



دانشگاه گیلان

دانشکده علوم کشاورزی

تحقیقات غلات

دوره هفتم / شماره دوم / تابستان ۱۳۹۶ (۱۶۹-۱۵۵)

ارزیابی ژنتیکی عملکرد و برخی صفات مورفولوژیک گندم نان ایرانی تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری در مزرعه با استفاده از روش جینکز-هیمن

امیدعلی اکبرپور^۱ و حمید دهقانی^{۲*}

تاریخ دریافت: ۹۴/۴/۸

تاریخ پذیرش: ۹۴/۱۱/۲۸

چکیده

تنش شوری همواره یکی از جدی‌ترین تهدیدها برای افزایش عملکرد گیاهان به‌ویژه گندم نان به‌عنوان یکی از مهم‌ترین منابع تامین غذای مردم جهان بوده است. آگاهی از نحوه توارث عملکرد و اجزای عملکرد یکی از اولین اصول به‌نژادی برای دستیابی به ارقام متحمل به تنش شوری در گندم است. به‌منظور مطالعه نوع عمل ژن‌ها در کنترل عملکرد و اجزای عملکرد، هفت رقم ایرانی گندم نان شامل فلات، بم، قدس، روشن، ارگ، کویر و پیش‌تاز به‌همراه نتایج حاصل از تلاقی دی‌آلل کامل آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تحت دو شرایط بدون تنش و تنش شوری در سال ۱۳۹۳ در مزرعه تحقیقاتی مرکز ملی شوری ایران در استان یزد کاشته شدند. با در نظر گرفتن تمام فرضیات برای صفات مختلف گندم، تجزیه واریانس مرکب به روش جینکز-هیمن انجام شد. نتایج حاصل نشان داد که آثار ساده افزایشی (a) و برهمکنش $a \times$ محیط برای تمامی صفات شامل عملکرد دانه، عملکرد زیست‌توده، تعداد پنجه، طول سنبله، طول پدانکل، ارتفاع گیاه و وزن صد دانه معنی‌دار بود. اثر ساده b_3 که معادل ترکیب‌پذیری خصوصی در روش یک دی‌آلل است و برهمکنش آن با محیط نیز برای همه صفات معنی‌دار بود. معنی‌داری این دو جزء نشان‌دهنده نقش مهم هر دو نوع عمل افزایشی و غالبیت ژن‌ها در توارث صفات بود. رقم روشن نیز بهترین والد ترکیب‌شونده برای صفات عملکرد دانه، عملکرد زیست‌توده و تعداد پنجه بود. به‌طور کلی، در بیشتر صفات مورد مطالعه در این تحقیق، نوع ژن‌های کنترل‌کننده و رفتار ژنتیکی، ظرفیت ژن‌های غالب و مغلوب در والدین، آثار مادری و آثار افزایشی و غالبیت تحت دو شرایط محیطی بدون تنش و تنش شوری متفاوت بود. برآورد وراثت‌پذیری عمومی بالا و نیز وراثت‌پذیری خصوصی متوسط تا بالا برای صفات مورد مطالعه نشان‌دهنده امیدبخش بودن مواد ژنتیکی مورد مطالعه برای اصلاح و بهبود صفات تحت شرایط بدون تنش و نیز تحمل به تنش شوری بود. بنابراین، امکان انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل برای مقابله با تنش شوری در ارقام گندم نان ایرانی استفاده شده در این تحقیق وجود دارد.

واژه‌های کلیدی: برهمکنش ژنوتیپ \times محیط، ترکیب‌پذیری، دی‌آلل، عمل ژن

۱- دانشجوی دکتری، گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران

۲- دانشیار، گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران

* نویسنده مسئول: deghanr@modares.ac.ir

مقدمه

گندم نان یکی از قدیمی‌ترین و مهم‌ترین غلات مورد استفاده در بیشتر کشورهای جهان است از جمله ایران است. حدود ۴۰ درصد از غذا و ۵۰ درصد از کالری و پروتئین مورد نیاز مردم دنیا را گندم تامین می‌کند و ۱۷ درصد از زمین‌های جهان تحت کشت گندم است (Dhanda *et al.*, 2004; Gupta *et al.*, 2008). تولید گندم همواره تحت تأثیر پدیده‌های اقلیمی و محیطی مختلف مانند تنش‌های زیستی و غیرزیستی است. افزایش در میزان تولید کنونی گندم نیازمند وجود تنوع ژنتیکی است که بتواند قادر به تولید تحت شرایط محیطی سخت مانند خاک‌های نامساعد و پرتنش و بارندگی‌های نامنظم باشند. از تنش‌های مهم غیرزیستی می‌توان به شوری و خشکی اشاره کرد که باعث کاهش عملکرد محصولات مختلف از جمله گندم می‌شوند (Vincor and Altman, 2005; Rengasamy, 2006; Katerji *et al.*, 2009). با وجود تنوع کم در زمینه تحمل گیاهان به تنش شوری، در برخی از گیاهان از جمله گندم و تیره گرامینه درجه‌های مختلفی از تحمل به شوری و تنوع ژنتیکی گزارش شده است (Epstein *et al.*, 1980; Ashraf *et al.*, 1986; Flowers and Yeo, 1995; Flowers, 2004). اصلاح برای تحمل به شوری یکی از مؤثرترین راهکارها برای پایداری عملکرد محصولات کشاورزی است (Genc *et al.*, 2010).

مر و همکاران (Mer *et al.*, 2000) با ارزیابی عملکرد جو، گندم، نخود و خردل در شرایط شور، بیان داشتند که جو در مقایسه با خردل، گندم و نخود از تحمل به شوری بالاتری برخوردار است. تحمل به تنش شوری به وسیله ژن‌های کنترل‌کننده کاهش مصرف نمک گیاه از خاک شور و تنظیم اسمزی سلول‌ها کنترل می‌شود (Munns, 2005). اگرچه جنک و همکاران (Genc *et al.*, 2007) بیان داشتند که دفع Na^+ و تحمل به تنش شوری دو مقوله متفاوت از همدیگر هستند و ارتباط معنی‌داری بین تحمل به تنش شوری و دفع Na^+ وجود ندارد. به نظر می‌رسد که تحمل به تنش شوری پدیده‌ای بیش از غلظت یونی گیاه است و مکانیسم تحمل به تنش شوری پیچیده می‌باشد. به دلیل اینکه مکانیسم‌های مولکولی، بیوشیمیایی و فیزیولوژی مرتبط با تنش شوری در گیاهان تا حدودی به صورت ناشناخته مانده است، پیشرفت‌های مرتبط با توسعه گیاهان برای تحمل به تنش شوری خیلی کم می‌باشد (Läuchli and Grattan, 2007).

در اصلاح‌نباتات برای تحمل به شوری روش‌های مختلفی برای غربال و انتخاب ژنوتیپ‌ها پیشنهاد شده است که مبتنی بر عوامل فیزیولوژیک، مورفولوژیک و بیوشیمیایی هستند. غربالگری قابل اعتماد یکی از قسمت‌های مهم هر برنامه اصلاحی موفق می‌باشد. مشکلات مربوط به نمک و شوری بندرت در مکانیسمی جداگانه تعریف می‌شود و با مشکلات عدیده‌ای همراه می‌باشد. برای شاخص‌های مورفولوژیکی، عملکرد به عنوان مهم‌ترین شاخص برای ارزیابی تحمل به تنش شوری بیان شده است (Richards *et al.*, 1987; Singh, 2006). جهت تعیین پاسخ صفات مختلف به تنش شوری ارزیابی ژنتیکی و تعیین نوع عمل ژن برای اصلاح این صفات اهمیت به‌سزایی در بهبود و اصلاح گندم دارد. در این راستا تلاقی‌های دای‌آل در مطالعات ژنتیکی به منظور تعیین نحوه توارث صفات مهم در بین مجموعه‌ای از ژنوتیپ‌ها، برای تشخیص والدین برتر در تولید دورگ و اصلاح ارقام جدید استفاده می‌شوند (Kearsey and Pooni, 1996). تلاقی‌های دای‌آل به لحاظ این‌که در کوتاه‌ترین زمان قادر به تعیین بیشترین شاخص‌های ژنتیکی می‌باشند، به طور گسترده مورد استفاده محققین قرار گرفته‌اند (Wricke and Weber, 1986; Singh *et al.*, 2004; Hallauer *et al.*, 2010; Kotal *et al.*, 2010).

در آزمایش اشرف (Ashraf, 1994) میزان وراثت‌پذیری صفاتی مانند تعداد پنجه بین ۰/۴۹ تا ۰/۶، وزن هزار دانه بین ۰/۵۷ تا ۰/۸، تعداد دانه در سنبله بین ۰/۶۴ تا ۰/۷۸ و عملکرد دانه بین ۰/۶ تا ۰/۹۱ در گندم بهاره برآورد گردید. این آزمایش روی دو جمعیت F_2 حاصل از تلاقی رقم متحمل به شوری LU26S از پاکستان و رقم Kharchia از هندوستان و تلاقی بین LU26S و Candéal از CIMMYT انجام گرفت. پوستینی و همکاران (Poustini *et al.*, 2007) گزارش نمودند که ارقام ایرانی گندم نان فلات و قدس نسبت به تنش شوری حساس و رقم روشن از تحمل بالایی در برابر تنش شوری برخوردار هستند. همچنین پوستینی و سی‌سه‌مرده (Poustini and Siosemardeh, 2004) با اندازه‌گیری مقادیر یونی در برگ‌های ارقام گندم ایرانی اعلام نمودند که دو رقم روشن و کویر به عنوان ارقام متحمل به تنش شوری می‌باشند. دهداری و همکاران (Dehdari *et al.*, 2005) با ارزیابی صفات محتوای یونی برگ‌ها در مرحله برگچه‌ای، عملکرد بیوماس و شاخص تحمل به تنش فرناندز (STI) در مرحله

بوته‌ها، آبیاری شرایط تنش شوری با EC شش dS/m شروع شد و تا ۱۲ dS/m در مراحل بعدی آبیاری به تدریج افزایش یافت. جهت اعمال تنش شوری در مزرعه، آب طبیعی با EC دو dS/m با آب شور پمپاژ شده از مخزن جداگانه با هدایت الکتریکی ۱۴ dS/m با نسبتی به یک لوله خروجی هدایت شدند، به طوری که هدایت الکتریکی آب خروجی به dS/m ۱۲ رسید. پس از چندین بار اندازه‌گیری و اطمینان از هدایت الکتریکی مورد نظر، آب به مزرعه پمپاژ شد.

