Iranian Journal of Field Crop Science
Vol 53, No 4, Winter 2023 (123-148)
DOI:10.22059/ijfcs.2022.335109.654879

علوم گیاهان زراعی ایران
دورهٔ ۵۳، شمارهٔ ۴، زمستان ۱۴۰۱ (ص ۱۲۳-۱۴۸)

Genetic analysis by generation mean analysis and using mixed models method in maize (*Zea mays* L.) genotypes under water deficit stress condition

Khosro Mafakheri*[1], Mostafa Valizadeh[2], Seyed Abolghasem Mohammadi[2]
1,2. Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran.
(Received: December 12, 2021- Accepted: February 14, 2022)

ABSTRACT

Investigation of inheritance of agronomic traits, type of genes action and selection of appropriate breeding method is of great importance in order to achieve the maximum potential of breeding genotypes. In order to estimate the genetic components of important morphological traits were using generation mean analysis with mixed models in four basic generations (BC_1, F_2, F_1, and BC_2) resulting from crossing of maize inbred lines MO17 (drought tolerant) and B73 (drought sensitive), under water deficit stress factor at three levels of including well-watered, intermediate, and severe water deficit stress in field conditions were studied in the growing season in 2016 and 2017. The results of this research showed that the highest heterosis of F_1 was observed in the well-watered for one grain weight (112%), in the intermediate stress for grain yield (59%), and in the severe stress for anthesis silking interval (59%). Average degree of dominance in well-watered for 100 grain weight trait, in intermediate stress for number of ears per plant and in severe stress for plant height and number of leaves per plant were positive and greater than one. Also, in three irrigation conditions, due to the greater dominance gene effects (dominance gene effects was obtained for grain yield in plant in well-watered condition 75, intermediate stress 115, and severe stress 63) and variance of dominance gene effects in genetic control of grain yield and important traits, the production of hybrid varieties is essential to exploit these effects.
Keywords: Generation mean analysis, maize, mixed model, water deficit stress.

تجزیه‌ی ژنتیکی با روش میانگین نسل‌ها و استفاده از روش مدل مخلوط در ژنوتیپ‌های ذرت تحت تنش کم‌آبی

خسرو مفاخری*[۱]، مصطفی ولیزاده[۲]، سیدابوالقاسم محمدی[۲]
۱و ۲- به‌ترتیب دانش‌آموخته دکتری، استاد گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران.
(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۹/۲۱- تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۱/۲۵)

چکیده

بررسی نحوه توارث صفات زراعی، نوع عمل ژن‌ها و انتخاب روش اصلاحی مناسب در جهت دستیابی به حداکثر پتانسیل ژنوتیپ‌های اصلاحی از اهمیت بالایی برخوردار است. به‌منظور برآورد اجزای ژنتیکی صفات مورفولوژیکی مهم با تجزیه میانگین نسل‌ها به کمک روش مدل مخلوط (Mixed Model)، چهار نسل پایه (F1، F2، BC1 و BC2) حاصل از تلاقی اینبرد لاین‌های ذرت MO17 (متحمل به خشکی) و B73 (حساس به خشکی) تحت عامل تنش آبی در سه سطح (آبیاری نرمال، تنش ملایم و شدید کم‌آبی) در شرایط مزرعه در سال‌های زراعی ۱۳۹۵ و ۱۳۹۶ مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج نشان داد میزان هتروزیس نسبت به میانگین والدین در شرایط آبیاری نرمال برای صفات وزن تک‌دانه (۱۱۲ درصد)، در تنش ملایم برای عملکرد دانه (۵۹ درصد) و در تنش شدید برای صفت تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی (۵۹ درصد) به دست آمد. متوسط درجه غالبیت در آبیاری نرمال برای صفت وزن ۱۰۰ دانه، در تنش ملایم برای صفت تعداد بلال در بوته و در تنش شدید برای صفات ارتفاع بوته با گل تاجی و تعداد برگ در بوته مثبت و بزرگ‌تر از یک به دست آمد. همچنین در سه عامل تنش آبی باتوجه‌به بیشتر بودن اثرهای غالبیت (اثرهای غالبیت برای عملکرد دانه در آبیاری نرمال ۷۵، تنش ملایم ۱۱۵ و تنش شدید ۶۳ به دست آمد) و واریانس غالبیت در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و صفات مهم، تولید واریته‌های هیبرید برای بهره‌برداری از این اثرها ضروری است.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، تنش کم‌آبی، ذرت، مدل مخلوط.

* Corresponding author E-mail: kh.mafakheri@tabrizu.ac.ir

مقدمه

ذرت (*Zea mays* L.) گیاهی از غلات گرمسیری با دوره رشد نسبتاً کوتاه است. سطح زیر کشت ذرت رتبه سوم را پس از گندم و برنج داشته و میزان تولید آن در جهان رتبه اول را دارد (Askari, 2004). ذرت به دلیل ویژگی‌های بسیار زیاد، به‌ویژه به دلیل قدرت سازگاری بالا با شرایط اقلیمی گوناگون، بسیار زود در تمام دنیا گسترش یافت و در حال حاضر در بیش از ۱۳۰ میلیون هکتار از اراضی دنیا کشت می‌شود (Ahmadi *et al*., 2014). در سال زراعی ۹۹-۱۳۹۸ سطح زیر کشت ذرت دانه‌ای کشور حدود ۱۳۷ هزار هکتار برآورد شده و میزان تولید ذرت دانه‌ای کشور در حدود ۱۱۰۱۱۷۰ تن برآورد شده که معادل ۴/۸۳ درصد از کل میزان تولید غلات است (Agricultural-Iran Statistics, 2018). در سطح جهان نیز آمارها نشان می‌دهد تا سال ۲۰۵۰ تقاضا برای ذرت، دو برابر خواهد شد (Chaudhary *et al*., 2014). گیاهان در شرایط طبیعی در طول فصل رشد با تنش‌های متعددی روبه‌رو می‌شوند که یکی از مهم‌ترین آنها تنش کم‌آبی است. یکی از اهداف به‌نژادی گیاهی، افزایش عملکرد در شرایط تنش رطوبتی است، عملکرد دانه به‌عنوان مهم‌ترین شاخص انتخاب ارقام مقاوم به تنش کم‌آبی، تحت تأثیر عوامل محیطی و ژنتیکی زیادی قرار دارد و به همین دلیل، انتخاب ژنوتیپ‌های برتر را دشوار ساخته است (Debaeke & Abdellah, 2004). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیر زیستی است (Bruce *et al*., 2002) که بر بسیاری از جنبه‌های رشدی گیاهان اثر می‌گذارد (Chaves & Oliveria, 2004; Golbashy *et al*., 2010; Jaleel *et al*., 2009; Lee *et al*., 2004; Nemeth *et al*., 2002; Seghatoleslami *et al*., 2008). واکنش‌های گیاهان به تنش خشکی در سطوح سلولی مختلف بسته به شدت و دوره تنش نیز همانند گونه‌های گیاهی و مرحله رشد آن متفاوت است. درک پاسخ گیاهان به خشکی از اهمیت بسیاری برخوردار است و بخش مهمی از ساختار گیاهان زراعی متحمل خشکی را تشکیل می‌دهد (Zhao *et al*., 2008; Chaves *et al*., 2009). خشکی به معنای ازدست‌دادن کامل آب درون‌سلولی است، به‌طوری‌که این حالت بتواند موجب اختلال در سوخت‌وساز سلولی، ساختاری سلول و سرانجام توقف واکنش‌های آنزیمی گردد. تنش خشکی به‌وسیله کاهش محتویات آب، تضعیف پتانسیل آب برگ و نزول فشار آماس، انسداد روزنه‌ها و کاهش بزرگ‌شدن سلول و رشد آن، تعریف می‌شود. تنش شدید آب می‌تواند توقف فتوسنتز، اختلال سوخت‌وساز و سرانجام مرگ گیاه نیز را به دنبال داشته باشد (Jaleel *et al*., 2007).

ذرت از جمله گیاهانی است که نیاز آبی بالایی دارد (Gong *et al*., 2015). خشکی یکی از مهم‌ترین فاکتورهای محدودکنندهٔ تولید ذرت در جهان است که هر ساله عملکرد جهانی ذرت را به طور متوسط ۱۷ درصد کاهش می‌دهد و در بعضی مناطق این کاهش تا ۷۰ درصد نیز گزارش شده است (Dastbandan Nejad *et al*., 2010). وقوع تنش کم‌آبی در برخی مراحل از سیکل رشدی گیاه بسیار مهم و حیاتی است که در مورد ذرت مرحله گلدهی و پرشدن دانه حساس‌ترین مرحله رشدی می‌باشد. در مرحله گلدهی ذرت، پتانسیل تولید دانه تعیین می‌شود و تنش خشکی در این مرحله سبب کاهش تعداد دانه می‌شود که این حالت بیشتر نتیجه خشک‌شدن دانه‌های گرده است (Araus *et al*., 2012).

نهایتاً در خلال مرحله پرشدن دانه، تنش رطوبتی باعث کاهش عرضه جذب در منبع مواد غذایی می‌شود که این موضوع باعث کاهش وزن دانه ذرت می‌شود

(Hamidi & Khodarahmpour, 2011). بنابراین، تنش ممکن است میزان تولید دانه را کاهش دهد که تحت تأثیر ساختار ژنتیکی گیاه و دوره تنش خشکی در طول دورهٔ رشدی گیاه است (Araus *et al*., 2012). پایداری و بهبود تولید در این شرایط از اهداف مهم به‌نژادگران به شمار می‌رود. مهم‌ترین مسئله، شناسایی ژنوتیپ‌هایی است که از عملکرد خوبی در شرایط کمبود آب برخوردار باشند. به‌منظور بهبود ژنتیکی از طریق گزینش، وراثت‌پذیری صفت مورد نظر بایستی تا حد معقولی بالا باشد (Valizadeh & Moghadam, 2009).

به‌نژادگران به‌منظور تولید واریته‌هایی با عملکرد کمی و کیفی بالاتر، نیازمند اطلاعاتی مهم در مورد ماهیت اثر ژن‌ها، هتروزیس، پس‌روی ناشی از خویش‌آمیزی، وراثت‌پذیری و پیش‌بینی بهره ژنتیکی حاصل از گزینش برای عملکرد و اجزای عملکرد می‌باشند (Sprague, 1963). انتخاب روش اصلاحی مناسب برای استفاده بهتر از پتانسیل ژنتیکی صفات مختلف زراعی در یک گیاه به نوع عمل ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت و نحوه توارث آن‌ها بستگی دارد (Akhtar & Chowdhry, 2006). نوع عمل ژن و اثرات ژنی، در بسیاری از گیاهان زراعی بررسی‌شده است (Lamkey & Lee, 2005) و روش‌های مختلفی برای برآورد اثرات ژنی معرفی شده است که عمده این روش‌ها مدل‌های افزیشی-غالبیت هستند. تجزیه میانگین نسل‌ها از روش‌های کمی و بیومتریکی است که به‌منظور به‌دست‌آوردن اثرهای ژنتیکی مختلف (افزایشی، غالبیت و اثرات اپیستازی) مطرح شده و براساس داده‌های فنوتیپی صفات مهم در نسل‌های مختلف اصلاحی قابل تعریف و اجرا است (Mather & Jinkse, 1971; Kearsey & Pooni, 1996; Lynch & Walsh, 1997). این روش در برآورد وراثت صفات کمی با وجود برخی اشکالات، امکان محاسبه واریانس درون-کرتی برای هر نسل را دارد و همین امر برآورد اجزای واریانس ژنتیکی را نیز ممکن می‌سازد (Mather & Jinks, 1971; Checa *et al*., 2006; Zalapa *et al*., 2006; Smith *et al*., 2009).

