/۲۴	۰/۹۳	-۰/۳۱	۰/۷۱	۰/۴۸
	وزن صد دانه	معمول	۰/۳۴	۰/۵۲	۰/۱۱	-۰/۱۵	۱/۲۳	-۰/۳۵	۰/۶۶	۰/۴۲
	(گرم)	محدود	۰/۲۶	۰/۴۶	۰/۱۰۳	۰/۰۸	۱/۳۲	۰/۲۴	۰/۶۸	۰/۳۸
	شاخص	معمول	۰/۰۳۳	۰/۰۲۹	۰/۰۱۳	-۰/۰۰۶	۰/۹۴	-۰/۱۹	۰/۶۶	۰/۴۴
	برداشت	محدود	۰/۱۶	۰/۱۲	۰/۰۱۲	۰/۰۴۸	۰/۸۸	۰/۳۴	۰/۸۹	۰/۶۵

به‌طورکلی در شرایط معمول آبی، برای صفات طول خوشه، وزن صددانه و شاخص برداشت در تلاقی دوم (بزوستایا × لاین ۵۱۸) عمدتا اثرات افزایشی، نقش عمده را در کنترل توارث این صفات ایفاءمی‌کنند و بیانگر این است که گزینش در نسل‌های اولیه می‌تواند برای اصلاح این صفات مؤثر باشد. Khan et al. (1992) در تجزیه ژنتیکی گندم نان اثر افزایشی ژنی را به همراه درجاتی از غالبیت جزئی برای طول سنبله به‌دست آوردند. در مورد دیگر صفات، اثر غالبیت و اثرات اپیستازی معنی‌دار بودند، که در مورد این صفات بایستی گزینش را به تأخیر انداخت. اصولاً با توجه به اثرات اپیستازی و نیز ناکافی بودن مدل افزایشی- غالبیت می‌توان بیان کرد که هرچه عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده صفات افزایش یابند، اثرات متقابل بین آن‌ها نیز افزایش خواهند یافت. Joshi & Paroda (1970)، Fazel-Najafabadi et al (2004) و Yavav et al. (1997) نیز مدل ساده افزایشی و غالبیت را برای صفات فوق، کافی ندانسته و حداقل یک نوع اثر متقابل از جمله اثر متقابل غالبیت در غالبیت را در کنترل صفات معنی‌دار یافتند. اما Singh **et** al. (1998)، نتیجه گرفتند که مدل ساده افزایشی- غالبیت برای عملکرد دانه و بیوماس تحت شرایط غیرتنش کافی می‌باشد. مثبت بودن درجه غالبیت در صفات طول پدانکل، طول خوشه و عملکرد دانه در تلاقی اول و در صفات عملکرد دانه، وزن صددانه و شاخص برداشت در تلاقی دوم نشان می‌دهد که غالبیت به طرف والد برتر (والد بزوستایا) افتاده‌است و منفی بودن درجه غالبیت برای صفات دیگر نشان می‌دهد غالبیت به طرف والد دارای میانگین کوچک‌تر می‌باشد.

در شرایط محدود آبی، اثر افزایشی فقط برای صفات عملکرد دانه و وزن صددانه تلاقی دوم معنی‌دار شد که با تحقیقات Sharma et al. (1991) و Bhatia et al (1978) مطابقت داشت. Chowdhry et al. (2002) نیز

چند صفات کمی از جمله عملکرد و اجزائ آن را مورد بررسی قرار دادند که هم آزمون وزنی و هم آزمون مقیاس مشترک، نقش عمل اپیستازی ژن را در اکثر صفات آشکار نمودند. در نهایت با توجه به این نتایج، این‌گونه استنباط می‌شود که در هر دو تلاقی ژنوتیپ‌ها به‌طور جداگانه دارای رفتار ژنی مشابهی در هر دو شرایط آبی بوده‌اند.