محصول تمامی بوته‌های هر کرت آزمایشی به صورت جداگانه پس از آسیاب دستی با ترازوی دیجیتال وزن و اندازه‌گیری و عملکرد نهایی و عملکرد زیست‌توده تمام بوته یادداشت شد. تعداد بوته سبز شده در هر کرت نیز شمارش شد. تعداد پنجه بارور برای هر بوته اندازه‌گیری شد و به صورت متوسط تعداد پنجه در بوته ثبت شد. برای وزن صد دانه نیز تعداد یکصد دانه تصادفی از هر واحد آزمایشی شمارش و با ترازوی دیجیتال وزن شد. برای سایر اجزای عملکرد نیز سه تا پنج خوشه تصادفی از هر واحد آزمایشی انتخاب و صفات ارتفاع گیاه و طول گره اول از بالا تا زیر سنبله یا طول پدانکل با استفاده از متر اندازه‌گیری شد.

برای انجام تجزیه‌های آماری، ابتدا آزمون نرمال بودن خطاهای آزمایشی با آزمون کولموگروف-اسمیرنوف (Kolmogorov-Smirnov) و یکنواختی واریانس خطای دو محیط با آزمون F توسط نرم‌افزار SAS 9.2 انجام شد (SAS, 2008). برای انجام تجزیه واریانس، ابتدا واریانس والدین (V_T) و کوواریانس بین نتاج هر والد در ردیف‌ها با والدین (W_T) محاسبه شد و سپس آزمون‌های آثار اپیستازی شامل تجزیه واریانس مقادیر W_T-V_T روی تکرارها و آزمون آماره F_2 برای انحراف خط رگرسیون از مقدار واحد بر اساس روش هیمن (Hayman, 1954a) انجام گرفت. تجزیه مرکب دی‌آلل به روش هیمن-جینکز بر اساس روش ارائه شده توسط هیل و همکاران (Hill et al., 1998) انجام شد. در روش هیمن (Hayman, 1954b) جزء a همان اثر GCA و در روش‌های ۲ و ۴ دی‌آلل جز b همان اثر SCA است (Jones, 1965). جزء b_1 اختلاف بین میانگین والدین و میانگین F_1 یا نتاج تلاقی را محاسبه می‌کند و در صورتی معنی‌دار است که غالبیت جهت‌دار در نتاج وجود داشته باشد. جزء b_2 یکنواختی میانگین انحراف غالبیت والدین روی ردیف مربوط به هر والد را آزمون می‌کند و در صورت معنی‌داری این جزء، برخی از والدین دارای آلل‌های غالب بیشتر و برخی نیز دارای آلل‌های غالب کمتری هستند که

بلوغ با استفاده از تجزیه دی‌آلل 6×6 کامل در شرایط بدون تنش و تنش زیاد شوری (EC برابر با ۲۲/۵ dS/m) گزارش کردند که اثر غالبیت ژن‌ها برای غلظت‌های یونی و عملکرد زیست‌توده در شرایط بدون تنش بیشتر از شرایط تنش بود، در حالی که آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها برای صفات عملکرد بیوماس، غلظت K^+ و STI در شرایط تنش شوری مشاهده شد. در بین ارقام، رقم روشن بعد از کراچیا ترکیب‌پذیری عمومی بالایی برای صفت تحمل به شوری نشان داد. اثرات مادری نیز در کنترل صفات مذکور در شرایط تنش شوری تأثیرگذار بوده است.

اطلاع از نحوه توارث صفات عملکرد و اجزای عملکرد یکی از مهم‌ترین اصول اصلاح برای تنش شوری در مقایسه با شرایط بدون تنش است. بر این اساس، این تحقیق با هدف درک چگونگی توارث و نوع عمل ژن برای صفات مختلف گندم تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری انجام شد.

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی شامل هفت رقم ایرانی گندم نان شامل فلات، بزم، قدس، روشن، ارگ، کویر و پیش‌تاز با دارا بودن دامنه متنوعی از حساسیت تا تحمل به شوری انتخاب و از موسسه نهال و بذر کرج تهیه گردیدند. ابتدا کشت والدین جهت انجام تلاقی‌ها و بدست آوردن بذور دورگ لازم، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج با موقعیت طول و عرض جغرافیایی $35^{\circ}59'N$ و $51^{\circ}6'E$ جهت انجام تلاقی‌ها انتخاب و انجام شد. پس از آماده شدن بذور دورگ در اول آذر ماه سال ۱۳۹۲ آماده سازی زمین در مزرعه تحقیقاتی مرکز ملی تحقیقات شوری یزد با طول و عرض جغرافیایی $31^{\circ}99'N$ و $54^{\circ}27'E$ انجام گرفت. ابتدا زمین به صورت مسطح صاف شد و سپس با استفاده از بیلچه و فاروئر شیارهایی به عمق پنج سانتیمتر و به طول یک متر ایجاد شد، فاصله بین شیارها از همدیگر ۲۰ سانتی‌متر بود. تیمارهای آزمایش شامل ۴۹ ژنوتیپ (۲۱ تلاقی مستقیم، ۲۱ تلاقی معکوس و هفت والد) در آذر ماه ۱۳۹۲ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تحت دو شرایط بدون تنش و تنش شوری کشت شدند. بذر دورگ و والدی مستقیماً با دست در عمق ۳-۴ سانتیمتری کشت شدند و روی آن‌ها خاک ریخته شد. پس از کاشته شدن بلافاصله با استفاده از آب معمولی با هدایت الکتریکی (EC) دو dS/m آبیاری انجام گرفت و واحدهای آزمایشی به‌طور کامل غرقاب شد. سپس از مرحله ۳-۴ برگی و پس از اطمینان از استقرار

صفات آثار اپیستازی وجود ندارد. آماره t^2 نیز در تمامی صفات در دو شرایط بدون تنش و تنش شوری معنی دار نبود و از این رو فرض وجود اپیستازی برای این صفات رد شد (جدول های ۲ و ۳). پس از اطمینان از برقراری فرضیات تجزیه واریانس مرکب و نیز فرضیات دی آلل به روش همین-جینکز، تجزیه واریانس مرکب داده ها انجام و نتایج در جدول ۱ ارائه شد. به طور کلی در تمامی صفات اندازه گیری شده اختلاف معنی داری بین آثار ساده ژنوتیپ ها در دو محیط و میانگین دو محیط وجود داشت (جدول ۱). در تمامی صفات به جز طول پدانکل، برهمکنش ژنوتیپ \times محیط معنی دار بود. اثر ساده ژنوتیپ به اجزای a ، b ، b_1 ، b_2 ، b_3 ، c و d روی متوسط دو محیط و برهمکنش ژنوتیپ \times محیط برای هر صفت نیز به برهمکنش این اجزاء در محیط قابل تفکیک شدن بودند. هر یک از اجزای ساده قابل آزمون روی برهمکنش هر جزء در محیط و برهمکنش ژنوتیپ \times محیط (ادغام شده همه اجزاء با محیط) هستند که در این تحقیق نیز این دو آزمون انجام شد (جدول ۱).

اثر ساده a و برهمکنش آن که در برگیرنده جزء افزایشی است برای همه صفات معنی دار بود. جزء ساده b که در برگیرنده آثار غیرافزایشی است برای هیچ کدام از صفات معنی دار نبود، اما برهمکنش آن با محیط برای همه صفات به جز طول پدانکل معنی دار بود. برهمکنش معنی دار a و b در محیط حاکی از متفاوت بودن نوع رفتار ژن های افزایشی و غیرافزایشی در دو محیط بدون تنش و تنش شوری بود (جدول ۲). جزء ساده b_1 که بیانگر غالبیت جهت دار برای صفات است، برای هیچ کدام از صفات روی متوسط دو محیط معنی دار نبود، اما برهمکنش آن با محیط برای صفات عملکرد، وزن زیست توده و ارتفاع گیاه معنی دار بود که بیانگر تفاوت بین والدین و نتاج از محیطی به محیط دیگر بود. اثر ساده b_2 جز برای طول پدانکل و وزن زیست توده آن هم با آزمون روی اثر متقابل این جزء با محیط معنی دار بود و هم برهمکنش b_2 در محیط جز برای صفت عملکرد در سایر صفات معنی دار نبود. این جزء، یکنواختی تقارن ژنی در والدین را نشان می دهد که با توجه به عدم معنی داری آن در بیشتر صفات می توان به یکنواختی تقارن ژنی از محیطی به محیط دیگر به جز صفت عملکرد و نقش کم این جز در توجیه رفتار ژنتیکی صفات ژنوتیپ ها پی برد.

