



دانشگاه گیلان
دانشکده علوم کشاورزی

تحقیقات غلات

دوره ششم / شماره سوم / پاییز ۱۳۹۵ (۲۹۲-۲۸۳)

مطالعه نحوه توارث عملکرد و اجزای عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها

حسن عبدی^۱، محمدحسین فتوکیان^{۲*} و صدیقه شعبان‌پور^۳

تاریخ دریافت: ۹۳/۱۲/۲۵

تاریخ پذیرش: ۹۴/۱۰/۱۵

چکیده

عملکرد دانه حاصل اثر متقابل بین اجزای آن است که تحت تأثیر عوامل ژنتیکی و محیط هستند و از این رو بهبود مستقیم عملکرد از طریق اصلاح نباتات به‌ویژه در نسل‌های اولیه مشکل است، اما اگر انتخاب بر اساس اجزای عملکرد صورت گیرد، می‌تواند مؤثر واقع شود. به منظور بررسی نحوه عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری عملکرد دانه و برخی صفات وابسته به آن در گندم، نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 حاصل از تلاقی گاسپارد $DN-11 \times$ به همراه والدین (P_1 و P_2) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که در مورد بیشتر صفات مورد مطالعه مدل دو ژنی شامل آثار افزایشی، غالبیت و اپیستازی جهت توصیف تنوع میانگین نسل‌ها مناسب بود، به طوری که مدل شش پارامتری شامل میانگین (m)، اثر افزایشی (d)، اثر غالبیت (h) و اپیستازی‌های افزایشی \times افزایشی (i)، غالبیت \times غالبیت (I) و افزایشی \times غالبیت (j) در کنترل صفات مورد مطالعه مؤثر بودند. برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد گلچه‌های عقیم و عملکرد دانه، آثار اپیستازی افزایشی \times افزایشی و غالبیت \times غالبیت، برای صفات وزن هزار دانه و وزن دانه در سنبله، آثار افزایشی و غالبیت و برای صفات طول سنبله، طول پدانکل و تعداد روز تا گلدهی انواع آثار اپیستازی به‌ویژه افزایشی \times غالبیت و غالبیت \times مهم‌ترین عوامل کنترل کننده این صفات شناخته شدند. به این ترتیب، برای اصلاح جمعیت مورد مطالعه باید به نوع عمل ژن‌ها توجه و روش اصلاحی مناسب را انتخاب کرد.

واژه‌های کلیدی: اثر اپیستازی، عمل ژن، وراثت‌پذیری

۱- عضو هیئت علمی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران

۲- دانشیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه شاهد، تهران، ایران

۳- دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشکده کشاورزی دانشگاه شاهد، تهران، ایران

* نویسنده مسئول: fotokian@shahed.ac.ir

مقدمه

گندم یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی جهان و یک غله عمده غذایی برای بیش از ۵۰ درصد مردم جهان است و بیش از ۲۰ درصد کالری مورد نیاز جهان را تأمین می‌کند. در ایران نیز گندم به‌عنوان منبع تأمین کالری و پروتئین مورد نیاز جمعیت است و ۷۵ درصد پروتئین و ۵۴ درصد کالری دریافتی هر فرد را تشکیل می‌دهد. بنابراین، تأمین نیاز آینده کشور از طریق تولید ارقام پرمحصول ضروری است. افزایش عملکرد دانه مهم‌ترین هدف به‌زادگران در برنامه‌های اصلاحی می‌باشد اما از آنجا که عملکرد صفت پیچیده‌ای است که اجزای کمی بسیاری را در بر می‌گیرد و دارای وراثت‌پذیری پایینی می‌باشد، بنابراین برای اصلاح عملکرد دانه اغلب از صفات مرتبط با آن که از نظر ژنتیکی دارای پیچیدگی کمتری هستند، استفاده می‌شود (Bihanta, 2005). تجزیه میانگین نسل‌ها یک روش ساده و مفید برای برآورد اثر ژن‌ها برای یک صفت پلی‌ژنیک است و بزرگترین مزیت آن توانایی برآورد آثار اپیستازی ژنی از قبیل افزایشی × افزایشی (i)، افزایشی × غالبیت (j) و غالبیت × غالبیت (I) است. علاوه بر آثار ژنی، اصلاح‌گران همچنین تمایل دارند بدانند که چه مقدار از واریانس مشاهده شده برای یک صفت ژنتیکی است و چگونه توارث می‌یابد، زیرا راندمان انتخاب ذاتاً به واریانس افزایشی ژنتیکی وابسته است که تحت تأثیر اثر مقابل ژنوتیپ و محیط قرار می‌گیرد. نوسیلویچ و همکاران (Novoselovic et al., 2004) در مطالعه وراثت تعدادی از صفات کمی در گندم نان به این نتیجه رسیدند که در اکثر حالات، مدل اپیستازی دو گانه برای تبیین تنوع در میانگین نسل‌ها کافی است. مدل افزایشی × غالبیت برای ارتفاع بوته و وزن بذر در سنبله مناسب می‌باشد. در مطالعه آن‌ها آثار غالبیت و اپیستازی افزایشی × افزایشی مهم‌تر از اثر افزایشی و سایر اجزاء اپیستازی بود.

