

نحوه توارث برخی صفات کمی جو در شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها

شهرام نخجوان*، دانش آموخته دکتری اصلاح نباتات دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران

محمد رضا بی همتا، عضو هیات علمی دانشگاه تهران

فرخ درویش، عضو هیات علمی دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران

بهزاد سرخی، عضو هیات علمی مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج

مهدی زهراوی، عضو هیات علمی مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج

چکیده

به منظور بررسی توارث پذیری و نحوه عمل ژن برای صفات کمی مهم در جو در دو شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل، تلاقی بین دو ژنوتیپ 1-BC-80628-4 EM 79 که در این تلاقی والد EM 79-4 حساس به خشکی و والد 1-BC-80628 متحمل به خشکی بود انجام گرفت. والدین به همراه نسل های F1، F2، BC1 و BC2 حاصل از تلاقی در شرایط مزرعه و در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با سه تکرار ارزیابی شدند. آزمایش در مزرعه بخش به نژادی غلات مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج طی سال های ۸۵-۸۶ و ۸۴-۸۵ انجام گرفت. صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، عملکرد دانه در بوته، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک اندازه گیری گردید. نتایج نشان داد میانگین مربعات نسل ها برای تمامی صفات معنی دار بود. لذا تجزیه میانگین نسل ها برای تمام صفات صورت گرفت. در شرایط آبیاری معمولی در کنترل توارث بیشتر صفات به جز شاخص برداشت، اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی نقش داشتند. شرایط تنش خشکی پایان فصل نیز در کنترل توارث کلیه صفات اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی نقش داشتند. توارث پذیری عمومی برای صفات مورد بررسی در شرایط آبیاری معمولی بین ۰/۳۴ تا ۰/۶۳ و توارث پذیری خصوصی بین ۰/۲۵ تا ۰/۵۳ و در شرایط تنش خشکی پایان فصل توارث پذیری عمومی بین ۰/۴۸ تا ۰/۷۷ و توارث پذیری خصوصی بین ۰/۲۹ تا ۰/۶۲ متغیر بود. متوسط تعداد ژن برای صفات مورد بررسی در شرایط آبیاری معمولی بین ۱ تا ۷ ژن و در شرایط تنش خشکی پایان فصل بین ۱ تا ۳ ژن متغیر بود.

واژه های کلیدی: جو، تجزیه میانگین نسل ها، توارث پذیری عمومی و خصوصی، تعداد ژن

* نویسنده رابط: E-mail:Shahram_Nakhjavan@yahoo.com

مقدمه

اطلاعات درمورد سیستم ژنتیکی صفت مورد بررسی قبل از طرح ریزی یک برنامه به نژادی و اطلاع از ماهیت کنترل ژنتیکی صفات مورد مطالعه ضروری است (۲). بررسی صفات مختلف در شرایط محیطی متفاوت نشان داده است که با تغییر شرایط زیست، گاه نحوه عمل ژن ها و در نتیجه برآورد پارامترهای ژنتیکی و حتی ترکیب پذیری ارقام و تلاقی ها تغییر می کند (۴ و ۲۰). این مسأله بیشتر به دلیل اثر متقابل بوده است (۴ و ۲۱). مدل های آماری متعددی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی مختلف با استفاده از میانگین نسل ها و واریانس جمعیت ارائه شده است (۹، ۱۰، ۱۵ و ۲۲). در تجزیه و تحلیل میانگین نسل ها برای برآورد پارامترهای ژنتیکی پس از انجام تلاقی بین لاین های خالص و به دست آوردن بذر نسل های F_1 ، F_2 و دیگر نسل ها با توجه به روابط ژنتیکی موجود بین گیاهان در درون و بین نسل ها به تجزیه و تحلیل میانگین ها پرداخته می شود (۸ و ۱۵). در این روش اثرات افزایشی^۱، غالبیت^۲ و اپیستازی^۳ ژن ها و درجه غالبیت در هر فامیل بر مبنای میانگین ها برآورد می گردد. همچنین قابلیت توارث صفات با استفاده از واریانس درون نسل های مختلف و روابط بین آنها محاسبه می شود (۹ و ۱۶). استفاده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل ها در برآورد پارامترهای ژنتیکی نسبت به دیگر طرح های ژنتیکی دارای مزایای متعددی است، اصولاً از آنجایی که میانگین ها مطرح هستند در مقایسه با بررسی واریانس ها خطاها کوچکتر هستند. نحوه تجزیه و تحلیل میانگین نسل ها در گیاهان خود گشن و دگرگشن مشابه بوده و کاربرد یکسان دارد. این تجزیه و تحلیل به آزمایشات کوچکتری از نظر مواد ژنتیکی و سطح زیر کشت نیاز دارد و با این وجود اطلاعات همسان با دیگر طرح ها در اختیار می گذارد. همچنین تجزیه و تحلیل میانگین نسل ها را به سادگی می توان به مدل های پیچیده تری شامل اپیستازی دو طرفه تعمیم داد و اثرات آن را برآورد نمود (۹). خلیفه (۱۹۸۲) در یک تحقیق مشخص نمود عملکرد بیولوژیکی و وزن کاه در جو با توارث پذیری عمومی $0/62$ و $0/53$ بیشتر تحت تأثیر واریانس افزایشی و غالبیت می باشد (۱۱). باقی زاده (۱۳۸۲) در تحقیق دیگری نشان داد که در کنترل صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد پنجه، وزن هزار دانه، تعداد سنبله، تعداد سنبله، عملکرد بیولوژیکی بوته و عملکرد دانه در بوته در جو علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت اثرات اپیستازی نیز نقش عمده ای به عهده دارد (۱). پراکش و همکاران (۲۰۰۴) اثرات ژنی عملکرد و اجزاء آن شامل تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، مساحت برگ پرچم، تعداد پنجه در گیاه، تعداد دانه در سنبله را با استفاده از نسل های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 و BC_1 و BC_2 در سه تلاقی جو بررسی نمودند. آزمون مقیاس حضور اپیستازی را برای تمام صفات در سه تلاقی نشان داد، تجزیه میانگین نسل ها مشخص نمود اثرات افزایشی و غالبیت برای تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، مساحت برگ پرچم و تعداد دانه در سنبله نقش دارند (۱۸).

1- Additive effects

2- Dominance

3- Epistasis

پراکش و همکاران (۲۰۰۵) با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها و ۶ نسل P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1 و BC_2 نشان دادند در کنترل صفات تعداد روز تا سنبله دهی، طول ریشک، تعداد سنبلچه در سنبله، طول دوره پرشدن دانه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در دو تلاقی جو ($BL2 \times RD 2433$) و ($2407 \times RD 2433$) اثر غالبیت (h) اهمیت بیشتری از اثر افزایشی (d) دارد. همچنین بین اثرات ایستازی، ایستازی افزایشی \times افزایشی (i) اهمیت بیشتری از افزایشی \times غالبیت (j) و غالبیت \times غالبیت (l) دارا می باشد (۱۹). کولاریا و شارما (۲۰۰۵) در طی یک تحقیق در شرایط مزرعه، وراثت صفات تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی، مساحت برگ پرچم، ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد پنجه بارور در گیاه، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک گیاه، شاخص برداشت را در سه تلاقی در جو با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها مطالعه نمودند، در مورد بیشتر صفات مورد بررسی دو اثر ژنی افزایشی و غالبیت معنی دار بود. همچنین جزء غالبیت اهمیت بیشتری نسبت به جزء افزایشی در خصوص بیشتر صفات دارا بود (۱۲). عشقی و همکاران (۲۰۱۰) به منظور بررسی توارث صفات ارتفاع بوته، تعداد روز تا رسیدگی، تعداد پنجه، تعداد دانه در سنبله اصلی، وزن دانه در سنبله اصلی، شاخص برداشت و عملکرد دانه در جو از طریق تجزیه میانگین نسل ها دو تلاقی بین دو ژنوتیپ جوی بدون پوشینه انجام دادند، جزء غالبیت اهمیت بیشتری نسبت به جزء افزایشی در هر دو تلاقی برای صفات تعداد دانه در سنبله و شاخص برداشت داشت، این در حالی است که در مورد صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه و تعداد روز تا رسیدگی در هر دو تلاقی جزء افزایشی اهمیت بیشتری دارا بود، در مورد عملکرد دانه در تلاقی اول اثرات غیر افزایشی سهم بیشتری داشت و در تلاقی دوم سهم اثرات افزایشی مهمتر ارزیابی شد (۵).