این موجب عدم تقارن ژنی می شود. جزء b_3 میزان انحراف غیرافزایشی مربوط به هر تلاقی F_1 را بعد از کسر اثر کلی هر والد اندازه گیری می کند. در روش های یک و دو اثر SCA توسط جزء b_3 قابل برآورد هستند. در روش یک دی آلل، تجزیه واریانس بین تلاقی های F_1 و تلاقی های معکوس با استفاده از روش همین به دو جزء c که اختلاف بین میانگین آثار مادری را اندازه گیری و جزء d که برآورد آثار معکوس مربوط به یک تلاقی خاص را اندازه گیری می کند، تقسیم می شود (Hill et al., 1998). تمامی تجزیه ها شامل تجزیه واریانس مرکب دی آلل و برآورد پارامترها با استفاده برنامه جدید ماکرو در نرم افزار SAS که توسط نویسندگان نوشته شده است، انجام گرفت (Akbarpour, 2015). پارامترهای ژنتیکی بر اساس روابط زیر محاسبه شدند:

$$E = \text{Error (واریانس محیطی)} \quad (1)$$

$$D = V_p - E \quad (2)$$

$$H_1 = 4\bar{V}_r + V_p - 4\bar{W}_r - (1/n)(3n-2)E \quad (3)$$

$$H_2 = 4\bar{V}_r - 4V_r - 2E \quad (4)$$

$$F = 2V_p - 4\bar{W}_r - (1/n)2(n-2)E \quad (5)$$

که V_p واریانس بین والدین، V_r واریانس بین میانگین خانواده ها (F_1 + تلاقی های معکوس) در هر ردیف، \bar{V}_r میانگین مقادیر V_r روی همه ردیف ها، V_r واریانس بین میانگین ردیف ها، W_r کوواریانس بین نتاج هر والد در هر ردیف با والدین خود، \bar{W}_r میانگین مقادیر W_r برای هر یک از والدین، n تعداد والدین، D واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن ها، H_1 و H_2 واریانس ناشی از اثر غالبیت ژن ها، F کوواریانس آثار غالبیت و افزایشی و E خطای آزمایش است. وراثت پذیری صفات بر اساس پارامترهای مذکور محاسبه شد. بر اساس طبقه بندی استانسفیلد (Stansfield, 1991) وراثت پذیری صفات می تواند به سه گروه کم (< 20)، متوسط (بین ۲۰ تا ۵۰) و قوی (> 50) دسته بندی شوند.

نتایج و بحث

آزمون نرمال بودن باقیمانده ها حاکی از نرمال بودن خطاهای آزمایشی و آزمون همگنی واریانس خطاهای آزمایشی، حاکی از یکنواختی خطاهای آزمایشی برای همه صفات اندازه گیری شده در دو شرایط بدون تنش و تنش شوری بود (داده ها نشان داده نشده اند). برای آزمون اپیستازی از تجزیه واریانس $W_r - V_r$ روی تکرارها استفاده شد (جدول های ۲ و ۳). نتایج نشان داد که در هیچ یک از

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف گندم با روش هیمن تحت دو شرایط بدون تنش و تنش شوری

Table 1. Combined analysis of variance of wheat different traits by Hayman method under non-stress and salinity stress condition

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی df	ارتفاع Height	تعداد پنجه No. of tiller per plant	طول پدانکل Peduncle length	طول سنبله Spike length	وزن صد دانه 100 grains weight	وزن زیست توده Biological weigh	عملکرد دانه Grain yield
محیط Environment (E)	1	6583 ^{##}	143.79 ^{##}	3523 ^{##}	451.29 ^{##}	10.75 ^{##}	52868.39 ^{##}	12630.4 ^{##}
ژنوتیپ Genotype (G)	48	62.0 ^{##}	4.41 ^{##}	6.19 ^{##}	0.41 ^{##}	0.29 ^{##}	11015.32 ^{##}	1898.6 ^{##}
a	6	343.0 ^{***}	18.64 ^{***}	24.8 ^{##}	0.93 ^{ns##}	1.63 ^{**##}	45510.9 ^{***}	7715.9 ^{***}
b	21	18.0 ^{ns}	1.6 ^{ns}	1.36 ^{ns}	0.12 ^{ns}	0.07 ^{ns}	3481.05 ^{ns}	549.0 ^{ns}
b ₁	1	32.9 ^{ns}	0.06 ^{ns}	2.23 ^{ns}	0.03 ^{ns}	0.19 ^{ns}	87.53 ^{ns}	384.8 ^{ns}
b ₂	6	23.6 ^{ns}	2.1 ^{ns}	1.1 ^{**ns}	0.13 ^{ns}	0.07 ^{ns}	3530.92 ^{*ns}	469.46 ^{ns}
b ₃	14	14.6 ^{ns}	1.49 ^{ns}	1.43 ^{ns}	0.12 ^{ns}	0.06 ^{ns}	3702.07 ^{ns}	594.9 ^{ns}
c	6	60.9 ^{*#}	2.72 ^{*ns}	18 ^{***}	1.05 ^{*##}	0.3 ^{##}	15743.3 ^{***}	2908.1 ^{**##}
d	15	10.35 ^{ns}	3.35 ^{ns#}	0.94 ^{ns}	0.35 ^{ns}	0.07 ^{ns}	5873.85 ^{ns}	1057.2 ^{ns#}
ژنوتیپ × محیط (G×E)	48	20.21 ^{##}	1.44 ^{##}	1.66 ^{ns}	0.23 ^{##}	0.09 ^{##}	3595.73 ^{##}	511.48 ^{##}
محیط × a (E × a)	6	46.95 ^{##}	1.54 ^{##}	3.14 [#]	0.45 ^{##}	0.13 [#]	2102.32 ^{##}	324.58 ^{##}
محیط × b (E × b)	21	25.09 ^{##}	1.64 ^{##}	1.81 ^{ns}	0.13 [#]	0.08 [#]	5033.39 ^{##}	653.63 ^{##}
محیط × b ₁ (E × b ₁)	1	122.32 ^{##}	1.95 ^{ns}	1.71 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.01 ^{ns}	15105.87 ^{##}	1725.49 ^{##}
محیط × b ₂ (E × b ₂)	6	16.25 ^{ns}	1.09 ^{ns}	0.08 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.02 ^{ns}	737.97 ^{ns}	215.85 [#]
محیط × b ₃ (E × b ₃)	14	21.93 ^{##}	1.86 ^{##}	2.56 [#]	0.15 [#]	0.11 ^{##}	6154.83 ^{##}	764.7 ^{##}
محیط × c (E × c)	6	7.86 ^{ns}	0.37 ^{ns}	2.01 ^{ns}	0.23 ^{##}	0.06 ^{ns}	560.76 ^{ns}	262.57 ^{##}
محیط × d (E × d)	15	7.62 ^{ns}	1.54 ^{##}	0.72 ^{ns}	0.29 ^{##}	0.08 ^{ns}	3394.34 ^{##}	486.8 ^{##}
تکرار درون محیط Replication (R)/E	4	138.97	3.61	28.43	1.98	0.88	4607.16	648.39
تکرار درون محیط × a (R/E × a)	24	19.05	0.48	1.22	0.04	0.07	789.43	67.52
تکرار درون محیط × b (R/E × b)	84	9.07	0.58	1.06	0.09	0.04	564.89	70.81
تکرار درون محیط × b ₁ (R/E × b ₁)	4	5.34	0.33	0.25	0.02	0.01	845.67	18.84
تکرار درون محیط × b ₂ (R/E × b ₂)	24	12.18	0.38	1.16	0.1	0.07	395.92	69.31
تکرار درون محیط × b ₃ (R/E × b ₃)	56	8.01	0.69	1.08	0.09	0.03	617.25	75.17
تکرار درون محیط × c (R/E × c)	24	5.62	0.35	0.92	0.07	0.07	605.2	109.33
تکرار درون محیط × d (R/E × d)	60	8.61	0.55	1.52	0.06	0.05	611.91	72.45
خطای آزمایش Error	192	9.75	0.53	1.21	0.07	0.05	612.69	75.73

^{ns}، * و **: به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ با آزمون در برابر اثر متقابل اجزا با محیط؛ # و ## به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ با آزمون در برابر اثر متقابل ژنوتیپ × محیط ادغام شده.

^{ns}، * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels against the interaction of terms with environment, respectively; # and ##: significant at 5% and 1% probability levels against pooled year interactions, respectively.