Piepho & Mohring (2010) گزارش کردند مشکلات روش متداول تجزیه میانگین نسل‌ها به‌وسیله مدل مخلوط (Mixed Models) رفع می‌شود. Piepho & Mohring (2010) در مطالعه‌ای برازش روش مدل مخلوط را انجام دادند. آزمون عدم برازش معنی‌دار نشد، درحالی‌که اثرهای افزایشی و غالبیت در سطح پنج درصد معنی‌دار شدند. یعنی مدل سه پارامتری کفایت کرد. افزون بر این امکان گسترش روش مدل مخلوط به داده‌های آزمایش‌های چند محیطی برای تجزیه میانگین نسل‌ها وجود دارد (Denis *et al*., 1997). نتایج به‌دست‌آمده از تجزیه میانگین نسل‌ها در ذرت نشان داد که اثر افزایشی ژن-ها اهمیت بیشتری نسبت به اثر غالبیت در کنترل عملکرد دانه دارد (Lamkey & Lee, 2005). Mihaljevic *et al.* (2005) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در ذرت دریافتند برای صفت عملکرد دانه اثر اپیستازی ناچیز بود. در یک بررسی در مورد صفات تعداد روز تا ۵۰ درصد ظهور گل‌آذین نر و تعداد روز تا ۵۰ درصد کاکل‌دهی در ذرت اثرهای افزایشی ژن‌ها اهمیت بیشتری داشتند (Atanaw *et al*., 2006). Sofi *et al.* (2006) گزارش کردند برای تعداد روز تا ظهور گل‌آذین نر و تعداد روز تا کاکل‌دهی در ذرت اثرهای غیرافزایشی ژن‌ها حایز اهمیت بودند. در مطالعه‌ای دیگر با استفاده از هشت لاین اینبرد ذرت تجزیه میانگین نسل‌ها انجام شد. برای صفت کاکل‌دهی اثر افزایشی ژن‌ها برتری داشت (Hefiny, 2010). Iqbal *et al.* (2011) گزارش کردند

که برای تعداد روز تا کاکل‌دهی اثر افزایشی ژن‌ها و برای روز تا ظهور گل‌آذین نر اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت اهمیت داشت. درحالی‌که در مطالعه sher *et al.* (2012) هر دو اثر غالبیت ژن و اپیستازی نقش مهم در ساختار توارث صفات تعداد روز تا ۵۰ درصد ظهور گل‌آذین نر، کاکل‌دهی و تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی (Anthesis Silking Interval) ایفا کرد. همچنین گزارش‌هایی مبنی بر نقش مهم هر دو اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفات وجود دارد (Hosseini *et al*., 2013). Mostafavi *et al.* (2010) اثر ژن‌های افزایشی و غیر افزایشی را در کنترل صفات تعداد دانه در ردیف و عملکرد تک‌بوته در ذرت را بااهمیت گزارش کردند. Vahed Rezaei *et al.* (2020) در بررسی تجزیه‌های ژنتیکی صفات زراعی در نسل‌های ذرت تحت تنش کم‌آبی وجود اثرات اپیستازی برای اغلب صفات از جمله عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، وزن هزار دانه در بوته تحت شرایط مختلف آبیاری را گزارش کردند و اثر غالبیت را در صفاتی از قبیل عملکرد دانه در بوته، بیوماس در بوته، تعداد ردیف دانه در بلال و وزن هزار دانه در سطح پنج و یک درصد معنی‌دار گزارش کردند.

نهایتاً باتوجه‌به مطالعات انجام‌گرفته در این زمینه، هدف از انجام این مطالعه بررسی ماهیت و رفتار ژن‌های کنترل‌کننده صفات مختلف زراعی- مورفولوژیکی با انجام تجزیه میانگین و واریانس در چهار نسل پایه حاصل از تلاقی اینبرد لاین‌های MO17 و B73 به کمک روش مدل مخلوط (Mixed Model) بود.

مواد و روش‌ها

این مطالعه در دو سال زراعی متوالی (سال‌های ۹۵-۱۳۹۴ و ۹۶-۱۳۹۵) در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز واقع در منطقه کرکج در ۱۲ کیلومتری شرق تبریز در قالب طرح کرت‌های خرد شده با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام گرفت. در این طرح فاکتور اصلی سطوح تنش آبی و فاکتور فرعی نسل‌های حاصل از تلاقی دو رقم ذرت بودند. تنش آبی در سه سطح برحسب نیاز آبی گیاه در تابستان اعمال شد: آبیاری نرمال؛ آبیاری هر هفت روز یک‌بار براساس عرف زراعی منطقه. تنش ملایم؛ یکبار قطع آبیاری بعد از گلدهی و تنش شدید؛ یکبار قطع آبیاری قبل از گلدهی و یکبار قطع آبیاری بعد از گلدهی تا اواسط پرشدن دانه (Bolanos & Edmeades, 1996). براساس آمار هواشناسی، این منطقه دارای زمستان‌های سرد و تابستان‌های گرم است و میانگین بارندگی سالیانه در محل اجرای آزمایش ۲۴۳ میلی‌متر است. این منطقه با ارتفاع ۱۳۶۰ متری از سطح دریای آزاد، در طول جغرافیایی ۴۶ درجه و ۱۷ دقیقه و عرض جغرافیایی ۳۸ درجه و ۳ دقیقه قرار دارد. متوسط میزان کل بارندگی در طول فصل رشد (اردیبهشت تا آخر خرداد) برابر ۱۰۱/۷ میلی‌متر بود. پس از انجام عملیات تهیه زمین، کاشت بذر به‌صورت دستی در هر کرت انجام گرفت. هر واحد آزمایشی شامل سه ردیف کاشت به طول سه متر با فاصله خطوط ۷۰ سانتی‌متر و فاصله بذور روی خطوط ۲۰ سانتی‌متر بود. پس از اعمال تیمارها زمانی که حدود ۹۰ درصد بوته‌های کرت‌های آزمایشی رسیدند، برداشت انجام گرفت. یادداشت‌برداری‌ها و اندازه‌گیری‌های لازم روی بوته‌های نشانه‌گذاری شده که به صورت تصادفی انتخاب شده بودند انجام گرفت. به صورتی که برای ۶ نسل پایه از لاین‌های پدری و مادری ۱۰ بوته، از بوته‌های نسل F_1 ۱۵ بوته، نسل‌های بک‌کراس هرکدام ۲۰ بوته و نسل F_2 ۳۰ بوته به‌تصادف نشانه‌گذاری شدند و صفات مورد

بررسی روی این بوته‌ها اندازه‌گیری شدند. صفات مورد اندازه‌گیری عبارت از تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، تعداد روز تا کاکل‌دهی، عملکرد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه، وزن تک‌دانه، تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی (ASI[1])، محتوای آب نسبی برگ (RWC[2])، طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، تعداد دانه در ردیف، محتوای کلروفیل برگ، ارتفاع بوته، ارتفاع محل بلال، تعداد بلال در بوته و تعداد برگ در بوته بودند که اندازه‌گیری این صفات براساس دستورالعمل IBPGR[3] برای ذرت انجام گرفت. در این مطالعه برآوردها با روش میانگین نسل‌ها و به کمک مدل مخلوط (Mixed Model) و با شش نسل پایه صورت گرفت. در روش مدل مخلوط هنگامی که در آزمون نیکویی برازش، مقدار سطح احتمال برآورد-شده کوچک‌تر از سطح معنی‌داری (α=۰/۰۵) باشد؛ یعنی مدل افزایشی-غالبیت کفایت نمی‌کند و نیاز به برآورد اثرهای اپیستازی است؛ اما هنگامی که سطح احتمال از ۰/۰۵ بزرگ‌تر باشد؛ یعنی مدل سه پارامتری کفایت می‌کرد. جدول ۱ برنامه تجزیه ژنتیکی به روش تجزیه میانگین‌ها و واریانس‌های نسل‌ها به کمک مدل مخلوط (Piepho & Mohring, 2010) را نشان می‌دهد.

به‌منظور اجرای رویه مدل مخلوط (Mixed Models)، ایجاد یک ماتریس G×G از واریانس‌های ژنتیکی برای G نسل به‌صورت زیر تهیه شد: $VA\sigma^2A + VD\sigma^2D + \Sigma=VAD\sigma AD$؛ که در آن VA (واریانس افزایشی) رایب یک ماتریس قطری با عنصر قطری iام برابر با ضرایب نسل iام برای واریانس افزایشی است که در جدول ۱ ارائه شده است. ماتریس ضرایب به طور مشابه برای VD (واریانس غالبیت) و VAD (کوواریانس اثرهای افزایشی با غالبیت) در یک مکان ژنی تعریف شده است. در این راستا از برنامه تعریف شده در نرم‌افزار SAS به‌منظور برآورد اجزای واریانس و میانگین نسل‌ها استفاده شد (Piepho & Mohring, 2010).

ساختار برنامه‌نویسی مرتبط با صفت تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی به‌عنوان نمونه به‌منظور تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها در روش مدل مخلوط در نرم‌افزار SAS 9.1 ارائه شده است (Piepho & Mohring, 2010)؛ به صورتی‌که در بخش چیدمان داده‌ها، قسمتی از داده‌های برای نسل P1 و P2 براساس داده‌های آزمایش سال، تکرار، پلات، شماره گیاهان مورد آزمایش، نسل مورد نظر و داده کمی صفت نوشته شده است. به‌عنوان‌مثال برای هر صفت مورد بررسی نسل P1 در این مطالعه ۱۰ گیاه، نسل P2 ۱۰ گیاه، نسل F1 ۱۵ گیاه، نسل F2، ۳۰ گیاه، نسل BC1، ۲۰ گیاه و برای نسل BC2، ۲۰ گیاه به ترتیب از P1، P2، F1، F2، BC1 و BC2 به‌صورت ستونی در اکسل تنظیم شده و سپس در برنامه SAS کپی گردید که در اینجا چون داده‌ها دوساله است تمامی داده‌های دو سال تنظیم و مورد آنالیز قرار گرفتند. همچنین در الگوی واردکردن داده‌ها، شماره گیاه به‌عنوان‌مثال برای نسل P1، ۱، ۲، ۳، ۴، ۵، ۶، ۷، ۸، ۹ و ۱۰ است و برای نسل‌های دیگر به تعداد گیاه شماره‌گذاری شد که نهایتاً داده‌های مورد نظر برای هر صفت به‌صورت جداگانه در برنامه SAS ارائه‌شده بارگذاری و مورد تجزیه قرار گرفت.

[1] Anthesis Silking Interval
[2] Relative Water Content
[3] Internatonal Board for Plant Genetic Resources

جدول ۱- مدل خطی برای میانگین‌ها، واریانس‌های ژنتیکی و واریانس دورن-کرتی کل برای شش نسل پایه به‌منظور تجزیه میانگین نسل‌ها تحت شرایط مدل افزایشی-غالبیت (Kearsey & Pooni, 1996).

Table 1. Linear models for means, genetic variances and total within-plot variance of six generations for generation mean analysis using the additive–dominance model of Kearsey & Pooni (1996).

	Mean parameter					Variance parameters
Generation	[a](coefficient x_{i1})	[d](coefficient x_{i2})	σ^2_A	σ^2_D	σ_{AD}	Total intra-plot variance $var(f_{ijk}) = var(g_{ijk} + e_{ijk})$
P_1	1	0	0	0	0	$\sigma^2_1 = \sigma^2_e$
P_2	-1	0	0	0	0	$\sigma^2_1 = \sigma^2_e$
F_1	0	1	0	0	0	$\sigma^2_1 = \sigma^2_e$
F_2	0	1/2	1	1	0	$\sigma^2_2 = \sigma^2_e + \sigma^2_a + \sigma^2_d$
BC_1	1/2	1/2	1/2	1	-1	$\sigma^2_3 = \sigma^2_e + 1/2(\sigma^2_a) + \sigma^2_d - \sigma_{ad}$
BC_2	-1/2	1/2	1/2	1	1	$\sigma^2_4 = \sigma^2_e + 1/2(\sigma^2_a) + \sigma^2_d + \sigma_{ad}$

[a]: اثرات افزایشی ژن‌ها؛ [d]: اثرات غالبیت ژن‌ها؛ [ad]: اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی (اپیستازی)؛ xi_1 et xi_2: اثرات برهم‌کنش برای هر نسل؛ V(fijk): واریانس فنوتیپی؛ V(gijk): واریانس ژنتیکی؛ V(eijk): واریانس محیطی؛ i: نسل‌ها؛ j: تعداد بلوک؛ k: تعداد گیاهان مورد آزمایش.