قنادها و همکاران (Ganadha et al., 1998) اظهار داشتند که در گندم، اثر غالبیت و اپیستازی افزایشی × افزایشی برای صفات عملکرد دانه در گیاه و وزن تک دانه، دارای اهمیت بیشتری نسبت به آثار افزایشی و اپیستازی است. فرشادفر (Farshadfar, 1999) نشان داد که غالبیت ژن‌ها در کنترل عملکرد و اجزای عملکرد نقش مهم‌تری نسبت به اثر افزایشی ژن‌ها دارد. شارما و ساین (Sharma and Sain, 2002) با استفاده از مدل ده پارامتری اثر افزایشی معنی‌داری در مقایسه با اثر غالبیت

برای صفت سطح پدانکل و نیز اثر اپیستازی سه ژنی را در گندم دورم گزارش کردند. مصطفوی و همکاران (Mostafavi et al., 2003) از طریق تجزیه ژنتیکی عملکرد و صفات وابسته در گندم نان به این نتیجه رسیدند که برای صفات طول سنبله و وضعیت ریشک، اثرهای افزایشی و غالبیت و برای دیگر صفات انواع اپیستازی مخصوصاً آثار افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت مهم‌ترین عامل کنترل توارث شناخته شد. اختر و چودھاری (Akhtar and Chowdhry, 2004) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌های P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1 و BC_2 در گندم نشان دادند که اثر اپیستازی نقش مهمی در کنترل صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، سطح برگ پرچم و وزن هزار دانه دارد. پراکاش و همکاران (Prakash et al., 2006) گزارش کردند که به همراه اثر افزایشی، اثر متقابل افزایشی × غالبیت و اثر متقابل افزایشی × افزایشی در کنترل صفات گندم نقش داشتند. توکلو و یاغباسانلار (Toklu and Yagbasanlar, 2007) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در شش تلاقی گندم نان، عمل ژن را برای صفات انداره دانه و وزن هزار دانه بررسی و نتیجه گرفتند که سهم اثرهای افزایشی ژنی نسبت به اثرهای غالبیت از اهمیت بیشتری برخوردار است. احمدی و همکاران (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 را در گندم مطالعه و گزارش کردند که اثر غالبیت مهم‌ترین عامل در وراثت اکثر صفات بود. تحقیقات باقی‌زاده و همکاران (Baghizadeh et al., 2008) و عشقی و همکاران (Eshghi et al., 2010) اثر غالبیت را برای صفت عملکرد دانه در بوته و تعداد دانه در سنبله نشان دادند. ارکول و همکاران (Erkul et al., 2010) بیان کردند که برای صفات وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و سنبله مدل سه پارامتری در شرایط تنش خشکی توارث این صفات را بر عهده دارند. بسیاری از شواهد بیانگر آن است که همیشه نمی‌توان اثر اپیستازی را ناچیز در نظر گرفت. سلطانی و همکاران (Soltani et al., 2011) در تحقیقات خود روی چهار تلاقی گندم نان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها اپیستازی را برای صفات تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در بوته و وزن صد دانه در تلاقی‌های گندم نان گزارش کردند. آن‌ها بیان داشتند که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه کلیه صفات

در این رابطه، Y میانگین یک نسل، m میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، $[d]$ برآیند آثار افزایشی، $[h]$ برآیند آثار غالبیت، $[i]$ برآیند آثار اپیستازی افزایشی \times افزایشی، $[j]$ برآیند آثار اپیستازی غالبیت \times غالبیت، $[I]$ برآیند آثار اپیستازی غالبیت \times غالبیت بوده و α و β نیز ضرایب هر یک از پارامترهای مدل هستند. برای بررسی کفایت مدل از آزمون مربع کای استفاده شد. بررسی هر صفت در کلیه نسل‌ها با برآزش مدل‌های ۳، ۴، ۵ و ۶ پارامتری انجام شد تا مدل مناسب هر صفت در هر تلاقی به دست آید. اجزای تنوع نیز از طریق روابط زیر محاسبه شدند:

$$E = \frac{1}{3}(\sigma_{P_1}^2 + \sigma_{P_2}^2 + \sigma_{F_1}^2) \quad (1)$$

$$D = 2\sigma_{F_2}^2 - (\sigma_{BC_1}^2 + \sigma_{BC_2}^2) \quad (2)$$

$$H = 4(\sigma_{BC_1}^2 + \sigma_{BC_2}^2 - \sigma_{F_2}^2 - E) \quad (3)$$

$$F = \sigma_{BC_2}^2 - \sigma_{BC_1}^2 \quad (4)$$

برای محاسبه وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) و خصوصی (h_n^2) نیز از روابط ۵ و ۶ استفاده شد (Warner, 1952; Kearsy and Pooni, 1977):

$$h_b^2 = \frac{\sigma_{F_2}^2 - E}{\sigma_{F_2}^2} \quad (5)$$

$$h_n^2 = \frac{D}{\sigma_{F_2}^2} \quad (6)$$

در این روابط، E واریانس محیطی، D واریانس افزایشی، H واریانس غالبیت، F بخش ناشی از همبستگی آثار افزایشی و غالبیت در تمام مکان‌های ژنی، $\sigma_{P_1}^2$ ، $\sigma_{P_2}^2$ ، $\sigma_{F_1}^2$ ، $\sigma_{F_2}^2$ ، $\sigma_{BC_1}^2$ و $\sigma_{BC_2}^2$ نیز به ترتیب واریانس والد اول، واریانس والد دوم، واریانس نتاج F_1 ، واریانس نتاج F_2 ، واریانس بک‌کراس یک و واریانس بک‌کراس دو هستند. درجه غالبیت نیز بر اساس رابطه $\sqrt{H/D}$ و میزان انحراف از غالبیت در مکان‌های ژنی مختلف با استفاده از رابطه $F/\sqrt{H.D}$ برآورد شد. از نرم‌افزار آماری Minitab جهت انجام تجزیه و تحلیل‌های مربوطه استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مختلف برای صفات مورد بررسی وجود دارد و از این‌رو امکان انجام تجزیه‌های

در تمام تلاقی‌ها کافی نمی‌باشد. مطالعه حاضر با هدف بررسی ویژگی‌های ژنتیکی عملکرد دانه و برخی از اجزای آن در تلاقی گاسپارد \times DN-11 از قبیل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده، نحوه توارث، میزان وراثت‌پذیری و درجه غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده این صفات با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها اجرا شد.

مواد و روش‌ها

عملیات مزرعه‌ای: نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 حاصل از تلاقی گاسپارد و DN-11 به همراه والدین در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تحت شرایط تنش خشکی در پاییز ۸۹-۱۳۸۸ در مزرعه مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران کاشته شدند. در هر بلوک، یک ردیف برای P_1 ، P_2 و F_1 ، سه ردیف برای BC_1 و BC_2 و چهار ردیف برای F_2 در نظر گرفته شد. هر ردیف دو متر طول داشت و فاصله ردیف‌ها ۳۰ سانتی‌متر بود. در شرایط تنش، به منظور جوانه‌زنی فقط یک بار در زمان کاشت آبیاری انجام شد و تا مرحله رسیدگی کامل، گیاهان از رطوبت باقیمانده در خاک و نزولات آسمانی استفاده کردند. در شرایط آبیاری، در فصل بهار آبیاری هر ده روز یکبار انجام شد. پس از رسیدگی کامل گیاهان، به منظور اندازه‌گیری صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد پنجه در بوته، تعداد روز تا گلدهی، تعداد گلچه‌های عقیم در سنبله، عملکرد دانه در بوته، عملکرد بیولوژیک، وزن دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، تعداد ۲۰ بوته از نسل‌های P_2 ، P_1 و F_1 ، ۴۰ بوته از نسل‌های BC_1 و BC_2 و ۶۰ بوته از نسل F_2 برای تعیین صفات مرفونولوژیک برداشت شد. شاخص برداشت از نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد بیولوژیک محاسبه شد. بعد از جمع‌آوری داده‌ها، ابتدا نسل‌های موجود برای کلیه صفات مورد تجزیه واریانس قرار گرفتند و با مشاهده تفاوت معنی‌دار در بین نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها طبق روش متر و جیکنز (Mather and Jinks, 1982) انجام شد و پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی محاسبه شدند. در این روش، رابطه بین میانگین هر نسل و پارامترهای ژنتیکی به صورت رابطه (۱) می‌باشد:

$$Y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[I] \quad (1)$$

طبق انحراف F_1 از میانگین والدین برای هر صفت برآورد شد. مثبت بودن درجه غالبیت به این مفهوم است که غالبیت نسبی برای صفات مورد بررسی به طرف والدی است که دارای میانگین بالاتر می‌باشد و در صورت منفی بودن این نسبت، غالبیت نسبی به طرف والدی است که دارای کوچک‌ترین میانگین برای این صفات است. در این آزمایش مثبت بودن درجه غالبیت برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد گلچه‌های عقیم، تعداد روز تا گلدهی، عملکرد دانه، وزن هزار دانه و تعداد پنجه در بوته نشان داد که غالبیت به طرف والد برتر اتفاق افتاده است و منفی بودن درجه غالبیت برای صفات طول سنبله، وزن سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و طول پدانکل نشان دهنده غالبیت به طرف والد دارای میانگین کوچک‌تر می‌باشد (جدول ۴).

مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ ارائه شده است. بیشترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله، تعداد گلچه‌های عقیم و وزن هزار دانه مشاهده شد که به ترتیب ۵۶، ۴۵، ۴۰ و ۴۰ درصد بود و بقیه صفات مقادیر متوسط داشتند. وراثت‌پذیری خصوصی نیز دارای مقادیر متفاوتی بود که بیشترین مقدار آن برای صفت تعداد دانه در سنبله (۴۰ درصد) به دست آمد و برای بقیه صفات مقادیر متوسط و پایینی برآورد شد. وجود تفاوت‌های زیاد بین مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در تلاقی‌ها نیز بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت در کنترل صفات مربوطه است. اگرچه اهمیت وراثت‌پذیری عمومی به اندازه وراثت‌پذیری خصوصی نیست و نمی‌تواند سهم تنوع افزایشی ژنتیکی یعنی سهمی از تنوع صفات مورد نظر که قابل انتقال از والدین به فرزندان است را مشخص نماید، اما بالا بودن میزان آن معرف نقش ژنتیک در کنترل صفات می‌باشد. در مقابل، برآوردهای وراثت‌پذیری خصوصی از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین سهم تنوع ژنتیکی قابل انتقال در تنوع فنوتیپی را مشخص و به گزینش کمک می‌کند.

ژنتیکی و بررسی نحوه توارث صفات مورد نظر امکان‌پذیر بود. میانگین و خطای معیار هر یک از صفات اندازه‌گیری شده در نسل‌های مختلف در جدول ۲ ارائه شده است. میزان برتری نتاج نسبت به میانگین والدین (جدول ۲) می‌تواند مؤید وجود آثار غالبیت در کنترل این صفات باشد. میانگین F_1 برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد دانه در سنبله، تعداد روز تا گلدهی و عملکرد دانه بیشتر از والد برتر و میانگین والدین بود، وضعیتی که بیانگر وجود غالبیت نسبی یا کامل در این صفات است که با نتایج باقی‌زاده و همکاران (Baghizadeh *et al.*, 2008) مطابقت داشت. با توجه به نتایج حاصل و با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بر مبنای متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) اقدام به برآورد آثار ژن‌ها شده است. در این تحقیق با کمک اطلاعات حاصل از شش نسل تهیه شده به برآورد شش پارامتر (m) میانگین، [d] (اثر افزایشی)، [h] (اثر غالبیت)، [i] (اثر متقابل افزایشی در افزایشی)، [j] (اثر متقابل افزایشی در غالبیت و [I] (اثر متقابل غالبیت در غالبیت) پرداخته شد.

نتایج حاصل از تجزیه میانگین نسل‌ها همراه با آزمون مقیاس وزنی و آزمون مربع کای در جدول ۳ ارائه شده است. به دلیل معنی‌دار شدن آزمون مربع کای برای مدل سه پارامتری در تمام صفات مشخص شد که مدل افزایشی- غالبیت شامل سه پارامتر (m)، [d] و [h] برای صفات مورد نظر مناسب نیست و در حقیقت آثار متقابل غیرآلی یا آثار اپیستازی وجود دارد که این نتیجه با یافته‌های باقی‌زاده و همکاران (Baghizadeh *et al.*, 2008) و پراکاش و همکاران (Prakash *et al.*, 2006) مطابقت داشت. متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) پیشنهاد کردند که برداشتن اجزاء غیرمعنی‌دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزاء به عنوان مدل، منجر به برازش مناسب‌تری می‌شود. باید توجه کرد که در مدل‌های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری خطای استاندارد تمام اجزا کمتر از خطای استاندارد مدل شش پارامتری بود. درجه غالبیت (h/d) بر

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه در نسل‌های حاصل از تلاقی گاسپارد × DN-11 تحت تنش خشکی

Table1. Analysis of variance for the studied traits in generations from the Gaspard × DN-11 cross under drought stress