جدول ۲- پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف ژنوتیپ‌های گندم به روش هیمن تحت شرایط بدون تنش

Table 2. Genetic parameters of different characteristics in wheat genotypes by Hayman method under non-stress conditions

پارامتر ژنتیکی Genetic parameter*	ارتفاع Height	طول پدانکل Peduncle length	طول سنبله Spike length	تعداد پنجه No. of tiller per plant	وزن صد دانه 100 grains weight	وزن زیست‌توده Biological weigh	عملکرد دانه Grain yield
D	14.24**	1.64**	0.17**	1.37**	0.09**	2857.48**	442.39**
F	-2.2 ^{ns}	-0.7 ^{ns}	0.08 ^{ns}	1.24**	0.02*	1633.28*	211.27*
H ₁	4.8 ^{ns}	-0.95 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.81*	-0.01 ^{ns}	1455.38*	247.8*
H ₂	5.5 ^{ns}	-0.37 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.49 ^{ns}	0.0 ^{ns}	1104.71*	170.36*
h ²	0.72 ^{ns}	-0.52 ^{ns}	-0.01 ^{ns}	0.13 ^{ns}	0.0 ^{ns}	933.78*	25.99 ^{ns}
E	3.23**	1.07**	0.05**	0.18*	0.02**	242.46*	27.02*
(H ₁ /D) ^{1/2}	0.58	0.0	0.62	0.77	0.0	0.71	0.75
(H ₂ /4H ₁)	0.29	0.1	0.19	0.15	0.05	0.19	0.17
K _D /K _R	0.76	0.0	2.32	.85	0.0	2.34	1.94
(h ² /H ₂)	0.13	1.39	-0.19	0.27	-0.13	0.85	0.15
h ² _{n.s}	0.63	0.42	0.45	0.43	0.60	0.60	0.69
h ² _{b.s}	0.74	0.48	0.56	0.66	0.61	0.81	0.88
r	0.83*	0.29 ^{ns}	-0.19 ^{ns}	0.0 ^{ns}	-0.39 ^{ns}	0.14 ^{ns}	0.26 ^{ns}
W _r -V _r	6.72 ^{ns}	0.43 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.10 ^{ns}	0.00 ^{ns}	172787 ^{ns}	4213 ^{ns}
t ²	5.2*	1.59 ^{ns}	8.56*	1.12 ^{ns}	0.04 ^{ns}	0.11 ^{ns}	0.55 ^{ns}
a	2.33** (0.61)	0.54** (0.18)	-0.04 ^{ns} (0.04)	0.05 ^{ns} (0.14)	0.02* (0.01)	291.33 ^{ns} (210.79)	36.4 ^{ns} (41.86)

* D واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها، H₁ و H₂ واریانس ناشی از اثر غالبیت ژن‌ها F کوواریانس بین آثار غالبیت و افزایشی، h² مجموع اثر غالبیت همه مکان‌های ژنی در حالت هتروزیگوسی، E خطای آزمایش، (H₁/D)^{1/2} میانگین درجه غالبیت، (H₂/4H₁) تخمین ارزش u_iv_i یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزایشنده و کاهشنده، K_D/K_R = [(4DH₁)^{1/2} + F/(4DH₁)^{1/2} - F] نسبت تمامی ژن‌های غالب به مغلوب در والدین، r(Y_r, W_r+V_r) همبستگی بین میانگین والدین و پارامتر W_r+V_r، (h²/H₂) تعداد بلوک‌های ژنی مرتبط با صفت، h²_{n.s} وراثت‌پذیری خصوصی برآورد شده، h²_{b.s} وراثت‌پذیری عمومی، t² آزمون اختلاف معنی‌دار ضریب رگرسیون از یک، W_r-V_r تجزیه واریانس روی تکرارها برای W_r-V_r، a عرض از مبدا خط رگرسیون.

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

* D additive variance, H₁ and H₂ dominance variances, F covariance of additive with dominance effect, h² dominance effect over all loci in heterozygous phase, E environmental variance, (H₁/D)^{0.5} mean degree of dominance, H₂/4H₁ proportion of dominance genes with increasing and decreasing effects, K_D/K_R [(4DH₁)^{1/2} + F/(4DH₁)^{1/2} - F] proportion of all genes with positive and negative effects in the parents, r (Y_r, W_r+V_r) correlation between parent means with W_r+V_r over replications, h²/H₂ number of gene blocks exhibiting dominance, h²_{b.s} broad sense heritability, h²_{n.s} narrow sense heritability, t² significant test of regression coefficient from one (a statistical test used for absence of epistasis, W_r-V_r analysis of variance for W_r-V_r over replications; a is intercept of regression line.

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

و وزن زیست‌توده توسط سایر محققین نیز گزارش شده است (Munns, 2002; Munns and James, 2003). سینگ و همکاران (Singh *et al.*, 2004) با بررسی ژنتیکی صفات روز تا گلدهی، طول دوره پر شدن دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته، سطح برگ، عملکرد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه تک بوته در گندم نان نشان دادند که برای همه صفات به غیر از روز تا گلدهی اثر غیرافزایشی ژن نقش مهم‌تری دارد که با شرایط بدون تنش در این تحقیق مطابقت داشت.

آثار ساده b₃ روی متوسط دو محیط معنی‌دار نبود، اما برهمکنش این جز با محیط برای همه صفات معنی‌دار بود که حاکی از برهمکنش معنی‌دار SCA با محیط و بیانگر تفاوت ترکیب‌پذیری خصوصی ژنوتیپ‌ها از محیطی به محیط دیگر بود (جدول ۱). پارودا و جوشی (Paroda and Joshi, 1970) برای صفات تعداد پنجه‌های بارور در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد دانه گندم اثر افزایشی و اثر غالبیت ژن را معنی‌دار گزارش کردند. وجود برهمکنش ژنوتیپ × محیط‌های شور برای صفات طول گیاه

جدول ۳- پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف ژنوتیپ‌های گندم به روش هیمن تحت شرایط تنش شوری

Table 3. Genetic parameters of different characteristics in wheat genotypes by Hayman method under salinity stress conditions

پارامتر ژنتیکی* Genetic parameter*	ارتفاع Height	طول پدانکل Peduncle length	طول سنبله Spike length	تعداد پنجه No. of Tiller per plant	وزن صد دانه 100 grains weight	وزن زیست توده Biological weigh	عملکرد دانه Grain yield
D	8.78**	0.6**	0.01**	1.24**	0.1**	3120.65**	499.87**
F	-5.44 ^{ns}	0.05 ^{ns}	-0.01 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0.01 ^{ns}	651.93 ^{ns}	106.74 ^{ns}
H ₁	14.43**	0.21*	-0.03**	1.18*	0.03 ^{ns}	4130.65**	580.15**
H ₂	9.25*	0.19*	-0.02**	0.98*	0.03 ^{ns}	3756.15**	530.49**
h ²	21.2**	0.6**	-0.01*	0.03 ^{ns}	0.01 ^{ns}	1347.07 ^{ns}	293.83*
E	3.77**	0.08**	0.02**	0.16*	0.02**	165.26 ^{ns}	23.44 ^{ns}
(H ₁ /D) ^{1/2}	1.28	0.59	0.0	0.98	0.53	1.15	1.08
(H ₂ /4H ₁)	0.16	0.22	0.17	0.21	0.22	0.23	0.23
K _D /K _R	0.61	1.14	0.0	1.06	1.28	1.2	1.22
(h ² /H ₂)	2.29	3.16	0.43	0.03	0.47	0.36	0.55
h ² _{n.s}	0.61	0.69	0.20	0.63	0.65	0.56	0.59
h ² _{b.s}	0.76	0.80	0.28	0.85	0.74	0.93	0.94
r	-0.74 ^{ns}	-0.83*	-0.38 ^{ns}	0.63 ^{ns}	-0.09 ^{ns}	0.16 ^{ns}	-0.03 ^{ns}
W _r -V _r	10.34 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.00 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.001 ^{ns}	664884 ^{ns}	15079 ^{ns}
t ²	0.07 ^{ns}	0.19 ^{ns}	2.12 ^{ns}	0.01 ^{ns}	2.27 ^{ns}	0.03 ^{ns}	0.04 ^{ns}
a	-2.07 ^{ns} (1.53)	0.1** (0.04)	0.0 ^{ns} (0.0)	0.13 ^{ns} (0.21)	0 ^{ns} (0.01)	-25.36 ^{ns} (543.18)	51.44 ^{ns} (79.24)

* D واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها، H₁ و H₂ واریانس ناشی از اثر غالبیت ژن‌ها F کوواریانس بین آثار غالبیت و افزایشی، h² مجموع اثر غالبیت همه مکان‌های ژنی در حالت هتروزایگوسی، E خطای آزمایش، (H₁/D)^{1/2} میانگین درجه غالبیت، (H₂/4H₁) تخمین ارزش u_iv_i یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزایشی و کاهشنده، K_D/K_R = [(4DH₁)^{1/2} + F/(4DH₁)^{1/2} - F] نسبت تمامی ژن‌های غالب به مغلوب در والدین، r(Y_r, W_r+V_r) همبستگی بین میانگین والدین و پارامتر W_r+V_r، (h²/H₂) تعداد بلوک‌های ژنی مرتبط با صفت، h²_{n.s} وراثت‌پذیری خصوصی برآورد شده، h²_{b.s} وراثت‌پذیری عمومی، t² آزمون اختلاف معنی‌دار ضریب رگرسیون از یک، W_r-V_r تجزیه واریانس روی تکرارها برای W_r-V_r، عرض از مبدا خط رگرسیون. ns، * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

* D additive variance, H₁ and H₂ dominance variances, F covariance of additive with dominance effect, h² dominance effect over all loci in heterozygous phase, E environmental variance, (H₁/D)^{0.5} mean degree of dominance, H₂/4H₁ proportion of dominance genes with increasing and decreasing effects, K_D/K_R [(4DH₁)^{1/2} + F/(4DH₁)^{1/2} - F] proportion of all genes with positive and negative effects in the parents, r (Y_r, W_r+V_r) correlation between parent means with W_r+V_r over replications, h²/H₂ number of gene blocks exhibiting dominance, h²_{b.s} broad sense heritability, h²_{n.s} narrow sense heritability, t² significant test of regression coefficient from one (a statistical test used for absence of epistasis, W_r-V_r analysis of variance for W_r-V_r over replications; a is intercept of regression line.

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

سنبله و تعداد پنجه معنی‌دار و حاکی از روند متفاوت آثار معکوس از محیطی به محیط دیگر بود (جدول ۱).

با توجه به اینکه تمامی اجزاء دارای دو جزء با اهمیت a و b₃ که بیان‌کننده آثار افزایشی و غالبیت هستند، برای همه صفات از محیطی به محیط دیگر متفاوت بودند، بنابراین پارامترهای ژنتیکی و نمودار گرافیکی هر یک از صفات برای محیط‌های بدون تنش و تنش به صورت مجزا بررسی شدند (جدول‌های ۲ و ۳).

اثر ساده جزء c که بیان‌کننده آثار مادری است برای همه صفات معنی‌دار بود، به این معنی که آثار مادری در توجیه رفتار ژنتیکی برای متوسط دو محیط نقش داشتند. همچنین آثار مادری از محیط بدون تنش به محیط تنش برای دو صفت عملکرد و طول سنبله متفاوت بود. آثار معکوس ساده d برای صفات عملکرد و تعداد پنجه و نیز برهمکنش آن برای عملکرد دانه، عملکرد زیست‌توده، طول

بود و حاکی از نقش بیشتر اثرات غالبیت در شرایط تنش نسبت به نرمال بود. واریانس محیطی (E) برای همه صفات در شرایط نرمال و برای همه صفات جز عملکرد و وزن زیست توده در شرایط تنش معنی‌دار بود (جدول ۲ و ۳). در تحقیقی اثرات افزایشی معنی‌داری برای صفات تعداد پنجه و عملکرد در شرایط تنش شوری گزارش شد (Sener *et al.*, 2000). سینگ و همکاران (Singh *et al.*, 2003) رفتار افزایشی و غالبیت ژن‌ها را برای صفات تعداد پنجه در گیاه، وزن هزار دانه، و عملکرد دانه در بوته برای شرایط نرمال گزارش کردند. علی و خان (Ali and Khan, 1998) اثرات معنی‌دار افزایشی برای همه صفات مشابه با این تحقیق گزارش کردند.

پارامتر $(H_1/D)^{1/2}$ که درجه غالبیت به روش هیمن را بیان می‌کند، دارای نسبت کمتر از یک برای تمامی صفات تحت شرایط بدون تنش و بیان‌کننده رفتار غالبیت نسبی بود. اگرچه تست آزمون مستقیمی برای بیان ادعای نوع رفتار ژنتیکی اعم از غالبیت نسبی، غالبیت کامل و فوق غالبیت با استفاده از این دو پارامتر وجود ندارد، اما متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) بیان داشتند که اگر $H_1 < D$ باشد رفتار ژنتیکی از غالبیت نسبی، اگر $H_1 = D$ از غالبیت کامل و اگر $H_1 > D$ از رفتار فوق غالبیت تبعیت می‌کند. رفتار ژنتیکی ژن‌ها با استفاده از آزمون عرض از مبدا خط رگرسیون W_T/V_T از شیب خط صفر نیز قابل تشخیص است. با توجه به بزرگ بودن D از H_1 در تمامی صفات در شرایط بدون تنش رفتار غالبیت نسبی برای همه صفات تشخیص داده شد، اگرچه با روش آزمون عرض از مبدا فقط برای صفات ارتفاع، وزن صد دانه و طول پدانکل رفتار غالبیت نسبی پذیرفته شد (جدول ۲). در شرایط تنش شوری با توجه به نسبت $(H_1/D)^{1/2}$ ، صفات ارتفاع، عملکرد و وزن زیست‌توده دارای رفتار فوق‌غالبیت و سایر صفات دارای رفتار غالبیت نسبی بودند که نقش آثار غالبیت بیشتر برای این صفات در توافق با پارامترهای ذکر شده در قبل بود. اگرچه با استفاده از آزمون عرض از مبدا خط رگرسیون W_T/V_T به جز طول پدانکل که رفتار غالبیت ناقص داشت، سایر صفات دارای رفتار غالبیت کامل بودند (جدول ۳).

پارامتر $(H_2/4H_1)$ که تخمین ارزش $u_i v_i$ یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزاینده و کاهنده را نشان می‌دهد، در صورت تقارن فراوانی ژنی در بهترین حالت 0.25 می‌باشد و در غیر این صورت بیانگر عدم تقارن ژنی برای آلل‌های غالب است. نامتقارنی ژنی تحت شرایط بدون تنش و تنش برای

نتایج این تحقیق با نتایج سایر محققین در مورد رفتار ژنتیکی گندم نان تحت شرایط تنش شوری (Kulshreshtha and Singh, 2011) مطابقت داشت. لونک (Lonc, 1988) با مطالعه ۱۱ صفت مرتبط با عملکرد در یک آزمایش دی‌آلل کامل پنج‌والدی، بیان داشت که ژن‌های درگیر با صفات ارتفاع گیاه، طول پدانکل و طول سنبله اصلی دارای غالبیت نسبی هستند. احمد و همکاران (Ahmad *et al.*, 2006) نیز رفتار افزایشی ژنتیکی برای صفات طول سنبله، وزن هزار دانه و شاخص برداشت را تحت شرایط بدون تنش گزارش کردند. آن‌ها همچنین در توافق با تحقیق حاضر آثار غالبیت را برای طول سنبله، تعداد پنجه در گیاه و عملکرد دانه گزارش کردند. سینگ و چاتراث (Singh and Chatrath, 1997) در یک تحقیق با استفاده از تلاقی‌های دی‌آلل در گندم نتیجه گرفتند که ترکیب‌پذیری عمومی خوبی در تعدادی از ارقام برای برخی از صفات تحت شرایط تنش شوری وجود دارد که می‌توان از این ترکیب‌پذیری در برنامه‌های اصلاحی برای تحمل به تنش شوری استفاده کرد.

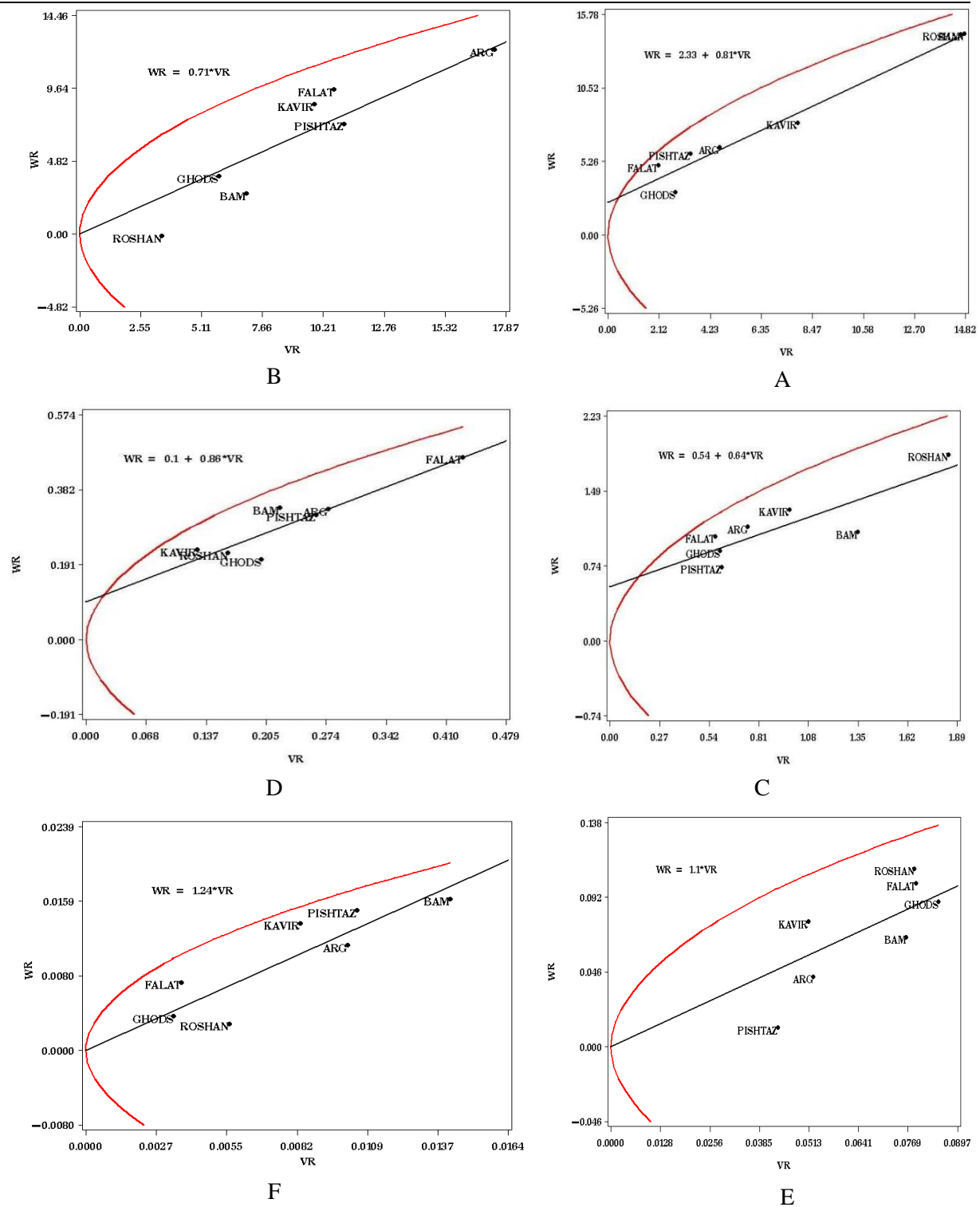
برآورد اجزای واریانس ژنتیکی به روش هیمن (Hayman, 1954a) برای صفات مورد مطالعه (جدول‌های ۲ و ۳) نشان داد که پارامتر D (واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها) برای همه صفات تحت هر دو شرایط بدون تنش و تنش شوری معنی‌دار بود که با نتایج جدول تجزیه واریانس در توافق با جزء a بود. به این ترتیب، نقش مهم عمل افزایشی ژن‌ها در کنترل تمامی صفات مورد مطالعه در هر دو محیط تایید شد. پارامتر F (کوواریانس ژن‌های غالبیت و افزایشی) برای صفات وزن زیست‌توده، وزن صد دانه و تعداد پنجه تحت شرایط بدون تنش معنی‌دار بود، اما تحت شرایط تنش برای هیچ‌کدام از صفات معنی‌دار نشد که حاکی از ارتباط متفاوت بین آثار غالبیت و افزایشی برای این صفات در دو محیط بود. پارامتر H_1 برای تعداد پنجه، عملکرد و وزن زیست‌توده و پارامتر H_2 برای همین صفات جز تعداد پنجه در شرایط نرمال معنی‌دار بود و در شرایط تنش برای همه صفات جز وزن صد دانه معنی‌دار بودند. همچنین پارامتر h^2 که بیانگر مجموع اثر غالبیت روی همه مکان‌های ژنی در دوره‌ها می‌باشد، در شرایط نرمال فقط برای صفت وزن زیست‌توده معنی‌دار بود و در شرایط تنش برای صفت عملکرد، ارتفاع، طول سنبله و طول پدانکل معنی‌دار بود. نتایج سه پارامتر H_1 ، H_2 و h^2 بیانگر معنی‌دار بودن آثار غالبیت برای بیشتر صفات در شرایط تنش شوری