REFERENCES

1. Ahmadi, J. S., Orang, F. A., Zali, A., Yazdi-Samadi, B., Ghannadha, M. R., & Taleei, A. R. (2007). Study of yield and its components inheritance in wheat under drought and irrigated conditions. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 11, 201-214 (in Farsi).
2. Bhatia, R. S., Ziauddin, A. & Sharma, J. S. (1978). Heritability and genetic advance from F1 to F4 diallel generations in spring wheat, *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 38, 155-159.
3. Chowdhry, M. A., Ambreen, A. & Khalig, I. (2002). Genetic control of some polygenic traits in vulgare species. *Asian Plant Science*. 1, 235-237.
4. Dashti, H., Naghavi, M. R., & Tajabadipour, A. (2010). Genetic analysis of salinity tolerance in bread wheat crosses. *Agriculthral Science Technology*. 12, 347-356.
5. Dhanda, S. S. & G. S. Sethi. (1998). Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (Triticum aestivum). *Euphytica*, 104, 39–47.
6. Ehdaei, B. & Ghaderi, A. 1972. *Diallel method and its application in plant breeding*. Shahid Chamran University Press, 54 pages. (In Farsi).
7. Ehdaie, B. & Wains, J. G. (1997). Genetic analysis of carbon isotope discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. *Theoritical and Applied Genetics*, 88(8), 1023-1028.
8. Fazel Najafabadi, M., Ghannadha, M. R., Zali, A. A., and Yazdi Samadi, B. (2004). Genetic analysis of seedling characters in bread wheat. Proceedings of the *4th International Crop Science Congress*, Brisbane, Australia.
9. Fower, D., Gusta B., & Tyler. N. J. (1981). Selection for winter hardiness in wheat. III. Screening methods. *Crop Scince*. 21, 896 – 901.
10. Gol-Abadi, M., Arzani, A., & Mirmohammady Maibody , S. A. M. (2008). Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. *Seed. Plant*. 24, 1.99-116. (In Farsi)
11. Ikram, U. H. & Tanach. L. (1991). Diallel analysis of grain yield and other agronomic traits in durum wheat. *RACHIS*, 10, 8-13.
12. Joshi, A.B., and Paroda, R. S. (1970). Genetic architecture of yield and components of yield in wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 30 (2), 298-314.
13. Kang, M. S. (1994). *Applied Quantitative Genetics*. Baton Rouge, LA 70810-6966 USA
14. Kearsey, M. J. & H. S. Pooni. (1996). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman & Hall. London.
15. Khan, M. Q., Alam, K. & Chowdhry, M. A. (1992). Diallel cross analysis of some morphological traits in spring wheat. *Pakistanion Journal of Agricultural Science*, 13, 211-215.
16. Lonc, W., and Zalewski, D. (1991). Diallel analysis of quantitative traits of winter wheat F1 hybrids. *Plant Breeding Acclimatization and Seed Production*, 35(3-4). 101-113
17. Mather, K. & J. L. Jinks. (1982). *Biometrical Genetics*. 3rd ed., Chapman and Hall, London.
18. Novoselovic, D., Baric, M., Drezner, G., Gunjaca, J., and Lalic, A. (2004). Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics Molecular Biology*. 27, 1.92-98.
19. Sharma, R. C., Smith, E.L. & Mc New, R. W. (1991). Combining ability analysis for harvest index in winter wheat. *Euphytica*, 55, 229-234.
20. Singh, G., Nanda, G. and Shou, V. 1998. Gene effects for grains per spike, grain weight and grains per spiklet in a set of nineteen crosses of wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 58: 1, 83-89.
21. Singh, R. P. & Singh, S. (1992). Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 52, 369-375.
22. Warner, J. N. (1952). A method for estimating heritability. *Agron*. J. 44, 2.427-430.
23. Yavav, B., Yunus, M. & Madon, S. (1997). Genetic architecture of yield, yield component and quality traits in bread wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 31, 28-32.