

وراثت پذیری صفات زراعی در نتاج حاصل از تلاقی دو ژنوتیپ جو متحمل و حساس به خشکی در شرایط تنش خشکی انتهای فصل

Heritability of agronomic traits in the progenies of a cross between two drought tolerant and susceptible barley genotypes in terminal drought stress conditions

شهرام نخجوان^۱، محمدرضا بی همتا^۲، فرخ درویش^۳، بهزاد سرخی^۴ و مهدی زهراوی^۵

چکیده

نخجوان، ش.، م. ر. بی همتا، ف. درویش، ب. سرخی و م. زهراوی. ۱۳۹۱. وراثت پذیری صفات زراعی در نتاج حاصل از تلاقی دو ژنوتیپ جو متحمل و حساس به خشکی در شرایط تنش خشکی انتهای فصل. مجله علوم زراعی ایران. ۱۴(۲): ۱۵۴-۱۳۶.

به منظور بررسی وراثت پذیری و نحوه عمل ژن برای برخی از صفات کمی مهم جو در دو تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل، تلاقی بین دو ژنوتیپ حساس (EC 84-12) و متحمل به خشکی (1-BC-80455) صورت گرفت. والدین به همراه گیاهان نسل‌های F₁، F₂، BC₁ و BC₂ در مزرعه و تحت دو تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار ارزیابی شدند. آزمایش طی سالهای ۸۵-۸۶ و ۸۵-۸۶ در مزرعه به نژادی غلات مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج اجرا شد. در تیمار آبیاری کامل، آب مورد نیاز گیاه تا انتهای فصل رشد تامین شد، و در تیمار تنش خشکی، آبیاری در مرحله گلدهی قطع گردید. صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، طول ریشک، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک اندازه گیری و یادداشت برداری شدند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس در هر دو محیط نشان داد که میانگین مربعات نسل‌ها برای تمامی صفات معنی دار بوده است، بنابراین تجزیه میانگین نسل‌ها برای کلیه صفات انجام گرفت. در هر دو تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل، در توارث کلیه صفات به جز شاخص برداشت در تیمار آبیاری کامل، اثر افزایشی، غالبیت و اپیستازی نقش داشتند. مقایسه نحوه عمل ژن در دو محیط آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل، حاکی از سهم بیشتر اثر ژن‌های غلبه نسبت به اثر ژن‌های افزایشی در خصوص صفات عملکرد دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و کاهش سهم اثر ژن‌های غلبه نسبت به اثر افزایشی در صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، طول ریشک در تیمار تنش نسبت به شرایط آبیاری کامل می‌باشد. بطور کلی به نظر می‌رسد که در مورد صفاتی که سهم اثر افزایشی ژن‌ها بیشتر است، گزینش در نسل‌های اولیه مؤثر می‌باشد، ولی در مورد صفاتی که سهم اثر غلبه ژن‌ها بیشتر است، گزینش بایستی تا نسل‌های دیرتر یعنی تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی به تأخیر بیافتد. دامنه وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات ذکر شده در تیمار آبیاری کامل به ترتیب بین ۰/۴۳ تا ۰/۶۹ و ۰/۳۱ تا ۰/۴۳ و در تیمار تنش خشکی انتهای فصل به ترتیب بین ۰/۴۱ تا ۰/۸۱ و ۰/۲۶ تا ۰/۴۵ متغیر بود. حداکثر تعداد ژن برای صفات مذکور در تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل به ترتیب از ۱/۵۱ تا ۴/۳۲ ژن برآورد شد.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، تعداد ژن، تنش خشکی انتهای فصل، جو، عمل ژن و وراثت پذیری.

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۱۱/۶ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۶/۲۳

۱- دانش آموخته دکتری اصلاح نباتات دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده)
(پست الکترونیک: shahram_nakhjavan@yahoo.com)

۲- استاد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

۳- استاد دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران

۴ و ۵- استادیار مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر

مقدمه

اساس تحقیقات به نژادی گیاهان زراعی بر پایه تنوع ژنتیکی وسیع استوار است، در واقع بدون دسترسی به چنین تنوعی به نژادگر شانس موفقیت چندانی برای تولید و ارائه ارقام اصلاح شده جدید نخواهد داشت (Abdmishani and Shahnejat-Bushehri, 1997). انتخاب والدین مناسب جهت تولید ارقام متحمل به خشکی که دارای ترکیبی از خواص مطلوب والدین باشند، همیشه یکی از ابزارهای اساسی مورد استفاده متخصصین اصلاح نباتات بوده است (Sarmad Nia and Koochaki, 1995). انتخاب والدین بر اساس عملکرد ژنوتیپ‌ها در هر دو محیط تنش و بدون تنش، باعث انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در محیط تنش می‌شود، زیرا آلل‌های مطلوب تحت محیط بدون تنش خشکی انتخاب شده و پاسخ به انتخاب در محیط بدون تنش، به دلیل وراثت پذیری بالاتر عملکرد، حداکثر است (Richard, 1996). بررسی صفات مختلف در شرایط محیطی متفاوت نشان داده است که با تغییر محیط زیست، گاه نحوه عمل ژن‌ها و در نتیجه برآورد پارامترهای ژنتیکی و حتی ترکیب پذیری ارقام و تلاقی‌ها تغییر می‌کند (Redhu et al., 1986; Chowdhry et al., 1999). مدل‌های آماری متعددی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی مختلف با استفاده از میانگین نسل‌ها (Hayman, 1958; Mather and Jinks, 1982) و واریانس جمعیت (Hallauer and Miranda, 1982; Stuber and Moll, 1974) ارائه شده است. در تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها برای برآورد پارامترهای ژنتیکی پس از انجام تلاقی بین لاین‌های خالص و بدست آوردن بذر نسل‌های F_1 ، F_2 و دیگر نسل‌ها با توجه به روابط ژنتیکی موجود بین گیاهان و در درون و بین نسل‌ها به تجزیه و تحلیل میانگین‌ها پرداخته می‌شود (Mather and Jinks, 1982; Gardner, 1963). در این روش اثر افزایشی، غالبیت و اپیستازی ژن‌ها و درجه

غالبیت در هر فامیل بر مبنای میانگین‌ها برآورد می‌گردد، همچنین قابلیت توارث صفات با استفاده از واریانس درون نسل‌های مختلف و ارتباط بین آنها محاسبه می‌شود (Hallauer and Miranda, 1982; Miller and Pikett, 1954). این نوع تجزیه ژنتیکی با وجود مزایایی که دارد دارای محدودیت‌هایی نیز می‌باشد. تجزیه میانگین نسل‌ها را می‌توان با تعداد متفاوتی نسل اجرا کرد (Anderson and Kempthorns, 1971). باقی‌زاده (Baghizadeh, 2003) به منظور شناخت نحوه وراثت و برآورد تعداد ژن‌های کنترل کننده برخی صفات مهم زراعی و مرتبط با عملکرد دانه در جو تلاقی‌هایی بین $Afzal \times Cwb$ و $Afzal \times Radical$ انجام داد. نتایج نشان داد که واریانس غالبیت نقش عمده‌ای در وراثت صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد پنجه، وزن هزار دانه، تعداد سنبله، تعداد سنبله‌چه، عملکرد بیولوژیکی بوته و عملکرد دانه در بوته دارد. میانگین وراثت پذیری عمومی برای صفات مورد بررسی بین $0/54$ تا $0/9$ و وراثت پذیری خصوصی بین $0/12$ تا $0/52$ متغیر بود. پراکاش و همکاران (Prakash et al., 2004) اثر ژن کنترل کننده عملکرد و اجزای آن شامل تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، مساحت برگ پرچم، تعداد پنجه در بوته و تعداد دانه در سنبله را با استفاده از نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 و BC_1 و BC_2 در سه تلاقی جو بررسی نمودند. آزمون مقیاس، وجود اپیستازی را برای تمام صفات در سه تلاقی نشان داد. تجزیه میانگین نسل‌ها مشخص نمود که اثر افزایشی و غالبیت برای تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، مساحت برگ پرچم و تعداد دانه در سنبله نقش دارند.