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی df	طول سنبله Spiket length	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle length	تعداد دانه در سنبله No. of grains per spike	تعداد گلچه‌های عقیم No. of sterile florets	وزن دانه در سنبله Grain weight per spike	تعداد روز تا گلدهی Days to flowering	عملکرد دانه Grain yield	وزن هزار دانه 1000-grain weight	تعداد پنجه در بوته No. of tiller per plant
تکرار Replication	2	0.0450	7.817	24.876	1.365	2.437	1.801	1.499	1.059	43.57	1.56
نسل‌ها Generation	5	7.67**	21.3**	4.58**	3.65**	4.49**	12.37*	30.68**	4.3**	60.34**	8.38*
خطای آزمایش Experimental error	10	0.943	1.182	1.519	1.3133	1.148	1.164	1.040	.906	5.69	1.16

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۲- میانگین و خطای معیار صفات مورد مطالعه در تلاقی گاسپارد × DN-11 تحت تنش خشکی

Table2. Means and standard errors of the studied traits in Gaspard × DN-11 cross under drought condition

نسل Generation	طول سنبله Spike length	ارتفاع بوته Plant height	پدانکل طول Peduncle length	تعداد دانه در سنبله No. of grains per spike	تعداد گلچه‌های عقیم No. of sterile florets	وزن سنبله در بوته Ear weight per plant	تعداد روز تا گل‌دهی Days to flowering	عملکرد دانه Grain yield	وزن هزار دانه 1000-grain weight	تعداد پنجه در بوته No. of tillers per plant
P1	9.56±1.33	68.06±9.7	27.15±3.62	35.44±61.3	17.5±3.88	53.69±14.05	164.33±3.58	37.94±4.62	31.3±3.3	30.5±6.35
P2	10.45±1.76	75.8±9.62	27.88±3.35	36.45±6.18	17.37±4.94	56.92±8.69	163.4±3.44	37.25±7.13	34.08±3.56	32.5±6.49
F1	10.39±2.05	77.01±9.64	27.93±4.68	36.55±6.06	17.72±4.10	4487±10.9	167.3±3.28	38.46±7.43	35.5±2.87	33.72±5.61
F2	11.98±6.12	76.8±12.78	28.16±8.75	38.47±12.75	17.5±7.08	66.51±10.74	167±8.54	40.69±13.09	36.33±7.13	38.47±9.61
BC1	10.54±5.61	66.71±11.01	27.56±7.48	36.5±11.63	17.16±3.77	52.31±12.47	163.02±7.86	34.52±1.5	31.42±6.41	34.47±6.24
BC2	11.71±3.85	68.99±9.56	28±6.99	37.13±10.24	18.68±4.0	60.06±10.38	163.15±6.54	33.46±	35.44±5.2	36.4±6.35

جدول ۳- برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مورد مطالعه در تلاقی گاسپارد × DN-11 تحت تنش خشکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 3. Estimating the genetic parameters of the studied traits in Gaspard × DN-11 cross under drought stress using generations mean analysis method

صفات	χ^2	[l]	[j]	[i]	h	d	m
طول سنبله Spike length	3.23 ^{ns}	3.85±1.29**	2.6±1.21**	-	2.87±1.28**	-0.68±0.29**	10.6±0.29**
ارتفاع بوته Plant height	0.012 ^{ns}	28.95±5.85**	-	0.93±4.1*	-10.99±5.5 ^{ns}	-8.7±1.1**	97.5±3.99**
طول پدانکل Peduncle length	0.03 ^{ns}	1.20±3.76**	8.55±3.58**	-	-3.77±3.59**	1.14±0.77**	30.76±0.76**
تعداد دانه در سنبله No. of grains/spike	0.78 ^{ns}	-18.25±18.48**	-	12.09±11.34**	25.23±29.06**	-0.34±1.57**	29.56±11.49**
گلچه‌های عقیم در سنبله No. of sterile spikelet/spike	17 ^{ns}	-11.97±6.3**	-	66.32±3.82**	-16.87±9.48 ^{ns}	-42±0.53**	10.35±3.96 ^{ns}
تعداد روز تا گلدهی Days to flowering	10.13 ^{ns}	-12.86±24.70**	-5.31±2.66*	-	179.79±38.88**	-6.29±1.98**	9.11±6.76**
وزن دانه در بوته Grain weight in plant	3.49 ^{ns}	-8.88±2.6**	-	-	9.89±2.06**	2.3±0.41**	162.43±0.41**
عملکرد دانه در بوته Grain yield/plant	1.35 ^{ns}	13.97 ± 4.49**	-	-7.3±4.17**	-18.18±10.39*	1.59±1.59**	16.41±11.41**
وزن هزار دانه 1000-grain weight	1.14 ^{ns}	-11.53 ± 2.85*	-	-	10.37±2.81**	-3.79±0.6**	30.32±11.41**
تعداد پنجه در بوته No. of tillers/plant	2.13 ^{ns}	-	-	-	13.41±2.34**	-4.58±0.72**	28.31±1.3**

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

 χ^2 کای اسکور، [l] برآیند آثار متقابل افزایشی × غالبیت، [i] برآیند آثار متقابل افزایشی × افزایشی، h برآیند آثار غالبیت، d برآیند آثار افزایشی، m میانگین همه نسل‌ها در یک تلاقی.