هدف این تحقیق بررسی نحوه عمل ژن، توارث پذیری و تعیین تعداد ژن کنترل کننده صفات در دو شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها بود. این بررسی در جهت تعیین روش های اصلاحی مناسب برای صفات مهم در جو در دو شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل ها و تعیین پارامترهای ژنتیکی اصلاحی (میزان اثرات غالبیت، اثرات افزایشی و اثرات ایستازی) انجام پذیرفت. همچنین میزان توارث پذیری عمومی و تعداد ژن کنترل کننده هر صفت در هر دو شرایط محاسبه گردیده که به دست آوردن چنین اطلاعاتی می تواند مقدمه انتخاب روش اصلاحی مناسب در هر دو شرایط باشد.

مواد و روش ها

در این آزمایش ابتدا تلاقی بین EM 79-4 1-BC-80628 انجام پذیرفت که در این تلاقی والد اول (EM 79-4) از نظر عملکرد دانه برتر ولی حساس به خشکی و والد دوم (1-BC-80628) از نظر عملکرد دانه در حد پائین تری نسبت به والد اول بوده ولی متحمل به خشکی می باشد. سپس نسل های

BC2 و BC1، F2، F1 و BC2 تولید گردید، جمعیت های حاصل در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با ۳ تکرار در دو شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل در مزرعه واحد به نژادی جو مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج در سال زراعی ۸۶-۸۵ مورد ارزیابی قرار گرفت. در طی این آزمایش بذور والدین F1 در هر تکرار در یک ردیف به فاصله ۱۰ سانتی متر کشت و در نهایت از ۳۰ بوته جهت اندازه گیری و یادداشت برداری استفاده شد، بذور BC1 و BC2 در هر تکرار در ۲ ردیف کشت و از ۴۵ بوته جهت اندازه گیری و یادداشت برداری استفاده شد، بذور F2 در ۵ ردیف کشت و از ۹۰ بوته جهت اندازه گیری و یادداشت برداری استفاده شد. کلیه مراقبت های زراعی لازم شامل مبارزه با علف های هرز، آفات و کود دهی در طول فصل رشد انجام پذیرفت. صفات مورد ارزیابی شامل ارتفاع بوته، طول سنبله، عملکرد دانه، وزن هزاردانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی بود که برای هر بوته اندازه گیری و یادداشت برداری به طور مجزا انجام پذیرفت. پس از به دست آوردن اطلاعات مربوطه ابتدا نسل های موجود برای صفات مختلف مورد تجزیه واریانس وزنی قرار گرفت و پس از مشاهده تفاوت معنی دار در بین نسل ها، تجزیه میانگین نسلها برای هر صفت ذکر شده انجام پذیرفت. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل ها به قرار زیر می باشد.

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

در این فرمول Y میانگین نسل، m میانگین همه نسل هادریک تلاقی، [d] مجموع اثرات افزایشی، [h] مجموع اثرات غالبیت، [i] مجموع اثرمتقابل بین اثرات افزایشی، [j] مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، [l] مجموع اثرمتقابل بین اثرات غالبیت، α ، β ، α^2 و $2\alpha\beta$ و β^2 حاصل ضرب پارامترهای ژنتیکی می باشند.

ضرایب اجزای ژنتیکی از ماتر و جینکز (۱۹۸۲) گرفته شده است (۱۵). برآوردهای شش پارامتری یا کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی^۱ به دست آمده است. در این مطالعه هر شش نسل با مدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری امتحان شدند تا مشاهده شود که کدام مدل به عنوان بهترین مدل می تواند میانگین ها را توجیه نماید.

برازش تمام مدل ها به وسیله آزمون نیکویی برازش بر مبنای توزیع کای اسکوتر^۲ با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی ارزیابی شد که به آنها آزمون مقیاس وزنی گویند (۱۴). عکس و ضرب کردن ماتریس های مربوط به وسیله نرم افزار آماری MINITAB انجام گرفت.

1- Weighted Least Square

2- Chi-Square

اجزای تنوع^۱ از شش نسل به قرار زیر محاسبه شد (۱۵).

$$E_w = \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1})$$

$$D = 4VF_2 - 2(V_{BC_1} + V_{BC_2} - E_w)$$

$$H = 4(V_{BC_1} + V_{BC_2} - V_{F_2} - E_w)$$

$$F = V_{BC_1} - V_{BC_2}$$

در فرمول های بالا E_w جزء غیر ژنتیکی تنوع، D : جزء افزایشی، H : جزء غالبیت تنوع، F : سهم غیر مستقل «d» و «h» روی تمام مکان های ژنی می باشند. مقادیر $(H/D)^{1/2}$ و $F/(D \times H)^{1/2}$ به ترتیب متوسط غالبیت و انحرافات غالبیت در هر مکان ژنی را نشان می دهند. به منظور برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی از فرمول های زیر استفاده شد.

وراثت پذیری عمومی

$$h_{b,s}^2 = \frac{(V_{F_2} - E_w)}{V_{F_2}}$$

در این فرمول E_w اثر محیط بوده که از روش های مختلف به دست می آید:

$$\frac{(V_{P_1} + V_{P_2})}{2} \quad -۱$$

$$(V_{P_1} \times V_{P_2})^{1/2} \quad -۲$$

$$\frac{(V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1})}{3} \quad -۳$$

$$V_{F_1} \quad -۴$$

$$\frac{(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1})}{4} \quad -۵$$

وراثت پذیری خصوصی

$$h_{n,s}^2 = [2V_{F_2} - (V_{BC_1} + V_{BC_2})] / V_{F_2}$$

به منظور برآورد حداقل تعداد ژن (فاکتورهای) مؤثر برای صفات مورد مطالعه از فرمول های مختلف روش لحظه ای استفاده شد (۱۲).

نتایج و بحث

شرایط آبیاری معمول

تجزیه واریانس وزنی (جدول ۱) نشان داد تفاوت معنی داری بین نسل های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد وجود دارد بنابراین تجزیه میانگین نسل ها امکان پذیر می باشد. برآورد اثر ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کای اسکوتر در جدول ۳ آمده است. اگر در مدل ۳

پارامتری کای اسکوتر معنی دار نگردد بدین مفهوم می باشد که مدل افزایشی - غالبیت m ، $[d]$ ، $[h]$ برای صفت مورد نظر مناسب بوده و هیچ اثر متقابل وجود ندارد.

در مواردی که کای اسکوتر مدل سه پارامتری معنی دار باشد بیانگر این امر است که این مدل مناسب نبوده و اگر انواع تبدیل ها نتواند به این امر کمک کند، لذا ممکن است اثر متقابل غیر آلی^۱ وجود داشته باشد (۳). سپس تمام مدل های ممکنه برای میانگین های مشاهده شده بر ارزش داده می شوند تا بهترین مدل پیدا شود. ماتر و جینکر (۱۹۸۲) پیشنهاد می کنند که بر داشتن اجزای غیر معنی دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزاء به عنوان مدل، منجر به برازش مناسبتری می گردد (۱۵).