پراکاش و همکاران (Prakash et al., 2005) با استفاده از شش نسل P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 در دو تلاقی جو ($RD2407 \times RD2433$ و $BL_2 \times RD2433$) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، صفات تعداد روز تا

برای صفات تعداد دانه در سنبله و شاخص برداشت در هر دو تلاقی از نوع غالبیت کامل تا فوق غالبیت بود. اگرچه برای عملکرد دانه در تلاقی اول اثرات غیر افزایشی سهم بیشتری داشت، در تلاقی دوم نقش اثرات افزایشی مهم تر ارزیابی شد.

هدف این تحقیق بررسی نحوه عمل ژن، وراثت پذیری و تعیین تعداد ژن های کنترل کننده صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، طول ریشک، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در دو تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل در تلاقی بین دو ژنوتیپ جو EC 84-12×1-BC-80455 با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها بوده است.

مواد و روش ها

در این آزمایش ابتدا تلاقی بین دو ژنوتیپ EC 84-12×1-BC-80455 در مزرعه به نژادی غلات مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج در سال ۸۵-۱۳۸۴ انجام گرفت که والد اول (EC 84-12) از نظر عملکرد و اجزای آن برتر ولی حساس به خشکی و والد دوم (1-BC-80455) از نظر عملکرد و اجزای آن در حد پائین تری نسبت به والد اول بوده، ولی متحمل به خشکی می باشد. متحمل و حساس بودن این دو ژنوتیپ به همراه تعداد دیگری از ژنوتیپ های جو و با استفاده از شاخص های STI و GMP (Fernandez, 1992) در مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج مورد بررسی و تأیید قرار گرفته است (Nakhjavan, 2008). سپس نسل های F_1 ، F_2 و BC_1 و BC_2 تولید شدند. جمعیت های حاصل به همراه والدین در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با سه تکرار در دو آزمایش جداگانه تحت دو تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل مورد ارزیابی قرار گرفتند. در تیمار بدون تنش، آبیاری با توجه به نیاز گیاه تا انتهای فصل رشد ادامه داشت و در تیمار تنش خشکی انتهای فصل،

سنبله دهی، طول ریشک، تعداد سنبله در سنبله، طول دوره پر شدن دانه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته را مطالعه کردند. در هر دو تلاقی برای کلیه صفات ایستازی دیده شد. ارزیابی مدل شش پارامتری مشخص نمود که از بین اثرهای اصلی، اثر غالبیت (h) اهمیت بیشتری از اثر افزایشی (d) در مورد کلیه صفات مورد بررسی دارد. بین اثرهای ایستازی نیز ایستازی افزایشی × افزایشی (i) اهمیت بیشتری از ایستازی افزایشی × غالبیت (j) و ایستازی غالبیت × غالبیت (l) داشت.

کولاریا و شارما (Kularia and Sharma, 2005) وراثت صفات تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی، مساحت برگ پرچم، ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد پنجه بارور در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک بوته، شاخص برداشت، عملکرد دانه در بوته را در سه تلاقی جو با استفاده از تجزیه میانگین نسل ها مطالعه نمودند. در مورد صفات تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، عملکرد بیولوژیک بوته، شاخص برداشت، عملکرد دانه در بوته دو اثر ژنی افزایشی و غالبیت معنی دار بود. در ضمن جزء غالبیت اهمیت بیشتری نسبت به جزء افزایشی در رابطه با صفات تعداد روز تا سنبله دهی، تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، تعداد پنجه بارور در بوته، عملکرد بیولوژیک بوته، شاخص برداشت، عملکرد دانه در بوته دارا بود.

عشقی و آخوندوا (Eshghi and Akhundova, 2010) 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 از طریق تجزیه میانگین نسل ها در تلاقی بین دو ژنوتیپ جوی بدون پوشینه انجام دادند، میانگین درجه غالبیت در هر دو تلاقی نشان داد که صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه و تعداد روز تا رسیدگی توسط اثر غالبیت نسبی ژن ها کنترل می گردد، در حالی که عمل ژن

ضرایب اجزای ژنتیکی بر اساس روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) محاسبه شدند. برآوردهای شش پارامتری و کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی به دست آمد. در این آزمایش هر شش نسل بامدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری امتحان شدند تا مشاهده شود که کدام مدل به عنوان بهترین مدل می تواند میانگین را توجیه نماید. برآزش تمام مدل ها با استفاده از آزمون نیکویی برآزش بر مبنای توزیع کای اسکوتر با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی ارزیابی شد که به آن ها آزمون مقیاس وزنی گویند (Mather, 1949). عکس و ضرب کردن ماتریس های مربوطه با استفاده از نرم افزار آماری MINITAB انجام گرفت. اجزای واریانس برای شش نسل به قرار زیر محاسبه شد (Mather and Jinks, 1982).

$$E_w = \frac{1}{4}(V_R + V_{P_2} + 2VF_1) \quad (2)$$

$$D = 4VF_2 - 2(VB_{C_1} + VB_{C_2} - E_w) \quad (3)$$

$$H = 4(VB_{C_1} + VB_{C_2} - V_{F_2} - E_w) \quad (4)$$

$$F = VB_{C_1} - VB_{C_2} \quad (5)$$

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

$$h^2_{b.s} = \frac{(V_{F_2} - E_w)}{V_{F_2}} \quad (6) \quad (\text{وراثت پذیری عمومی})$$

در این رابطه E_w اثر محیط بوده که از روش های مختلف بدست می آید.

$$1: \frac{(V_{P_1} + V_{P_2})}{2}$$

$$2: (V_{P_1} \times V_{P_2})^{1/2}$$

$$3: V_{F_1}$$

$$4: \frac{(V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1})}{3}$$

$$5: \frac{(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1})}{4}$$

آبیاری تا مرحله گلدهی انجام گرفت. مقدار آب مورد استفاده در تیمار آبیاری کامل ۷۷۰۰ متر مکعب در هکتار و در تیمار تنش خشکی ۵۳۹۰ متر مکعب در هکتار از طریق برآورد نیاز آبی گیاه و تشتک تبخیر محاسبه و اجرا شد (Doorenbos and Oruitt, 1977).

بذور والدین و نسل F_1 در کرت هایی با طول ردیف دو متر و فاصله بین ردیف ۶۵ سانتی متر و فاصله بوته ۱۰ سانتی متر کشت شدند. در هر کرت از ۳۰ بوته جهت اندازه گیری صفات و یادداشت برداری استفاده گردید. بذور نسل های BC_1 ، BC_2 در هر کرت دو ردیف به طول دو متر کشت و از ۴۵ بوته جهت اندازه گیری صفات و یادداشت برداری استفاده گردید. بذور نسل F_2 در پنج ردیف به طول دو متر کشت و از هر کرت ۹۰ بوته جهت اندازه گیری و جمع آوری داده های صفات استفاده گردید. کلیه مراقبت های زراعی لازم شامل مبارزه با علف های هرز، آفات و کود دهی در طول فصل انجام گرفت. صفات مورد ارزیابی شامل ارتفاع بوته، طول سنبله، طول ریشک، عملکرد دانه، وزن هزار دانه، شاخص برداشت، تعداد روز تا سنبله دهی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک بود که برای هر بوته به طور مجزا اندازه گیری و یادداشت برداری شد. پس از بدست آوردن اطلاعات مربوطه ابتدا نسل های موجود برای صفات مختلف مورد تجزیه واریانس وزنی قرار گرفت و با مشاهده معنی دار بودن تفاوت در بین نسل ها، تجزیه میانگین نسل ها برای صفات ذکر شده انجام گرفت. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل ها به صورت رابطه زیر بود:

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

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

حاکمی از غالبیت نسبی در جهت کاهش ارتفاع بوته در این تلاقی می‌باشد، از طرف دیگر علامت مخالف اثر غالبیت [h] و اپیستازی غالبیت × غالبیت [I] نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می‌باشد که این نوع اپیستازی در گزینش گیاهان مطلوب از نظر این صفت مشکل ایجاد می‌کند و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی بایستی به تاخیر افتد. معنی دار شدن اثر متقابل افزایشی × غالبیت [j] نشان دهنده عدم قابلیت تثبیت این نوع اپیستازی در طول دوره گزینش گیاه می‌باشد. منفی بودن پارامتر F بیانگر آن است که ژن‌های مسئول کنترل صفت در جهت کاهش ارتفاع بوته برتری دارند (جدول ۵). با توجه به اینکه پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ کوچکتر از یک می‌باشد (جدول ۵)، بنابراین ژن‌های مسئول کنترل این صفت از نظر بزرگی و علامت در مکان‌های گوناگون ژنی متفاوت می‌باشند که در این حالت پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ بیانگر متوسط غالبیت می‌باشد که برای این صفت رابطه فوق غالبیت وجود دارد، این نتیجه با نتایج بدست آمده توسط سایر محققان مطابقت دارد (Baghizadeh, 2003; Prakash et al., 2004; Prakash et al., 2005; Kularia and Sharma, 2005) ولی با نتایج برخی دیگر از محققان (Eshghi and Akhundova 2010) که در آزمایش خود رابطه غالبیت نسبی را برای این صفت گزارش نمودند، مغایرت دارد. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت در تیمار آبیاری کامل به ترتیب ۰/۶۹ و ۰/۳۵ و در تیمار تنش خشکی به ترتیب ۰/۴۵ و ۰/۲۶ بود (جدول ۴). تفاوت زیاد میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی نشان دهنده سهم بیشتر واریانس غالبیت می‌باشد.

طول سنبله

پس از برآزش مدل شش پارامتری در دو تیمار، کلیه اجزای به جز z و l معنی‌دار شدند (جدول ۲ و ۳). از بین مدل‌هایی که کای اسکوئر آن معنی‌دار نبود، مدل چهار پارامتری m-d-h-i به عنوان بهترین مدل

$$h_{ns}^2 = [2V_{F_2} - (V_{BQ} + V_{BG})] / V_{F_2} \quad (7)$$

به منظور برآورد تعداد ژن (فاکتورهای) مؤثر برای صفات مورد مطالعه از رابطه‌های متفاوت روش لحظه‌ای لاند (Lande, 1981) بشرح زیر استفاده شد:

$$1: n = (\mu_{p_2} - \mu_{p_1})^2 / [8(\delta_{F_2}^2 - \delta_{F_1}^2)]$$

$$2: n = (\mu_{p_2} - \mu_{p_1})^2 / [8(\delta_{F_2}^2 - (0/5\delta_{F_1}^2 + 0/25\delta_{p_1}^2 + 0/25\delta_{p_2}^2))]]$$

$$3: n = (\mu_{p_2} - \mu_{p_1})^2 / [8(\delta_{BC_1}^2 + \delta_{BC_2}^2)]$$

$$4: n = (\mu_{p_2} - \mu_{p_1})^2 / [8(\delta_{BC_1}^2 + \delta_{BC_2}^2) - (\delta_{F_1}^2 + 0/5\delta_{p_1}^2 + 0/5\delta_{p_2}^2)]$$

$$5: n = (\mu_{F_2} - \mu_{p_1})^2 / [4(\delta_{BC_1}^2 - 0/5(\delta_{F_1}^2 + \delta_{p_1}^2))]]$$

$$6: n = (\mu_{p_2} - \mu_{p_1})^2 / [4(\delta_{BC_2}^2 - 0/5(\delta_{F_1}^2 + \delta_{p_2}^2))]]$$

نتایج

نتایج تجزیه واریانس

نتایج تجزیه واریانس وزنی نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال یک و پنج درصد در هر دو محیط آبیاری کامل و تنش خشکی انتهایی فصل وجود داشت (جدول ۱)، بنابراین تجزیه میانگین نسل‌ها برای داده‌های بدست آمده امکان‌پذیر می‌باشد. وجود تفاوت معنی‌دار بین تیمارها حاکمی از وجود تنوع ژنتیکی در مواد مورد بررسی از نظر صفات مورد مطالعه می‌باشد. مقادیر انحراف غالبیت بین ۰/۴۳- تا ۰/۲۸- در تیمار آبیاری کامل و ۰/۴۷- تا ۰/۳۵- در تیمار تنش خشکی برای کلیه صفات بدست آمد (جدول ۵). متوسط تعداد ژن برای صفات مورد بررسی بین ۰/۰۷ تا ۱/۵۱ و ۰/۰۷ تا ۴/۳۲ به ترتیب در محیط آبیاری کامل و تنش متغیر بود (جدول ۴). میانگین و اجزای ژنتیکی برای صفات اندازه‌گیری شده به شرح زیر می‌باشند:

ارتفاع بوته

برای این صفت در هر دو محیط مدل ۶ پارامتری برازش داده شد (جدول ۲ و ۳). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه گانه، لینکاژ، و یا هر دو مورد وجود دارد، معنی‌دار شدن m وجود ژن‌های مشترک بین دو والد را نشان می‌دهد. منفی بودن اثر غالبیت [h]

برگزیده شد. در این مدل اجزای m و d و h در هر دو تیمار در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد، ولی جزء i در تیمار آبیاری کامل در سطح احتمال پنج درصد و در تیمار تنش در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد. علامت مثبت پارامتر غالبیت $[h]$ حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش طول سنبله در این تلاقی بوده، علامت مخالف اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ و اثر افزایشی $[d]$ نشان دهنده ماهیت متضاد (Oppositional nature) اثر متقابل برای این صفت می باشد و ژن های افزایشی در والدین در جهت مخالف هم عمل می کنند، منفی بودن پارامتر F (جدول ۵) نشان می دهد که ژن های مسئول طول سنبله در جهت کاهش طول سنبله در این تلاقی برتری داشتند. با توجه به کوچک تر از یک بودن پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ (جدول ۵)، ژن های مسئول کنترل صفت از نظر بزرگی و علامت در مکان های ژنی گوناگون متفاوت می باشند که در این حالت پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می دهد. برای این صفت در تیمار آبیاری کامل رابطه فوق غالبیت و در تیمار تنش رابطه غالبیت نسبی دیده شد (جدول ۵). نتایج بدست آمده در تیمار آبیاری کامل با نتایج بدست آمده توسط سایر محققان (Kularia and Sharma, 2005; Baghizadeh, 2003) مطابقت داشته ولی در تیمار تنش با نتایج این محققان مغایرت دارد. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب $0/60$ و $0/31$ و در تیمار تنش به ترتیب $0/53$ و $0/38$ بدست آمد (جدول ۴). مقدار متوسط وراثت پذیری خصوصی در هر دو تیمار حاکی از بازده ژنتیکی متوسط گزینش به منظور بهبود صفت در نسل های اولیه اصلاحی می باشد.

طول ریشک

در تیمار آبیاری کامل پس از برآزش مدل شش پارامتری جزء m معنی دار شد (جدول ۲)، در بین مدل هایی که کای اسکوتر آنها معنی دار نشد، مدل چهار پارامتری $m-d-h-i$ به عنوان بهترین مدل انتخاب

شد. در این مدل اجزای m و h در سطح احتمال یک درصد و d و i در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شدند. ولی در محیط تنش، مدل چهار پارامتری $m-d-h-i$ به عنوان بهترین مدل برگزیده شد (جدول ۳). در این مدل اجزای m و d و h در سطح احتمال یک درصد و جزء z در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شد. مثبت بودن اثر غالبیت $[h]$ در هر دو محیط حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش طول ریشک می باشد، علامت مخالف اثر افزایشی $[d]$ و اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ در تیمار آبیاری کامل نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می باشد و اثر افزایشی ژن ها در دو والد در خلاف جهت هم عمل می کند. همچنین معنی دار شدن اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت $[z]$ در تیمار تنش خشکی نشان دهنده عدم قابلیت تثبیت این نوع اپیستازی در طول دوره گزینش می باشد. مثبت بودن پارامتر F (جدول ۵) در دو محیط بیانگر آن است که ژن های مسئول طول ریشک در جهت افزایش طول ریشک در این تلاقی برتری دارند. همچنین با توجه به کوچکتر از یک بودن پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می دهد (جدول ۵). برای این صفت در تیمار آبیاری کامل رابطه فوق غالبیت دیده می شود که این موضوع با گزارش پراکاش و همکاران (Prakash et al., 2005) مطابقت دارد، ولی برای این صفت در تیمار تنش رابطه غالبیت نسبی دیده شد. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب $0/61$ و $0/34$ و در تیمار تنش خشکی به ترتیب $0/55$ و $0/45$ بدست آمد (جدول ۴). با توجه به متوسط بودن وراثت پذیری خصوصی که حاکی از بازده ژنتیکی متوسط در گزینش می باشد، به نظر می رسد به منظور بهبود این صفت، گزینش در نسل های اولیه اصلاحی مؤثر باشد.