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

 χ^2 , chi-square; [l], average dominant×dominance interaction; [j], average additive×dominance interaction; [i], average additive×additive interaction; h, average dominant effects; d, average additive effects; m, mean of all generations in a cross.

جدول ۴- اجزای واریانس ژنتیکی و درجه غالبیت ژن‌ها برای صفات مورد بررسی در تلاقی گاسپارد × DN-11 تحت تنش خشکی

Table 4. The genetic variance components and gene degree of dominance of the studied traits in Gaspard × DN-11 cross under drought stress

صفت Trait	درجه غالبیت Degree of dominance	$F/\sqrt{H.D}$	$\sqrt{H/D}$	F	H	D	E	وراثت پذیری عمومی General heritability	وراثت پذیری خصوصی Specific heritability
طول سنبله Spike Length	-0.37	-0.15	1.68	-0.25	2.16	0.76	4.14	0.38	0.07
ارتفاع بوته Plant height	5.08	0.54	0.25	0.59	0.28	4.3	8.29	0.37	0.20
طول پدانکل Peduncle length	-0.42	-0.55	0.28	-1.08	0.56	6.69	8.56	0.30	0.29
تعداد دانه در سنبله The number of grains per spike	-0.61	0.14	0.36	0.43	1.12	8.46	5.23	0.45	0.41
تعداد گلچه عقیم Number of sterile florets	0.29	0.15	0.9	2.12	13.6	15.36	9.76	0.40	0.34
وزن دانه در سنبله Grain weight per spike	-10.43	0.27	0.61	0.74	۱/۶۴	4.28	10.14	0.35	0.16
روز تا گلدهی Days to flowering	3.4	0.62	1.04	1.99	7.56	6.8	7.2	0.37	0.04
عملکرد دانه Grain yield	0.87	0.39	0.07	4.99	0.89	181.25	168.04	0.56	0.37
وزن هزار دانه Thousand Kernel Weight	2.777	-0.22	0.89	-2.12	8.2	10.48	11.7	0.40	0.21
تعداد پنجه در بوته Number of tillers per plant	2.22	0.27	1.08	1.72	6.56	5.8	15.9	0.34	0.19

$F/\sqrt{H.D}$ توزیع نسبی ژن‌های غالب و مغلوب بین والدین، $\sqrt{H/D}$ میانگین درجه غالبیت (متوسط غالبیت ژنی)، F میانگین کواریانس آثار افزایشی و غالبیت، H واریانس غالبیت، D واریانس افزایشی و E واریانس محیطی است.

$F/\sqrt{H.D}$, relative distribution of dominant and recessive genes between parents; $\sqrt{H/D}$, average degree of dominance (mean of gene dominance); F, covariance between additive and dominant effect; H, dominance variance; D, additive variance and E, environmental variance.

غیرمستقیم برای عملکرد دانه در بین نسل‌های در حال تفرق خیلی بیشتر است. معنی‌داری اثرات متقابل افزایشی در افزایشی [i]، افزایشی در غالبیت [j] و غالبیت در غالبیت [I] در بعضی از صفات دلالت بر وجود آثار اپیستازی در توارث این صفات دارند. این امر با توجه به پلی‌ژنتیک بودن این صفات قابل توجیه است (Sharma *et al.*, 2002; Mostafa *et al.*, 2003). همچنین وجود علامت مخالف [h] و [I] در صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد دانه در سنبله، تعداد روز تا گلدهی، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در سنبله نشان دهنده اپیستازی از نوع دوگانه است. این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F₂ و نسل‌های دیگر در حال تفرق سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌شود. این نتیجه با یافته‌های عشقی و همکاران (Eshghi *et al.*, 2010) و سلطانی و همکاران (Soltani *et al.*, 2011) مطابقت داشت. علامت‌های مخالف [i] و [d] نشان می‌دهد که ماهیت متضاد اثر متقابل برای صفات وجود دارد، که این امر برای صفات طول پدانکل، تعداد دانه در سنبله، تعداد روز تا گلدهی، عملکرد دانه و وزن هزار دانه مشاهده شد که با نتایج توکلو و یاغباسانلار (Toklu and Yagbasanlar, 2007) و ارکول و همکاران (Erkul *et al.*, 2010) مطابقت داشت. واریانس غالبیت در صفات طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، تعداد روز تا گلدهی، وزن بوته، تعداد پنجه در بوته و وزن هزار دانه بزرگ‌تر از واریانس افزایشی و در بقیه صفات واریانس افزایشی بزرگ‌تر از واریانس غالبیت بود.