باید توجه کرد در مدل های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری، خطای معیار تمام اجزاء کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بوده و در ضمن کای اسکوتر آن معنی دار نگردیده است که این امر نشان می دهد دقت مدل افزایش یافته است. در مورد بعضی صفات بعد از حذف اجزاء غیر معنی دار در مدل شش پارامتری، مقدار کای اسکوتر هنوز معنی دار بود و بیانگر این امر است که مدل مناسب نمی باشد یعنی از روش ماتر و جینکر (۱۹۸۲) پیروی نکرده و لذا می توان نتیجه گیری کرد که اثر متقابل سه گانه^۲، لینکاژ^۳ و یا هر دو مورد وجود دارد. درجه غالبیت نیز بر طبق انحراف F_1 از میانگین والدین برای تمام صفات در جدول ۳ آمده است، مثبت بودن درجه غالبیت $(+1 < h/d < 0)$ بدین مفهوم است که غالبیت نسبی برای صفت مورد بررسی به طرف والدی که دارای میانگین بالاتری است اتفاق افتاده است و در صورت منفی بودن این نسبت $(-1 < h/d < 0)$ یعنی غالبیت نسبی به طرف والدی اتفاق افتاده که دارای میانگین کوچکتری برای صفت مورد بررسی می باشد. وراثت پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ آمده است. وراثت پذیری خصوصی (VA/VP) درجه شباهت بین خویشاوندان را معین می کند و در نتیجه در برنامه های اصلاحی بیشترین اهمیت را دارد. در حالی که وراثت پذیری عمومی (VG/VP) بیشتر از لحاظ نظری جالب توجه است تا از لحاظ عملی، در نتیجه واریانس افزایشی تعیین کننده اصلی ویژگی های ژنتیکی قابل مشاهده در جمعیت و نیز پاسخ این جمعیت در مقابل گزینش است. واریانس افزایشی تنها جزئی است که می توان به سادگی آن را از طریق مشاهده های روی جمعیت برآورد کرد (۱۴). اجزاء تنوع بر اساس شش نسل یعنی VP_1 ، VP_2 ، VF_1 ، VF_2 ، VBC_1 و VBC_2 در جدول ۵ آمده است. جزء افزایشی (D) در پنج صفت بیشتر از جزء غالبیت (H) بود و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در مورد این صفات کمتر از یک می باشد که بیانگر اهمیت جزء افزایشی می باشد. مقدار منفی پارامتر F برای صفات طول سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، حاکی از آن است که ژن های غالب اکثراً در والدی قرار گرفته اند که مقدار کمتری از صفت مورد نظر را نشان می دهد. ارتفاع بوته، عملکرد دانه، تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک دارای F مثبت بوده لذا ژن های غالب عمدتاً در والدی قرار دارد که مقدار بیشتری از صفت مورد مطالعه را در مقایسه با والد

1- Non - allelic interaction

2- Trigenic

3- Linkage

دیگر دارا می باشد (جدول ۵). کوچکتر از یک بودن قدر مطلق پارامتر $F/(H \times D)^{1/2}$ نشان داد برای کلیه صفات ژن های کنترل کننده از لحاظ علامت و بزرگی در مقررهای ژنی گوناگون با یکدیگر تفاوت دارند، در این حالت پارامتر $(H/D)^{1/2}$ بیانگر متوسط غالبیت می باشد. در این آزمایش مقادیر انحراف غالبیت $F/(H \times D)^{1/2}$ دامنه ای بین ۰/۶- تا ۰/۱۱+ برای تمام صفات مورد بررسی داشت (جدول ۵). همچنین متوسط تعداد ژن کنترل کننده صفات صحیح است. تجزیه میانگین نسل ها به ما اجازه می دهد که اثر افزایشی، غالبیت و حضور اپیستازی را تعیین کنیم و در این زمینه آزمون مقیاس وزنی قوی ترین آزمون می باشد. به منظور ساده کردن روش های آماری، تمام مدل های ژنتیکی دارای فرضیاتی می باشند که بر اساس ماترو جینکز (۱۹۸۲) فرضیات تجزیه میانگین نسل ها عبارتند از: الف) والدین باید هموزیگوت باشند. ب) اثر متقابل ژنوتیپ در محیط وجود نداشته باشد. ج) ژن های مقاومت در یک والد وجود داشته باشد. د) تعادل لینکاژی برای مدل های اپیستازی وجود داشته باشد. اصولاً اگر مدل افزایشی - غالبیت کفایت نکند معنی آن این است که حداقل یک فرضیه معتبر نمی باشد (۱۴).

ارتفاع بوته

برای این صفت که با مدل ۶ پارامتری برازش داده شد می توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه گانه^۱، لینکاژ^۲ و یا هر دو مورد وجود دارد. علامت مخالف h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دوگانه^۳ می باشد، همچنین معنی دار شدن نشان داد این نوع اپیستازی بوسیله گزینش تحت شرایط خود گشنی قابل تثبیت نمی باشد. منفی بودن h نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش ارتفاع بوته در این تلاقی می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد. این مطلب با نتیج بررسی های عشقی و همکاران (۲۰۱۰) مطابقت داشته ولی با نتایج به دست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵)، کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مغایرت دارد.

طول سنبله

این صفت با مدل ۳ پارامتری m-d-h برازش شد، منفی بودن d نشان داد آلل های کاهش دهنده برتر بودند. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد، این نتیجه با نتیجه به دست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲) متفاوت می باشد بنحوی که در بررسی وی اثر غالبیت سهم بیشتری نسبت به اثر افزایشی در کنترل این صفت دارا می باشند.

1-Trigenic

2- Linkage

3- Duplicate epistasis

عملکرد دانه

این صفت با مدل ۴ پارامتری m-d-h-l انتخاب گردید، علامت مخالف h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دوگانه^۱ و پیچیدگی توارث این صفت بود، همچنین علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش عملکرد دانه در این تلاقی می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] و بزرگتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که نشان دهنده وجود رابطه فوق غالبیت می باشد در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل های بعدی مؤثر می باشد. این نتیجه با نتیجه به دست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵)، کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مطابقت دارد.

وزن هزار دانه

در مورد این صفت مدل ۵ پارامتری m-d-h-i-l انتخاب شد. مثبت بودن علامت h حاکی از وجود غالبیت نسبی در جهت افزایش وزن هزار دانه می باشد، علامت مخالف d و i نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل^۲ برای این صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد. این نتیجه با نتایج به دست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵)، کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مغایرت دارد.

شاخص برداشت

برای شاخص برداشت مدل دو پارامتری m-d انتخاب شده است. منفی بودن علامت d نشان دهنده برتری آلل های کاهش دهنده این صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد. ولی عشقی و همکاران (۲۰۱۰) نقش جزء غالبیت را در مورد این صفت بیشتر گزارش نمودند.

تعداد روز تا سنبله دهی

در مورد این صفت مدل ۵ پارامتری m-d-h-i-l برگزیده شد. مثبت بودن علامت h نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش این صفت می باشد علامت مخالف h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می باشند، همچنین علامت متضاد d و l نشان دهنده ماهیت متضاد^۳ اثر متقابل برای این صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] و بزرگتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که نشان دهنده وجود رابطه فوق غالبیت می باشد در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل های بعدی مؤثر می باشد. نتیجه مشابهی در این خصوص توسط کولاریا و شارما (۲۰۰۵) به دست آمده است.