عملکرد دانه

در تیمار آبیاری کامل پس از برآزش مدل ۶

مطابقست دارد، ولی محققان دیگری (Baghizadeh, 2003 ; Islam and Darrah, 2005) رابطه فوق غالبیت برای عملکرد دانه گزارش نمودند، ولی در تیمار تنش خشکی، در این صفت رابطه فوق غالبیت دیده شد (جدول ۵). میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت در تیمار آبیاری کامل به ترتیب ۰/۴۹ و ۰/۳۷ (جدول ۴) و در تیمار تنش خشکی به ترتیب ۰/۸۱ و ۰/۳۷ بدست آمد (جدول ۴).

وزن هزار دانه

در تیمار آبیاری کامل، برای این صفت مدل شش پارامتری برازش داده شد (جدول ۱)، بنابراین می توان نتیجه گرفت که اثر متقابل سه گانه، لینکاژ، و یا هر دو مورد وجود دارند. در تیمار تنش خشکی پس از برازش مدل شش پارامتری کلیه اجزای به جز z معنی دار گردید (جدول ۲). در بین مدل هایی که دارای کای اسکوئر غیر معنی دار بودند، مدل پنج پارامتری $m-d-h-i-l$ به عنوان بهترین مدل انتخاب شد که در این مدل اجزای m, i, h و l در سطح احتمال یک درصد و جزء d در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شدند. مثبت بودن علامت اثر غالبیت $[h]$ در هر دو تیمار حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش وزن هزار دانه در این تلاقی می باشد، همچنین علامت مخالف اثر افزایشی $[d]$ و اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ در تیمار تنش نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می باشد. علامت مخالف اثر غالبیت $[h]$ و اپیستازی $\times$ غالبیت $[I]$ نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می باشد و واریانس صفت برای نسل ها و جمعیت های در حال تفرق کاهش می یابد و انتخاب تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی بایستی به تاخیر انداخته شود. در تیمار آبیاری کامل پارامتر F منفی (جدول ۵) بیانگر برتری ژن های مسئول وزن هزار دانه در جهت کاهش صفت در این تلاقی می باشد، ولی در تیمار تنش خشکی این پارامتر مثبت (جدول ۵) بود و نشان می دهد که ژن های مسئول وزن هزار دانه در این

پارامتری اجزای m و d معنی دار شدند (جدول ۲). در بین مدل هایی که دارای کای اسکوئر غیر معنی دار بودند، مدل چهار پارامتری $m-d-h-l$ به عنوان بهترین مدل برگزیده شد. در این مدل اجزای m و d و h در سطح احتمال یک درصد و جزء l در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شدند، در تیمار تنش خشکی پس از برازش مدل ۶ پارامتری اجزای m و d و h و i و z معنی دار شدند، در بین مدل هایی که دارای کای اسکوئر غیر معنی دار بود، مدل پنج پارامتری $m-d-h-i-z$ به عنوان بهترین مدل انتخاب شد، در این مدل اجزای m و h و z در سطح احتمال یک درصد و i و d در سطح احتمال پنج درصد معنی دار بودند (جدول ۳). مثبت بودن اثر غالبیت $[h]$ در هر دو تیمار حاکی از غالبیت نسبی در جهت افزایش عملکرد دانه در این تلاقی می باشد. در تیمار آبیاری کامل علامت مخالف اثر غالبیت $[h]$ و اپیستازی $\times$ غالبیت $[I]$ نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می باشد و واریانس صفت برای نسل ها و جمعیت های در حال تفرق کاهش می یابد. علامت مخالف اثر افزایشی $[d]$ و اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ در تیمار تنش نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می باشد. معنی دار بودن اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت $[j]$ در تیمار تنش نشان دهنده آن است که این اپیستازی بوسیله گزینش تحت محیط خودگشنی قابل تثبیت نمی باشد، بنابراین گزینش در خصوص $[j]$ نباید صورت بگیرد. مثبت بودن پارامتر F در هر دو تیمار بیانگر برتری ژن های مسئول عملکرد دانه در جهت افزایش عملکرد دانه در این تلاقی می باشد (جدول ۵). در هر دو تیمار با توجه به کوچکتر از یک بودن پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ ، پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می دهد که در تیمار آبیاری کامل رابطه غالبیت نسبی دیده می شود (جدول ۵). این نتیجه با نتایج بدست آمده توسط سایر محققان (Eshghi and ; Verma et al., 2007) و Akhundova, 2010 در تلاقی SB91915 $\times$ ICB-102607

تعداد روز تا تشکیل سنبله

برای این صفت در هر دو تیمار پس از برآزش مدل شش پارامتری کلیه اجزاء به جز i معنی دار شدند (جدول ۲ و ۳). در بین مدل‌هایی که دارای کای اسکور غیر معنی دار بود، مدل پنج پارامتری $m-d-h-i-l$ به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. مثبت بودن علامت اثر غالبیت $[h]$ نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش تعداد روز تا سنبله دهی می‌باشد. علامت مخالف اثر غالبیت $[h]$ و اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت $[I]$ نشان دهنده اپیستازی از نوع دو گانه می‌باشد و واریانس صفت برای نسل‌ها و جمعیت‌های در حال تفرق کاهش می‌یابد. علامت مخالف اثر افزایشی $[d]$ و اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می‌باشد. در تیمار آبیاری کامل پارامتر F منفی (جدول ۵)، نشان دهنده برتری ژن‌های مسئول کنترل صفت در جهت تعداد روز تا سنبله دهی می‌باشد، ولی در تیمار تنش خشکی این پارامتر مثبت بود (جدول ۵) که نشان دهنده برتری ژن‌های مسئول کنترل صفت در جهت افزایش صفت در این شرایط می‌باشد. در هر دو شرایط برای این صفت رابطه فوق غالبیت دیده شد (جدول ۵). نتایج مشابهی در این خصوص توسط سایر محققان (Prakash *et al.*, 2005; Kularia and Sharma, 2005) بدست آمده است. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب $0/49$ و $0/41$ (جدول ۴) و در تیمار تنش خشکی به ترتیب $0/53$ و $0/31$ بود (جدول ۴).

تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک

در تیمار آبیاری کامل پس از برآزش مدل شش پارامتری اجزای m و d و i معنی دار شدند (جدول ۲). در بین مدل‌هایی که دارای کای اسکور غیر معنی دار بودند، مدل پنج پارامتری $m-d-h-i-l$ به عنوان بهترین مدل انتخاب شد. در این مدل کلیه اجزای در سطح احتمال یک درصد

تلاقی در جهت افزایش عمل می‌کنند. در هر دو تیمار با توجه به کوچکتر از یک بودن پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ ، پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد که برای این صفت رابطه غالبیت نسبی دیده شد (جدول ۵). این نتیجه با نتایج کولاریا و شارما (Kularia and sharma, 2005) مطابقت دارد، ولی باقی زاده (Baghizadeh, 2003) رابطه فوق غالبیت برای این صفت گزارش نمود. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب $0/43$ و $0/32$ و در تیمار تنش خشکی به ترتیب $0/41$ و $0/34$ بدست آمد (جدول ۴).