نتیجه‌گیری کلی

اطلاعات اولیه از ساختار ژنتیکی جمعیت شامل نوع عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات جهت اصلاح عملکرد دانه در گندم بسیار مهم و سودمند و امری ضروری است و کمک موثری به به‌نژادگر در انتخاب صحیح نوع روش اصلاحی می‌کند. نتایج این تحقیق نیز نشان داد که انواع آثار ژنتیکی در کنترل صفات مورد مطالعه نقش داشتند که برای اصلاح جمعیت باید به آن‌ها توجه کرد. برای صفاتی که عمل افزایشی ژن‌ها نقش بیشتری دارد، گزینش انفرادی و روش شجره‌ای مفید و موثر است و برعکس برای صفاتی که عمل غیرافزایشی ژن‌ها نقش بیشتری داشت، روش تولید هیبرید موثرتر از اعمال گزینش خواهد بود.

اجزای تنوع در جدول ۴ ارایه شده است. منفی بودن علامت F در صفات طول سنبله، طول پدانکل و وزن هزار دانه نشان می‌دهد که ژن‌های مسئول این صفات در جهت کاهش برتری داشتند. جزء افزایشی (D) در صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل، وزن دانه در سنبله، عملکرد دانه و وزن هزار دانه بیشتر از جزء غالبیت (H) بود و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در این صفات کمتر از یک بود که بیانگر اهمیت جزء افزایشی است. در این آزمایش مقادیر F/\sqrt{HD} برای کلیه صفات دامنه‌ای بین ۰/۵۵- تا ۰/۶۲ داشت که بیانگر این است که انحراف غالبیت h/d در مکان‌های ژنی، متفاوت و به‌ویژه از نظر بزرگی و علامت یکسان نیستند. همچنین واریانس محیطی (E) صفات دامنه‌ای بین ۴/۱۴ تا ۱۶۸/۰۴ بود. با بررسی مدل‌های برازش شده برای صفات طول سنبله، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه در جدول ۳ مشخص شد که هر دوی اثرهای ژنتیکی افزایشی [d] و غیرافزایشی [h] در کنترل این صفات دخالت دارند، اما آثار ژنتیکی غیرافزایشی نقش مهم‌تری را ایفا کردند و از این‌رو نمی‌توان به موفقیت انتخاب در نسل‌های اولیه برای این صفات امیدوار بود، زیرا ارزش اصلاحی برای این صفات با وجود معنی‌دار شدن در مقایسه با بخش غیرافزایشی بسیار کم و اندک است. این نتیجه با نتایج برخی از محققین از جمله مصطفی و همکاران (Mostafa *et al.*, 2003)، توکلو و همکاران (Toklu *et al.*, 2007)، احمدی و همکاران (Ahmadi *et al.*, 2007) و باقی‌زاده و همکاران (Baghizadeh *et al.*, 2008) مطابقت داشت.

نقش اثر ژنتیکی افزایشی [d] برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و عملکرد دانه پر رنگ‌تر از نقش اثر غیرافزایشی بود. وجود اثر افزایشی [d] و اثر متقابل افزایشی در افزایشی [i]، حکایت از نقش اثر افزایشی ژن‌ها در توارث این صفات دارد (جدول ۳). شارما و همکاران (Sharma *et al.*, 2002)، مصطفی و همکاران (Mostafa *et al.*, 2003) و توکلو و همکاران (Toklu *et al.*, 2007)، نیز اهمیت اثر افزایشی را برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل گزارش کردند. بنابراین، بهتر است تحقیقات روی صفات مهم و تاثیرگذار بر عملکرد از جمله ارتفاع بوته، طول پدانکل و تعداد دانه در سنبله متمرکز شود، زیرا ارزش اصلاحی این صفات در مقایسه با صفات دیگر به مراتب بالاتر و احتمال موفقیت انتخاب