[a]: additive gene effect; [d]: dominance gene effect; [ad]: interaction between loci=epistasis; xi_1 et xi_2: coefficients affected to each generation; V(fijk): Phenotypic variance; V(gijk): genotypic variance; V(eijk): Environmental variance; i =generation; j= Block number and k= Plant number tested.

```
%INCLUDE 'c:\mult.sas';
data a;
input
year rep plot plant gen $ dss;
lackfit=gen;
VA=0; VD=0;
if gen="P1" then do;
a=1; d=0; group=1; end;
if gen="P2" then do;
a=-1; d=0; group=1; end;
if gen="F1" then do;
a=0; d=1; group=1; end;
if gen="F2" then do;
VA=1; VD=1; a=0; d=0.5; group=2; end;
if gen="B1" then do;
VA=0.5; VD=1; a=0.5; d=0.5; group=3; end;
if gen="B2" then do;
VA=0.5; VD=1; a=-0.5; d=0.5; group=4; end;
plant=_N_;
datalines;
1     1     1     1     P1    135
1     1     1     2     P1    134
1     1     1     3     P1    140
1     1     1     4     P1    131
1     1     1     5     P1    136
1     1     1     6     P1    135
1     1     1     7     P1    138
1     1     1     8     P1    134
1     1     1     9     P1    130
1     1     1     10    P1    139
1     1     2     1     P2    135
1     1     2     2     P2    139
1     1     2     3     P2    140
1     1     2     4     P2    134
1     1     2     5     P2    137
```

```
1      1      2      6      P2     136
1      1      2      7      P2     138
1      1      2      8      P2     136
1      1      2      9      P2     137
1      1      2      10     P2     138

data lin3;
input parm row col1-col6;
datalines;
1 1 0.5 0 0 0 0 0
1 2   0 0.5 0 0 0 0
1 3 0 0 0 0 0 0
1 4   0 0 0 1 0 0
1 5   0 0 0 0 0 0
1 6   0 0 0 0 0 0
2 1   1 0 0 0 0 0
2 2   0 1 0 0 0 0
2 3   0 0 0 0 0 0
2 4   0 0 0 1 0 0
2 5   0 0 0 0 0 0
2 6   0 0 0 0 0 0
3 1   -1 0 0 0 0 0
3 2   0 1 0 0 0 0
3 3   0 0 0 0 0 0
3 4   0 0 0 0 0 0
3 5   0 0 0 0 0 0
3 6 0 0 0 0 0 0
;
/*lack of fit for additive-dominance model*/
proc mixed data=a covtest;
class gen year rep plant plot lackfit;
model dss=year year(rep) a d lackfit a*year d*year lackfit*year
/htype=1 ddfm=kr solution;
random gen/subject=plant*plot*year type=lin(3) ldata=lin3;
random int/sub=plot*year;
run;
```

براساس مدل ارائه‌شده توسط Peipho & Mohring (2010) از تجزیه واریانس به‌منظور برآورد میانگین داده‌ها، خطای استاندارد و آزمایش همگنی در اجزای واریانس ژنتیکی (V_A، V_E, V_{AD} و V_E) و همچنین اثرات ژنتیکی (افزایشی، غالبیت و افزایشی×غالبیت) استفاده می‌شود. Peipho & Mohring (2010)، روش تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها را بهبود و توسعه دادند و با برنامه-نویسی در نرم‌افزار SAS روشی کامل‌تر و درعین‌حال کاربردی‌تر را برای شش نسل پایه ارائه کردند به صورتی که با چیدمان درست داده‌ها و تغییرات اندک در برنامه می‌توان مدل سه پارامتری یا مدل‌های با تعداد پارامترهای بیشتر را حتی برای داده‌های چند ساله بهینه کرد و پارامترهای مدنظر را برای تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها به‌صورت یکجا برآورد نمود. برای آزمودن معنی‌داری اثر ژنی در این روش از آماره Wald، به‌جای آزمون F استفاده می‌شود. همچنین از آزمون مقیاس مشترک برای تعیین بهترین مدل با بهترین برازش استفاده می‌گردد.

اجزای واریانس ژنتیکی براساس فرمول‌های ۱ و ۲ برآورد شدند:

۱) $V_P= V_G+ V_E/sry$ و ۲) $V_G=V_A+V_D+V_{AD}$

همچنین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب با فرمول‌های ۳ و ۴ برآورد شدند:

۳) $h^2_b=V_G/(V_G+V_E)$ و ۴) $h^2_n=V_A/(V_G+V_E)$

میزان هتروزیس براساس میانگین والدین و درجه غالبیت براساس فرمول‌های ۵، ۶ و ۷ زیر برآورد شدند:

۵) $H\%\ (MP) = (F_1\text{-}MP/MP) \times 100$

۶) درجه غالبیت: $(H/D) = d/a$

۷) میانگین درجه غالبیت: $(H/D)^{1/2} = \sqrt{d/a}$

به‌منظور بررسی نحوه توارث صفات مختلف در شش نسل پایه حاصل از تلاقی MO17×B73 ذرت، از روش مدل مخلوط (Piepho & Mohring, 2010)، با برنامه-نویسی در نرم‌افزار SAS استفاده شد.

نتایج و بحث

به‌منظور ارزیابی میزان اثر سطوح مختلف تنش کم‌آبی اعمال‌شده، آماره‌های توصیفی و میزان تغییرات میانگین صفات عملکرد و برخی صفات مهم در نسل-های مورد مطالعه نسبت به آبیاری عادی اندازه‌گیری شدند. براساس نتایج به‌دست‌آمده، بیشترین دامنه تغییرات برای صفات عملکرد دانه در بوته و طول بلال در سه شرایط آبیاری مشاهده گردید. بنابراین می‌توان گفت برای این صفات بیشترین تنوع در این نسل‌ها وجود دارد و می‌توان از این صفات به‌منظور انتخاب و اصلاح برای دست‌یابی به ژنوتیپ‌های مطلوب در برنامه‌های به‌نژادی ذرت بهره برد (جدول ۲). همچنین باتوجه‌به معنی‌دار شدن اثر تنش کم‌آبی در جداول تجزیه واریانس، نتایج مقایسه میانگین برای سه تیمار آبی در این مطالعه برای عملکرد و اجزای عملکرد ارائه شده است. نتایج نشان داد برای عملکرد و اجزای عملکرد، بین تنش‌های ملایم و شدید کم‌آبی اعمال شده اختلاف معنی‌دار وجود دارد، به‌صورتی‌که با اعمال تنش‌های رطوبتی، در شرایط تنش ملایم و شدید نسبت به آبیاری نرمال عملکرد دانه به ترتیب ۳۰ و ۳۲ درصد، وزن ۱۰۰ دانه ۱۴ و ۱۸ درصد و طول بلال ۷ و ۲۰ درصد کاهش نشان داد که این امر نشان‌دهنده اثر تنش اعمال‌شده بر ژنوتیپ‌های مورد مطالعه است (جدول ۲).

Bolanos & Edmeades (1996)، اثر سه رژیم آبیاری (آبیاری کافی هر ۱۰ روز یکبار، قطع آبیاری به مدت ۲-۱ هفته قبل از گلدهی و قطع آبیاری به مدت ۳ تا ۴ هفته قبل از گلدهی تا اواسط پر شدن دانه) را در ذرت بررسی و گزارش کردند میزان عملکرد در شرایط تنش ملایم و شدید نسبت به آبیاری کامل به ترتیب ۱۴ و ۳۸ درصد کاهش یافت. براساس نتایج به‌دست‌آمده در شرایط آبیاری نرمال آزمون عدم برازش برای صفات عملکرد دانه در بوته، تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی (ASI)، ارتفاع بوته و ارتفاع محل بلال معنی‌دار نبود؛ بنابراین مدل سه پارامتری برای این صفات کفایت می‌کرد، اما در مورد سایر صفات مورد بررسی فرض کفایت مدل برازش‌یافته رد شد و نیاز به برازش مدل‌های با پارامترهای بیشتر بود (داده‌ها نشان داده نشده است). میانگین‌های برآورد شده از طریق مدل برای ۱۵ صفت مورد بررسی در شرایط آبیاری نرمال برای شش نسل پایه در جدول ۳ آورده شده است. نسل‌های مورد بررسی در این تلاقی برای کلیه صفات بجز تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، محتوای آب نسبی برگ (RWC)، وزن ۱۰۰ دانه و تعداد بلال در بوته تفاوت معنی‌دار نشان دادند. برای اکثریت صفات میانگین نسل F_1 از میانگین هر دو والد بیشتر بود. میانگین نسلF_1 از نظر عملکرد دانه در بوته و اجزای عملکرد نیز بیشتر از میانگین صفات مذکور در سایر نسل‌ها و همچنین در لاین‌های والدینی بود (جدول ۳). هتروزیس مثبت برای صفات نشان‌دهنده برتری F_1 نسبت به میانگین والدین و مناسب‌بودن تلاقی جهت تولید دورگ است. منفی‌بودن هتروزیس نشان‌دهنده

این نکته می‌باشد که F_1 به طرف والد واجد مقدار کم صفت گرایش داشته است، ازاین‌رو چنین استنباط می‌شود که در این تلاقی‌ها روش اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری می‌تواند جهت بهبود این صفات و بهبود عملکرد دانه ذرت مؤثر واقع گردد (Moosavi *et al.*, 2018). در شرایط آبیاری نرمال میانگین صفات برای برخی از صفات از قبیل تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی و تعداد ردیف دانه در بلال تقریبا در حد واسط دو والد بوده و تفاوت معنی‌داری بین نسل‌ها دیده نشد و یا گاهاً به یکی از والدین گرایش داشت که این حالت نشان‌دهنده وجود آثار افزایشی ژن‌ها تا غالبیت نسبی در کنترل این صفات و عدم وجود غالبیت کامل است که Moosavi *et al.* (2018) چنین نتایجی را برای صفات طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال و شاخص برداشت در ذرت گزارش کردند. Irshad-ul-Haq *et al.* (2010) گزارش کردند که اثرات غیر افزایشی اهمیت بیشتری در توارث و کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع بوته، تعداد روز تا ۵۰ درصد کاکل‌دهی، طول بلال و عملکرد دانه ذرت دارد.

جدول ۲- آماره‌های توصیفی برای صفات عملکرد و اجزای عملکرد در سه شرایط آبیاری

Table 2. Descriptive statistics for yield traits and yield components under three irrigation conditions

Irrigation condition	Traits	Domain	Minimum	Maximum	Mean	Percentage change of mean ratio traits under well-watered conditions
Well-watered condition	T1	171	38	209	126.70^{a}	----
	T2	2	1	3	1.18^{bc}	----
	T3	28.23	17.01	45.25	34.18^{a}	----
	T4	21.50	11.50	26.50	16.50^{a}	----
	T5	8.75	11.50	20.25	15.61^{a}	----
Intermediate water deficit stress condition	T1	128	40	168	88.10^{b}	-30.50
	T2	2	1	3	1.82^{a}	54.23
	T3	27.69	15.25	42.94	29.29^{ab}	-14.31
	T4	12.50	10.50	23	14.91^{ab}	-9.64
	T5	8.50	10.25	18.75	14.39^{ab}	-7.81
Severe water deficit stress condition	T1	95	24	119	85.17^{b}	-32.77
	T2	2	1	3	1.40^{b}	18.64
	T3	21.31	15.30	36.62	27.92^{b}	-18.31
	T4	9.80	9.45	19.25	13.32^{b}	-19.27
	T5	9.75	7	16.75	12.44^{b}	-20.31

T1: عملکرد دانه در بوته، T2: تعداد بلال در بوته، T3: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T4: طول بلال (cm)، T5: تعداد ردیف دانه در بلال

T1: Grain yield in plant, T2: Number of ear per plant, T3: 100 grain weight (g), T4: Ear length (cm), T5: Number of rows per ear

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

جدول ۳- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط آبیاری نرمال

Table 3. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under well-watered condition.

	Traits(Means)						
Generations	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
$P_1(MO_{17})$	135.87^{a}	85.55^{b}	108.05^{c}	29.79^{a}	0.19^{c}	4.12^{a}	0.68^{a}
$P_2(B_{73})$	136.75^{a}	99.98^{a}	129.07^{c}	56.88^{b}	0.14^{d}	3.44^{b}	0.69^{a}
F_1(SC 704)	138.91^{a}	75.11^{b}	138.06^{a}	31.14^{a}	0.35^{a}	3.97^{a}	0.87^{a}
F_2	137.61^{a}	83.94^{cd}	128.31^{b}	29.95^{a}	0.26^{b}	3.87^{ab}	0.75^{a}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	137.39^{a}	80.33^{d}	123.06^{bc}	29.97^{a}	0.26^{b}	4.04^{a}	0.76^{a}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	137.83^{a}	87.54^{bc}	133.56^{b}	27.40^{ab}	0.25^{b}	3.71^{ab}	0.78^{a}
Heterosis (H%)	1.90	-24.43	16.45	-35	112.12	5.03	27

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک‌دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: One grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

ادامه جدول ۳- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط آبیاری نرمال

Continued. Table 3. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under well-watered condition.

	Traits(Means)							
Generations	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
$P_1(MO_{17})$	16.22^{bc}	13.44^{c}	25.35^{c}	36.64^{b}	179.34^{b}	83.38^{b}	1.25^{a}	11.25^{c}
$P_2(B_{73})$	15.45^{c}	17.69^{a}	25.96^{c}	35.24^{b}	185.02^{a}	93.98^{a}	1.19^{a}	12.77^{bc}
F_1(SC 704)	17.33^{a}	15.67^{b}	28.49^{a}	46.53^{a}	174.93^{bc}	93.04^{a}	1.04^{a}	14.68^{a}
F_2	16.58^{b}	15.62^{b}	27.07^{b}	37.42^{b}	176.56^{b}	90.86^{a}	1.14^{a}	13.35^{b}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	16.77^{ab}	14.55^{bc}	26.91^{b}	36.56^{b}	177.14^{b}	88.21^{ab}	1.21^{a}	12.98^{b}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	16.39^{b}	16.68^{ab}	27.23^{b}	32.89^{b}	179.98^{b}	93.51^{a}	1.22^{a}	13.72^{ab}
Heterosis (H%)	9.44	0.64	11	29.47	-3.95	4.92	-14.75	22.23

T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

تحت سه شرایط آبیاری نرمال، تنش ملایم و تنش شدید کم‌آبی، آماره Wald–F در مورد اثر متقابل سال در اثرهای اصلی (افزایشی، غالبیت) و سال در اثرهای اپیستازی (افزایشی×افزایشی، افزایشی×غالبیت، غالبیت×غالبیت) برای هیچکدام از صفات معنی‌دار نشد (داده‌ها نشان داده نشده است)؛ بنابراین اثرهای ژنتیکی از سالی به سال دیگر چندان تفاوتی نداشتند. در شرایط آبیاری نرمال، برای صفات عملکرد دانه در بوته، تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال و تعداد ردیف دانه در بلال به دلیل معنی‌دار نشدن آزمون نیکویی برازش مدل سه پارامتری کفایت کرد. برای عملکرد دانه در بوته و تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی اثر غالبیت و برای تعداد ردیف دانه در بلال اثر افزایشی معنی‌دار بود. علامت مثبت اثر غالبیت برای صفت عملکرد دانه در بوته در شرایط آبیاری نرمال حاکی از غالبیت در جهت افزایش صفت موردنظر در این شرایط آبیاری است. کوچک‌بودن اثر غالبیت برای تعداد ردیف دانه در بلال نیز ممکن است ناشی ازجهت‌دار نبودن غالبیت آن صفت و یا ناشی از کوچک‌بودن واریانس ژنتیکی باشد (Zaree *et al*., 2007). در مطالعه‌ای که به‌منظور

بررسی معرفی روش مدل مخلوط توسط Piepho & Mohring (2010) انجام گرفته بود گزارش کردند که با برازش میانگین نسل‌ها با استفاده از روش مدل مخلوط اثرهای افزایشی و غالبیت در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار شدند؛ ولی آزمون عدم برازش معنی‌دار نشد. یعنی مدل سه‌پارامتری کفایت می‌کرد. برای سایر صفات مورد بررسی آزمون نیکویی برازش معنی‌دار شد که نشان از عدم کفایت مدل سه-پارامتری داشت؛ بنابراین در این صفات، مدل شش-پارامتری به کار گرفته شد و با حذف اجزای غیر معنی‌دار از این مدل، بهترین مدل برای هر صفت تعیین و برازش داده شد. برای تعداد روز تا کاکل‌دهی هر دو اثر افزایشی و غالبیت دارای علامت منفی و معنی‌دار بودند. برای این صفت مدل شش پارامتری بهترین برازش را داشت و هر سه اثر اپیستازی (a×a، a×d، d×d) معنی‌دار شدند. از آن جایی که برای تعداد روز تا کاکل‌دهی هم اثر غالبیت و هم اپیستازی غالبیت×غالبیت معنی‌دار شدند ولی دارای علامت مخالف بودند، می‌توان گفت در این صفت اپیستازی از نوع مضاعف است (جدول ۴). با استفاده از تجزیه میانگین برای شش پایه در گندم مشاهده شد که اثر اپیستازی نقش مهمی در کنترل صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ پرچم و وزن هزار دانه دارد (Akhtar & Chowdhry, 2006). Mihailov & Chernov (2006) اظهار داشتند که اثر اپیستازی ژن‌ها در کنترل صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در بلال، تعداد بلال، تعداد روز تا کاکل‌دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی دارای اهمیت هستند. معنی‌دار شدن اثر افزایشی برای صفات تعداد روز تا کاکل‌دهی و تعداد ردیف دانه در بلال توسط Rezaei & Roohi (2004) و Betran *et al.* (2003) نیز گزارش شده است. در شرایط آبیاری نرمال برای وزن ۱۰۰ دانه هر سه اثر اپیستازی وارد مدل شدند و اپیستازی افزایشی× افزایشی و غالبیت × غالبیت معنی‌دار شدند. وجود اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت در صفت تعداد بلال در بوته نشان می‌دهد که این نوع اپیستازی با گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نیست. متوسط درجه غالبیت برای تمامی صفات بجز صفات وزن ۱۰۰ دانه و وزن تک‌دانه، صفر منظور شد. متوسط درجه غالبیت برای وزن تک‌دانه ۰/۱۳ و برای وزن ۱۰۰ دانه ۲/۷۰ به دست آمد (جدول ۴) که این حالت نشان‌دهنده وجود پدیده فوق غالبیت در کنترل صفت وزن ۱۰۰ دانه است؛ اما از آنجایی که برای صفت وزن تک‌دانه درجه غالبیت کمتر از یک به دست آمد نشان‌دهنده غالبیت ناقص در کنترل این صفت است. Hussain *et al.* (2009) اثر غالبیت و فوق غالبیت ژن را برای صفت وزن ۱۰۰ دانه در ذرت دارای اهمیت گزارش کردند. باتوجه‌به این که در این دو صفت علامت پارامتر غالبیت مثبت بود، می‌توان اظهار داشت که آلل‌های افزایش‌دهنده این صفات نسبت به آلل‌های کاهنده آن‌ها، غالب است (Mather & Jinks, 1982). Adebayo *et al.* (2014) تحت شرایط آبیاری نرمال، متوسط درجه غالبیت برای صفات تعداد روز تا کاکل‌دهی، وزن ۱۰۰ دانه، وزن تک‌دانه، RWC، ASI، طول بلال، کلروفیل برگ، تعداد دانه در ردیف و تعداد بلال در بوته را بزرگ‌تر از یک گزارش کردند. اهمیت بیشتر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی برای عملکرد دانه در نتایج Oching & Compton (1994) و Petrovic (1998) نیز عنوان شده است. در تحقیقی گزارش گردید که برای صفت عملکرد دانه ذرت، آثار افزایشی، غالبیت و اپیستازی معنی‌دار شدند. در مورد وزن هزار دانه و تعداد ردیف دانه در بلال هرچند بیشتر نقش به آثار غالبیت ژن تعلق داشت؛ ولی اثر افزایشی نیز وجود

داشت. برای تعداد دانه در ردیف، بیشترین سهم مربوط به اثر غالبیت بود؛ ولی اثر افزایشی منفی قابل توجهی نیز مشاهده شد. درجه غالبیت بالا برای عملکرد دانه و عمق دانه حاکی از نقش اثر غالبیت و فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل این صفات است (Choukan, 2002).

جدول ۴- برآورد اثرهای ژنی برای صفات کمی ذرت تحت شرایط آبیاری نرمال (m: میانگین؛ a: اثرات افزایشی ژن‌ها؛ d: اثرات غالبیت ژن‌ها؛ a×a, a×d و d×d: اثرات اپیستازی؛ *: معنی‌داری در سطح ۰/۰۵؛ **: معنی‌داری در سطح ۰/۰۱-۰/۰۰۱؛ ***: معنی‌داری در سطح ۰/۰۰۰۱؛ ns: غیرمعنی‌دار)

Table 4. Estimation of gene effects for quantitative traits (m= constant; a= additive gene effects; d= dominance gene effects and a×a, a×d, and d×d: epistasis effect; *= significant at 0.05; **= significant at 0.01-0.001; ***= significant at 0.0001; ns= non-significant at 0.05) under well-watered condition.

	Parameter (Mean ± SE)						Lack-of-fit	Average degree of dominance
Traits	m	a	d	a×a	a×d	d×d	(α=0.05)	√d/a
T1	134.5±0.99**	-0.26±0.71^{ns}	11.2±2.93**	5.4±2.63*	---	---	0.0349	--
T2	106.3±6.73**	-8.36±1.1***	-66.6±16.2***	-15.5±6.6*	15.1±4.4**	46.1±10.1**	0.0001	--
T3	132.5±59.49**	-0.75±33.43^{ns}	75.5±92.85**	---	---	---	0.0725	--
T4	26.8±1.22**	1.4±0.96^{ns}	64.9±15.6**	25.9±6.4**	-5.9±4.2^{ns}	-31.8±9.7**	0.0001	2.70
T5	0.36±0.02**	0.02±0.01^{ns}	0.73±0.26*	0.37±0.11*	-0.04±0.07^{ns}	-0.34±0.17*	0.0002	0.13
T6	3.1±0.41**	0.35±0.29^{ns}	1.32±0.55*	-----	-----	-----	0.0961	--
Y7	0.8±0.04**	0.02±0.03^{ns}	0.18±0.12^{ns}	0.22±0.09*	-0.31±0.14*	---	0.001	--
T8	17.7±1.1**	0.57±0.81^{ns}	-3.69±3.70^{ns}	----	-0.33±3.54^{ns}	10.65±3.78**	0.0038	--
T9	14.1±0.69**	-1.8±0.52***	1.02±0.96^{ns}	----	-----	---	0.0384	--
T10	32.1±2.37**	-0.26±1.56^{ns}	-10.1±8.1^{ns}	---	---	25.9±8.25**	0.001	--
T11	47.3±2.04**	0.85±1.37^{ns}	21.58±5.96**	19.34±1.34**	---	-----	0.0004	--
T12	173.2±8.75**	-3.21±6.35^{ns}	21.2±11.9^{ns}	---	---	-----	0.0789	--
Y13	85.9±4.96**	-5.4±3.86^{ns}	-1.5±13.1^{ns}	-----	-----	-----	0.5894	--
T14	1.5±0.16**	-0.15±0.12^{ns}	-0.23±0.19^{ns}	----	1.3±0.48*	----	0.0039	--
T15	9.5±1.25**	-0.65±0.39^{ns}	7.02±1.6***	2.6±1.3^{ns}	-----	----	0.0269	--

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه، T5: وزن تک‌دانه، T6: تعداد روز بین ظهور دانه‌های گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ، T8: طول بلال، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته، T13: ارتفاع محل بلال، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC, T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

نتایج تجزیه واریانس تحت شرایط آبیاری نرمال (جدول ۵) نشان داد واریانس محیطی برای تمامی صفات دارای مقدار نسبتاً پایینی است. درعین‌حال، واریانس محیطی برای صفات عملکرد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه، تعداد دانه در ردیف، ارتفاع بوته، ارتفاع محل بلال و تعداد بلال در بوته نسبت به سایر صفات بیشتر بود. در شرایط آبیاری نرمال دامنه تغییرات وراثت‌پذیری خصوصی از صفر برای صفات ارتفاع بوته، ارتفاع محل بلال و تعداد بلال در بوته تا ۰/۹۹ برای صفات کلروفیل برگ و RWC متغیر بود. تحت این شرایط صفات کلروفیل برگ و RWC بالاترین میزان وراثت‌پذیری عمومی را نشان دادند و کمترین میزان وراثت‌پذیری عمومی مربوط به تعداد بلال در بوته بود. در شرایط آبیاری نرمال در برخی صفات اختلاف زیادی بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی وجود داشت که در حالت کلی این موضوع نشان‌دهنده تاثیر زیاد اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت است (جدول ۵). در این مطالعه برای برخی از صفات از قبیل وزن ۱۰۰ دانه در شرایط آبیاری نرمال واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود (جدول ۵)، باتوجه‌به اینکه برای این صفت متوسط غالبیت ژن نیز بیشتر از یک بود، باتوجه‌به تفاوت وراثت‌پذیری عمومی

و خصوصی که ناشی از نقش بیشتر واریانس غالبیت است، انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل بوده و تلاقی دو والد به همراه گزینش دوره‌ای یا تلاقی دی‌آلل جهت یافتن والدین برتر در نسل‌های بعدی قابل توصیه است، به‌علاوه جهت دست‌یابی به اهداف اصلاحی موردنظر برای صفات مذکور، دورگ‌گیری مؤثرتر از گزینش خواهد بود (Moosavi *et al*., 2018). همچنین با اعمال تنش آبی برای برخی صفات در سه شرایط میزان تغییرات وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات زیاد بود. دلیل این امر که در تصمیم‌گیری برای انتخاب روش اصلاحی مهم می‌باشد، تفاوت اولیه دو والد است. همچنین برای برخی از صفات از قبیل وزن ۱۰۰ دانه و طول بلال در سه شرایط آبی تفاوت بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی زیاد هست که به نظر Golabadi *et al.* (2008) بالابودن وراثت‌پذیری عمومی احتمالاً معرف بالابودن میزان تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی و نیز اختلاط اثر متقابل ژنوتیپ در محیط با واریانس ژنتیکی است.

جدول ۵- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت در نسل‌های حاصل از تلاقیMO17×B73 ذرت در شرایط آبیاری نرمال

Table 5. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under well-watered condition.

	Traits (means)						
Parameters	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
V_A	5.26	26.74	120.6	0.93	0.0012	0.96	0.003
V_D	0	0	0	3.3	0.00001	0	0
V_{AD}	0	1.93	90.2	0	0.00008	0.07	0
V_G	5.26	28.67	210.8	4.2	0.00129	1.03	0.003
$V_P= V_G+ V_E/sry$	5.45	28.94	216.1	4.25	0.0013	1.04	0.00301
V_E	14.18	20.30	394.4	4.1	0.0007	0.46	0.001
h_b^2	0.96	0.99	0.98	0.98	0.99	0.99	0.99
h_n^2	0.96	0.92	0.56	0.22	0.92	0.92	0.99

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک‌دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

ادامه جدول ۵- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت در نسل‌های حاصل از تلاقیMO17×B73 ذرت در شرایط آبیاری نرمال

Continued. Table 5. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under well-watered condition.

	Traits(means)							
Parameters	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
V_A	4.04	1.25	3.88	13.91	0	0	0	2.91
V_D	0	0	0	0	10.79	73.17	0	0
V_{AD}	0.48	0	0	0	0	0	0	0.33
V_G	4.52	1.25	3.88	13.91	10.79	73.17	0	3.25
$V_P= V_G+ V_E/sry$	4.57	1.27	4.03	14	14.06	74.33	0.0088	3.28
V_E	4.08	1.76	11.59	6.07	245.45	86.79	0.66	2.44
h_b^2	0.99	0.98	0.90	0.99	0.77	0.98	0	0.99
h_n^2	0.88	0.98	0.90	0.99	0	0	0	0.89

T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

در شرایط تنش ملایم کم‌آبی، آزمون عدم برازش برای صفات تعداد ردیف دانه در بلال، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال و تعداد بلال در بوته معنی‌دار نبود؛ بنابراین مدل سه‌پارامتری برای این صفات کفایت می‌کرد اما در مورد سایر صفات مورد مطالعه عدم برازش معنی‌دار شد، بنابراین، نیاز به برازش مدل‌های با پارامترهای بیشتر بود (داده‌ها نشان داده نشده است). میانگین ۱۵ صفت اندازه‌گیری شده در شرایط تنش ملایم کم‌آبی نشان داد بین نسل‌ها برای اکثر صفات بجز تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی تفاوت معنی‌دار وجود داشت. تقریبا در اکثر صفات میانگین نسل F_1 از میانگین هر دو والد بیشتر بود. میانگین نسل F_1 برای صفت محتوای آب نسبی برگ به طور معنی‌دار پایین‌تر از میانگین هر دو والد بود (جدول ۶). در این شرایط میانگین نسل F_1 حاصل از تلاقی دو والد، برای صفات عملکرد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه، تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، تعداد دانه در ردیف، محتوای کلروفیل برگ، ارتفاع بوته، ارتفاع بلال، تعداد بلال و تعداد برگ در بوته از حد واسط دو والد بزرگ‌تر بود که نشان‌دهنده وجود آثار فوق غالبیت در کنترل این صفات تحت تنش ملایم است و از رو چنین استنباط می‌گردد که در این صفات، روش اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری می‌تواند جهت بهبود صفات و در نهایت عملکرد دانه مؤثرتر از انتخاب باشد. در شرایط تنش ملایم کم‌آبی، برای صفات تعداد ردیف دانه در بلال، ارتفاع بوته، ارتفاع محل بلال و تعداد بلال در بوته به دلیل معنی‌دار نشدن آزمون نیکویی برازش مدل سه پارامتری کفایت کرد. در بین این صفات برای تعداد ردیف دانه در بلال، ارتفاع بوته، روز تا کاکل‌دهی و ارتفاع بلال اثر غالبیت اهمیت بیشتری داشت (جدول ۷). برای سایر صفات مورد بررسی چون آزمون نیکویی برازش معنی‌دار شد، از مدل‌های دارای اثرهای اپیستازی استفاده شد. در این مدل‌ها نیز برای تمامی صفات، بجز صفات وزن تک‌دانه تعداد دانه در ردیف و تعداد بلال در بوته اثر غالبیت دارای اهمیت بود. در مورد وزن ۱۰۰ دانه هر دو اثر افزایشی و غالبیت به صورت مثبت دارای اهمیت بودند. همچنین در مورد صفت وزن ۱۰۰ دانه اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت معنی‌دار شد. درعین‌حال در این صفت اثر غالبیت دارای علامت مثبت و اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت دارای علامت منفی بودند. علامت مخالف اثر غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت که در صفات تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، وزن ۱۰۰ دانه، محتوای آب نسبی برگ، طول بلال، تعداد دانه در ردیف و کلروفیل برگ دیده شد نشان‌دهنده اپیستازی مضاعف و پیچیدگی وراثت این صفات است. این نوع از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند گزینش می‌شود. در این شرایط برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد اثر اپیستازی دیده شد؛ ولی اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت، بیشتر حایز اهمیت بود. وجود اپیستازی برای عملکرد دانه در گزارش‌های Blank *et al.* (2006) و Mihailov & Chernov (2006) عنوان شده است.

در شرایط تنش ملایم کم‌آبی متوسط درجه غالبیت برای تعداد بلال در بوته ۱/۳۹ بود (جدول ۷) که این حالت نشان‌دهنده وجود فوق غالبیت ژن‌ها و سهم بیشتر اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. بزرگ و مثبت‌بودن درجه غالبیت در این صفت نقش بیشتر غالبیت ژنی را نسبت به اثرهای افزایشی نشان می‌دهد. باتوجه‌به این که در صفت تعداد بلال در بوته علامت پارامتر غالبیت مثبت بود، می‌توان اظهار داشت که آلل‌هایی که این صفات را افزایش می‌دهند،

باید نسبت به آلل‌هایی که این صفات را کاهش می‌دهند، غالب باشند (Mather & Jinks, 1982).

جدول ۶- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش ملایم کم‌آبی

Table 6. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under intermediate water deficit stress condition.

	Traits (Means)						
Generations	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
$P_1(MO_{17})$	130.53^{a}	84.17^{b}	67.63^{c}	28.75^{bc}	0.25^{ab}	4.65^{ab}	0.85^{a}
$P_2(B_{73})$	133.42^{a}	91.07^{a}	73.67^{c}	23.03^{d}	0.23^{b}	4.14^{b}	0.84^{a}
F_1(Sc 704)	133.94^{a}	82.34^{b}	112.49^{a}	35.88^{a}	0.32^{a}	5.91^{a}	0.70^{b}
(F_2)	132.96^{a}	61.72^{c}	91.57^{b}	29.76^{bc}	0.27^{ab}	5.15^{ab}	0.72^{b}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	132.24^{a}	58.31^{c}	90.05^{b}	30.25^{b}	0.29^{ab}	5.28^{ab}	0.71^{b}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	133.68^{a}	60.93^{c}	93.08^{b}	28.11^{c}	0.27^{ab}	5.02^{ab}	0.72^{b}
Heterosis (H%)	-1.1	-6	59.2	38.6	33.3	37.8	17.2

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g) ، T5: وزن تک‌دانه (g) ، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

ادامه جدول ۶- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش ملایم کم‌آبی

Continued. Table 6. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under intermediate water deficit stress condition.

	Traits(Means)							
Generations	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
$P_1(MO_{17})$	14.78^{c}	12.31^{c}	22.26^{c}	39.77^{c}	109.48^{e}	59.69^{d}	1.58^{b}	10.77^{d}
$P_2(B_{73})$	13.33^{d}	13.87^{bc}	19.88^{c}	37.95^{c}	131.06^{d}	71.88^{c}	1.81^{a}	12.91^{c}
F_1(Sc 704)	16.02^{a}	16.22^{a}	28.87^{a}	49.81^{a}	185.43^{a}	93.70^{a}	1.98^{a}	14.23^{a}
(F_2)	15.13^{bc}	14.66^{ab}	24.97^{b}	44.34^{b}	152.85^{bc}	79.74^{bc}	1.84^{a}	13.04^{bc}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	15.49^{b}	14.26^{ab}	25.57^{b}	44.79^{b}	147.46^{c}	76.69^{c}	1.78^{a}	12.50^{c}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	14.76^{c}	15.04^{ab}	24.37^{b}	43.88^{b}	158.25^{b}	82.79^{b}	1.89^{a}	13.57^{b}
Heterosis (H%)	14	23.9	37	28.2	54.2	42.4	16.8	20.5

T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته(cm)، T13: ارتفاع محل بلال(cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

تحت شرایط تنش ملایم کم‌آبی واریانس محیطی برای تمامی صفات، بجز برای صفات تعداد روز تا کاکل‌دهی، طول بلال، وزن ۱۰۰ دانه و تعداد برگ در بوته، نسبتاً پایین بود. تحت این شرایط مقدار واریانس افزایشی برای کلیه صفات بجز برای تعداد روز تا کاکل‌دهی، محتوای آب نسبی برگ و تعداد دانه در ردیف مقدار بالایی داشت. در این شرایط دامنه تغییرات وراثت‌پذیری عمومی از ۰/۷۸ برای صفت تعداد برگ در بوته تا ۰/۹۹ برای اکثر صفات متغیر بود. تحت شرایط تنش ملایم کم‌آبی صفات کلروفیل برگ، ارتفاع بوته و ارتفاع محل بلال بالاترین میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را نشان دادند (جدول ۸). برآوردهای وراثت‌پذیری در شرایط تنش ملایم کم‌آبی بیشتر از میزان وراثت‌پذیری در حالت آبیاری نرمال بود. دلیل بالابودن میزان وراثت‌پذیری تحت شرایط تنش کم‌آبی نسبت به حالت آبیاری نرمال را می‌توان به زیادتر بودن تنوع ژنتیکی در نسل‌های مورد مطالعه و به‌ویژه نسل F_2، در شرایط تنش رطوبتی

نسبت داد. باید توجه داشت که مقدار وراثت‌پذیری تحت تأثیر نوع صفت، جمعیت مورد مطالعه و شرایط محیطی دربرگیرنده افراد تحت بررسی و نحوه اندازه-گیری صفت موردنظر بوده و قابل تعمیم به شرایط و جمعیت‌های دیگر نیست (Kearsey & Pooni, 1996). تفاوت بین نتایج تحقیقات مختلف از نظر میزان وراثت‌پذیری خصوصی می‌تواند به نوع اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی نیز نسبت داده شود (Kamalizadeh *et al*., 2012). در شرایط تنش شدید کم‌آبی نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد منبع عدم برازش برای صفات تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، عملکرد دانه در بوته، تعداد ردیف دانه در بلال، کلروفیل برگ، ارتفاع بوته، وزن تک‌دانه و تعداد بلال در بوته معنی‌دار نیست؛ بنابراین مدل سه‌پارامتری توجیه‌کننده این صفات است. اما در مورد سایر صفات مورد بررسی منبع عدم برازش معنی‌دار شد که این امر نیاز به برازش مدل‌های با پارامترهای بیشتر (مدل شش‌پارامتری) را در مورد این صفات نشان داد (داده ها نشان داده نشده است). در شرایط تنش شدید کم‌آبی میانگین ۱۵صفت مورد بررسی نشان داد که بین نسل‌ها برای تمامی صفات، بجز صفت تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌دار وجود دارد. در شرایط تنش شدید کم‌آبی برای اکثر صفات میانگین نسل F_1 از میانگین هر دو والد بیشتر بود. در این شرایط میانگین نسل F_1 برای عملکرد دانه در بوته و اجزای عملکرد بیشتر از میانگین صفات مذکور در سایر نسل‌ها و همچنین در لاین‌های والدینی بود (جدول ۹). به عبارتی تحت شرایط تنش شدید کم‌آبی میانگین هیبریدهای F_1، بیش از جمعیت F_2 بود که با نتایج Moosavi *et al.* (2018) مطابقت دارد که دلیل آن را می‌توان به اثر منفی ناشی از خوش‌آمیزی ربط داد که این حالت باعث کاهش نمود نتایج به علت افزایش هموزیگوسیتی در نسل‌های در حال تفرق می-شود، ولی در صورت نامطلوب‌نبودن آلل‌های مغلوب، درصد صفات پس از خویش‌آمیزی افزایش می‌یابد (Golabadi *et al*., 2008). در شرایط تنش شدید کم-آبی، برای صفات تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، عملکرد دانه در بوته، تعداد ردیف دانه در بلال، کلروفیل برگ، ارتفاع بوته، طول بلال، وزن تک‌دانه و تعداد بلال در بوته به دلیل معنی‌دارنشدن آزمون عدم برازش مدل سه پارامتری کفایت کرد و در مورد صفات عملکرد دانه در بوته، تعداد ردیف دانه در بلال و ارتفاع بوته اثر غالبیت بیشترین اهمیت را داشت. نتایج تحقیقات Chowdhry *et al.* (2002) نیز نشان داد که در شرایط آبیاری محدود اثرهای غیر افزایشی در کنترل عملکرد دانه اهمیت بیشتری دارند. در مطالعه-ای دیگر مشخص شد که برای صفت عملکرد دانه در ذرت، اثر غالبیت نقش بیشتری نسبت به اثر افزایشی دارد. درحالی‌که برای صفت تعداد بلال در بوته اثر افزایشی مهم‌تر از اثر غالبیت بود (Butruille *et al*., 2004). برای صفت ارتفاع بوته علاوه بر اثر غالبیت، اثر افزایشی نیز معنی‌دار بود. Alok *et al.* (1998) گزارش کردند که اثر افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در تظاهر صفات کمی مانند ارتفاع گیاه، طول بلال، تعداد دانه در ردیف بلال و عملکرد دانه در ذرت موثر است. تحت تیمار تنش شدید کم آبی اثر متقابل اپیستازی افزایشی×غالبیت برای صفت محتوای آب نسبی برگ معنی‌دار بود. در مطالعه Zaree *et al.* (2007) روی ذرت در هر دو تلاقی صورت‌گرفته بین لاین‌های اینبرد ذرت، در تلاقی اول برای عملکرد و در تلاقی دوم برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد اثرهای اپیستازی دیده شد.

جدول ۷- برآورد اثرهای ژن‌ها برای صفات کمی ذرت در حالت تنش ملایم کم‌آبی (m: میانگین؛ a: اثرات افزایشی ژن‌ها؛ d: اثرات غالبیت ژن‌ها؛ a×a, a×d, و d×d: اثرات اپیستازی؛ *: معنی‌داری در سطح ۰/۰۵؛ **: معنی‌داری در سطح ۰/۰۱-۰/۰۰۱؛ ***: معنی‌داری در سطح ۰/۰۰۰۱؛ ns: غیر معنی دار)

Table 7. Estimation of gene effects for quantitative traits (m= constant; a= additive gene effects; d= dominance gene effects and a×a, a×d, and d×d: epistasis effect; * = significant at 0.05; ** = significant at 0.01-0.001; *** = significant at 0.0001; ns = non-significant at 0.05) under intermediate water deficit stress condition.

	Parameter(Mean ± SE)						Lack-of-fit	Average degree of dominance
Traits	m	a	d	a×a	a×d	d×d	(α=0.05)	√d/a
T1	128.2±1.23**	0.21±1^{ns}	-0.73±3.36**	----	-0.73±3.36*	6.85±3.2*	0.0228	--
T2	82.1±5.13**	-3.65±3.7^{ns}	-8.9±7.1*	----	----	----	0.0001	--
T3	89.9±23.5**	-3.9±6.9^{ns}	115.7±33**	56.6±24.5*	---	---	0.0369	--
T4	24.3±0.94**	1.96±0.76*	50.71±18.9**	21.94±5.68**	----	-22.3±0.58*	0.0001	--
T5	0.30±0.03**	0.03±0.02^{ns}	0.03±0.04^{ns}	---	----	----	0.0174	--
T6	4.4±0.3**	0.33±0.3^{ns}	1.29±0.50*	-----	-0.56±1.33^{ns}	-----	0.0419	--
Y7	0.82±0.03**	0.006±0.02^{ns}	-0.86±0.42*	-0.27±0.17**	0.49±0.11**	0.53±0.25*	0.0001	--
T8	15.1±0.65**	0.59±0.45^{ns}	-2.78±2.27*	----	---	8.73±2.28**	0.0001	--
T9	12.1±0.61**	-0.61±0.45^{ns}	1.99±0.84*	----	-----	---	0.4602	--
T10	23.4±1.6**	0.59±1.11^{ns}	-2.1±5.72^{ns}	---	---	17.6±5.82**	0.0009	--
T11	40.1±1.6**	0.23±1.2^{ns}	18.54±6.1**	----	---	-15.99±6.2*	0.0018	--
T12	122.2±8.2**	-8.69±6.1^{ns}	57.22±11.4**	---	---	-----	0.9618	--
Y13	67.6±3.6**	-6.18±2.7*	22.1±4.9**	-----	-----	-----	0.5589	--
T14	1.4±0.2**	-0.07±0.02^{ns}	-0.3±0.3^{ns}	----	---	----	0.1802	1.39
T15	12.1±0.6**	-1.3±0.5*	4.1±0.8***	---	2.6±2.1^{ns}	----	0.0198	--

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ، T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC, T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

جدول ۸- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت زراعی در نسل‌های حاصل از تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش ملایم کم‌آبی

Table 8. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under intermediate water deficit stress condition.

	Traits(means)						
Parameters	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
V_A	29.20	0	170.73	2.43	0.006	0.40	0
V_D	0	13.32	0	0	0	0	0.0019
V_{AD}	0	0	0	0.002	0.00007	0	0.0015
V_G	29.20	13.32	170.73	2.432	0.00607	0.40	0.0034
$V_P= V_G+ V_E/sry$	29.34	13.53	174.22	2.49	0.0061	0.41	0.00343
V_E	10.30	15.92	261.70	4.33	0.0017	0.38	0.0026
h_b^2	0.99	0.98	0.98	0.98	0.99	0.97	0.99
h_n^2	0.99	0	0.98	0.97	0.98	0.97	0

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

ادامه جدول ۸- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت در نسل‌های حاصل از تلاقیMO17×B73 ذرت در شرایط تنش ملایم کم‌آبی

Continued. Table 8. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under intermediate water deficit stress condition.

	Traits (means)							
Parameters	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
V_A	2.75	2.48	0	5.47	425.97	121.41	0.097	1.30
V_D	0	0	12.55	0	0	0	0.094	0
V_{AD}	0.35	0.05	0	0	0	0	0.065	0.33
V_G	3.1	2.53	12.55	5.47	425.97	121.41	0.265	1.63
$V_P= V_G+ V_E/sry$	3.17	2.55	12.67	5.53	428.76	122.92	0.258	1.67
V_E	5.47	1.71	9.27	4.66	209.05	113.44	0.17	3.1
h_b^2	0.98	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.98
h_n^2	0.87	0.97	0	0.99	0.99	0.99	0.38	0.78

T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

جدول ۹- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش شدید کم‌آبی

Table 9. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under severe water deficit stress condition.

	Traits(mean ± SE)						
generations	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
$P_1(MO_{17})$	125.17^{a}	75.62^{a}	70.30^{c}	28.17^{ab}	0.27^{ab}	4.72^{c}	0.86^{bc}
$P_2(B_{73})$	124.12^{ab}	74.36^{a}	69.74^{c}	24.40^{b}	0.22^{b}	5.30^{bc}	0.68^{d}
F_1(Sc704)	125.07^{a}	77.28^{a}	105.53^{a}	30.21^{a}	0.31^{a}	7.99^{a}	0.96^{a}
(F_2)	124.86^{a}	56.28^{b}	88.49^{b}	28.25^{ab}	0.28^{b}	6.50^{ab}	0.84^{bc}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	125.12^{a}	56.65^{b}	89.1^{b}	29.19^{a}	0.29^{ab}	6.36^{abc}	0.90^{b}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	124.60^{ab}	53.82^{b}	87.88^{b}	27.31^{ab}	0.25^{ab}	6.64^{ab}	0.82^{c}
Hetersis (H %)	0.34	3	51	15	26.5	59.5	24.7

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

نتایج تجزیه واریانس تحت شرایط تنش شدید کم‌آبی نشان داد واریانس محیطی برای تمامی صفات، بجز صفات محتوای آب نسبی برگ، تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی، کلروفیل برگ و تعداد برگ در بوته، مقدار پایینی داشت. در شرایط تنش شدید کم‌آبی مقدار واریانس افزایشی برای کلیه صفات، بجز تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی بالا بود. در این شرایط دامنه تغییرات وراثت‌پذیری عمومی از ۰/۹۷ برای صفت RWC تا ۰/۹۹ برای اکثر صفات متغیر بود. در این شرایط صفات تعداد روز تا کاکل-دهی، وزن ۱۰۰ دانه و وزن تک‌دانه بالاترین میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را داشتند. کمترین میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب مربوط به صفات محتوای آب نسبی برگ و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی بود (جدول ۱۱). به‌طور کلی میزان وراثت‌پذیری در تنش ملایم کم‌آبی بیشتر از وراثت‌پذیری در حالت آبیاری نرمال برآورد شد. درحالی‌که در تنش شدید دامنه تغییرات وراثت‌پذیری نزدیک به شرایط تنش ملایم بود دلیل بالابودن میزان

وراثت‌پذیری تحت شرایط تنش رطوبتی را می‌توان به زیادتربودن تنوع ژنتیکی در نسل‌های مورد مطالعه و به‌ویژه نسل F_2 در شرایط تنش رطوبتی نسبت داد. مقدار پایین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی ممکن است ناشی از اهمیت اثرات محیطی و اثرمتقابل ژنوتیپ در محیط در بروز صفات مختلف باشد (Dorri *et al*., 2014). براین اساس هرمقدار میزان وراثت‌پذیری صفتی بالاتر باشد، بیشتر تحت تاثیر و کنترل عوامل ژنتیکی بوده و تنوع ژنتیکی بیشتری را باعث شده و این موضوع نشان می‌دهد که نرخ نسبی انتقال صفات از والدین به نتاج بالا است (Moosavi *et al*., 2018).

ادامه جدول ۹- میانگین نسل‌ها برای ۱۵ صفت در تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش شدید کم‌آبی

Continued. Table 9. Generation means for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under severe water deficit stress condition.

	Traits(mean ± SE)							
Generations	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
$P_1(MO_{17})$	11.48^{c}	9.67^{c}	17.41^{d}	32.81^{a}	77.87^{e}	43.76^{c}	1.28^{b}	9.78^{b}
$P_2(B_{73})$	10.94^{c}	10.9^{bc}	13.76^{e}	27.88^{b}	113.1^{d}	56.61^{bc}	1.10^{bc}	12.63^{a}
$F_1(Sc704)$	15.87^{a}	15.45^{a}	25.15^{a}	30.59^{ab}	148.98^{a}	78.35^{a}	1.69^{a}	13.20^{a}
(F_2)	13.54^{b}	12.88^{b}	20.37^{bc}	30.19^{ab}	122.45^{c}	64.27^{b}	1.44^{ab}	12.20^{ab}
$BC_1(B_{73}\times F_1)$	14.68^{b}	12.56^{b}	21.28^{b}	31.24^{ab}	113.43^{d}	61.05^{b}	1.49^{ab}	11.49^{ab}
$BC_2(MO_{17}\times F_1)$	13.41^{b}	13.21^{ab}	19.46^{c}	27.83^{b}	131.48^{b}	67.48^{ab}	1.39^{b}	12.92^{ab}
Hetersis (H %)	41.6	50	61.3	0.82	56.1	56.1	0.42	17.9

T8: طول بلال (cm) ، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm) ، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته. میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون دارای اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

.

وجود اپیستازی برای عملکرد دانه در نتایج گزارش‌های Blank *et al.* (2006)، Mihailov & Chernov (2006) نیز عنوان شده است؛ اما Mihaljevic *et al.* (2005) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در ذرت برای صفت عملکرد دانه اثر اپیستازی ناچیزی به دست آوردند. در مجموع با توجه به نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها برای اکثر صفات مورد بررسی تحت شرایط نرمال، تنش ملایم کم‌آبی و تنش شدید کم‌آبی اثر غالبیت مقادیر بیشتری را به خود اختصاص داد. درحالی‌که اثر افزایشی با وجود معنی‌دار بودن در برخی صفات مهم مانند وزن ۱۰۰ دانه سهم کمتری از تغییرات را در برگرفت. در شرایط تنش شدید کم‌آبی متوسط درجه غالبیت برای صفات کلروفیل برگ ۰/۸۰، ارتفاع بوته ۴/۵۷، ارتفاع بلال ۰/۸۷ و تعداد برگ در بوته ۱۰/۸۴ به دست آمد. بزرگ‌بودن درجه غالبیت در این صفات نقش بیشتر غالبیت ژنی را نسبت به اثر افزایشی نشان می‌دهد. با توجه به این که علامت پارامتر غالبیت مثبت بود می‌توان اظهار داشت که آلل‌هایی که این صفات را افزایش می‌دهند، باید نسبت به آلل‌هایی که این صفات را کاهش می‌دهند، غالب باشند (Mather & Jinks, 1982). در این تیمار متوسط درجه غالبیت برای صفات ارتفاع بوته و تعداد برگ در بوته بزرگ‌تر از یک و مثبت بود. این نتایج نشان‌دهنده وجود فوق غالبیت ژن‌ها و سهم بیشتر اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات نسبت به اثر افزایشی است (جدول ۱۰). همچنین با توجه به تفاوت وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این صفات که ناشی از

نقش بیشتر واریانس غالبیت می‌باشد، انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل بوده وتلاقی دو والد به همراه گزینش دوره‌ای یا تلاقی دی‌آلل جهت یافتن والدین برتر در نسل‌های بعدی قابل توصیه می‌باشد، همچنین در این صفات جهت دست‌یابی به اهداف اصلاحی مدنظر در این تیمارها، دورگ‌گیری موثرتر از گزینش خواهد بود (Moosavi *et al*., 2018). وجود پدیده فوق غالبیت ممکن است ناشی از تجمع اثرهای تعداد زیادی ژن با غالبیت جزء یا کامل و یا پیوستگی ژن-های غالب مطلوب و مغلوب نامطلوب باشد (Falconer, 1989).

جدول ۱۰- برآورد اثرهای ژنی برای صفات زراعی ذرت در حالت تنش شدید کم‌آبی (m: میانگین؛ a: اثرات افزایشی ژن‌ها؛ d: اثرات غالبیت ژن‌ها؛ a×a, a×d و d×d: اثرات اپیستازی؛ *: معنی‌داری در سطح ۰/۰۵؛ **: معنی‌داری در سطح ۰/۰۱-۰/۰۰۱؛ ***: معنی‌داری در سطح ۰/۰۰۰۱؛ ns: غیر معنی دار)

Table 10. Estimation of gene effects for quantitative traits (m= constant; a= additive gene effects; d= dominance gene effects and a×a, a×d, and d×d: epistasis effect; *= significant at 0.05; **= significant at 0.01; ***= significant at 0.0001; ns= non-significant at 0.05) under severe water deficit stress condition.