شاخص برداشت

در هر دو تیمار پس از برآزش مدل شش پارامتری اجزای m و d معنی دار شدند (جدول ۲ و ۳). در بین مدل‌هایی که دارای کای اسکور غیر معنی دار بود، در تیمار آبیاری کامل مدل دو پارامتری $m-d$ به عنوان بهترین مدل گزینش شد. در این مدل اجزای m و d در سطح احتمالی یک درصد معنی دار بودند، ولی در تیمار تنش مدل سه پارامتری $m-d-h$ به عنوان بهترین مدل انتخاب شد، در این مدل کلیه اجزاء در سطح احتمال یک درصد معنی دار شد. در تیمار آبیاری کامل پارامتر F منفی (جدول ۵) نشان دهنده برتری ژن‌های کنترل کننده صفت در جهت کاهش آن در این تلاقی است، ولی در تیمار تنش خشکی این پارامتر مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های مسئول کنترل صفت در جهت افزایش آن برتری دارند. در مورد این صفت در هر دو محیط رابطه غالبیت نسبی دیده شد (جدول ۵)، اما عشقی و آخوندوا (Eshghi and Akhundova, 2010) رابطه فوق غالبیت برای شاخص برداشت گزارش نمودند. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب $0/43$ و $0/41$ و در تیمار تنش خشکی به ترتیب $0/57$ و $0/45$ بدست آمد (جدول ۴).

معنی دار بودند. در تیمار تنش خشکی نیز پس از برآزش مدل شش پارامتری اجزای m و d و z معنی دار شدند (جدول ۳). در بین مدل هایی که دارای کای اسکور غیر معنی دار بودند، مدل پنج پارامتری $m-d-h-i-z$ به عنوان بهترین مدل گزینش شد. در این مدل اجزای m و d و z در سطح احتمال یک درصد و دو جزء h و i در سطح احتمال پنج درصد معنی دار شدند. در تیمار آبیاری کامل علامت مثبت اثر غالبیت $[h]$ نشان دهنده غالبیت نسبی در جهت افزایش تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک می باشد، در صورتیکه علامت منفی این اثر در تیمار تنش حاکی از غالبیت نسبی در جهت کاهش تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک می باشد. علامت مخالف اثر غالبیت $[h]$ و اپیستازی غالبیت $\times$ غالبیت $[I]$ نشان دهنده اپیستازی از نوع دوگانه می باشد و واریانس صفت برای نسل ها و جمعیت های در حال تفرق کاهش می یابد. در تیمار تنش خشکی علامت مخالف اثر افزایشی $[d]$ و اپیستازی افزایشی $\times$ افزایشی $[i]$ نشان دهنده ماهیت متضاد اثر متقابل برای این صفت می باشد. معنی دار شدن اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت $[j]$ نشان دهنده عدم قابلیت تثبیت این اپیستازی در طول دوره گزینش می باشد. منفی بودن پارامتر F (جدول ۵) در هر دو تیمار نشان دهنده برتری ژن های مسئول کنترل صفت در جهت کاهش تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک می باشد. با توجه به کوچکتر از یک بودن پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ (جدول ۵)، پارامتر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می دهد، که برای این صفت در تیمار آبیاری کامل رابطه غالبیت نسبی دیده می شود (جدول ۵). این نتیجه با نتایج سایر محققان (Islam and Darrah, 2010; Verma et al., 2007; 2005) (Eshghi and Kularia and Sharma, 2005) مطابقت دارد، ولی کولاریا و شارما

غالبیت را برای این صفت گزارش نمودند. در تیمار تنش خشکی، برای این صفت رابطه فوق غالبیت دیده شد (جدول ۵) که با نتایج سایر محققان (Prakash 2005) مطابقت دارد. میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تیمار آبیاری کامل به ترتیب ۰/۶۲ و ۰/۴۳ و در تیمار تنش خشکی به ترتیب ۰/۷۷ و ۰/۳۵ بود (جدول ۴). در تیمار آبیاری کامل دامنه وراثت پذیری عمومی از حداقل ۴۳ درصد برای وزن ۱۰۰۰ دانه تا حداکثر ۶۹ درصد برای ارتفاع بوته بدست آمد (جدول ۴). در ضمن وراثت پذیری خصوصی از حداقل ۳۱ درصد برای طول سنبله تا حداکثر ۴۳ درصد برای تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک متغیر بود (جدول ۴). در تیمار تنش خشکی نیز دامنه وراثت پذیری عمومی از حداقل ۴۱ درصد برای شاخص برداشت تا حداکثر ۸۱ درصد برای عملکرد دانه بدست آمد (جدول ۴). دامنه وراثت پذیری خصوصی از حداقل ۲۶ درصد برای ارتفاع بوته تا حداکثر ۴۵ درصد برای طول ریشک و وزن هزار دانه بدست آمد (جدول ۴). وراثت پذیری یکی از مهم ترین خصوصیات یک صفت کمی است. مهم ترین نقش وراثت پذیری در مطالعه ژنتیکی صفات کمی نقش پیش بینی کننده آن است که حد اطمینان ارزش فنوتیپی افراد را به عنوان راهنمایی برای ارزش زاد آوری آن ها نشان می دهد. برآورد وراثت پذیری از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین ارزیابی اثر ژنتیکی و محیطی در تنوع فنوتیپی به گزینش صفت کمک می کند (Falconer, 1989). میانگین تعداد ژن کنترل کننده صفات مورد بررسی در شرایط آبیاری کامل در این آزمایش از حداقل ۰/۰۷ برای طول ریشک تا حداکثر ۱/۵۱ برای

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات گیاهی در نسل‌های مختلف نتاج حاصل از تلاقی جو EC 84-12×1-BC-80455 در تیمارهای آبیاری کامل و تنش خشکی انتهایی فصل

Table1. Analysis of variance for plant characteristics in different generations in a barley cross (EC 84-12×1-BC-80455) under normal irrigation and terminal drought

stress treatments										
میانگین مربعات (MS)										
S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی d.f	ارتفاع بوته Plant height	طول سنبله Spike length	طول ریشک Awn length	عملکرد دانه Kernel yield	وزن ۱۰۰۰دانه 1000 K.W	شاخص برداشت Harvest index	روز تا سنبله دهی Days to heading	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک Days to physiological maturity
Replication	بلوک	2	23.29 ^{**}	10.79 [*]	0.32	1.35	7.92	4.47	15.84 [°]	8.24
			20.63 [*]	1.42	0.98	1.78	3.58	1.44	4 [°]	0.87
Generations	نسل ها	5	41.04 ^{**}	150.93 ^{**}	13.81 ^{**}	11.10 ^{**}	18.65 [°]	14.77 [°]	19.15 ^{**}	37.09 ^{**}
			36.03 ^{**}	111 [*]	22.24 ^{**}	38.54 ^{**}	26.94 ^{**}	12.39 [*]	15.71 ^{**}	30.15 [*]
Error	خطا	10	1.24	2.47	1.33	1.22	3.87	3.12	3.36	6.66
			3.68	1.61	0.50	4.96	1.09	3.52	0.74	3.51
C.V(%)	ضریب تغییرات		1.06	11.39	8.07	2.73	2.60	2.05	0.53	0.44
			1.12	9.98	9.75	4.10	2.89	2.11	0.53	0.45

Numbers in each row related to normal irrigation and terminal drought stress treatments, respectively

اعداد هر ردیف به ترتیب مربوط به تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهایی فصل می‌باشند

جدول ۲- برآورد میانگین و اجزای ژنتیکی برای صفات گیاهی نتاج حاصل از یک تلاقی جو (EC 84-12×1-BC-80455) در تیمار آبیاری کامل

Table 2 . Estimation of mean and genetic components for plant characteristics in a barley cross (EC 84-12×1-BC-80455) under normal irrigation treatment