همه صفات وجود داشت. پارامتر K_D/K_R که نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین را نشان می‌دهد، بیانگر بیشتر از یک بودن این نسبت برای صفات عملکرد، وزن زیست‌توده و طول سنبله تحت شرایط بدون تنش و تمامی صفات تحت شرایط تنش به غیر از ارتفاع و طول سنبله بود که بیانگر نقش بیشتر ژن‌های غالب نسبت به مغلوب تحت شرایط تنش برای بیشتر صفات بود (جدول‌های ۲ و ۳). پارامتر h^2/H_2 که تعداد فاکتورهای ژنی مرتبط با صفت را نشان می‌دهد، بیانگر نقش یک فاکتور ژنی مهم در تمامی صفات در هر دو شرایط، به غیر از چهار فاکتور ژنی درگیر با طول پدانکل تحت شرایط تنش و دو فاکتور ژنی تحت شرایط بدون تنش و نیز سه فاکتور ژنی درگیر با ارتفاع تحت شرایط تنش شوری بود. پارامتر $r(Y_r, W_r+V_r)$ که همبستگی بین والدین و W_r+V_r را نشان می‌دهد، بیانگر نحوه رفتار آلل‌های غالب است که در صورت منفی بودن (-۱) یعنی آلل‌های غالب کاهنده و در صورت کاملاً مثبت (۱) آلل‌های غالب افزایش‌دهنده هستند. در شرایط بدون تنش، ارتباط مثبت و معنی‌داری بین میانگین والدین و W_r+V_r فقط برای ارتفاع گیاه (جدول ۲) و در شرایط تنش ارتباط منفی و معنی‌داری بین میانگین والدین و W_r+V_r فقط برای طول پدانکل مشاهده شد (جدول ۳). به‌طور کلی در صفات عملکرد، وزن زیست‌توده، تعداد دانه در سنبله و همچنین تعداد پنجه، آثار غیرافزایشی نقش بیشتر و مؤثری در بروز صفات تحت شرایط تنش داشتند که بیانگر این است که الگوی صفات در شرایط تنش پیچیده‌تر از شرایط بدون تنش است (Rao and McNeilly, 1999). این رفتار ژنتیکی در توافق با نتایج ازهر و مک‌نیللی (Azhar and McNeilly, 1988) در سورگوم بود. ساز و کار پیچیده توارث تحمل به تنش شوری در گیاه ارزن نیز به برآورد سهم کمتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت در درجات مختلف شوری در برخی از صفات نشان داده شده است (Kebebew and McNeilly, 1996).

وراثت‌پذیری عمومی صفات مختلف در شرایط بدون تنش به جز طول پدانکل، بیشتر از ۰/۵ بود که بیانگر

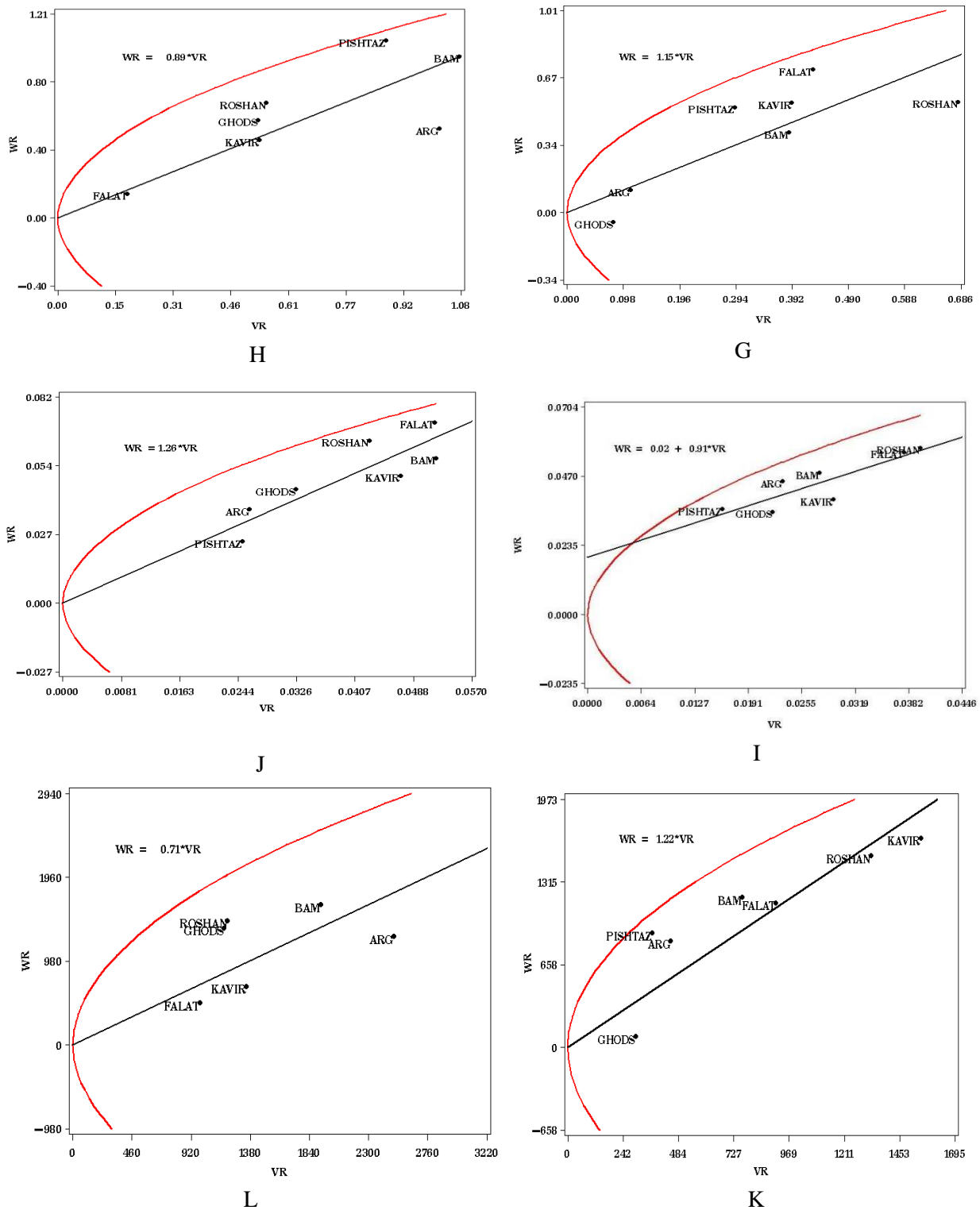
توارث‌پذیری بالای صفات مختلف در شرایط بدون تنش بود. وراثت‌پذیری خصوصی در شرایط بدون تنش نیز به جز در صفات طول سنبله، طول پدانکل و تعداد پنجه بیش از ۰/۵ بود که بیانگر نقش بیشتر اثرات افزایشی در کنترل اکثر صفات بود (جدول ۲). در شرایط تنش جز صفت طول سنبله که دارای وراثت‌پذیری خصوصی متوسط بود سایر صفات دارای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیشتر از ۰/۵ بودند که حاکی از نقش بسیار بالای اثرات افزایشی در کنترل صفات بود (جدول ۳). به نظر می‌رسد که در مواد ژنتیکی مورد نظر امید به بهبود صفات از طریق اصلاح و انتخاب با بازده ژنتیکی بالا در نسل‌های اولیه وجود دارد و این فرآیند می‌تواند به‌صورت ویژه در شرایط تنش شوری قابل دستیابی و اجرا باشد. به‌طور کلی، اگر وراثت‌پذیری صفتی بالا باشد، می‌توان بر اساس روش‌های انتخابی مختلف مانند روش‌های انتخاب توده‌ای که به فنوتیپ گیاه بستگی دارند، پیشرفت زیادی در اصلاح صفات به‌وجود آورد و برعکس در مواردی که صفات از وراثت‌پذیری پایینی برخوردار هستند، انتخاب بر اساس خانواده‌ها و آزمون نتایج بسیار مؤثرتر و مفیدتر است (Acquaah, 2012).