	Parameter(Mean ± SE)						Lack-of-fit	Average degree of dominance
Traits	m	a	d	a×a	a×d	d×d	(α=0.05)	√d/a
T1	121.4±1.6***	0.37±1.2ns	4.31±2.2ns	----	----	----	0.1872	--
T2	79.9±2.4***	0.58±1.9ns	-172.9±-30.9**	-58.6±12.7**	-5.2±8.3ns	115.8±19.2**	0.0001	--
T3	65.4±5.4**	-2.8±3.9ns	62.9±7.4**	---	---	---	0.0001	--
T4	22.1±1.10***	1.6±0.80*	11.4±3.3***	4.8±2.7ns	----	-----	0.0486	--
T5	0.27±0.03***	0.015±0.02ns	0.04±0.04ns	----	-----	-----	0.5159	--
T6	4.9±0.3***	-0.17±0.23ns	3.4±1.2***	----	-----	-2±1.2ns	0.0201	--
T7	0.75±0.03***	0.08±0.02**	0.65±0.45ns	0.2±0.19ns	-0.25±0.12*	-0.48±0.28ns	0.0025	--
T8	12.2±0.6***	0.46±0.51ns	5.8±0.9***	-------	------	-------	0.0147	--
T9	9.9±0.8***	-0.44±0.63ns	3.5±1.2***	----	-----	-----	0.4981	--
T10	16.8±1.7***	1.1±1.2ns	0.29±6.1ns	---	---	15.5±6.1*	0.0036	--
T11	36.5±2.1***	2.3±1.6ns	-1.30±3ns	----	-----	-----	0.4914	0.8
T12	107.5±8.5**	-15.5±6.3*	63.9±11.8***	----	----	-----	0.1293	4.75
T13	56.6±2***	-6.1±1.5***	115.9±23.9**	37.8±9.6**	------	-52.9±15.1**	0.0002	0.87
T14	1.60±0.2***	0.06±0.17ns	-0.15±0.33ns	---	-----	------	0.0609	--
T15	9.7±0.70***	-1.7±0.61***	3.46±1**	--------	5.1±2.6ns	---	0.0045	10.84

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ، T8: طول بلال (cm)، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC, T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

اگرچه وراثت‌پذیری عمومی به خوبی وراثت‌پذیری خصوصی نمی‌تواند سهم ژنتیکی تنوع را مشخص نماید، اما بالابودن میزان آن نشان‌دهنده انتقال نسبی بهتر صفات از والدین به نتاج می‌باشد (Golabadi *et al*., 2008). بنابراین در سه شرایط آبیاری می‌توان نتیجه گرفت برای صفاتی که وراثت-پذیری خصوصی بالایی دارند، انتخاب در نسل‌های اولیه می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. تولید ژنوتیپ‌های متحمل، با عملکرد بالا و پایدار در شرایط تنش خشکی یکی از مهم‌ترین چالش‌ها، برای به‌نژادگران است. انتخاب برای عملکرد در شرایط تنش همراه با وراثت‌پذیری پایین و اثر متقابل زیاد بین ژنوتیپ و محیط است. بنابراین انتخاب مستقیم به‌تنهایی کارساز نبوده و برای بهبود عملکرد باید صفاتی که همبستگی

بالایی با آن داشته و کمتر تحت تاثیر محیط قرار دارند، مورد استفاده قرار گیرند (Kirigwi *et al*., 2007). استفاده از تلاقی بین ارقام حساس و متحمل به عنوان یکی از راهکارهای موثر در ایجاد تنوع جدید در برنامه‌های اصلاح نباتات معرفی شده است (Naghavi *et al*., 2016). در به‌نژادی و تولید ارقام پرمحصول، دسترسی به تنوع ژنتیکی، اطلاع از ساختار ژنتیکی و نحوه توارث صفات ضروری است. با ارزیابی جمعیت‌های حاصل از تلاقی لاین‌های خالص، ضمن شناسایی لاین‌های پرمحصول حاصل از تفکیک متجاوز، امکان تعیین پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات متفاوت از جمله عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن فراهم می‌شود (Houshmand, 2003). یکی از دلایل پیشرفت کم در تولید ژنوتیپ‌های با عملکرد زیاد، عدم درک عمل ژن-های کنترل‌کننده عملکرد و اجزای آن می‌باشد (Roff & Emerson, 2006).

جدول ۱۱- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت زراعی در نسل‌های حاصل از تلاقیMO17×B73 ذرت در شرایط تنش شدید کم‌آبی

Table 11. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under severe water deficit stress condition.

	Traits (mean)						
Parameters	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
V_A	0	38.82	69.02	7.09	0.002	0.22	0.0013
V_D	10.79	0	0	0	0	0	0
V_{AD}	0	0	70.05	0	0.000004	0.11	0
V_G	10.79	38.82	139.07	7.09	0.002004	0.33	0.0013
$V_P= V_G+ V_E/sry$	10.92	39.02	139.63	7.14	0.00202	0.337	0.00134
V_E	9.53	14.96	42.34	3.97	0.0009	0.54	0.0027
h_b^2	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.98	0.97
h_n^2	0	0.99	0.99	0.99	0.99	0.65	0.97

T1: روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، T2: روز تا کاکل‌دهی، T3: عملکرد دانه در بوته، T4: وزن ۱۰۰ دانه (g)، T5: وزن تک دانه (g)، T6: تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی؛ T7: محتوای آب نسبی برگ

T1: Days to physiological maturity, T2: Days to silking, T3: Grain yield in plant, T4: 100 grain weight (g), T5: one grain weight (g), T6: ASI, T7: RWC.

ادامه جدول ۱۱- برآورد اجزای واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری برای ۱۵ صفت زراعی در نسل‌های حاصل از تلاقی MO17×B73 ذرت در شرایط تنش شدید کم‌آبی

Continued. Table 11. Estimation of genetic variance component and heritability for 15 traits using B73 and MO17 as female and donor parents under severe water deficit stress condition.

	Traits(mean)							
Parameters	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
V_A	9.36	2.03	16.45	1.60	30.26	56.51	0.37	0.024
V_D	0	0	0	0.51	315.43	21.43	0	1.41
V_{AD}	0.16	0.23	2.75	2.69	11.16	0	0.014	0.54
V_G	9.52	2.26	19.20	4.80	356.85	77.94	0.384	1.97
$V_P= V_G+ V_E/sry$	9.57	2.28	19.32	4.88	358.84	78.35	0.386	2.02
V_E	3.74	1.88	9.22	6.15	149.07	64.43	0.16	3.13
h_b^2	0.99	0.99	0.99	0.98	0.99	0.99	0.99	0.98
h_n^2	0.97	0.89	0.85	0.33	0.08	0.72	0.96	0.001

T8: طول بلال (cm) ، T9: تعداد ردیف دانه در بلال، T10: تعداد دانه در ردیف، T11: محتوای کلروفیل، T12: ارتفاع بوته (cm)، T13: ارتفاع محل بلال (cm)، T14: تعداد بلال در بوته و T15: تعداد برگ در بوته.

T8: Ear length (cm), T9: Number of rows per ear, T10: Number of kernels per row, T11: Chlorophyll content, T12: Plant height (cm), T13: Ear height (cm), T14: Number of ear per plant, and T15: Number of leaf per plant.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در دو سال نشان داد که برای صفات مورفولوژیکی-زراعی در هر سه شرایط آبیاری اثر غالبیت بیشترین تاثیر را در کنترل صفات داشتند. در هر سه شرایط آبیاری با توجه به بیشتر بودن اثرهای غالبیت و واریانس غالبیت در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و برخی صفات مهم، تولید واریته‌های هیبرید در ذرت توجیه‌پذیر است. در این پژوهش در هر سه شرایط آبیاری برای برخی صفات مدل افزایش-غالبیت مناسب نبود که این امر می‌تواند به علت وجود اثرات اپیستازی باشد. در مورد صفاتی که تحت کنترل اثرهای اپیستازی مضاعف (دوگانه) هستند، گزینش در نسل‌های ابتدایی مناسب نخواهد بود و لازم است تا رسیدن به خلوص بیشتر در نسل-های پیشرفته، گزینش را به تاخیر انداخت. اما در مورد صفاتی که اثرهای افزایشی در آن‌ها بزرگ‌تر از اثرهای غالبیت است، امکان اصلاح این صفات از طریق اصلاح جمعیت‌ها وجود دارد و می‌توان به هنگام اعمال روش-هایی مانند گزینش شجره‌ای تاکید بیشتری روی آن‌ها داشت. در حالت کلی پایین‌بودن اثرهای افزایشی برای صفات مورد مطالعه با توجه به فرض چندژنی‌بودن آن-ها دور از انتظار نیست. زیرا پارامترهایی که اثر ژنی را مشخص می‌کنند، در واقع اثر متوسط همه مکان‌های ژنی در حال تفرق هستند. لذا باتوجه به این که پارامتر افزایشی و یا اثرمتقابل افزایشی × افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های با اثرهای افزایشی در والدین است، برآورد اثر افزایشی می‌تواند کوچک باشد (Mohseni *et al.*, 2016؛ Kirigwi *et al.*, 2007). در شرایط آبیاری نرمال دامنه تغییرات وراثت‌پذیری عمومی از صفر برای صفت تعداد بلال در بوته تا ۰/۹۹ برای اکثر صفات مورد بررسی و دامنه تغییرات وراثت-پذیری خصوصی از صفر برای صفات ارتفاع بوته، ارتفاع محل بلال و تعداد بلال در بوته تا ۰/۹۹ برای صفات محتوای آب نسبی برگ و کلروفیل برگ متغیر بود. در تنش ملایم کم‌آبی دامنه تغییرات وراثت‌پذیری عمومی از ۰/۷۸ برای صفت تعداد برگ در بوته تا ۰/۹۹ برای اکثر صفات متغیر بود. همچنین در تنش ملایم دامنه تغییرات وراثت‌پذیری خصوصی از صفر برای صفت تعداد روز تا ۵۰٪ کاکل‌دهی، محتوای آب نسبی برگ و تعداد دانه در ردیف تا ۰/۹۹ برای صفات تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، کلروفیل برگ، ارتفاع بوته و ارتفاع بلال متغیر بود و در تنش شدید کم‌آبی دامنه تغییرات وراثت‌پذیری عمومی از ۰/۹۷ برای صفت محتوای آب نسبی برگ تا ۰/۹۹ برای اکثر صفات متغیر بود و در این شرایط دامنه تغییرات وراثت‌پذیری خصوصی از صفر برای صفات تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی، ۰/۰۰۱ برای صفت تعداد برگ در بوته و ۰/۰۸ برای ارتفاع بوته تا ۰/۹۹ برای صفت تعداد روز تا ۵۰٪ کاکل‌دهی، وزن ۱۰۰ دانه و وزن تک‌دانه متغیر بود. در این مطالعه میزان هتروزیس یا برتری هیبرید نسبت به میانگین والدین در شرایط آبیاری نرمال بیشترین مقدار را برای صفات وزن تک‌دانه (۱۱۲ درصد)، در شرایط تنش ملایم کم‌آبی بیشترین میزان هتروزیس نسبت به میانگین والدین برای صفات عملکرد دانه در بوته (۵۹ درصد) و ارتفاع بوته (۵۴ درصد) و در شرایط تنش شدید کم‌آبی بیشترین میزان هتروزیس برای صفات عملکرد دانه در بوته (۵۱ درصد)، ارتفاع بلال (۵۶ درصد)، ارتفاع بوته با گل تاجی (۵۶ درصد) و تعداد روز بین ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی (۵۹ درصد) مشاهده شد. متوسط درجه غالبیت در شرایط آبیاری نرمال برای صفت وزن ۱۰۰ دانه، در تنش ملایم برای صفت تعداد بلال در بوته و در تنش شدید کم‌آبی برای صفات ارتفاع بوته با گل تاجی و تعداد برگ در بوته مثبت و بزرگ‌تر از یک

به‌دست آمد اما برای سایر صفات در هر سه تیمار مورد بررسی از آنجایی‌که مقادیر واریانس افزایشی و غالبیت در جداول تجزیه واریانس منفی به‌دست آمد و لذا مقادیر منفی صفر درنظر گرفته شد بنابراین متوسط درجه غالبیت برای این صفات غیر قابل محاسبه (صفر) بود. نتایج نشان داد جزء ارثی تنوع (واریانس افزایشی و غالبیت) در هر سه شرایط مختلف نرمال، تنش ملایم کم‌آبی و تنش شدید کم‌آبی تقریبا در همه صفات بزرگ‌تر از بخش تنوع محیطی بود. از آن جایی که واریانس محیطی منبع خطایی است که از دقت مطالعات ژنتیکی می‌کاهد، می‌توان به صحت نتایج به‌دست‌آمده از نظر تاثیر کم محیط بر آن اطمینان بیشتری داشت. اثرهای ژنی در سه شرایط مختلف رطوبتی تغییر قابل توجهی نداشت که احتمالاً دلیل آن را می‌توان به زمان اعمال تنش در مرحله شروع گلدهی تا بعد از گلدهی و تاثیر کمتر تنش بر مراحل رشد رویشی و صفات مرتبط با آن دانست زیرا تغییرات برخی از صفات مورد بررسی در مراحل رشد رویشی بوده است. نتایج تجزیه واریانس با بخش‌هایی از نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت نداشت که احتمالاً می‌تواند ناشی از خنثی‌شدن اثرهای ژنی مثبت و منفی در بیشتر مکان‌های ژنی باشد. Dhanda & Sethi (1996) نیز در مطالعه خود به همین تناقض دست یافتند. نهایتاً نتایج نشان داد برای عملکرد و صفات مهم اثرهای غالبیت و اپیستازی در شرایط مختلف آبیاری مشاهده شد؛ بنابراین تولید هیبریدهای پرمحصول، به منظور بهره‌گیری از این اثرات می‌تواند راهکار موثرتری باشد.

REFERENCES

1. Adebayo, M. A., Menkir, A., Blay, E., Gracen, V., Danquach, E., & Hearne, S. (2014). Genetic analysis of drought tolerance in adapted×exotic crosses of maize inbred lines under managed stress conditions. *Euphytica*, 196: 261-270.
2. Agricultural –Iran Statistics. (2018). *Ministry of Jihade-Agriculture*, 1:5-30. (In Farsi)
3. Akhtar, N., & Chowdhry, M. A. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 4:523-527.
4. Ahmadi, K., Gholizadeh, H., Ebadzadeh, H. R., Hosseinpor, R. Hatami, F. & Fazli, B. (2014). Agricultural -Iran statistics. Deputy of Planning and Economic, *Ministry of Jihade-Agriculture*. (In Farsi)
5. Alok, K., Gangashetli, M. G., & Kumar, A. (1998). Gene effects in some metric traits of maize (*Zea mays* L.). *Annals of Agri-Bio-Research*, 3: 139-143.
6. Akhatar, N., & Muhammad, A. C. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 4:523-527.
7. Araus, J. L., Serret, M. D., & Edmeades, G. O. (2012). Phenotyping maize for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 3: 305.
8. Askari, A. H. (2004). Effescts of planting date and plant density on yield components of maize in Hormozgan. *Agricultural Sciences and Natural Resources*, 12: 11-19. (In Farsi)
9. Atanaw, A., Wali, M. C., Salimath, P. M., & Jagadeesha, R. C. (2006). Combining ability, heterosis and per se performance in maize maturity components. *Karnataka Journal of Agriculture Sciences*, 19: 268-271.
10. Betran, F. J., Beck, D., Banziger, M., & Edmeades, G. O. (2003). Genetic analysis of inbred and hybrid grain yield under stress and non-stress environments in tropical maize. *Crop Science*, 43: 807-817.
11. Bruce, W. B., Edmeades, G. O., & Barker, T. C. (2002). Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 53:13–25.
12. Butruille, D. V., Silva, H. D., Kaeppler, S. M., & Coors, J. G. (2004). Response to selection and genetic drift in three populations derived from the golden glow maize population. *Crop Science*, 44:1527–1534.

13. Blank, G., Charcosset, A., Gallais, A., & Moreau, L. (2006). QTL detection and marker-assisted selection in a multiparental maize design. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 71:273-283.
14. Bolanos, J., & Edmeades, G. O. (1996). The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research. Elsevier*, 48: 65-80.
15. Chaves, M. M., & Oliveria, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55:2365–2384.
16. Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103:551–560.
17. Checa, O., Ceballos, H., & Blair, M. W. (2006). Generation means analysis of climbing ability in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Heredity*, 97:456–465.
18. Chaudhary, H. K., Kaila, V., & Rather, S. A. (2014). Maize. *Springer*. New York.
19. Choukan, R. (2002). Genetic analysis of grain yield and yield components in maize. *Seed and Plant Journal*, 18: 170-178. (In Farsi)
20. Chowdhry, M. A., Ambreen, A., & Khalig, I. (2002). Genetic control of some polygenic traits in vulgare species. *Asian Plant Science*, 1: 235-237.
21. Dastbandan Nejad, S., Saki, T., & Lack, S. (2010). Study effect drought stress and different levels potassium fertilizer on K+ accumulation in corn. *Nature and Science*, 8: 23-27.
22. Debaeke, P., & Aboudrare, A. (2004). Adaptation of crop management to water-limited environment. *European Journal of Agronomy*, 21: 433-446.
23. Denis, J. B., Piepho, H. P., & Van Eeuwijk, F. A. (1997). Modelling expectation and variance for genotype by environment data. *Heredity*, 79:162–171.
24. Dorri, P., Khavari- Khorasani, S. Valizadeh, M., & Taheri, P. (2014). The study of inheritance and gene effects on yield and agronomic traits of early generations of genetic maize Dehghan (KSC400). *Plant Genetic Researches*, 2: 33-42. (In Farsi)
25. Dhanda, S. S., & Seth, 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.
26. Falconer, D. S. (1989). Introduction to quantitative genetics. *Longman Group Ltd*. London.
27. Gong, F., Wu, X., Zhang, H., Chen, Y. & Wang, W. (2015). Making better maize plants for sustainable grain production in a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1-6.
28. Golbashy, M., Ebrahimi, M., Khavari Khorasani, S. &, Choucan, R. (2010). Evaluation of drought tolerance of some corn (*Zea mays* L.) hybrids in Iran. *African Journal of Agricultural Research*, 5: 2714-2719.
29. Golabadi, M., Arzani, A., & Meybodi, A. M. (2008). The effect of finally water stress on yield and morphophysiological traits in F3 families of durum wheat. *Journal of Agricultural Research*, 6: 405-418. (In Farsi)
30. Hamidi, J., & Khodarahmpour, Z. (2011). Evaluation of drought tolerance in different growth stage of maize (*Zea mays* L.) inbred lines tolerance indices. *African Journal of Biotechnology*, 10: 13482-13490.
31. Hefiny, M. (2010). Genetic control of flowering traits, yield and its components in maize (*Zea mays* L.) at different sowing dates. *African Journal Crop Science*, 2: 236-249.
32. Houshmand, S. (2003). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. ShahreKord University Pub, (pp.462). (In Farsi)
33. Hosseini, S. F., Choukan, R., Bihamta, M. R., & Mohammadi, A. (2013). Estimation of combining ability and gene effect in maize lines using line-tester under drought stress conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 15: 60-70. (In Farsi)
34. Hussain, I., Ahsan, M., Saleem, M., & Ahmad, A. (2009). Gene action studies for agronomic traits in maize under normal and water stress conditions. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 46: 65-78.
35. Irshad-ul-Haq, M., Ajmal, S., Munir, M. & Gulfaraz, M. (2010). Gene action studies of different quantitative traits in maize. *Pakistan Journal of Botany*, 2: 1021-1030.
36. Iqbal, M., Khan, K., Sher, H., & Rahman, H. (2011). Genotypic and phenotypic relationship between physiological and grain yield related traits in four maize (*Zea mays* L.) crosses of subtropical climate. *Scientific Research and Essays*, 6:2864-2872.
37. Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2007). *Pseudomonas fluorescens* enhances biomass yield and ajmalicine production in *Catharanthus roseus* under water deficit stress. *Colloid and Surfaces Biointerfaces*, 60:7–11.
38. Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 11: 100–105.

39. Kamalizadeh, M., Hoseizadeh, A., & Zeinali Khanhah, H. (2012). Evolution of inheritance for some quantitative traits in bread wheat using generation mean analysis under water deficit condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*. 44: 317-326. (In Farsi)
40. Kearsey, M. J., & Pooni H S. (1996). The genetical analysis of quantitative traits. *Chapman and Hall*, London.
41. Kirigwi, F. M., VanGinkel, M., Brown-Guedira, G., Gill, B. S., Paulsen, G. M.و & Fritz, A. K. (2007). Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*, 20: 401-413.
42. Lamkey, K. R., & Lee, M. (2005). *Quantitative genetics, molecular markers and plantimprovement*.http://corn2.agron.iastate.edu/Lamkey/Publications/PDF/australia.htm
43. Lee, P. J., Parry, M. A. J., & Medrano, H. (2004). Improving resistance to drought and salinity in plants. *Annals of Applied Biology*, 144: 249–250.
44. Lynch, M., & Walsh, B. (1997). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer, Sunderland, MA.
45. Mather, K. & Jinks, J. L. (1971). Biometrical genetics. Chapman and Hall, *New Fetter Lane*, London, (pp. 314-315).
46. Mather, K. & Jinks, L. (1982). Biometrical genetics: The study of continuous variation. Chapman and Hall. *New York, NY*. (pp. 450).
47. Mihailov, M. E. & Chernov, A. A. (2006). Using double haploid lines for quantitative trait analysis. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 80: 16.
48. Mihaljevic, R., Utz, H. F. & Melchinger, A. E. (2005). No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European fl int maize inbreds from generation means and QTL analyses. *Crop Science*, 45:2605–2613.
49. Mohseni, M., Mortazavian, S. M. M., Ramshini, H. A., & Foghi, B. (2016). Evaluation of bread wheat genotypes under normal and post-anthesis drought stress conditions for agronomic traits. *Journal of Crop Breeding*, 8: 16-29. (In Farsi)
50. Mostafavi, K. h., Golbashi, M., & Khavari Khorasani. (2010). Study response of corn S.C hybrids to drought stress using multivariate statistical analysis. *Journal of Agronomy and Plant Breeding*, 7: 117-132. (In Farsi)
51. Moosavi, S. S., Ghanbari, F. Abdollahi, M. R. Kiani, A. R., & Mosavat, S. A. (2018). Evaluation of heritability and genetic parameters of grain yield and important agronomic traits in maize (*Zea mays* L.) lines using generations mean analysis method. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 2: 93-107. (In Farsi)
52. Naghavi, M. R., Moghadam, M., Toorchi, M., & Shakiba, M. R. (2016). Evaluation of spring wheat cultivars for physiological, morphological and agronomic traits under drought stress. *Journal of Crop Breeding*. 8: 46-77. (In Farsi)
53. Nemeth, M., Janda, T., Horvath, E., Paldi, E., & Szalai, G. (2002). Exogenous salicyclic acid increase polyamine content but may decrease drought tolerance in maize. *Plant Science*, 162: 569–574.
54. Oching, J. A. W. & Compton, W. A. (1994). Genetic effects from full-sib selection in Krug maize. *Journal of Genetics and Breeding*, 48:191-196.
55. Petrovic, Z. (1998). Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in maize. *Novi Sad* (Yugoslavia), (p. 85).
56. Piepho, H. P., & Mohring, J. (2010). Generation means analysis using mixed models. *Crop science*, 50: 1674-1680.
57. Rezaei, A. H., & Roohi, V. (2004). *Estimate of genetic parameters in corn (Zea mays L.) based on diallel crossing system*. New directions for a diverse planet. (4th ed.) Proceeding.
58. Roff, D. A., & Emerson, K. (2006). Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life history versus morphological traits. *Evolution*, 60: 1981-1990.
59. Seghatoleslami, M. J., Kafi, M., & Majidi, E. (2008). Effect of drought stress at different growth stage on yield and water use efficiency of five proso millet (*Panicum miliaceum* L.) genotypes. *Pakistan Journal of Botany*, 40:1427–1432.
60. Smith, C.W., Braden, C. A., & Hequet, E. F. (2009). Generation mean analysis of near-long-staple fiber length in TAM 94L-25 upland cotton. *Crop Science*, 49:1638–1646.
61. Sofi, P., Rather, A. G., & Venkatesh, S. (2006). Detection of epistasis by generation means analysis in maize hybrids. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 9: 1983-1986.
62. Sprague, G. F. (1963). Statistical genetics and plant breeding. *National Academy of Science*, National Research Council Publishing.

63. Sher, H., Iqbal, M., & Khan, K. (2012). Genetic analysis of maturity and flowering characteristics in maize (*Zea mays* L.). *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 2: 621-626.
64. Vahed Rezaei, A. Aharizad, S. Norouzi, M., & Mafakheri, Kh. (2020). Genetic analysis of agronomic traits in generations derived from the cross of MO17 and B73 Maize inbred lines under water deficit stress. *Journal of Crop Breeding*, 12: 76-85. (In Farsi)
65. Valizadeh, M., & Moghaddam Vahed, M. (2009). *Introduction to quantitative genetics*. University Publishing Center, Tehran.
66. Zalapa, J. E., Staub, J. E., & McCreight, J. D. (2006). Generation means analysis of plant architectural traits and fruit yield in melon. *Plant Breeding*, 125:482–487.
67. Zaree, M., Choukan, R., Majadi Harwan, E., & Bihamta. M. R. (2007). Generation mean analysis for grain yield its associated traits in maize. *Seed and Plant Production*, 1: 63-81. (In Farsi)
68. Zhao, C. X., Shao, H. B., & Chu L. Y. (2008). Aquaporin structure-function relationships: Water flow through plant living cells. *Colloids and Surfacea B- Journal-Elsevier*, 62:163–172.