Plant characteristics	صفات گیاهی	میانگین Mean (m)	اثر افزایشی Additive effect [d]	اثر غالبیت Dominant effect [h]	اثر افزایشی × افزایشی Additive × Additive [i]	اثر افزایشی × غالبیت Additive × Dominant [j]	اثر غالبیت × غالبیت Dominant × Dominant [l]	کای اسکوتر χ^2	درجه غالبیت Dominant Degree [h/d]
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	126.44 ± 5.11**	-1.51 ± 0.72*	-93.48 ± 13.27**	-43.14 ± 5.06**	11.09 ± 3.95**	56.18 ± 8.76**	0.00	6.64
Spike length (cm)	طول سنبله	8.51 ± 0.31**	-1.51 ± 0.09**	2.11 ± 0.44**	0.68 ± 0.33*	-	-	2.48 ^{ns}	0.88
Awn length(cm)	طول ریشک	10.06 ± 0.57**	-0.39 ± 0.19*	3.67 ± 0.84**	1.51 ± 0.61*	-	-	1.35 ^{ns}	5.21
Kernel yield(g)	عملکرد دانه	31.81 ± 1.40**	-3.93 ± 1.30**	27.86 ± 6.97**	-	-	-17.81 ± 8.03*	0.05 ^{ns}	2.64
1000 K.W (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	27.94 ± 2.38**	-1.31 ± 0.35**	24.45 ± 6.08**	10.23 ± 2.365**	-4.30 ± 1.76*	-10.64 ± 3.99**	0.00	2.72
Harvest index(%)	شاخص برداشت	47.82 ± 0.36**	-4.72 ± 0.56**	-	-	-	-	1.79 ^{ns}	-0.29
Days to heading	روز تا سنبله دهی	173.63 ± 2.14**	-1.16 ± 0.23**	27.62 ± 5.17**	12.69 ± 2.12**	-	-16.33 ± 3.27**	1.86 ^{ns}	-1.32
Days to physiological maturity	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	215.11 ± 1.61**	-1.37 ± 0.18**	29.11 ± 4.04**	12.40 ± 1.59**	-	-18.75 ± 2.56**	2.49 ^{ns}	-1.67

ns: Not significant

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

Dash (-) : Indicating not inclusion of the proper effect in the model

ns: غیر معنی دار

*, **: به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

خط تیره (-): نشان دهنده عدم ورود اثر مربوط در مدل است

جدول ۳- برآورد میانگین و اجزای ژنتیکی برای صفات گیاهی نتاج حاصل از یک تلاقی جو (EC 84-12×1-BC-80455) در تیمار تنش خشکی انتهایی فصل

Table 3. Estimation of mean and genetic components for plant characteristics in a barley cross (EC 84-12×1-BC-80455) in terminal drought stress treatment

Plant characteristics	صفات گیاهی	میانگین Mean (m)	اثر افزایشی Additive effect [d]	اثر غالبیت Dominant effect [h]	اثر افزایشی×افزایشی Additive×Additive[i]	اثر افزایشی×غالبیت Additive×Dominant[j]	اثر غالبیت×غالبیت Dominant×Dominant[l]	کای اسکوتر χ^2	درجه غالبیت Dominant degree $\left[\frac{h}{d} \right]$
Plant height(cm)	ارتفاع بوته	120.96 ± 6.06**	-2.26 ± 1.12*	-81.77 ± 16.36**	-41.52 ± 5.96**	12 ± 5.22*	46.77 ± 10.89**	0.00	2.83
Spike length(cm)	طول سنبله	8.06 ± 0.35**	-1.53 ± 0.11**	3.13 ± 0.51**	1.14 ± 0.38**	—	—	0.70 ^{ns}	1.29
Awn length(cm)	طول ریشک	11.15 ± 0.22**	-1.05 ± 0.23**	2.23 ± 0.43**	—	-2.86 ± 1.26*	—	2.33 ^{ns}	2.42
Kernel yield(g)	عملکرد دانه	17.18 ± 3.39**	-2.11 ± 0.86*	29.23 ± 4.80**	8.54 ± 3.51*	21.34 ± 6.89**	—	3.56 ^{ns}	9.07
1000 K.W(g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	130.01 ± 2.60**	-0.78 ± 0.32*	53.02 ± 6.73**	20.23 ± 2.57**	—	-27.64 ± 4.35**	1.01 ^{ns}	5.87
Harvest index (%)	شاخص برداشت	46.13 ± 0.57**	-3.47 ± 0.57**	3.39 ± 1.11	—	—	—	0.87 ^{ns}	1.06
Days to heading	روز تا سنبله دهی	173.51 ± 2.49**	-0.90 ± 0.32**	3.12 ± 6.43**	15.03 ± 2.46**	—	-16.52 ± 4.14**	0.99 ^{ns}	-0.47
Days to Physiological maturity	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	223.08 ± 0.55**	0.99 ± 0.11**	-1.80 ± 0.71*	-1.15 ± 0.57*	4.93 ± 0.86**	—	0.77 ^{ns}	-0.69

ns: Not significant

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

Dash (-): Indicating not inclusion of the proper effect in the model

ns: غیر معنی دار

*, **: به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

خط تیره (-): نشان دهنده عدم ورود اثر مربوط در مدل است

جدول ۴- برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی و تعداد ژن برای صفات گیاهی نتاج حاصل از یک تلاقی جو (EC 84-12×1-BC-80455) در تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل

Table 4. Estimation of broad sense and narrow sense heritabilities and number of genes for plant characteristics in a barley cross (EC 84-12×1-BC-80455) under normal irrigation and terminal drought stress treatments

Plant characteristics	صفات گیاهی	وراثت پذیری عمومی (h^2b)	وراثت پذیری خصوصی (h^2n)	متوسط تعداد ژن Average of genes number
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	0.69 0.45	0.35 0.26	0.13 0.73
Spike length (cm)	طول سنبله	0.60 0.53	0.31 0.38	1.51 4.32
Awn length (cm)	طول ریشک	0.61 0.55	0.34 0.45	0.07 0.36
Kernel yield (g)	عملکرد دانه	0.49 0.81	0.37 0.37	0.31 0.10
1000 K.W (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	0.43 0.57	0.32 0.45	0.63 0.46
Harvest index (%)	شاخص برداشت	0.43 0.41	0.41 0.34	0.68 0.40
Days to heading	روز تا سنبله دهی	0.49 0.53	0.41 0.31	0.28 0.09
Days to physiologic maturity	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	0.62 0.77	0.43 0.35	0.52 0.07

اعداد هر ردیف به ترتیب مربوط به تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل می باشد
Numbers in each row related to normal irrigation and terminal drought stress treatments, respectively

جدول ۵- اجزای واریانس برای صفات گیاهی نتاج حاصل از یک تلاقی جو (EC 84-12×1-BC-80455) در تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل

Table 5. Variance components for plant characteristics in a barley cross (EC 84-12×1-BC-80455) under normal irrigation and terminal drought stress treatments

Plant characteristics	صفات گیاهی	واریانس محیطی (EW)	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F)	واریانس غالبیت (H)	واریانس افزایشی (D)	انحراف غالبیت $\frac{F_i}{(D \times H)^{1/2}}$	متوسط غالبیت $(H/D)^{1/2}$
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	16.72	-3.83	70.87	36.82	-0.07	1.38
		37.17	-1.65	43.35	33.25	-0.04	1.14
Spike length (cm)	طول سنبله	0.72	-0.24	1.85	1.06	-0.17	1.31
		1.02	-0.53	0.85	1.51	-0.47	0.75
Awn length (cm)	طول ریشک	1.96	0.85	7.69	1.20	0.28	2.52
		3.23	0.15	2.32	6.22	0.04	0.61
Kernel yield (g)	عملکرد دانه	125.51	18.36	59.35	164.38	0.18	0.60
		59.42	21.96	196.21	125.84	0.13	1.24
1000 K.W (g)	وزن ۱۰۰۰ دانه	10.18	-2.94	4.15	10.78	-0.43	0.62
		8.35	1.94	5.91	16.10	0.19	0.60
Harvest index (%)	شاخص برداشت	26.22	-3.24	-	35.27	-	-
		24.55	4.82	6.86	27.47	0.35	0.49
Days to heading	روز تاسنبله دهی	6.04	-0.95	-	10.81	-	-
		5.84	0.13	7.63	7.09	0.01	1.03
Days to physiological maturity	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک	2.18	-0.16	3.75	4.63	-0.038	0.89
		0.97	-0.28	5.34	3.07	-0.07	1.31

Numbers in each row related to normal irrigation and terminal drought stress treatments, respectively

اعداد هر ردیف به ترتیب مربوط به تیمار آبیاری کامل و تنش خشکی انتهای فصل می باشد

طول سنبله متغیر بود، همچنین در تیمار تنش، میانگین تعداد ژن کنترل کننده صفات مورد بررسی از حداقل ۴/۳۲ برای تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک تا حداکثر ۰/۷۳ برای طول سنبله متغیر بود (جدول ۴). دانستن این که یک صفت با تعداد کمی ژن اصلی و یا تعداد زیادی ژن فرعی کنترل می شود، بسیار اهمیت دارد، چون این موضوع می تواند راهبرد گزینش را به محقق نشان دهد (Multize and Baker, 1985). تعداد عوامل ژنتیکی در حال تفرق که به وسیله ژنتیک کمی شناسایی می گردد بسیار مهم است و در این جا تعداد واحد ها (عوامل موثر) که در حال تفرق هستند بر آورد می شوند که الزاماً مشابه با تعداد متفاوت مکان های ژنی نمی باشند. به همین دلیل تعداد عوامل مؤثر به جای تعداد ژن بایستی به کار برده شوند (Lande, 1981).