1- Duplicate epistasis

2- oppositional nature

3- oppositional nature

تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک

در مورد این صفت مدل ۴ پارامتری m-d-h-i به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. مثبت بودن علامت h نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش این صفت می باشد. علامت متضاد d و i نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۵) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد. نتیجه مشابهی در این مورد توسط عشقی و همکاران (۲۰۱۰) به دست آمده است، ولی با نتیجه به دست آمده توسط کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مغایرت دارد. دامنه وراثت پذیری عمومی در این آزمایش از حداقل ۳۴ درصد برای طول سنبله تا حداکثر ۶۳ درصد برای عملکرد دانه به دست آمد. همچنین وراثت پذیری خصوصی از حداقل ۲۵ درصد برای طول سنبله تا حداکثر ۵۳ درصد برای ارتفاع بوته به دست آمد (جدول ۴). برآوردهای وراثت پذیری از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین ارزیابی اثرات ژنتیکی و محیطی در تنوع فتوتیپی به گزینش کمک می کند (۶). دانستن این که یک صفت با تعداد کمی ژن اصلی و یا تعداد زیادی ژن فرعی کنترل می شود بسیار با اهمیت می باشد، چون این امر استراتژی انتخاب را می تواند به محقق نشان دهد (۱۷). تعداد عوامل ژنتیکی در حال تفرق که به وسیله ژنتیک کمی شناسایی می گردد بسیار مهم می باشد و در این جا تعداد واحدها (عوامل مؤثر) که در حال تفرق هستند برآورد می شوند که الزاماً مشابه با تعداد متفاوت مکان های ژنی نمی باشند که به همین دلیل تعداد عوامل مؤثر به جای تعداد ژن بایستی به کار برده شود (۱۳). نتایج روش های مختلف تعداد ژن بایستی با احتیاط نگاه شود زیرا ممکن است چندین پیش نیاز (فرضیه) رعایت نشده باشند و لذا برآوردهای روش های مختلف هماهنگ و یکسان نمی باشند، بنابراین حضور لینکاژ، غالبیت یا اثرات نامساوی در مقرر های ژنی متفاوت باعث یک برآورد کمتر از حد واقع ژن های در حال تفرق خواهد گردید (۱۷).

یکی از راه های موفقیت در برنامه اصلاحی و تعیین روش اصلاحی داشتن اطلاعات از نحوه توارث صفت در نسل های مختلف می باشد، لذا تعیین اثر ژن و اجزای ژنتیکی شرکت کننده در کنترل صفات از عوامل اصلی برای موفقیت در برنامه های اصلاحی می باشد (۲۴).

جدول ۱: تجزیه واریانس وزنی صفات مورد نظر در نسل های مختلف برای تلاقی EM 79-4×1-BC-80628 در شرایط آبیاری معمولی در جو

میانگین مربعات							درجه آزادی	منابع تغییرات
ارتفاع بوته	طول سنبله	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	شاخص برداشت	تعداد روز تا سنبله دهی	تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک		
۲۰/۵۷**	۰/۲۰	۲/۲۱	۳/۹۸	۱۹/۶۳	۱/۳۴	۲۳/۷۴	۲	بلوک
۲۲/۸۵**	۷۹/۴۲**	۱۴/۶۷**	۳۵/۸۹**	۲۰/۷۳*	۲۰/۱۲*	۳۴/۳۷**	۵	نسل ها
۲/۲۹	۲/۳۶	۱/۶۱	۱/۷۶	۵/۹۰	۴/۸۲	۵/۹۳	۱۰	خطا
۱/۲۹	۱۱/۵۶	۲/۶۰	۲/۱۹	۱/۸۳	۰/۵۳	۰/۷۲		ضریب تغییرات (%)

* و ** به ترتیب بیانگر تفاوت معنی دار در سطح آماری ۵ درصد و ۱ درصد می باشند

جدول ۲: قایسه میانگین صفات مورد بررسی در نسل های مورد بررسی در شرایط آبیاری معمولی

نسل	ارتفاع بوته (cm)	طول سنبله (cm)	عملکرد دانه (gr)	وزن هزار دانه (gr)	شاخص برداشت	تعداد روز تا سنبله دهی	تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک
P ₁	۷۰/۲۳d	۱۰/۳۷a	۳۲/۷۱b	۴۲/۱۲d	۵۶/۸۴a	۱۸۷/۵۲ a	۲۲۵/۰۴b
P ₂	۷۵/۳۲c	۷/۲۷d	۲۷/۲۰c	۴۴/۶۱c	۴۹/۴۲d	۱۸۴/۸۰c	۲۲۳/۵۵c
BC ₁	۷۲/۱۳d	۹/۹۰b	۴۲/۳۷a	۴۸/۴۷ab	۵۴/۴۴ab	۱۸۴/۲۹c	۲۲۵/۶۳b
BC ₂	۷۹/۵۷b	۸/۹۱c	۴۱/۲۴a	۵۰a	۵۳/۴۹bc	۱۸۹/۱۱b	۲۲۵/۱۱b
F ₁	۷۹/۹۹b	۹/۸۱b	۳۹/۰۱a	۵۰/۱۰a	۵۲/۳۸c	۱۸۶/۱۷b	۲۲۸/۳۶a
F ₂	۸۳/۴۱a	۹/۱۰c	۴۲/۵۲a	۴۷/۵۲a	۵۳/۵۹bc	۱۸۲/۴۹d	۲۲۴/۱۶bc

در هر ستون میانگین هایی که دارای حرف مشترک هستند، بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ معنی دار نمی باشد

جدول ۳: برآورد میانگین و اجزای ژنتیکی برای صفات اندازه گیری شده در تلاقی EM 79-4×1-BC-80628 در شرایط آبیاری معمولی جو

صفت	میانگین m	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اثر افزایشی × افزایشی [i]
ارتفاع بوته	۹۷/۲۰ ± ۵/۶۴**	-۲/۳۸ ± ۰/۷۹**	-۴۲/۹۱ ± ۱۴/۰۶**	-۲۴/۵۵ ± ۵/۵۸**
طول سنبله	۸/۷۸ ± ۰/۱۲**	-۱/۴۲ ± ۰/۱۲**	۰/۹۳ ± ۰/۲۳**	-
عملکرد دانه	۲۰/۰۴ ± ۱/۱۰**	-۲/۳۸ ± ۱/۰۳*	۴۰/۲۷ ± ۵/۶۷**	-
وزن هزار دانه	۳۶/۹۲ ± ۲/۹۸**	-۱/۳۸ ± ۰/۴۸**	۳۰/۲۰ ± ۷/۶۶**	۶/۴۶ ± ۲/۹۳*
شاخص برداشت	۵۳/۳۶ ± ۰/۲۲**	-۳/۰۵ ± ۰/۳۸**	-	-
تعداد روز تا سنبله دهی	۱۷۵/۶۴ ± ۲/۲۱**	-۰/۸۴ ± ۰/۲۶**	۲۱/۵۲ ± ۵/۴۰**	۹/۹۵ ± ۲/۱۹**
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	۱۱۹/۶۱ ± ۱/۰۲**	-۰/۹۱ ± ۰/۳۰*	۹/۱۳ ± ۱/۳۹**	۴/۹۲ ± ۱/۰۸**

ادامه جدول ۳:

صفت	اثر افزایشی × غالبیت [z]	درجه غالبیت [h/d]	کای اسکور χ^2	اثر غالبیت × غالبیت [I]
ارتفاع بوته	۳/۹۶* ± ۹/۵۰-	۲/۶۹	۰/۰	۲۴/۷۵ ± ۸/۹**
طول سنبله	-	۰/۵۴	۴/۸۷ ^{ns}	-
عملکرد دانه	-	۳/۴۷	۰/۶۵ ^{ns}	-۳۱/۴۸ ± ۵/۹۹**
وزن هزار دانه	-	۴/۹۸	۰/۴۹ ^{ns}	-۱۷/۶۹ ± ۴/۹۸**
شاخص برداشت	-	۰/۲۳	-۶/۷۲ ^{ns}	-
تعداد روز تا سنبله دهی	-	۰/۲۴	۱/۷۴ ^{ns}	-۱۴/۹۱ ± ۳/۳۴**
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	-	۴/۱۵	۰/۴۵ ^{ns}	-

ns، * و **: به ترتیب بیانگر عدم تفاوت معنی دار، تفاوت معنی دار در سطح آماری ۵ درصد و ۱ درصد می باشند،

(-): نشان می دهد که اثر مربوط وارد مدل نشده است

جدول ۴: برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی و تعداد ژن برای صفات مورد نظر در تلاقی EM 79-4 × 1-BC-80628

در شرایط آبیاری معمولی جو

صفت	متوسط تعداد ژن	وراثت پذیری خصوصی (h^2_n)	وراثت پذیری عمومی (h^2_b)
ارتفاع بوته	۰/۱۷	۰/۵۳	۰/۶۰
طول سنبله	۶/۵۸	۰/۲۵	۰/۳۴
عملکرد دانه	۰/۰۹	۰/۳۵	۰/۶۳
وزن ۱۰۰۰ دانه	۰/۵۸	۰/۳۵	۰/۴۳
شاخص برداشت	۰/۷۹	۰/۵۱	۰/۵۹
تعداد روز تا سنبله دهی	۰/۶۰	۰/۴۰	۰/۵۹
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	۰/۴۰	۰/۴۶	۰/۵۷

شرایط تنش خشکی پایان فصل

نتایج تجزیه واریانس وزنی (جدول ۶) نشان داد تفاوت معنی داری بین نسل های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال ۱ درصد وجود دارد. نابراین تجزیه میانگین نسل ها امکان پذیر می باشد. جزء افزایشی (D) در مورد چهار صفت بیشتر از جزء غالبیت (H) و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در مورد این صفات کمتر از یک می باشد که بیانگر اهمیت جزء افزایشی می اشد (جدول ۱۰). پارامتر F برای صفات ارتفاع بوته، شاخص برداشت مثبت بوده و نشان دهنده آن است که در مورد این صفات ژن ای غالب عمدتاً در والدی قرار گرفته اند که مقدار بیشتری از صفت مورد نظر را نشان می دهد. برای صفات طول سنبله، عملکرد دانه، زن هزار دانه، تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک این پارامتر منفی است که نشان می دهد این صفات ژن های غالب عمدتاً در والدی قرار گرفته اند که مقدار کمتری از صفت مورد نظر را نشان دادند (جدول ۱۰).

جدول ۵: اجزای تنوع برای صفات مختلف در تلاقی در شرایط آبیاری معمولی جو EM 79-4 × 1-BC-80628

صفت	متوسط غالبیت $(H/D)^{1/2}$	انحراف غالبیت $F/(D \times H)^{1/2}$	واریانس افزایشی (D)	واریانس غالبیت (H)	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F)	واریانس محیطی (EW)
ارتفاع بوته	۰/۴۷	۰/۱۱	۱۰۷/۹۷	۲۴/۷	۶/۰۸	۴۱/۲۳
طول سنبله	۰/۴۲	-۰/۱۵	۰/۷۵	۰/۱۳	-۰/۰۵	۰/۹۶
عملکرد دانه	۱/۲۰	۰/۰۱	۱۵۸/۰۳	۲۲۹/۱۰	۱/۹۲	۸۶/۳۷
وزن هزار دانه	۰/۶۶	-۰/۶۰	۱۶/۵۲	۷/۳۴	-۶/۶۶	۱۳/۴۰
شاخص برداشت	۰/۵۷	-۰/۲۹	۱۳/۷۸	۴/۶۳	-۲/۳۴	۵/۹۶
تعداد روز تا سنبله دهی	۱/۱۲	۰/۱۱	۹/۱۶	۱۱/۵۷	۱/۲۰	۳/۹۷
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	۰/۶۴	۰/۰۸	۱۱/۸۹	۵/۰۱	۰/۶۳	۵/۶۹

کوچکتر از یک بودن قدر مطلق پارامتر $F/(H \times D)^{1/2}$ نشان داد برای کلیه صفات، ژن های کنترل کننده از لحاظ علامت و بزرگی در مقرره های ژنی گوناگون با یکدیگر تفاوت دارند. در این آزمایش مقادیر انحراف غالبیت $F/(H \times D)^{1/2}$ دامنه ای بین ۰/۴۰ - تا ۰/۲۵ برای تمام صفات مورد بررسی داشت. متوسط تعداد ژن صفات مورد بررسی بین ۰/۰۲ تا ۲/۵۱ متغیر می باشد (جدول ۹). با بررسی جدول ۷ در مورد میانگین و اجزاء ژنتیکی برای صفات اندازه گیری شده به شرح زیر قابل بررسی می باشد.

ارتفاع بوته

در مورد این صفت بهترین مدل، مدل ϵ پارامتری m-d-h-j می باشد. در این مدل کلیه اجزا در سطح ۰/۰۱ معنی دار می باشند. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش ارتفاع بوته می باشد. معنی دار شدن j نشان دهنده آن است که این اپیستازی بوسیله گزینش تحت شرایط خود گشنی قابل تثبیت نمی باشد. بنابراین گزینش در این خصوص نباید صورت گیرد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد. این نتیجه با نتیجه به دست آمده توسط عشقی و همکاران (۲۰۱۰) مطابقت داشته (۵) ولی با نتایج به دست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵) و کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مغایرت دارد.

طول سنبله

برای این صفت مدل ϵ پارامتری m-d-h-l به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل کلیه اجزاء در سطح ۰/۰۱ معنی دار می باشند. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش طول سنبله می باشد. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش طول سنبله می باشد.

همچنین علامت متضاد h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه^۱ می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد، این نتیجه با نتیجه بدست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲) متفاوت می باشد بنحوی که در بررسی وی اثر غالبیت سهم بیشتری نسبت به اثر افزایشی در کنترل این صفت دارا می باشد.

عملکرد دانه

برای این صفت مدل ۴ پارامتری m-d-h-l به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل اجزاء l, h, m در سطح ۰/۰۱ و جزء d در سطح ۰/۰۵ معنی دار می باشد. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش عملکرد دانه می باشد. علامت متضاد h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] و بزرگتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که نشان دهنده وجود رابطه فوق غالبیت می باشد در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسلهای بعدی مؤثر می باشد. این نتیجه با نتیجه بدست آمده توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵)، کولاریا و شارما (۲۰۰۵)، (۱، ۱۹ و ۱۲) مطابقت دارد.

وزن هزار دانه

در مورد این صفت مدل ۵ پارامتری m-d-h-j-l به عنوان بهترین مدل انتخاب شد، در این مدل اجزاء l-h-d-m در سطح ۰/۰۱ و جزء j در سطح ۰/۰۵ معنی دار می باشد. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش وزن هزار دانه می باشد. علامت متضاد h و l نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه^۲ می باشد. معنی دار شدن اثر متقابل افزایشی x غالبیت (j) حاکی از آن است که این اپیستازی بوسیله گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نمی باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] و بزرگتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که نشان دهنده وجود رابطه فوق غالبیت می باشد در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسلهای بعدی مؤثر می باشد. نتایج مشابهی در این خصوص توسط باقی زاده (۱۳۸۲)، پراکش و همکاران (۲۰۰۵) و کولاریا و شارما (۲۰۰۵) به دست آمده است.

شاخص برداشت

در مورد این صفت مدل ۴ پارامتری m-d-h-i به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل کلیه اجزاء در سطح ۰/۰۱ معنی دار بودند. علامت مثبت h حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش شاخص برداشت می باشد. علامت مخالف d و i نشان دهنده ماهیت متضاد^۳ اثر متقابل برای این صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه

1- Duplicate epistasis
2- Duplicate epistasis
3- oppositional nature

مؤثر می باشد، ولی عشقی و همکاران (۲۰۱۰) نقش جزء غالبیت را در مورد این صفت بیشتر گزارش نمودند.

تعداد روز تا سنبله دهی

در مورد این صفت مدل ۵ پارامتری m-d-h-i-l به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل اجزاء m, i, h, l در سطح ۰/۰۱ و جزء d در سطح ۰/۰۵ معنی دار می باشد. علامت متضاد h و l نشان دهنده ایپستازی از نوع دوگانه^۱ می باشد. علامت مخالف d و i نشان می دهد که ماهیت متضاد اثر متقابل برای صفت وجود دارد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] و کوچکتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که بیانگر غالبیت نسبی می باشد، لذا در اصلاح این صفت گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد، نتیجه مشابهی در این خصوص توسط عشقی و همکاران (۲۰۱۰) به دست آمده است، ولی این نتیجه با نتیجه به دست آمده توسط کولاریا و شارما (۲۰۰۵) مغایرت دارد.

تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک

در مورد این صفت مدل ۵ پارامتری m-d-h-i-l به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل کلیه اجزاء در سطح ۰/۰۱ معنی دار شده است. علامت مثبت h نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در این تلاقی می باشد. علامت متضاد h و l نشان دهنده ایپستازی از نوع دو گانه می باشد. علامت مخالف d و i نشان دهنده ماهیت متضاد^۲ اثر متقابل برای صفت می باشد. با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] و بزرگتر از یک بودن متوسط غالبیت (جدول ۱۰) که نشان دهنده وجود رابطه فوق غالبیت می باشد در مورد این صفت اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل های بعدی مؤثر می باشد نتیجه مشابهی در این مورد توسط کولاریا و شارما (۲۰۰۵) به دست آمده است.

دامنه وراثت پذیری عمومی از حداقل ۴۸ درصد برای طول سنبله تا حداکثر ۷۷ درصد برای تعداد روز تا سنبله دهی می باشد. همچنین وراثت پذیری خصوصی از حداقل ۲۹ درصد برای طول سنبله تا حداکثر ۶۲ درصد برای تعداد روز تا سنبله دهی بدست آمده است (جدول ۹). تعداد واحدها (عوامل مؤثر) که در حال تفرق هستند از حداقل ۰/۰۲ برای تعداد روز تا سنبله دهی تا حداکثر ۲/۵۱ برای ارتفاع بوته متغیر می باشد (جدول ۹).

1- Duplicate epistasis
2- Oppositional nature

جدول ۶: تجزیه واریانس وزنی صفات مورد نظر در نسل های مختلف برای تلاقی 1-BC-80628 × EM 79-4 در شرایط تنش خشکی پایان فصل جو

میانگین مربعات							
منابع تغییرات	درجه آزادی	تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	تعداد روز تا سنبله دهی	شاخص برداشت	وزن هزار دانه	عملکرد دانه	ارتفاع بوته
بلوک	۲	۲۵/۶۹**	۲۱/۱۷**	۶/۹۹	۰/۱	۳/۵۹	۱۱/۰۴**
نسل ها	۵	۳۸/۰۴**	۱۶/۷۵**	۱۷/۲۲**	۲۶/۴۰**	۱۱/۴۸**	۹۱/۴۴**
خطا	۱۰	۲/۵۵	۲/۳۴	۴/۸۱	۲/۲۹	۱/۲۱	۵/۲۴
ضریب تغییرات (%)		۰/۶۸	۰/۵۲	۱/۹۵	۲/۶۵	۳/۳۰	۱۱/۷۵

* و ** به ترتیب بیانگر تفاوت معنی دار در سطح آماری ۵ درصد و ۱ درصد می باشند

جدول ۷: مقایسه میانگین صفات مورد بررسی در نسل های مورد بررسی در شرایط تنش خشکی پایان فصل

نسل	ارتفاع بوته (cm)	طول سنبله (cm)	عملکرد دانه (gr)	وزن هزار دانه (gr)	شاخص برداشت	تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	تعداد روز تا سنبله دهی
P ₁	۵۸/۰۸e	۹/۵۹a	۲۱/۷۶b	۳۴/۷۰c	۵۲/۳۰a	۲۲۱/۳۸d	۱۸۵/۹۰ab
P ₂	۸۴/۶۶ab	۷/۳۳c	۳۱/۳۴a	۴۰/۲۷b	۴۸/۷۶c	۲۲۴/۵۰ab	۱۸۶/۶۵a
BC ₁	۸۱/۹۶bc	۹/۶۶a	۳۵/۸۵a	۴۰/۱۹b	۵۰/۷۲b	۲۲۳/۸۰bc	۱۸۴/۲۹c
BC ₂	۷۳/۷۶d	۹/۲۳ab	۳۹/۴۶a	۴۲/۰۹a	۵۰/۳۲b	۲۲۵/۲۵a	۱۸۶/۰۴ab
F ₁	۸۵/۳۵a	۸/۹۴b	۳۲/۴۱a	۳۹/۸۹b	۵۲/۸۴a	۲۲۳/۱۲c	۱۸۵/۳۹b
F ₂	۸۰/۵۳c	۹/۳۳ab	۳۲/۷۷a	۴۰/۴۳ab	۴۸/۳۸c	۲۲۰/۷۱d	۱۸۳/۳۷d

در هر ستون میانگین هایی که دارای حرف مشترک هستند، بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال ۵٪ معنی دار نمی باشد

در این آزمایش تجزیه واریانس نسل ها انجام گرفت زیرا اشکالی در تفسیر تجزیه میانگین نسل ها وجود دارد و آن این است که پارامترهایی که اثرات ژن را مشخص می کنند در حقیقت اثرات متعادل^۱ همه مقررهای ژنی در حال تفرق می باشند. مفهوم آن این است که پارامتر افزایشی و یا پارامتر اثر متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن های افزایش دهنده صفت بین والدین می باشند در حالی که اثرات غالبیت، حاصل ضرب خالص جهت غالبیت^۲ در هر مقرر ژنی می باشند. متعاقباً برآورد های اثرات افزایشی بایستی کوچک باشند چون درجه بالایی از پراکندگی وجود دارد (تا این که گفته شود تنوع کمی وجود دارد). مشابهاً غالبیت می تواند کوچک باشد مشروط بر اینکه تشریک مساعی دو جهت^۳ وجود داشته باشد اما از طرفی دیگر واریانس های ژنتیکی بوسیله اثرات متعادل تحت تاثیر قرار نمی گیرند چون آنها مجموع مربعات اثرات هر مقرر ژنی بوده و بنابراین بصورت مجموع تنوع اثرات افزایشی و غالبیت بیان می شوند لذا تجزیه واریانس نسل ها همانند تجزیه میانگین نسل ها می تواند انجام گیرد و این اطلاعات تکمیلی را برای تفسیر ساختار ژنتیکی تولید نماید.

1- Balance effects

2- Direction of dominance

3- Ambidirectional contribution

جدول ۸: برآورد میانگین و اجزای ژنتیکی برای صفات اندازه گیری شده در تلاقی EM 79-4×1-BC-80628 در شرایط تنش خشکی پایان فصل جو

صفت	میانگین m	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اثر افزایشی [i]
ارتفاع بوته	70 ± 0.71**	-12/22 ± 0.76**	18/39 ± 1/43**	-
طول سنبله	8/33 ± 0.11**	-0.97 ± 0.1**	3/13 ± 0.54**	-
عملکرد دانه	28/64 ± 1/40**	-2/70 ± 1/19*	17/32 ± 0.37**	-
وزن هزار دانه	38/14 ± 0.40**	-2/64 ± 0.40**	7/96 ± 2/20**	-
شاخص برداشت	45/73 ± 1/15**	-1/17 ± 0.47**	5/63 ± 1/96**	5/04 ± 0.24**
تعداد روزتاسنبه دهی	175/87 ± 1/91**	-0.51 ± 0.21*	19/45 ± 4/70**	9/67 ± 1/90**
تعداد روزتارسیدگی فیزیولوژیک	212/66 ± 1/91**	-1/56 ± 0.19**	25/53 ± 4/64**	10/35 ± 1/90**

ادامه جدول ۸:

صفت	اثر افزایشی × غالبیت [ij]	اثر غالبیت × غالبیت [ii]	کای اسکوئر χ^2	درجه غالبیت [h/d]
ارتفاع بوته	4/40 ± 3/90**	-	5/85 ^{ns}	1/5
طول سنبله	-	-2/24 ± 0.59**	3/51 ^{ns}	0.74
عملکرد دانه	-	-13/51 ± 4/72**	5/24 ^{ns}	0.79
وزن هزار دانه	6/35 ± 2/45**	-6/89 ± 2/40**	1/04 ^{ns}	0.37
شاخص برداشت	-	-	3/20 ^{ns}	0.31
تعداد روزتاسنبه دهی	-	-9/91 ± 9/93**	3/14 ^{ns}	-1/09
تعداد روزتارسیدگی فیزیولوژیک	-	-15/41 ± 2/91**	2/58 ^{ns}	-0.14

ns، * و **: به ترتیب بیانگر عدم تفاوت معنی دار، تفاوت معنی دار در سطح آماری ۵ درصد و ۱ درصد می باشند،

(-): نشان می دهد که اثر مربوط وارد مدل نشده است

جدول ۹: برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی و تعداد ژن برای صفات مورد نظر در تلاقی EM 79-4 × 1-BC-80628 در شرایط تنش خشکی پایان فصل جو

صفت	متوسط تعداد ژن	وراثت پذیری خصوصی (h^2_n)	وراثت پذیری عمومی (h^2_b)
ارتفاع بوته	2/51	0.50	0.56
طول سنبله	1/46	0.29	0.48
عملکرد دانه	0.44	0.31	0.58
وزن هزار دانه	0.22	0.32	0.70
شاخص برداشت	0.10	0.45	0.62
تعداد روز تا سنبله دهی	0.02	0.62	0.77
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	0.21	0.44	0.70

جدول ۱۰: اجزای تنوع برای صفات مختلف در تلاقی EM 79-4 × 1-BC-80628 در شرایط تنش خشکی پایان فصل جو

صفت	متوسط غالبیت $(H/D)^{1/2}$	انحراف غالبیت $F / (D \times H)^{1/2}$	واریانس افزایشی (D)	واریانس غالبیت (H)	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F)	واریانس محیطی (EW)
ارتفاع بوته	۰/۳۷	۰/۲۵	۹۶/۰۲	۱۳/۵۳	۹/۱۲	۴۵/۶۵
طول سنبله	۰/۹۶	-۰/۰۴	۰/۷۵	۰/۷۱	-۰/۰۳	۰/۷۵
عملکرد دانه	۱/۵۵	-۰/۰۲	۵۶/۵۲	۱۳۶/۶۷	-۱/۹۴	۳۵/۱۱
وزن هزار دانه	۱/۴۳	-۰/۰۴	۱۷/۷۷	۳۶/۸۰	-۱/۱۹	۹/۶۱
شاخص برداشت	۰/۷۷	۰/۰۵	۱۶/۰۱	۹/۶۴	۰/۷۰	۷/۳۵
تعداد روز تا سنبله دهی	۰/۶۱	-۰/۰۱	۱۰/۲۵	۳/۸۷	-۰/۰۹	۲/۰۶
تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	۱/۰۴	-۰/۰۲	۸/۰۱	۸/۸۱	-۰/۲۱	۲/۹۲

محیط آبیاری معمول

با استفاده از برآزش انواع مدل ها و انتخاب بهترین مدل ژنتیکی میانگین برآورد گردیدند. برای کلیه صفات مورد بررسی به غیر از طول سنبله، شاخص برداشت، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک مدل افزایشی-غالبیت به دلیل اهمیت آثار اپیستاتیک مدل مناسبی تشخیص داده نشد، بنابراین می توان فرض کرد نه تنها ژن های بیشتری این صفات را کنترل می کنند، بلکه در نتیجه افزایش تعداد ژن های کنترل کننده صفت تعداد عواملی که با هم اثر متقابل دارند افزایش می یابد. در مورد صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک با توجه به بزرگتر بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد همچنین در مورد صفات عملکرد دانه، تعداد روز تا سنبله دهی با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل های بعدی مؤثر می باشد. علامت مخالف d و i در مورد صفات وزن هزار دانه، تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک ماهیت متضاد اثر متقابل را نشان می دهد. وجود اپیستازی دوگانه در توارث صفاتی که اجزاء h و l برای آنها معنی دار و دارای علامت مخالف یکدیگر می باشند شامل ارتفاع بوته، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد روز تا سنبله دهی حاکی از پیچیدگی توارث این صفات و عدم امکان استفاده از این اثرات در بهبود صفات مذکور می باشد. برای صفات ارتفاع بوته، عملکرد دانه، وزن هزار دانه تفکیک متجاوز در F₂ در جهت والد برتر و برای تعداد روز تا سنبله دهی تفکیک متجاوز در F₂ در جهت والد کمتر و در مورد بقیه صفات تفکیک متجاوز در F₂ مشاهده نگردید (جدول ۲).

محیط تنش خشکی پایان فصل

در این محیط نیز با استفاده از برآزش انواع مدل ها و انتخاب بهترین مدل ژنتیکی میانگین برآورد گردیدند. برای کلیه صفات مدل افزایشی - غالبیت به دلیل اهمیت آثار اپیستاتیک مدل مناسبی تشخیص

داده نشد. بنابراین می توان فرض نمود نه تنها ژن های بیشتری این صفات را کنترل می کنند، بلکه در نتیجه افزایش تعداد ژن های کنترل کننده صفت تعداد عواملی که با هم اثر متقابل دارند افزایش می یابد. در مورد صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی با توجه به بزرگتر بودن بودن واریانس افزایشی [D] نسبت به واریانس غالبیت [H] گزینش در نسل های اولیه مؤثر می باشد، همچنین در مورد صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک دهی با توجه به بزرگتر بودن واریانس غالبیت [H] نسبت به واریانس افزایشی [D] اصلاح از طریق تولید هیبرید و گزینش در نسل های بعدی مؤثر می باشد. علامت مخالف d و i در مورد صفات شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل می باشد. وجود اپیستازی دوگانه در توارث صفاتی که اجزاء h و l برای آنها معنی دار می باشد با علامت مخالف شامل طول سنبله، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک حاکی از پیچیدگی توارث این صفات و عدم امکان استفاده از اثرات این صفات در بهبود صفات مذکور می باشد. همچنین برای صفات شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی تفکیک متجاوز F_2 به طرف والد کمتر و در مورد سایر صفات تفکیک متجاوز در F_2 مشاهده نگردید (جدول ۷).

مقایسه محیط آبیاری معمولی و تنش خشکی پایان فصل

در شرایط آبیاری معمولی برای صفات طول سنبله، شاخص برداشت، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک اثرات اپیستازی مشاهده نمی گردد ولی در شرایط تنش برای کلیه صفات اثرات اپیستازی مشاهده می گردد. با مقایسه واکنش ژن ها در دو محیط برای صفات مختلف مشخص می گردد که در محیط آبیاری معمولی برای صفت طول سنبله مدل ۳ پارامتری $m-d-h$ و شاخص برداشت مدل ۲ پارامتری $m-d$ برازش داده شده است ولی در شرایط تنش برای طول سنبله مدل ۴ پارامتری $m-d-h-l$ و در مورد شاخص برداشت مدل ۴ پارامتری $m-d-h-i$ برازش داده شده است.

در مورد صفات طول سنبله، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک سهم اثرات غلبه نسبت به افزایشی در شرایط تنش خشکی نسبت به آبیاری معمولی بیشتر می باشد ولی در مورد ارتفاع بوته این سهم در دو شرایط تقریباً یکسان بوده و در صفت تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک این سهم در شرایط تنش نسبت به افزایشی بیشتر می باشد. به نظر می رسد ارتفاع بوته کمتر تحت تاثیر تنش خشکی پایان فصل قرار گرفته است ولی سایر صفات تحت تاثیر این تنش قرار گرفته که موجب به متفاوت بودن واکنش ژن ها شده است.

اپیستازی حاکم بر صفات در دو محیط تنش و بدون تنش از نوع دوگانه^۱ بوده و برای هیچ یک از صفات اپیستازی تکمیلی^۲ مشاهده نشد، این اپیستازی در مواقعی که اجزای غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت \times غالبیت [h] دارای علامت های یکسان می باشند وجود دارد. این نوع اثر متقابل در گزینش گیاهان مطلوب مشکلی ایجاد نمی کند. همچنین نوع اپیستازی در دو محیط برای اکثر صفات یکسان نمی باشد. بزرگتر بودن مقادیر [d] در مقایسه با [h] که برای صفت طول سنبله در شرایط آبیاری معمولی مشاهده می شود (جدول ۳) همبستگی ژن ها^۳ را بیان می کند. به عبارت دیگر ژن های افزایش دهنده صفت در یک والد و ژن های کاهش دهنده در والد دیگر جمع شده اند. علامت پارامتر های [d] و [j] بستگی به این دارد که کدام والد p_1 یا p_2 باشد و بنابراین علامت [j] در اکثر حالات تغییر می کند ولی علامت دیگر پارامتر ها بدون تغییر باقی می ماند. وجود این تفاوت ها در مجموع تاثیر محیط بر نوع واکنش ژنها را به اثبات می رساند، با توجه به این موضوع و استراتژی سوم اصلاح در شرایط تنش که می گوید عملکرد در شرایط معمولی Y_p به مقدار زیاد مستقل از عملکرد در شرایط تنش Y_s در گیاه جو می باشد (۷) بنابراین اصلاح برای هر محیط بایستی در شرایط ویژه همان محیط انجام گیرد تا راندمان کار افزایش یابد.

منابع

- ۱- باقی زاده، ا. ۱۳۸۲. بررسی صفات مرتبط با عملکرد در جو از طریق تجزیه به میانگین نسل ها و نشانگر های مولکولی. پایان نامه دکتری اصلاح نباتات دانشگاه تهران.
- ۲- رضایی، ع. و منزوی کرباسی راوری، ب. ۱۳۷۲. بررسی کنترل ژنتیکی شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک در ۸ واریته گندم پائیزه به روش تجزیه و تحلیل های دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران، شماره (۱) ۲۴ ص ۱۷-۷.
- ۳- قنادها، م. ر. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث طول دوره کمون چهار رقم گندم نسبت به زنگ زرد. مجله علوم زراعی ایران. جلد شماره ۱. ص ۷۱-۵۳.
- 4- Chowdhry, M. A., Rasool, I., khaliq, I., Mahmood, T. and Gilani, M. M. 1999. Genetics of some biometric traits in spring wheat under normal and drought environment. *Rachis Newsletter*. 18(1): 34-39.
- 5- Eshghi, R. and Akhundova, E. 2010. Inheritance of some important agronomic traits in hulless barley. *International Journal of Agriculture & Biology*, Vol.12, No.1, 2010.
- 6- Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3rd ed. Longman press, London.
- 7- Finlay, K. W. and Wilkinson, G. N. 1963. The analysis of adaptation in plant breeding program. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742-754.
- 8- Gardner, C. O. 1963. Estimates of genetic Parameters in Cross fertilizing plant and their implication in plant breeding. PP. 225-252. In: Hanson, Wid., and Robinson, H. F. (eds.) *Statistical Genetic and plant Breeding*, Nat. Acids. Washington. 465 PP.
- 9- Hallauer, A. R. and Miranda, J. B. 1982. Quantitative genetic in maize breeding. The Iowa State univ. Press. Ames, Iowa.
- 10- Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*. 12(3): 371-390.
- 11- Khalifa, M. A. 1982. The inheritance of harvest index in barley. *Barley Genetics Newsletter*, vol. 9. II. Reserchnotes PP: 52-54.

1- Duplicate epistasis

2- Complementary epistasis

3- Gene association

- 12-**kularia , R. K. and Sharma, A.K. 2005.** Generation mean analysis for yield and its component traits in barley (*Hordeum Vulgare l.*). Indian journal of Genetics and plant Breeding. 2005. Vole. 65, no. 2, pp:129-130, 8 refs.
- 13-**Lande, R. 1981.** The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. Genetics 95: 541-553.
- 14- **Mather, k. 1949.** Biometrical Genetics. Mathen.London.364 PP.
- 15- **Mather, K. and Jinks, T. L. 1982.** Biometrical Genetics. 3rd ed chapman & Hall. London.396PP.
- 16- **Miller, D. A. and Pikett, R.C. 1954.** Inheritance of parent male fertility in Sorghum vulgar pers. Crop Sci.14:1-40.
- 17-**Mulitze, D. k. and Baker, R. J. 1985.** Evaluation of biometrical methods for estimation the number of genes 1-effect of sample size. theor. Appl. Genet -69: 553-558.
- 18-**Prakash, V., Saini, D. D. and Singh, R.V.. 2004.** Estimation of gene effects for grain yield and its components in barley (*Hordeum Vulgare L.*). Indian Journal of Genetics and plant Breeding, 2004, vol. 64, no.1, pp.69-70, 5 refs.
- 19-**Prakash, V., Singh. R. V. and Saini, D. D. 2005.** Gene action for grain yield and its related traits in barley (*Hordeurn Vulgare L.*)Crop Improvement, 2005, Vol.32, No.1, PP:40-43,7refs.
- 20-**Redhu, A. S., Singh, R. K. and Luthara O. P. 1986.**Genetic analysis of grain yield and its Components in some leaf rust resistance genotypes of wheat.Haryana Agric.uni.J.Res.16(3):228-232.
- 21-**Richards, R. A. 1996.** Defining Selection Criteria to improve yield under drought. Plant Growth Regulation.20:157-166.
- 22- **Stuber, C. W., Moll, R. H. 1974.** Epistasis in maize (*zea mays L.*) Crosses among lines Selected for superior inter variety single Cross Performances. Crop Sci.14:314-317.
- 23-**Yadava, B., Tyagi, C. and Singh, D. 1998.** Genetics of transgressive segregation for yield and yield components in wheat. Annals of Applied Biology 133(2):227-235.
- 24-**Yadava, R., Maherchandani, N., Singh, M. and Singh, R. 1995.** Comparison of the observed and predicted frequencies of transgressive segregates for yield and related traits in two bread wheat populations. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 55(3): 266-272.