References

- Ahmadi, J. S., Orang, F. A., Zali, A., Yazdi-Samadi, B., Ghanadha, M. R. and 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 Persian with English Abstract).
- Akhtar, N. and Chowdhry, M. A. 2006.** Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. **International Journal of Agriculture and Biology** 8 (4): 523-527.
- Baghizadeh A., Talei A., Naghavi M. R. and Haji Rezaei M. 2008.** Estimating the number and inheritance of controlling genes for grain yield and some related traits in barley (*Hordeum vulgare*) Afzal/Radical Cross. **Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources** 12: 57-63. (In Persian with English Abstract).
- Erkul, A., Unay, A. and Konak, C. 2010.** Inheritance of yield and yield components in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cross. **Turkish Journal of Field Crops** 15: 137-140.
- Eshghi, R., Ojaghi, J., Rahimi, M. and Salayeva, S. 2010.** Genetic characteristics of grain yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.) under normal and drought conditions. **Journal of Agriculture and Environment Science** 9: 519-528. (In Persian with English Abstract).
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996.** Introduction to quantitative genetics. Longman, England.
- Farshadfar, E., Ghanadha, M. R., Zahravi, M. and Sutka, J. 2001.** Generation mean analysis if drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Acta Agronomica Hungarica** 46: 59-66.
- Ghannadha, M. R. 1999.** Generation of wheat (adult stage) to yellow (stripe) rust. **Iranian Journal of Agriculture Science** 30: 408-422. (In Persian with English Abstract).
- Hayman, B. L. 1958.** The separation of epistatic from additive and dominance inaction in generation mean. **Heredity** 12: 371-390.
- Kearsey, M. Y. and Pooni, H. S. 1996.** The genetically analysis of quantitative traits. Chapman and Hall, London.
- Khan, A. S. and Habib, I. 2003.** Gene action in five parent diallel crosses of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). **Pakistan Journal Biological Science** 6: 1945-1948.
- Mathe, K. and Jinks J. L. 1982.** Biometrical genetics- The study of continuous variation Chapman gadwall.
- Mohammadi, S. A. and Prasanna, B. M. 2003.** Analysis of genetic diversity in crop plants- Salient statistical tools and considerations. **Crop Science** 43: 1235-1248.
- Mostafavi, K., Hoseinzadeh, H. A. and Zainahikhane Khaneghah, H. 2003.** Genetic analysis of yield and its components in bread wheat. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding** 54: 77-82.
- Novoselovic, D. M., Baric, G., Drener, J., and Lalic, A. 2004.** Quantitative inheritance of some wheat plant traits. **Genetics and Molecular Biology** 27 (1): 92-98.
- Prakash, V., Saini, D. D. and Pancholi, S. R. 2006.** Genetic basis of heterosis for grain yield and its traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and late sown conditions. **Crop Research** 31: 245-249.
- Sharma, S. N., Sain, R. S. and Sharma, R. K. 2002.** Gene system governing grain yield per spike in macaroni wheat. **Wheat Information Service** 94: 14-18.
- Soltani, A., Zeinali, E., Galeshi, S. and Latifi, N. 2011.** Genetic variance for and inter relationship among seed vigor traits in wheat from the Caspian Sea Coast of Iran. **Seed Science and Technology** 29: 653-662. (In Persian with English Abstract).
- Toklu, F. and Yagbasanlar, M. T. 2007.** Genetic analysis of kernel size and kernel weight in bread wheat (*T. aestivum* L.). **Asian Journal of Plant Science** 6: 844-848.
- Warner, J. N. 1952.** A method for estimating heritability. **Agronomy Journal** 44: 427-430.



University of Guilan
Faculty of Agricultural
Sciences

Cereal Research
Vol. 6, No. 3, Autumn 2016 (283-292)

Studying the inheritance mode of grain yield and yield components in bread wheat genotypes using generations mean analysis

Hassan Abdi¹, Mohammad Hossein Fotokian^{2*} and Seddigheh Shabanpour³

Received: March 16, 2015

Accepted: January 5, 2016

Abstract

Grain yield is the result of interaction among its components. This trait is influenced by genetic and environmental factors. Therefore, yield improvement through plant breeding, especially in early generations is difficult. Selection can be effective if it did base on yield components. In order to study mode of genes action and heritability of grain yield and some of its related traits in bread wheat, generations of cross Gasspard \times DN-11 including F1, F2, BC1 and BC2 along with parents (P1 and P2) were studied in the research field of Tehran Agricultural and Natural Resources, in a randomized complete block design with three replications. The results of the Generation Mean Analysis showed that in most cases, a digenic model including additive, dominance, and epistasis effects was appropriate to explain the variation of generations mean, so that the six parameters model including mean (m), additive (d), dominance (h), and epistasis additive \times additive (i), additive \times dominance (j), and dominance \times dominance (l) were effective in controlling of traits under study. The epistasis effects including additive \times additive, dominance \times dominance were distinguished as the most important effects in controlling plant height, number of grain per spikelet, number of sterile spikelets, and grain yield, as well as additive and dominant effects of genes for 1000-grains weight and grain weight per spike, and also the epistasis effects of additive \times dominance, and dominance \times dominance for traits including spike length, peduncle length, and days to flowering. Thus, it should be considerate the mode of gene action for population improvement, as well as choosing an appropriate breeding method.

Keywords: Epistatic effect, Gene action, Heritability

1. Scientific Staff Member, Research Center for Agriculture and Natural Resources, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Tehran, Iran

2. Assoc. Prof., Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahed University, Tehran, Iran

3. M. Sc. Student, Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahed University, Tehran, Iran

* Corresponding author: fotokian@shahed.ac.ir