بحث

بر آورد اثر ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کای اسکوتر (جداول ۲ و ۳) نشان می دهد که برای کلیه صفات در هر دو تیمار به جز شاخص برداشت در تیمار آبیاری کامل، مدل افزایشی - غالبیت به دلیل اهمیت آثار اپیستاتیک مدل مناسبی نبوده است، بنابراین می توان فرض نمود نه تنها ژن های بیشتری صفات مورد مطالعه را کنترل می کنند، بلکه در نتیجه افزایش تعداد ژن های کنترل کننده یک صفت، تعداد عواملی که با هم اثر متقابل دارند، افزایش می یابد. وجود اپیستازی دو گانه در مورد صفات ارتفاع بوته، وزن هزار دانه و تعداد روز تا سنبله دهی در هر دو تیمار و عملکرد دانه و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک فقط در تیمار آبیاری کامل که در آنها اجزای غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت × غالبیت [I] معنی دار بودند و دارای علامت مخالف، نشان می دهد که این نوع اپیستازی در گزینش گیاهان مطلوب از نظر این صفات مشکل ایجاد می کند و گزینش تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی و ایجاد هیبرید به تاخیر می افتد. باقی زاده (Baghizadeh, 2003) برای صفات ارتفاع

بوته، تعداد پنجه، وزن هزار دانه، طول سنبله، تعداد سنبله این نوع اپیستازی را گزارش نمود. کولاریا و شارما (Kularia and Sharma, 2005) در تلاقی RD2053 × BL2 برای صفات روز تا سنبله دهی، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و در تلاقی RD 2508 × RD 2052 برای صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه موثر در بوته، شاخص برداشت و عملکرد دانه و در تلاقی Rajkiran × IBVT 12 برای روز تا رسیدگی فیزیولوژیک، تعداد پنجه موثر و عملکرد دانه در بوته، این نوع اپیستازی را گزارش نمودند. در ضمن عشقی و آخوندوا (Eshghi and Akhundova 2010) در تلاقی SB91915 × ICB-102607 برای تعداد دانه در سنبله و در تلاقی ICNBF 93-369 × ICNBF-582 برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه در بوته، این نوع اپیستازی را گزارش نمودند. برعکس اثر متقابل مکمل در مواردی که اجزای غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت × غالبیت [I] معنی دار بودند و دارای علامت یکسان، در مورد هیچیک از صفات در هر دو تیمار دیده نشد، این اثر متقابل در گزینش گیاهان مطلوب مشکل ایجاد نمی کند. پراکاش و همکاران (Prakash et al., 2005) در تلاقی BL2 × RD2433 برای روز تا گلدهی و تعداد سنبله در سنبله اثر متقابل مکمل را گزارش نمودند. در مورد صفات ارتفاع بوته در هر دو تیمار و وزن هزار دانه در تیمار آبیاری کامل بعد از حذف اجزای غیر معنی دار در مدل شش پارامتری، مقدار کای اسکوتر هنوز معنی دار بود که نشان می دهد مدل مناسب نبوده و از روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) پیروی نکرده است. بنابراین می توان نتیجه گیری کرد که اثر متقابل سه گانه، لینکاژ و یا هر دو مورد وجود دارد. بزرگتر بودن مقادیر [d] در مقایسه با [h] در مورد ارتفاع بوته در هر دو تیمار و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در تیمار تنش خشکی (جداول ۲ و ۳) همبستگی ژن ها را

نشان می‌دهد، به عبارت دیگر ژن‌های افزایش دهنده صفت در یک والد و ژن‌های کاهش دهنده در والد دیگر، جمع شده‌اند. در مورد صفاتی که مقدار واریانس افزایشی [D] بزرگتر از واریانس غالبیت [H] می‌باشد (شامل وزن هزار دانه، شاخص برداشت در هر دو تیمار، عملکرد دانه و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در تیمار آبیاری کامل، همچنین طول ریشک و طول سنبله در تیمار تنش) با توجه به اینکه میانگین درجه غالبیت کمتر از یک می‌باشد، نشان دهنده غالبیت نسبی می‌باشد. در مورد این صفات وراثت پذیری خصوصی نزدیک به وراثت پذیری عمومی بود و گزینش در نسل‌های اولیه می‌تواند مؤثر باشد. در مورد صفاتی که واریانس غالبیت [H] بزرگتر از واریانس افزایشی [D] می‌باشد (شامل ارتفاع بوته، روز تا سنبله دهی در هر دو تیمار، طول سنبله و طول ریشک در تیمار آبیاری کامل، در ضمن عملکرد دانه، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در تیمار تنش) با توجه به اینکه میانگین درجه غالبیت بیشتر از یک بوده، در این خصوص با توجه به تفاوت وراثت پذیری عمومی و خصوصی که ناشی از نقش بیشتر واریانس غالبیت می‌باشد، انتخاب در نسل‌های اولیه مشکل بوده و در این مورد تلاقی دو والد به همراه گزینش دوره‌ای یا تلاقی دای آل جهت یافتن والدین برتر در نسل‌های بعدی قابل توصیه است. باقی زاده (Baghizadeh, 2003) در مورد کلیه صفات مورد بررسی مقدار واریانس غالبیت [H] را بزرگتر از واریانس افزایشی [D] گزارش نمود. عشقی و آخوندوا (Eshghi Akhundova 2010) and در تلاقی $93-369 \times \text{ICNBF}-582$ برای صفات ارتفاع بوته، روز تا رسیدگی، تعداد پنجه، وزن

دانه در سنبله اصلی، مقدار واریانس غالبیت [H] را بزرگتر از واریانس افزایشی [D]، ولی در مورد صفات تعداد دانه در سنبله اصلی، شاخص برداشت، عملکرد دانه در بوته، مقدار واریانس افزایشی [D] را بزرگتر از واریانس غالبیت [H] گزارش نمودند. همچنین در تلاقی $\text{SB91915} \times \text{ICB}-102607$ برای صفات ارتفاع بوته، روز تا رسیدگی، تعداد پنجه، تعداد دانه در سنبله اصلی، عملکرد دانه در بوته، مقدار واریانس غالبیت [H] را بزرگتر از واریانس افزایشی [D]، ولی در مورد صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله اصلی، شاخص برداشت، مقدار واریانس افزایشی [D] را بزرگتر از واریانس غالبیت [H] گزارش نمودند. لازم به ذکر است، علامت پارامترهای d و j بستگی به این دارد که کدام والد P_1 یا P_2 باشد. بنابراین علامت j در اکثر حالات تغییر می‌کند، ولی علامت سایر پارامترها بدون تغییر باقی می‌مانند. بطور کلی می‌توان نتیجه گرفت که صفات مختلف دارای اثرات ژنی متفاوت می‌باشند. در خصوص صفات مهمی مثل عملکرد دانه و شاخص برداشت نقش اثرات ساده ژنی (اثر افزایشی، غالبیت و میانگین) در شرایطی که آب کافی در اختیار گیاه قرار می‌گیرد، بیشتر است. هر چند که اثر غالبیت $\times$ غالبیت برای عملکرد دانه معنی دار بوده است. در شرایط تنش خشکی اثرات متقابل ژن‌ها (افزایشی $\times$ افزایشی و غالبیت $\times$ افزایشی) در مقدار عملکرد نقش بارزی را ایفا می‌کنند. بنابراین در برنامه‌های به نژادی جو، نه تنها اثر افزایشی و غالبیت، بلکه اثرات متقابل ژن‌ها را نیز باید در انتخاب والدین و گزینش در نسل‌های در حال تفرق در نظر گرفت.