رگرسیون خطی W_r/V_r برای شرایط بدون تنش و تنش ترسیم گردید و در صورت تفاوت نداشتن عرض از مبدا خط رگرسیون (a) با صفر از روش داده‌های تصحیح نشده برای ترسیم نمودار W_r/V_r استفاده شد که این عمل با گزینه noint در SAS انجام گرفت (Graybill and Iyer, 1994). به طور کلی در شرایط بدون تنش خط رگرسیون W_r/V_r برای صفات ارتفاع گیاه، طول پدانکل، وزن صد دانه از بالای مبدا مختصات عبور کرد که بیانگر رفتار غالبیت نسبی ژن‌ها در صفات مذکور بود (جدول ۲). برای سایر صفات عرض از مبدا خط رگرسیون تفاوت معنی‌داری با صفر نداشت لذا فرض غالبیت کامل برای ژن‌های این صفات پذیرفته شد (شکل ۱). در شرایط تنش به جز طول پدانکل که رفتار فوق غالبیت نشان داد سایر صفات فاقد عرض از مبدا معنی‌دار بودند، لذا فرض غالبیت کامل برای تمامی صفات پذیرفته شد (جدول ۳ و شکل ۱).



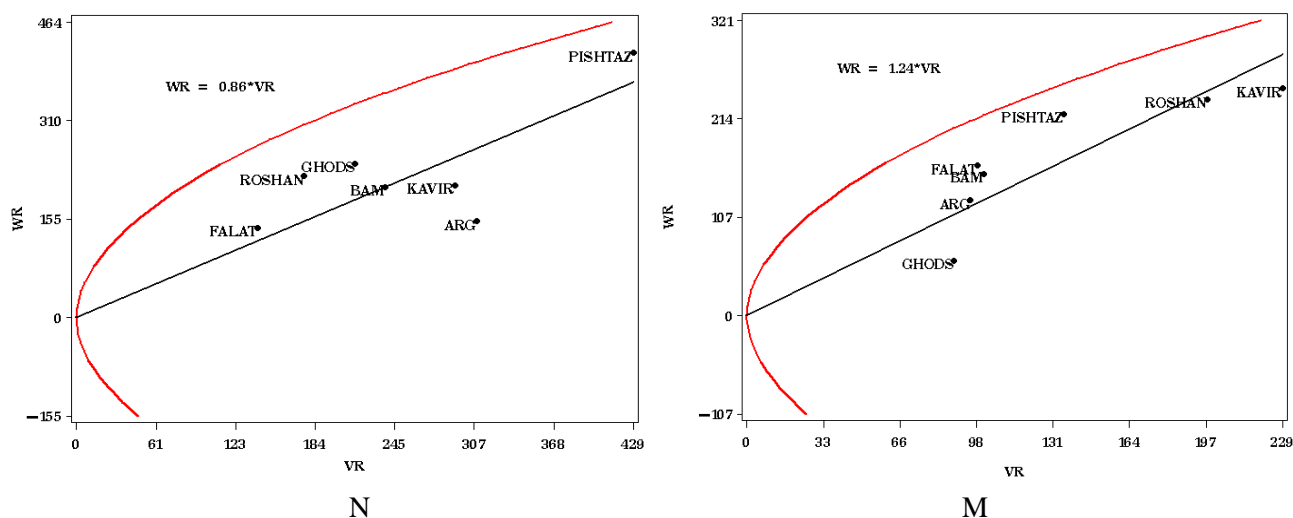
شکل ۱- نمودار W_f/V_r برای صفات مورد مطالعه گندم تحت دو شرایط بدون تنش و تنش شوری در ارقام والدینی فلات، بم، قدس، روشن، ارگ، کویر و پیشتاز. A) ارتفاع گیاه تحت شرایط بدون تنش، B) ارتفاع گیاه تحت شرایط تنش، C) طول پدانکل تحت شرایط بدون تنش، D) طول پدانکل تحت شرایط تنش، E) طول سنبله تحت شرایط بدون تنش، F) طول سنبله تحت شرایط تنش.

Figure 1. W_f/V_r graph for the studied characteristics of wheat under non-stress and salinity stress conditions in parental cultivars, Falat, Bam, Ghods, Roshan, Arg, Kavir and Pishtaz. A) Plant height under non-stress condition, B) Plant height under salinity condition, C) Peduncle length under non-stress condition, D) Peduncle length under salinity condition, E) Spike length under non-stress condition, F) Spike length under salinity condition.



شکل ۱- ادامه. G) تعداد پنجه تحت شرایط بدون تنش، H) تعداد پنجه تحت شرایط تنش، I) وزن صد دانه تحت شرایط بدون تنش، J) وزن صد دانه تحت شرایط تنش، K) وزن زیست توده تحت شرایط بدون تنش، L) وزن زیست توده تحت شرایط تنش.

Figure 1. Continued. G) Tiller number under non-stress condition, H) Tiller number under salinity stress condition, I) 100 grains weight under non-stress condition, J) 100 grains weight under salinity stress condition, K) Biomass under non-stress condition, L) Biomass under salinity stress condition.



شکل ۱- ادامه. M) عملکرد دانه تحت شرایط بدون تنش، N) عملکرد دانه تحت شرایط تنش.

Figure 1. Continued. M) Grain yield under non-stress condition, N) Grain yield under salinity stress condition.

نتیجه‌گیری کلی

به‌طور کلی، اهلی کردن گیاهان طی تکامل و اصلاح آن‌ها برای عملکرد دانه بیشتر موجب کاهش ذخایر ژنتیکی ارقام جدید برای تحمل به تنش شوری شده است. به عبارت دیگر، همبستگی منفی بین مکان‌های ژنی عملکرد دانه و مکان‌های ژنی تحمل به شوری وجود داشته است (Botella *et al.*, 2005). بنابراین پیدا کردن منابع ژنتیکی درون‌گونه‌ای از مهم‌ترین اولویت‌های اصلاحی برای تحمل به تنش شوری است (Singh, 2006). اگرچه الگوی بیان ژنی در صفات مختلف، نوع ژن‌ها و رفتار ژنتیکی آن‌ها، والدین دارای ژن‌های غالب و مغلوب و نوع آثار مادری، تحت دو شرایط محیطی در این تحقیق متفاوت بود، اما آنچه که از این تحقیق جهت استفاده کاربردی می‌توان برداشت کرد، این است که وراثت‌پذیری عمومی بالا و نیز وراثت‌پذیری خصوصی متوسط تا بالا برای صفات مورد مطالعه حاکی از امیدبخش بودن مواد ژنتیکی برای اصلاح صفات تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری است. بنابراین، تنوع ژنتیکی قابل توجه‌ای بین ژنوتیپ‌ها و ارقام ایرانی گندم نان برای مقابله با شوری وجود دارد و می‌توان از این تنوع برای بهبود عملکرد بالاتر تحت شرایط تنش شوری استفاده کرد.

سپاسگزاری

از تمامی کارکنان مرکز ملی شوری یزد و بخش غلات موسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج به جهت همکاری‌های فنی و ابزاری برای اجرای این تحقیق صمیمانه تشکر و قدردانی می‌شود.

با توجه به متفاوت بودن الگوی بیان ژنی از محیطی به محیط دیگر (جدول ۱) پراکنش والدین در محورهای مختصات نیز از محیط بدون تنش به محیط تنش متفاوت بود. به‌طور کلی با استفاده از خط رگرسیون W_T/V_T ، والدینی که در بالای خط رگرسیون قرار می‌گیرند دارای بیشترین آلل‌های مغلوب و والدینی که در پایین خط رگرسیون قرار می‌گیرند دارای بیشترین آلل‌های غالب هستند. به‌عنوان مثال، برای صفت عملکرد دانه تحت شرایط بدون تنش (شکل ۱- M)، والد‌های کویر و روشن بیشترین آلل‌های مغلوب و والد قدس بیشترین آلل‌های غالب را به خود اختصاص دادند، در حالی که تحت شرایط تنش شوری (شکل ۱- N)، والد پیش‌تاز دارای بیشترین آلل‌های مغلوب و والد فلات دارای بیشترین آلل‌های غالب برای صفت عملکرد دانه بود. به‌طور کلی در سایر صفات مورد مطالعه، والد روشن بیشترین آلل‌های مغلوب را تحت شرایط بدون تنش به خود اختصاص داد، اما این والد تحت شرایط تنش برای صفات ارتفاع بوته، طول پدانکل و طول سنبله دارای بیشترین آلل‌های غالب بود. همچنین بیشترین آلل‌های غالب در صفت تعداد پنجه مربوط به والد فلات و بیشترین آلل‌های مغلوب مربوط به والد بم بود. از آنجایی که والد روشن دارای بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی برای صفات مهم و کلیدی از قبیل عملکرد دانه، وزن زیست‌توده، تعداد پنجه و ارتفاع بوته و والد بم نیز دارای بیشترین ترکیب‌پذیری عمومی برای صفات وزن صد دانه و طول پدانکل در هر دو محیط بودند، از این‌رو می‌توان از این والد‌ها در برنامه‌های اصلاحی آتی بهره جست (داده‌ها نشان داده نشده‌اند).

References

- Acquaah, G. 2012.** Principles of plant genetics and breeding. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Ahmad, I. H., Mahammad, F., Siraz-ud-din Hassan, G. and Rahmani G. 2006.** Diallel analysis of the inheritance of agronomic traits of bread wheat. **Pakistan Journal of Botany** 38: 1169-1175.
- Akbarpour, O. A. 2015.** Inheritance of salinity tolerance in some Iranian bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Ph. D. Dissertation, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran. (In Persian).
- Ali, Z. and Khan, A. S. 1998.** Combining ability studies of some morpho-physiological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Pakistan Journal of Agricultural Sciences** 35: 1-3.
- Ashraf, M. 1994.** Genetic variation for salinity tolerance in spring wheat. **Hereditas** 120: 99-104.
- Ashraf, M., McNeilly, T. and Bradshaw, A. D. 1986.** The potential for evolution of salt (NaCl) tolerance in seven grass species. **New Phytologist** 103: 299-309.
- Azhar, F. M. and McNeilly, T. 1988.** The genetic basis of variation for salt tolerance in *Sorghum bicolor* L. (Moench) seedlings. **Plant Breeding** 101: 114-21.
- Botella, M. A., Rosado, A., Bressan, R. A. and Hasegawa, P. M. 2005.** Plant adaptive responses to salinity stress. In: Jenks, M. A. and Hasegawa, P. M. (Eds.). Plant abiotic stress. Blackwell Publishing, Oxford, UK. pp: 38-62.
- Dehdari, A., Rezai, A. and Mirmohammadi Maibody, S. A. 2005.** Salt tolerance of seedling and adult bread wheat plants based on ion contents and agronomic traits. **Communications in Soil Science and Plant Analysis** 36: 2239-2253.
- Dhanda, S. S., Sethi, G. S. and Behl, R. K. 2004.** Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. **Journal of Agronomy and Crop Science** 190: 6-12.
- Epstein, E., Norlyn, J. D., Rush, D. W., Kingsbury, R. W., Kelley, D. B., Cunningham, G. A. and Wrona, A. F. 1980.** Saline culture of crops: A genetic approach. **Science** 210: 399-404.
- Flowers, T. J. 2004.** Improving crop salt tolerance. **Journal of Experimental Botany** 55: 307-319.
- Flowers, T. J. and Yeo, A. R. 1995.** Breeding for salinity resistance in crop plants-where next? **Australian Journal of Plant Physiology** 22: 875-884.
- Genc, Y., McDonald, G. K. and Tester, M. 2007.** Re-assessment of tissue Na⁺ concentration as a criterion for salinity tolerance in bread wheat. **Plant, Cell and Environment** 30: 1486-1498.
- Genc, Y., Oldach, K., Verbyla, A., Lott, G., Hassan, M., Tester, M., Wallwork, H. and McDonald, G. K. 2010.** Sodium exclusion QTL associated with improved seedling growth in bread wheat under salinity stress. **Theoretical and Applied Genetics** 121: 877-894.
- Graybill, F. A. and Iyer, H. K. 1994.** Regression analysis: Concepts and applications. Wands Worth, California, USA.
- Gupta, P. K., Mir R. R., Mohan, A. and Kumar, J. 2008.** Wheat genomics: Present status and future prospects. **International Journal of Plant Genomics** 1-36. <http://www.hindawi.com/journals/ijpg/2008/896451.h>.
- Hallauer, A. R., Carena, M. J. and Miranda, J. B. 2010.** Quantitative genetics in maize breeding. 3rd Ed. Springer, New York, USA. 680 p.
- Hayman, B. I. 1954a.** The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics** 39 (6): 789.
- Hayman, B. I. 1954b.** The analysis of variance of diallel tables. **Biometrics** 10: 235-244.
- Hill, J., Becker, H. C., Tigerstedt, P. M. and Pooni, H. 1998.** Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 285 p.
- Jones, R. M. 1965.** Analysis of variance of the half diallel table. **Heredity** 20: 117-121.
- Katerji, N., Mastroilli, M., Van Harn, J. W., Lahmer, F. Z., Hamdy, A. and Oweis, T. 2009.** Durum wheat and barley productivity in saline-drought environments. **European Journal of Agronomy** 31: 1-9.
- Kearsey, M. and Pooni, H. 1996.** The genetic analysis of quantitative traits. Stanley Thornes Ltd., Cheltenham, Great Britain. 381 p.
- Kebebew, F. and McNeilly, T. 1996.** The genetic basis of variation in salt tolerance in pearl millet, (*Pennisetum americanum* L.) Leeke. **Journal of Genetics and Breeding** 50: 129-136.
- Kotal, B. D., Das, A. and Choudhury, B. 2010.** Genetic variability and association of characters in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Asian Journal of Crop Science** 2: 155-160.
- Kulshreshtha, N. and Singh, K. N. 2011.** Combining ability studies in wheat (*Triticum aestivum* L.) for genetic improvement under salt stress. **Journal of Wheat Research** 32: 22-26.

- Läuchli, A. and Grattan, S. 2007.** Plant growth and development under salinity stress. In: Jenks, M. A., Hasegawa, P. M., Jain, S. M. and Foolad, M. (Eds.). *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp: 1-32.
- Lonc, W. 1988.** A diallel analysis of useful traits of spring wheat (*Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare*) hybrids. *Genetica Polonica* 29: 365-373.
- Mather, K. and Jink, J. 1982.** Biometrical genetics: The Study of continuous variation. 3rd Ed. Chapman and Hall, London, UK.
- Mer, R. K., Prajith, P. K., Pandya, D. H. and Pandey A. N. 2000.** Effect of salts on germination of seeds and growth of young plants of *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, *Cicer arietinum* and *Brassica juncea*. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185: 209-217.
- Munns, R. 2002.** Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 239-250.
- Munns, R. 2005.** Genes and salt tolerance: Bringing them together. *New Phytologist* 167: 645-663.
- Munns, R. and James, R. A. 2003.** Screening methods for salinity tolerance: A case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil* 253: 201-218.
- Paroda, R. S. and Joshi, A. 1970.** Combining ability in wheat. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 30: 630-637.
- Poustini, K. and Siosemardeh, A. 2004.** Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Research* 85: 125-133.
- Poustini, K., Siosemardeh, A. and Ranjbar, M. 2007.** Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54: 925-934.
- Rao, S. A. and McNeilly, T. 1999.** Genetic basis of variation for salt tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 108: 145-150.
- Rengasamy, P. 2006.** World salinization with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany* 57: 1017-1023.
- Richards, R. A., Dennett, C. W., Qualset, C. O., Epstein, E., Norlyn, J. D. and Winslow, M. D. 1987.** Variation in yield of grain and biomass in wheat, barley and triticale in a salt-affected field. *Field Crops Research* 15: 277-287.
- SAS. 2008.** SAS/STAT® 9.2 User's Guide. Cary, NC, SAS Institute Inc.
- Sener, O., Kline, M. and Yagbasanlar, T. 2000.** Estimation of inheritance of some agronomical characters in common wheat by diallel cross analysis. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 24: 121-127.
- Singh, H., Sharma, S. N. and Sain, R. S. 2004.** Heterosis studies for yield and its components in bread wheat over environments. *Hereditas* 141: 106-114.
- Singh, H., Sharma, S. N., Sain, R. S. and Singhania, D. L. 2003.** The inheritance of production traits in wheat by diallel analysis. *SABRAO Journal of Breeding* 35: 1-9.
- Singh, K. and Chatrath, R. 1997.** Combining ability studies in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) Thell, under salt stress environments. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding* 57: 127-132.
- Singh, R. K. 2006.** Breeding for salt tolerance in rice. Plant Breeding, Genetics, and Biotechnology Division, International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.
- Stansfield, W. D. 1991.** Theory and problems of genetics. McGraw Hill Co., New York, USA.
- Vincor, B. and Altman, A. 2005.** Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: Achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology* 16: 123-132.
- Wricke, G. and Weber, W. E. 1986.** Quantitative genetics and selection in plant breeding. de Gruyter, Berlin, Germany. 406 p.



University of Guilan
Faculty of Agricultural
Sciences

Cereal Research
Vol. 7, No. 2, Summer 2017 (155-169)

Genetic dissection of grain yield and some morphological traits in Iranian bread wheat under field normal and salt stress conditions using Jinks-Hayman approach

Omidali Akbarpour¹ and Hamid Dehghani^{2*}

Received: June 29, 2015

Accepted: February 17, 2016

Abstract

Salinity stress is one of the serious threats for high productivity of crops, especially in wheat as a key staple food for world population. Understanding the inheritance of yield and yield components is very important in wheat breeding programs for salinity tolerance. In this research, to evaluate the gene action of yield and yield components, seven Iranian wheat cultivars including Falat, Bam, Ghods, Roshan, Arg, Kavir and Pishtaz along with their crosses were cultivated in randomized complete block design with three replications under both normal and salinity stress conditions at National Salinity Research Center, Yazd province, Iran, in 2014. All initial assumptions for the traits were infeasible, therefore combined analysis of variance was done based on Jinks-Hayman approach. The results of analysis of variance showed that all traits including grain yield, biological yield, tiller number, peduncle length, plant height and 100 grain weight had significantly simple additive effect "a" and "a × environment" interaction effect. Also, the simple effect of b_3 which is equal to specific combining ability in method 1 diallel analysis, and its interaction with environment were significant for all studied traits. Significant "a" and " b_3 " terms indicated the important role of additive and dominance effects in the inheritance of trait in both conditions. In this research, the cultivar Roshan had the best combining ability for yield, biomass and tiller number. Generally, the gene type for controlling traits, gene action, potential of dominance and recessive genes in parents, maternal effects and additive and dominance effects were different under two environmental conditions, non-stress and salinity stress. Estimated high broad sense and moderate to high narrow sense heritabilities indicated that the studied genetic materials could be promisingly used to improve these traits under non-stress conditions as well as salinity tolerance. Therefore, it is possible to select tolerant genotypes to salinity stress in Iranian bread wheat cultivars used in this research.

Keywords: Combining ability, Diallel, Genotype by environment interaction, Gene action

1. Ph. D. Student, Dept. of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran

2. Assoc. Prof., Dept. of Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran

* Corresponding author: dehghanr@modares.ac.ir