References

- Abdmishani, C. and A. A. Shahnejat-Bushehri. 1997. Advanced Plant Breeding. Vol 1. pp352. Tehran University Press. (In Persian).
- Anderson, V. L. and D. Kempthorns. 1971. A model for the study of quantitative inheritance. Genetics, 39:

منابع مورد استفاده

883-898.

- Baghizadeh, A. 2003.** Evaluation of inheritance for some quantitative traits in barley using generation mean analysis. Ph.D Thesis on Plant Breeding Tehran University. (In Persian).
- Chowdhry, M. A., I. Rasool, I. Khaliq, T. Mahmood and M. M. Gilani. 1999.** Genetics of some biometric traits in spring wheat under normal and drought environment. *Rachis Newsl.* 18(1): 34-39.
- Doorenbos, J. and W. O. Oruitt. 1977.** Crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper. 24: 20-50.
- Eshghi, R. and E. Akhundova. 2010.** Inheritance of some important agronomic traits in hulless barley. *Int. J. Agric. Biol.* 12(1): 73-75.
- Falconer, D. S. 1989.** Introduction to quantitative genetics. 3th Ed. Longman Press, London.
- Fernandez, G. C. 1992.** Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In proceeding of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and Other Food Crops in Temperature and Water Stress, Taiwan, 13-18 Aug. pp. 257-270.
- Gardner, C. O. 1963.** Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plant and their implication in plant breeding. pp. 225 -252. In : Hanson, WD and H.F. Robinson (Eds.) *Statistical Genetic and Plant Breeding* National Academy of Science, Washington. 465. pp.
- Ghannadha, M. R. 1998.** Gene action for latent period of stripe rust in five cultivars of wheat. *Iran. J. Crop Sci.* Vol. 10, No. 2(38): 53-71.
- Ghassemi, F., A. J. Jakeman, H. A. Nix. 1995.** Salinization of lands and water resources: human causes, extent, management and case studies. Sydney, Australia: uNsw press and Wallingford, UK: CAB International.
- Hallouer, A. R., J. B. Miranda. 1982.** Quantitative genetic in maize breeding. The Iowa State Univ. Press. Ames, Iowa. 275 pp.
- Hayman, B. I. 1958.** The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*, 12(3): 371-390.
- Islam, A. A. and M. Darrah. 2005.** Estimation of gene effects for seed yield and component traits in hulless barley. *Turkish J. Field Crops.* 8: 85-92.
- Kularia, R. K., A. K. Sharma. 2005.** Generation mean analysis for yield and its component traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Indian J. Genet. Plant Breeding*, 65(2): 129-130.
- Lande, R. 1981.** The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. *Genetics*, 95: 541-553.
- Mather, K. 1949.** Biometrical Genetics. Methuen U London. 162 pp.
- Mather, K. and T. I. Jinks. 1982.** Biometrical Genetics. (Third Ed.) Chapman & Hall. London. 396 pp.
- Mulitze, D. K. and R. J. Baker. 1985 .** Evaluation of biometrical methods for estimation the number of genes 1-effect of sample size. *Theor. Appl. Genet.* 69: 553-558.

- Miller, D. A. and R. C. Pikett. 1954.** Inheritance of parent male fertility in *Sorghum vulgare* Pers . Crop Sci. 14: 1-40.
- Nakhjavan, Sh. 2008.** Genetic analysis of tolerance to terminal drought in barley. Ph.D Thesis on Plant Breeding. Islamic Azad university, Science and Research Branch: 259 pp. (In Persian).
- Prakash, V., D. D. Saini, R.V. Singh. 2004.** Estimation of gene effects for grain yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.). Indian J. Genet. Plant Breeding. 64(1): 69-70.
- Prakash, V. R. V. Singh and D. D. Saini, 2005.** Gene action for grain yield and its related traits in barley(*Hordeum vulgare* L.). Crop Improv. 32(1): 40-43.
- Redhu, A. S., R. K. Singh, O. P. Luthara. 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.
- Richards, R. A. 1996.** Defining selection criteria to improve yield under drought. Plant Growth Regul. 20: 157-166.
- Sarmad Nia, Gh. and A. Koocheki. 1995.** Physiological Aspects of Dryland Farming. Jihade-e-Daneshgahi, Mashdad Press. pp. 485. (In Persian).
- Stuber, C. W., R. H. Moll. 1974.** Epistasis in maize (*zea mays* L.) Crosses among lines selected for superior inter –variety single cross performances. Crop Sci. 14: 314-317.
- Verma, A. K., S. R. Vishwakamara and P. K. Singh. 2007.** Genetic architecture for yield and quality component traits over two environments in barley (*Horeum vulgare* L.). Barley Genetics Newslett., 37:24-28.
- Yadava, B., C. Tyagi and D. Singh. 1998.** Genetics of transgressive segregation for yield and yield components in wheat. Annal. Appl. Biol. 133(2): 227-235.

Heritability of agronomic traits in the progenies of a cross between two drought tolerant and susceptible barley genotypes in terminal drought stress conditions

Nakhjavan, S.¹, M. R. Bihamta², F. Darvish³, B. Sorkhi⁴ and M. Zahravi⁵

ABSTRACT

Nakhjavan, S., M. R. Bihamta, F. Darvish, B. Sorkhi and M. Zahravi. 2012. Heritability of agronomic traits in the progenies of a cross between two drought tolerant and susceptible barley genotypes in terminal drought stress conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 14(2):136-154. (In Persian).

Heritability and gene actions of some important quantitative agronomic traits were studied in the progenies of a cross between a drought tolerant and a susceptible barley lines in normal irrigation and terminal drought stress conditions. A cross was made between two genotypes EC 84-12 and 1-BC-80455 susceptible and tolerant to drought, respectively. Parents as well as F₁, F₂, BC₁ and BC₂ generations were evaluated under field conditions in two separate experiments using randomized complete block design (RCBD) with three replications. These experiments were carried out in the research field station, Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran in 2005-2006 and 2006-2007 cropping cycles. In normal irrigation and terminal drought stress conditions, irrigation was applied until physiological maturity and anthesis stages, respectively. Plant height, spike length, awn length, grain yield plant⁻¹, 1000 grain weight (TGW), harvest index (HI), number of days to heading, number of days to physiological maturity were measured and recorded. Analysis of variances in both environments indicated that significant differences were found between generations for all traits; therefore, generation mean analysis could be performed. Results revealed that under both normal irrigation and terminal drought stress conditions, all traits, except harvest index, were controlled by additive, dominance and epistatic gene effects. For traits as grain yield plant⁻¹, TGW, HI, the contribution of dominance gene effects under terminal drought stress conditions was higher, considering the dominance/additive ratio, as compared to normal irrigation conditions. Comparison of gene actions in both normal irrigation and terminal drought stress conditions indicated that the contribution of dominance genes effects has been increased as compared to the additive gene effect for grain yield plant⁻¹, and harvest index, number of days to physiological maturity, and decreased for plant height, spike length, awn length. In general, for traits showed high ratio of additive to dominance gene effect, selection could be effective in early generation, however for traits with high dominance to additive gene effects selection should be made in later generations till desirable genes are fixed. The broad and narrow sense of heritabilities for the traits under normal irrigation ranged between 0.43 to 0.69 and 0.31 to 0.43, respectively. In terminal drought stress conditions, heritabilities ranged between 0.41 to 0.81 and 0.36 to 0.45, respectively. The maximum number of genes for the traits under normal irrigation and terminal drought stress conditions was estimated 1.51 and 4.32 genes, respectively.

Key words: Barley, Generation mean analysis, Gene action, Heritability, Numbers of genes and Terminal drought stress.

Received: January, 2010 Accepted: September, 2011

1- Ph.D. Graduated, Sciences and Research Branch, Islamic Azad University of Tehran, Tehran, Iran
(Corresponding author) (Email: shahram_nakhjavan@yahoo.com)

2- Professor, Agricultural and Natural Resources Campus, The University of Tehran, Karaj, Iran

3- Professor, Sciences and Research Branch, Islamic Azad University of Tehran, Tehran, Iran

4 & 5- Assistant Prof., Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran