

برآورد پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه گندم و خصوصیات مرتبط با آن به روش تلاقی دای آلل در شرایط رطوبتی مطلوب و تنش خشکی

سیروس طهماسبی^۱، محمود خدامباشی^۱ و عبدالمجید رضائی^۲

چکیده

به منظور برآورد پارامترهای ژنتیکی و تعیین چگونگی کنترل ژنتیکی صفات عملکرد و اجزای عملکرد گندم و هم‌چنین تعیین اثر محیط بر برآورد این پارامترها، از طرح تلاقی‌های دای آلل یک طرفه با ۸ والد استفاده گردید. در این مطالعه نتایج F_۲ تلاقی‌ها به همراه والدین آنها در دو آزمایش مجزا یکی تحت شرایط رطوبتی مطلوب و دیگری تحت شرایط تنش خشکی انتهایی، بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد مورد ارزیابی قرار گرفتند. میانگین مربعات محیط و هم‌چنین اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برای صفات طول سنبله و تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بودند. واریانس قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) برای کلیه صفات مورد بررسی به جز تعداد پنجه بارور در محیط بدون تنش و عملکرد بوته در محیط تحت تنش خشکی، در هر دو محیط معنی‌دار گردید. واریانس قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) برای ارتفاع بوته در محیط بدون تنش و برای تعداد پنجه بارور و عملکرد بوته در هر دو محیط معنی‌دار بود ولی برای بقیه صفات در هیچ یک از دو محیط معنی‌دار نگردید. نسبت بالا و معنی‌دار واریانس قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی به واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی برای ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله در هر دو محیط و برای تعداد سنبلچه در سنبله در محیط تنش خشکی حاکی از سهم بیشتر آثار افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات بود. برآورد پارامترهای ژنتیکی نشان داد که صفات ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله در هر دو محیط و تعداد سنبلچه در سنبله در محیط تنش خشکی تحت تأثیر غالبیت نسبی ژن‌ها قرار داشتند ولی صفات تعداد پنجه بارور و عملکرد بوته در هر دو محیط و تعداد سنبلچه در سنبله در محیط بدون تنش تحت کنترل اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها بودند.

واژه‌های کلیدی: گندم، تلاقی دای آلل، ترکیب‌پذیری، اثر ژنی، اثر محیط

مقدمه

عوامل محیطی و اثر متقابل عوامل ژنتیکی و محیطی ضروری است. انتخاب والدهای مناسب می‌تواند جهت طراحی یک برنامه بهنژادی موفق بسیار مفید باشد. این امر می‌تواند

به منظور طراحی و اجرای یک برنامه بهنژادی مؤثر و مفید آگاهی از نحوه کنترل ژنتیکی صفت مورد بررسی، میزان تأثیر

۱. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیار زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد

۳. استاد زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

از هدر رفتن وقت و انرژی در مراحل بعدی جلوگیری نماید. ارقام دارای قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) بالا با دارا بودن آثار افزایشی بیشتر قادر هستند صفت مطلوب خود را به راحتی به نتاج خود منتقل نمایند. از ارقام دارای ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) بالا نیز می‌توان در برنامه‌های دورگ‌گیری و تولید هیبرید استفاده نمود (۸). هم‌چنین نوع اثر ژن، میزان وراثت‌پذیری و نحوه توزیع آلل‌های غالب و مغلوب در والدین مورد استفاده در دورگ‌گیری نقش مهمی در میزان موفقیت برنامه‌های اصلاحی دارد (۱۲). برای مطالعه خصوصیات ذکر شده در جهت پایه‌ریزی یک برنامه اصلاحی موفق می‌توان از روش تلاقی‌های دای‌آلل گریفینگ و جینکز-هیمن استفاده نمود. این روش‌ها اطلاعات جامعی را در زمینه ارزش اصلاحی و توانایی ژنتیکی والدین جهت استفاده در برنامه‌های به‌نژادی و هم‌چنین برتری ژنتیکی نتاج فراهم می‌نماید (۸).

به طور معمول، داده‌های F_1 در تجزیه و تحلیل گریفینگ مورد استفاده قرار می‌گیرد اما از داده‌های F_2 و نسل‌های دیگر نیز می‌توان استفاده کرد (۱۰). در چندین مطالعه نشان داده شد که ارزیابی نسل‌های F_2 و F_3 می‌تواند نسبت به نسل F_1 تخمین بهتری از قابلیت ترکیب‌پذیری ارائه بدهد (۵ و ۲۶)

روش تلاقی دای‌آلل قابلیت و کارایی بالایی دارد و در سال‌های اخیر به طور وسیعی در به‌نژادی نباتات مختلف مورد استفاده قرار گرفته است، ولی ظهور فنوتیپی صفات کمی، به مقدار زیادی تحت تأثیر تغییرات محیطی است. برخی از محققان در مورد دقت و صحت روش گریفینگ، زمانی که داده‌ها از یک محیط به دست می‌آیند، ابراز تردید کرده‌اند (۲۳). در چندین مطالعه (۱۸، ۲۱، ۲۳، ۲۶ و ۲۹) مشاهده شد که GCA و SCA می‌توانند به طور معنی‌داری با محیط آثار متقابل داشته باشند. برخی از محققان (۲۲) نتیجه گرفته‌اند که برای به‌دست آوردن آثار قابل اعتماد برای GCA، تجزیه و تحلیل دای‌آلل باید در بیشتر از یک محیط انجام گیرد. در این گونه موارد که اثرات متقابل GCA و محیط رخ می‌دهد، انتخاب والدین و تلاقی‌ها باید بسته به مکان انتخابی صورت بگیرد.

بنابراین آثار متقابل ژنوتیپ و محیط سبب برآورد اریب اثرهای ژن‌ها و قابلیت ترکیب‌پذیری صفاتی می‌شود که نسبت به تغییرات محیطی حساسیت نشان می‌دهند. بنابراین باید به منظور جلوگیری از اشتباه در برآورد عمل ژن‌ها، آزمایش دای‌آلل را در چندین محیط متفاوت تکرار نمود و مسأله اثر متقابل ژن و محیط و هم‌چنین حساسیت برآورد اثرات ژن‌ها را در محیط‌های متفاوت مورد ارزیابی قرار دارد تا پیش‌بینی عمل انتخاب با دقت بیشتری همراه باشد (۲ و ۳).

چودری و همکاران (۷) در مطالعه برخی صفات کمی در گندم تحت محیط‌های آبیاری و تنش خشکی با استفاده از تجزیه گرافیکی نشان دادند که صفاتی مانند سطح برگ پرچم، تعداد پنجه در گیاه و طول سنبله توسط غالبیت نسبی باعمل افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شود، در حالی که وزن صد دانه و عملکرد دانه تحت شرایط آبیاری به وسیله عمل فوق‌غالبیت ژن‌ها بروز می‌کند. اما تحت شرایط خشکی طرز عمل ژن در برخی صفات تغییر کرد به طوری که سطح برگ پرچم و طول سنبله به وسیله عمل فوق‌غالبیت و تعداد پنجه بارور، وزن صد دانه و عملکرد دانه به وسیله عمل غالبیت نسبی ژن‌ها کنترل می‌شدند.

سینگ و پارودا (۲۷) با استفاده از روش تلاقی دای‌آلل در دو محیط آبیاری و تنش خشکی نشان دادند که اکثر صفات مرتبط با عملکرد گندم در هر دو محیط تحت کنترل آثار افزایشی هستند، در حالی که صفات تعداد پنجه، بیوماس کل و عملکرد دانه تحت کنترل اجزای غیر افزایشی ژن‌ها قرار دارند. منون و شارما (۲۴) با مطالعه ژنتیک عوامل تعیین‌کننده عملکرد گندم در نتاج F_1 و F_2 در سه محیط (تاریخ کاشت) اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها را در بیان اکثر صفات در نسل‌های F_1 و F_2 مهم ارزیابی کرد. تمام صفات به جز ارتفاع گیاه، طول پدانکل، طول خوشه و تعداد سنبلچه در سنبله در F_1 که غالبیت نسبی برای آنها ثبت شد، در هر دو نسل تحت تأثیر فوق‌غالبیت ژن‌ها بودند. ویندر و لیساک (۲۸) در مطالعه F_1 و F_2 تلاقی دای‌آلل گندم دوروم برای چند صفت زراعی در دو مکان مشاهده کردند که میانگین مربعات اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برای هیبریدهای F_1 و

جدول ۱. تجزیه مرکب داده‌ها در دو محیط بدون تنش و تنش خشکی برای صفات مورد بررسی در ۳۶ ژنوتیپ گندم

منابع تغییر	درجه آزادی	ارتفاع بوته	تعداد پنجه بارور	طول سنبله	تعداد سنبله در سنبله	تعداد دانه در سنبله	عملکرد بوته
محیط	۱	۶۴۴۰/۲**	۱۳۶/۶۲*	۰/۶۴ ^{ns}	۹۴/۸۴*	۱۹/۰۳ ^{ns}	۳۳۴/۴۹**
تکرار در محیط	۴	۲۵۹/۵۳۰	۱۷/۴۶	۳/۲۹	۲۳/۷۰	۲۸۱/۳	۹/۲۹
ژنوتیپ	۳۵	۳۱۱/۵۱**	۸/۱۵**	۳/۲۶**	۵/۱۶**	۲۶۳/۳۹**	۱۵/۰۵*
ژنوتیپ × محیط	۳۵	۴۳/۳۰*	۲/۴۴**	۰/۳۶ ^{ns}	۱/۸۷*	۵۹/۳۳ ^{ns}	۴/۹۴**
خطا	۱۴۰	۳۰/۸۱	۱/۲۷	۰/۳۱	۱/۱۳	۵۲/۱۴	۲/۷۹

واریانس مرکب داده‌ها در دو محیط نیز انجام گرفت. قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی در والد‌ها و قابلیت ترکیب‌پذیری خصوصی در تلاقی‌های F_2 و همچنین اثر آنها برای والد‌ها و تلاقی‌ها با استفاده از روش دوم مدل ثابت گریفینگ (۹، ۱۳ و ۱۴) محاسبه گردید. به منظور برآورد پارامترهای ژنتیکی کنترل‌کننده صفات، از تجزیه و تحلیل تلاقی‌های دای‌آلل بر اساس مدل هیمن-جینکز (۱۶، ۱۷ و ۱۹) استفاده شد و در صورت صادق بودن فرضیات مدل، تحلیل گرافیکی انجام گرفت و پارامترهای ژنتیکی برآورد گردید.

در این آزمایش برآورد پارامترهای ژنتیکی بر اساس داده‌های نسل F_2 صورت گرفت. در چنین حالتی معیارهای نمونه‌ای مورد انتظار در نسل F_2 نیز شبیه F_1 است جز آن که مقدار h به دلیل یک نسل خودگشتی نصف می‌شود. به همین دلیل ضرایب H_1 و H_2 برابر معیارهای نمونه‌ای F_1 هستند و مقدار F نیز نصف می‌شود (۱۵، ۱۷، ۲۰ و ۲۲)، ولی بقیه تجزیه و تحلیل‌ها شبیه F_1 است.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب داده‌های دو محیط آبیاری و تنش خشکی (جدول ۱) نشان داد که میانگین مربعات محیط و همچنین میانگین مربعات اثر متقابل ژنوتیپ × محیط به جز در مورد طول سنبله و تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بودند. میانگین مربعات ژنوتیپ‌ها برای عملکرد بوته در سطح احتمال

والدین معنی‌دار ولی برای F_2 ها غیرمعنی‌دار بوده است. هدف از اجرای این آزمایش، تعیین خصوصیات ژنتیکی عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم نان در دو محیط تنش و بدون تنش با استفاده از نتایج F_2 تلاقی‌های دای‌آلل بوده است.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش از ۸ ژنوتیپ گندم به نام‌های قدس، فلات، داراب، بزوستایا، کرج ۲، برکت، چمران و اروند و ۲۸ نتایج F_2 حاصل از تلاقی آنها استفاده گردید. بذرها F_2 و والدین آنها در اواسط آبان ۱۳۸۰ در مزرعه دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد در شرایط رطوبت کافی و تنش رطوبتی آخر فصل کشت گردیدند. در آزمایش تنش خشکی، با توجه به شرایط آب و هوایی منطقه طی مرحله گل‌دهی تا رسیدگی فقط یک بار آبیاری صورت گرفت در حالی که در آزمایش بدون تنش طی همین دوره سه بار آبیاری انجام شد. هر یک از آزمایش‌ها بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا گردید. هر بلوک شامل نسل F_2 تلاقی‌ها و والدین آنها بود و هر ژنوتیپ در ۵ ردیف به طول ۳ متر و با فاصله ۲۰ سانتی‌متر از هم کشت گردید. فواصل کاشت روی ردیف ۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. عملیات زراعی از قبیل کود دادن، وجین و سم‌پاشی به طور یک‌نواخت و مساوی برای هر دو آزمایش و کلیه تکرارها انجام پذیرفت.

پس از تجزیه واریانس مقدماتی در هر محیط، تجزیه

۵ درصد و برای سایر صفات مورد مطالعه در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار بود. هم چنین بر مبنای نتایج حاصل از تجزیه واریانس مجزا برای هر محیط میاگین مربعات ژنوتیپ‌ها، هم در محیط بدون تنش و هم در محیط تنش خشکی، برای کلیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار بود. این مسأله نشان‌دهنده وجود تفاوت‌های ژنتیکی قابل ملاحظه در بین ارقام مورد مطالعه برای صفات مورد ارزیابی می‌باشد.

میانگین مربعات ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) ارقام برای تمام صفات مورد مطالعه در تلاقی‌های دای‌آلل برآورد گردیدند (جدول ۲). میانگین مربعات GCA برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد سنبلهچه بارور در سنبله و تعداد دانه در سنبله در هر دو محیط معنی دار بود. میانگین مربعات GCA تعداد پنجه بارور در محیط تنش معنی دار ولی در محیط بدون تنش غیر معنی دار گردید. هم چنین برای صفت عملکرد بوته میانگین مربعات GCA در محیط بدون تنش معنی دار بود ولی در محیط تنش خشکی معنی دار نگردید.

میانگین مربعات SCA برای ارتفاع بوته در محیط بدون تنش و در سطح احتمال ۵ درصد و برای تعداد پنجه بارور و عملکرد بوته در هر دو محیط در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار بود ولی برای بقیه صفات در هیچ یک از دو محیط معنی دار نگشت. نسبت میانگین مربعات GCA به SCA برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله در هر دو محیط و برای تعداد سنبلهچه بارور در سنبله در محیط تنش خشکی در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار گردید. این نسبت در بقیه موارد معنی دار نبود.

با توجه به معنی دار بودن نسبت میانگین مربعات GCA به SCA (جدول ۲) می‌توان نتیجه گرفت که نقش آثار افزایشی در کنترل ارتفاع بوته بیشتر است. سینگ و پارودا (۲۷) و هم چنین حسنی و همکاران (۱) در مطالعه این صفت به نتایج مشابهی دست یافتند. رقم چمران در محیط بدون تنش و ارقام فلات، داراب و قدس هم در محیط بدون تنش و هم در محیط تنش

خشکی دارای آثار منفی و معنی دار GCA برای ارتفاع بوته بودند (جدول ۳). لذا این ارقام، والد‌های مفیدی برای کاهش ارتفاع بوته در برنامه‌های اصلاحی خواهند بود. شاخص‌های آماری و پارامترهای ژنتیکی برای ارتفاع بوته در دو محیط مساعد و تنش خشکی (جدول ۴) در هر دو محیط روند یکسانی داشت. برآورد میانگین درجه غالبیت $(H_1 / 4D)^{1/2}$ نشان داد که این صفت در هر دو محیط تحت تأثیر غالبیت نسبی ژن‌ها قرار دارد. مقدار نسبت $H_2/4H_1$ نشان می‌دهد که هم در محیط مساعد و هم در محیط تنش خشکی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در تمام مکان‌های ژنی والد‌ها مساوی نیست و ارقام مورد مطالعه برای ارتفاع بوته دارای آلل‌های غالب بیشتری هستند. علامت ضریب رگرسیون Y_I و (W_I+V_I) در هر دو محیط مثبت بود، بنابراین آلل‌های غالب در هر دو محیط اثر کاهنده داشتند. قابلیت توارث عمومی و خصوصی صفت ارتفاع بوته در محیط مساعد به ترتیب ۷۸ و ۶۴ درصد و در محیط تنش به ترتیب ۸۰ و ۶۹ درصد برآورد گردید (جدول ۴) که البته این مقادیر برآورد یکسانی از قابلیت توارث ارتفاع بوته در هر دو محیط می‌باشند.

با توجه به سهم بیشتر آثار افزایشی ژن‌ها در کنترل ارتفاع بوته و بالا بودن نسبت وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت انتخاب مستقیم برای صفت ارتفاع بوته در نسل‌های اولیه می‌تواند در هر دو محیط موفقیت‌آمیز باشد.

برای صفت تعداد پنجه بارور چه از طریق تجزیه واریانس ترکیب‌پذیری و چه از طریق تجزیه گرافیکی و برآورد پارامترهای ژنتیکی، در هر دو محیط نتایج مشابهی به دست آمد. نسبت واریانس GCA به واریانس SCA در هیچ یک از دو محیط معنی دار نبود (جدول ۲) که مانند گزارش‌های برخی محققین دیگر (۲۷ و ۲۹) حاکی از نقش بیشتر آثار غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. در محیط بدون تنش، رقم چمران دارای اثرات GCA مثبت و معنی دار و در محیط تنش خشکی دارای آثار مثبت ولی غیر معنی دار GCA بود (جدول ۳). با توجه به سهم بیشتر اثرات غیر افزایشی در کنترل

جدول ۲. میانگین مربعات قابلیت ترکیب پذیری عمومی و خصوصی صفات مورد بررسی در دو محیط

میانگین مربعات												منابع تغییر	
عملکرد بوته		تعداد دانه در سنبه		تعداد سنبهچه در سنبه		طول سنبه		تعداد پنجه بارور		ارتفاع بوته			درجه آزادی
تشش	بدون تشش	تشش	بدون تشش	تشش	بدون تشش	تشش	بدون تشش	تشش	بدون تشش	تشش	بدون تشش		
۱/۰۷ ^{NS}	۴/۶۶ ^{**}	۸۱/۵۵ ^{**}	۱۲/۹۷ ^{**}	۱/۶۳ ^{**}	۲/۵۳ ^{**}	۱/۷۷ ^{**}	۲/۵۳ ^{**}	۱/۱۶ [*]	۰/۶۷ ^{NS}	۱۶۵/۸ ^{**}	۲۵۲/۶ ^{**}	۷	GCA
۲/۴۹ ^{**}	۴/۶۰ ^{**}	۱۵/۹۴ ^{NS}	۳۱/۵۹	۰/۲۳ ^{NS}	۱/۳۶ ^{NS}	۰/۶۰ ^{NS}	۰/۲۲ ^{NS}	۲/۹۴ ^{**}	۰/۹۹ ^{**}	۱۲/۹۷ ^{NS}	۲۶/۰۷ [*]	۲۸	SCA
۰/۴۸	۱/۳۶	۸/۳۹	۱۶/۳۹	۰/۱۸	۰/۷۶	۰/۱۰	۰/۱۱	۰/۴۵	۰/۳۹	۷/۷۵	۱۲/۶۵	۷۰	خطا
۰/۴۳ ^{NS}	۱/۰۱ ^{NS}	۵/۵۵ ^{**}	۴/۱۱ ^{**}	۷/۰۸ ^{**}	۱/۸۶ ^{NS}	۸/۸۵ ^{**}	۱۱/۵ ^{**}	۰/۳۹ ^{NS}	۰/۶۹ ^{NS}	۱۲/۷۸ ^{**}	۹/۶۹ ^{**}	-	MS _{GCA} /MS _{SCA}

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۳. اثرات قابلیت ترکیب پذیری عمومی برای صفات مورد مطالعه در دو محیط بدون تنش خشکی و تنش خشکی

عملکرد بوته	تعداد دانه در سنبله			تعداد سنبله در سنبله			طول سنبله			تعداد پنجه بارور			ارتفاع بوته			والد
	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	
-۰/۲۵	۱/۴۸	۳/۳۵*	۰/۲۴*	۰/۳۵	۰/۶۵**	۰/۵۶**	۰/۴۵	-۰/۰۵	-۴/۱۷**	-۲/۹۳*	قدس					
۰/۴۸	۱/۸۳	۴/۱۰*	۰/۱۸	۰/۳۴	۰/۰۰۱	-۰/۰۶	۰/۰۸۲	۰/۲۰۲	-۳/۴۳**	-۴/۹۷**	فلات					
-۰/۰۱	۱/۵	۲/۰۰	-۰/۴۳*	-۰/۳۵	۰/۲۸*	۰/۳۵*	-۰/۱۷	-۰/۰۲	-۴/۱۶**	-۴/۳۵**	داراب					
۰/۰۹	-۶/۴**	-۶/۹۶**	-۰/۸۱**	-۰/۸۲*	-۰/۸۷**	-۱/۰۳**	-۰/۰۳	-۰/۰۶	۶/۸۷**	۷/۳۶**	پزوستنیا					
-۰/۰۷	-۰/۶۲	-۱/۶۵	۰/۱۳۹	۰/۶۱	-۰/۰۲	۰/۰۱۶	-۰/۱۴	-۰/۱۳۲	۴/۲۲**	۶/۳۰**	کرج ۲					
-۰/۴۶	۱/۸۷	۱/۸۸	۰/۳۴*	۰/۱۱	-۰/۰۹	۰/۱۶	-۰/۵۹*	-۰/۰۸	۲/۱۶*	۳/۹۶**	برکت					
۰/۴۳	۲/۳۹*	-۰/۹۴	۰/۰۶	-۰/۵۱	-۰/۲۸*	۰/۳۳*	۰/۴۳	۰/۵۱۶*	-۰/۵۴	-۳/۲۱*	چمران					
-۰/۲۵	-۱/۹۵	-۱/۸۲	۰/۲۵	۰/۲۹	۰/۲۴*	۰/۳۶*	-۰/۰۷	۰/۳۴	-۰/۸۱	-۲/۱۵	اروند					
۰/۲۰۶	۰/۸۵۷	۱/۱۹۸	۰/۱۲۸	۰/۲۵۸	۰/۰۹۶	۰/۱۰	۰/۱۹۹	۰/۱۸۵	۰/۸۲۴	۱/۰۵۲	SE(B)					

* و ** به ترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد

جدول ۴. برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مورد مطالعه در محیط بدون تنش و تنش خشکی

پارامترها و شاخص‌ها	ازتفاع بوته		تعداد پنجه بارور		طول سنبله		تعداد سنبله در سنبله		تعداد دانه در سنبله		عملکرد بوته	
	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش
D	۰/۱۷	۹۵/۲۹	۶۹/۲۳	-۰/۰۶	۰/۵۴	۰/۸۴	۰/۶۷	۰/۴۱	-	۴۱/۳۳	۱/۸۳	۱/۸۳
H ₁	۱۹/۹۶	۱۸۱/۳۰	۶۱/۳۸	۰/۴۸	۲۲/۳۴	۱/۳۰	۱/۴۸	۲/۰۰	-	۱۰۶/۶۶	۳/۸۱۸	۳/۸۱۸
H ₂	۱۹/۷۶	۱۵۵/۸۳	۷۶/۱۴	۱/۲۱	۲۰/۳۴	۰/۵۰	۱/۳۲	۲/۴۸	-	۹۹/۷۴	۳۲/۵۴	۳۲/۵۴
F	۰/۰۸	۱۳/۵۱	۱۰/۵۹	-۰/۴۲	۱/۷۷	۰/۰۹	۰/۱۰	۰/۱۲	-	۲۶/۹۵	۴/۹۴	۴/۹۴
h ²	۷۳/۰۰	-۲۲۰/۹۸	-۶۷/۳۳	۱۰/۴۴	۱۰۳/۸۴	-۱/۱۳	۱/۱۶	۱۴/۱۶	-	۴۴/۱۴	۵۴/۸۵	۵۴/۸۵
H ₁ -H ₂	۰/۲۰	۲۵/۴۷	-۱۴/۷۶	-۰/۷۳	۲/۰۰	۰/۸۰	۰/۱۶	-۰/۴۸	-	۶/۹۲	۵/۶۴	۵/۶۴
H ₂ /4H ₁	۰/۲۶۷	۰/۲۱۴	۰/۳۱	۰/۶۳	۰/۲۳	۰/۱۰	۰/۲۲	۰/۳۱	-	۰/۲۳	۰/۲۱	۰/۲۱
نسبت فراوانی آلل‌ها	۱/۰۴	۱/۱۰	۱/۱۸	-	۱/۶۷	۱/۰۸	۱/۱۰	۱/۱۴	-	۱/۵۱	۱/۸۴	۱/۸۴
4h ² /H ₂	۱۴/۷۶	-	-	۳۴/۴۸	۲۰/۴۰	-	۳/۵۲	۲۴/۴۵	-	۱/۷۷	۶/۷۴	۶/۷۴
(H ₁ /4D) ^{0.5}	۵/۴۲	۰/۶۹	۰/۴۷	-	۳/۲۱	۰/۶۲	۰/۵۵	۱/۱۰	-	۰/۸۰	۲/۲۸	۲/۲۸
b[(W _T +V _T), Y _T]	۰/۸۳	۰/۰۷۳	۱/۲۶	۱/۲۷	۰/۵۸	۱/۶۸	۱/۰۳	۱/۲۸	-	-۷/۷۹	۰/۴۷	۰/۴۷
(Hb)	۰/۷۱	۰/۷۸	۱/۸۰	-	۰/۴۶	۰/۷۵	۰/۸۰	۰/۳۴	-	۰/۷۰	۰/۶۶	۰/۶۶
(Hn)	۰/۰۴	۰/۶۴	۰/۶۹	-	۰/۰۶	۰/۷۱	۰/۶۵	۰/۱۴	-	۰/۴۹	۰/۱۰	۰/۱۰

خشکی این صفت بیشتر تحت کنترل آثار افزایشی ژن‌ها قرار دارد.

هم‌چنین تجزیه گرافیکی و برآورد پارامترهای ژنتیکی تعداد سنبلچه بارور در سنبله (جدول ۴) در دو محیط غیر تنش و تنش خشکی نیز متفاوت بود. میانگین درجه غالبیت $(H_1/4D)^{1/2}$ برای محیط مساعد و تنش خشکی به ترتیب $1/10$ و $0/72$ برآورد شده است. مقادیر این نسبت دلالت بر این موضوع دارد که تعداد سنبلچه بارور در سنبله در محیط بدون تنش احتمالاً تحت کنترل فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارد در حالی که در محیط تنش خشکی این صفت تحت کنترل غالبیت نسبی ژن‌هاست. در محیط بدون تنش در والد‌های مورد مطالعه آلل‌های غالب کنترل کننده این صفت بیشتر از آلل‌های مغلوب ظهور پیدا می‌کنند در حالی که در محیط تنش خشکی والد‌های مورد مطالعه دارای آلل‌های مغلوب بیشتری برای کنترل صفت تعداد سنبلچه بارور در سنبله هستند. قابلیت توارث عمومی و خصوصی این صفت بر مبنای روش هیمن-جینکز در محیط بدون تنش به ترتیب ۳۴ و ۱۴ درصد و در محیط تنش خشکی به ترتیب ۶۰ و ۵۷ درصد محاسبه شد. نتایج به‌دست آمده در مورد تعداد سنبلچه بارور در سنبله نشان داد که ژن‌هایی که این صفت را کنترل می‌کنند به مقدار زیادی تحت تأثیر شرایط تنش آبی قرار دارند.

نتایج تجزیه واریانس قابلیت ترکیب‌پذیری (جدول ۲) نشان می‌دهد که برای صفت تعداد دانه در سنبله نسبت واریانس‌های GCA/SCA در هر دو محیط در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است. بنابراین می‌توان انتظار داشت که در هر دو محیط آثار افزایشی ژن‌ها سهم بیشتری را در کنترل ژنتیکی صفت تعداد دانه در سنبله داشته است. بسیاری از محققین (۶، ۸ و ۲۴) نیز با مطالعه این صفت در محیط‌های مختلف نتایج مشابهی کسب کرده‌اند.

در محیط بدون تنش ارقام قدس و فلات برای صفت تعداد دانه در سنبله دارای اثرات GCA مثبت و معنی‌دار بودند (جدول ۳). این در حالی است که در محیط تنش خشکی والد

تعداد پنجه بارور در هر دو محیط انتظار می‌رود که با استفاده از این رقم در تلاقی با ارقام دیگر بتوان در نتاج حاصل گیاهانی با تعداد پنجه بیشتر را انتخاب کرد. در محیط بدون تنش هیچ‌کدام از تلاقی‌ها از نظر تعداد پنجه بارور در بوته SCA مثبت و معنی‌دار نداشتند در حالی که در محیط تنش خشکی تلاقی اروند \times بزوستایا دارای آثار مثبت و معنی‌دار SCA از نظر این صفت بود. با توجه به وراثت‌پذیری پایین (جدول ۴) و سهم بیشتر اثرات غیر افزایشی در کنترل تعداد پنجه بارور، انتخاب مستقیم برای این صفت در نسل‌های اولیه مؤثر نیست و گزینش برای این صفت باید به نسل‌های پیشرفته برنامه به‌نژادی موکول گردد.

میزان نسبتاً بالا و معنی‌دار واریانس GCA به SCA در هر دو محیط مورد مطالعه (جدول ۲)، نشان داد که اثرات افزایشی سهم بیشتری را در کنترل صفت طول سنبله دارا می‌باشند که برخی از محققین (۴ و ۲۵) نیز به این امر اشاره کرده‌اند. ارقام قدس، داراب و اروند در هر دو محیط بدون تنش و تنش خشکی دارای GCA مثبت و معنی‌دار بودند (جدول ۳). لذا در نتایج حاصل از تلاقی این ارقام می‌توان ژنوتیپ‌های با طول سنبله بیشتر را در هر دو محیط گزینش نمود. هم‌چنین با توجه به سهم زیاد اثرات افزایشی ژن‌ها و بالا بودن نسبت وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در هر دو محیط انتخاب مستقیم برای صفت طول سنبله در نسل‌های اولیه در این‌گونه محیط‌ها می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد.

برای صفت تعداد سنبلچه بارور در سنبله، تجزیه ترکیب‌پذیری نشان‌دهنده روند متفاوت در دو محیط مورد مطالعه بود. بدین ترتیب که نسبت واریانس GCA به SCA در محیط بدون تنش و تنش خشکی به ترتیب $1/86$ و $7/08$ برآورد شد (جدول ۲). معنی‌دار نبودن این نسبت در محیط آبیاری نشان می‌دهد که این صفت در محیط مساعد رطوبتی بیشتر تحت کنترل اثرات غیر افزایشی ژن‌هاست. در حالی که این نسبت در محیط تنش خشکی بالا و در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است و نشان می‌دهد که در محیط تنش

SCA مثبت و معنی‌دار بودند. این در حالی است که در محیط تنش خشکی هیچ‌کدام از تلاقی‌ها اثرات SCA مثبت و معنی‌داری برای عملکرد بوته نداشتند (جدول ۵).

فرضیات مدل تجزیه ژنتیکی در محیط آبیاری با حذف دو والد ارونند و قدس و در محیط تنش خشکی نیز پس از حذف والد چمران برای عملکرد بوته صادق گردید. بر مبنای تجزیه و تحلیل ژنتیکی روش هیمن-جینکز در هر دو محیط پارامترهای H_1 و H_2 بسیار بالاتر از D و معنی‌دار بودند (جدول ۴). بنابراین هم در محیط بدون تنش و هم در محیط تنش خشکی صفت عملکرد تحت تأثیر اثرات فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارد. نتایج مشابهی نیز توسط لاریک و ویرک (۲۱) و هم‌چنین حسنی و همکاران (۱) در مورد صفت عملکرد دانه در بوته گزارش شده است. تجزیه گرافیکی و برآورد میانگین درجه غالبیت $(H_1/4D)^{1/2}$ نیز این نتیجه‌گیری را تصدیق می‌کند. منون و شمارما (۲۴) با استفاده از تجزیه گرافیکی نتایج مشابهی را در دو محیط آبیاری و تنش خشکی به‌دست آوردند. اما چودری و همکاران (۷) با استفاده از تجزیه گرافیکی برای این صفت در محیط آبیاری فوق غالبیت و در محیط تنش خشکی غالبیت نسبی ژن‌ها را برآورد کرده‌اند. برای عملکرد بوته (جدول ۴) نسبت $H_2/4H_1$ در محیط بدون تنش نشان دهنده نامساوی بودن فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در والد‌ها بود در حالی که در محیط تنش خشکی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در والد‌ها نزدیک به هم برآورد گردید. قابلیت توارث عمومی و خصوصی در محیط بدون تنش به ترتیب ۶۶ و ۱۰ درصد و در محیط تنش خشکی به ترتیب ۷۱ و ۴ درصد برآورد شدند (جدول ۴). با توجه به این که واریانس افزایشی بخش بسیار کوچکی از واریانس ژنتیکی را در کنترل عملکرد بوته تشکیل می‌دهد و هم‌چنین برآورد قابلیت توارث خصوصی پائینی برای این صفت در هر دو محیط و پیچیدگی زیاد وراثت این خصوصیت، می‌توان نتیجه گرفت که بازدهی انتخاب، به‌خصوص در نسل‌های اولیه، در برنامه‌های به‌نژادی این صفت پائین خواهد بود.

چمران دارای اثرات GCA مثبت و معنی‌دار و والد‌های قدس، فلات، داراب و برکت دارای اثرات GCA مثبت ولی غیر معنی‌دار بودند (جدول ۳). بنابراین انتظار می‌رود در نتاج حاصل از تلاقی ارقام مذکور با ارقام دیگر، بازده انتخاب برای بهبود صفت تعداد دانه در سنبله بیشتر شود. برای این صفت در محیط بدون تنش حتی پس از حذف دو والد داراب و قدس فرض‌های مدل تجزیه ژنتیکی هیمن-جینکز صادق نگردید و تجزیه و تحلیل دای آلل به روش مذکور انجام نگرفت. در محیط تنش خشکی میانگین درجه غالبیت $(H_1/4D)^{1/2}$ نشان دهنده وجود غالبیت نسبی برای تعداد دانه در سنبله می‌باشد. برای این صفت در محیط تنش خشکی فراوانی آلل‌های غالب بیشتر از آلل‌های مغلوب است (جدول ۴). علامت منفی ضریب رگرسیون Yr و $(Wr+Vr)$ نشان می‌دهد که آلل‌های غالب اثر افزایشی دارند. قابلیت توارث عمومی و خصوصی بر مبنای روش هیمن-جینکز در این محیط به ترتیب ۷۰ و ۴۹ درصد برآورد گردیده است.

نسبت واریانس‌های GCA به SCA در محیط آبیاری و تنش خشکی برای صفت عملکرد بوته به ترتیب ۱/۰۱ و ۰/۴۳ بود که این نسبت‌ها در هر دو محیط معنی‌دار نگردید (جدول ۲). پائین بودن و غیر معنی‌دار بودن نسبت واریانس‌های GCA به SCA در محیط آبیاری و تنش خشکی برای عملکرد بوته تأیید می‌نماید که این صفت در هر دو محیط، بیشتر توسط اثرات غیر افزایشی ژن‌ها کنترل می‌گردد. محققین دیگر (۱۱ و ۲۷) نیز با مطالعه این خصوصیت در محیط‌های متفاوت و با استفاده از این روش تجزیه و تحلیل ژنتیکی نتایج مشابهی را گزارش کرده‌اند. در محیط آبیاری رقم فلات دارای اثرات GCA مثبت و معنی‌دار بود. در محیط تنش خشکی اثرات GCA هیچ‌کدام از ارقام معنی‌دار نگشت ولی ارقام فلات و چمران دارای اثرات مثبت برای GCA بودند (جدول ۳). این امر نشان می‌دهد که ارقام فلات و چمران ترکیب شونده‌های خوبی برای عملکرد بوته در شرایط تنش خشکی هستند. در محیط بدون تنش تلاقی‌های فلات × قدس و ارونند × برکت دارای اثرات

جدول ۵. اثرات قابلیت ترکیب پذیری خصوصی برای صفات مورد مطالعه در دو محیط بدون تنش و تنش خشکی

تلاقی	ارتفاع بوته		تعداد پنجه بارور		طول سنبله		تعداد سنبلهچه در سنبله		تعداد دانه در سنبله		عملکرد بوته	
	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش		
قدس × فلات	۸/۸**	-۲/۷**	-۰/۴۷	-۱/۲۴	-۰/۴۳	-۰/۱۱	-۰/۲۰	۰/۳۴	۲/۹۲	۵/۶۸*	۲/۷۸*	-۰/۰۶
قدس × داراب	-۵/۹۵	-۵/۷۵*	۰/۲۸	-۰/۲۸	۰/۲۰	-۰/۳۶	-۰/۷۰	-۱/۲۳	-۹/۶۱*	-۲/۹۶	-۲/۷۸*	-۱/۶۳*
قدس × بزوستایا	-۴/۵۶	۱/۷۶	-۰/۵۰	-۲/۲**	-۰/۶۵*	-۰/۶۰	۰/۹۰*	-۱/۱۳	-۳/۲۸	-۲/۹۶	-۲/۱۷	-۱/۷۳*
قدس × کرج ۲	۱/۱۱	۱/۰۰	-۰/۲۹	۱/۱۸	-۰/۰۶	۰/۵۷	-۰/۱۲	۰/۰۱	-۳/۶۴	-۳/۵۳	-۰/۸۱	۰/۴۶
قدس × برکت	۳/۹۴	۶/۲۱*	-۱/۰۸	-۰/۹۰	-۰/۵۳	-۰/۳۸	۰/۴۹	۰/۱۹	-۳/۴۲	-۱/۵۲	-۱/۱۵	-۰/۰۷
قدس × چمران	-۵/۸۷	۱/۱۲	۰/۳۰	۰/۱۸	-۰/۲۰	۰/۲۶	۰/۰۸	۰/۵۹	-۱/۱۰	۳/۵۸	-۰/۳۱	۰/۴۷
قدس × اروند	۱/۶۳	۱/۳۹	-۱/۴۵*	-۱/۵۲*	-۰/۰۷	-۰/۳۵	-۱/۵۱*	-۰/۵۹	-۳/۴۳	۰/۲۲	-۱/۷۴	-۰/۴۱
فلات × داراب	۰/۳۵	۱/۰۱	-۰/۱۸	-۰/۴۸	-۰/۰۰۱	-۰/۲۸	-۰/۵۵	۰/۲۴	۴/۰۶	۲/۵۷	-۱/۳۸	-۰/۶۷
فلات × بزوستایا	-۴/۲۳	-۱/۰۹**	-۰/۴۱	-۰/۲۰	۰/۲۸*	۰/۶۳*	-۰/۹۷	۰/۳۸	۱/۰۳	-۶/۷۱*	-۱/۹۳	-۱/۸۱*
فلات × کرج ۲	۰/۳۸	۰/۹۳	-۰/۶۹	-۰/۵۶	۰/۱۱	۰/۱۱	۰/۳۸	۰/۴۸	۰/۶۷	۶/۲۰*	-۰/۹۵	۰/۲۹
فلات × برکت	-۳/۲۸	-۰/۵۸	-۰/۷۵	-۰/۹۵	۰/۴۳	۰/۲۸	-۰/۲۴	-۰/۷۳	۲/۰۴	-۴/۳۹	-۰/۱۰	-۰/۶۰
فلات × چمران	۱/۰۹	۰/۷۵	-۰/۰۳	-۱/۶۳*	-۰/۲۰	۰/۰۶	-۰/۷۰	۰/۶۹	-۴/۳۵	-۰/۸۸	۰/۳۲	-۱/۴۳*
فلات × اروند	-۱/۲۲	۳/۶۲	-۰/۳۶	-۰/۰۳	-۰/۲۶	-۰/۱۱	۱/۴۶*	-۰/۲۲	-۷/۰۵	۴/۱۷	-۰/۷۶	۰/۲۷
داراب × بزوستایا	۵/۲۱	۱/۸۱	-۰/۳۶	-۰/۲۱	-۰/۴۲	-۰/۴۵	-۰/۲۸	-۰/۱۷	-۶/۳۶	۱/۹۲	-۰/۶۶	۰/۲۰
داراب × کرج ۲	-۱/۳۴	-۱/۳۶	-۰/۵۸	-۱/۰۶	۰/۰۱	۰/۱۲	۰/۶۷	۰/۴۵	۱/۲۹	۱/۶۴	۰/۴۴	-۱/۴۴*
داراب × برکت	۲/۱۹	۱/۵۷	-۲/۳**	-۰/۶۳	-۰/۰۳	۰/۲۲	-۱/۶۰*	۰/۲۲	-۲/۰۴	-۲/۷۳	-۲/۶۷*	-۰/۳۹
داراب × چمران	-۷/۹**	-۰/۱۲	-۰/۵۷	-۰/۷۸	۰/۶۱	-۰/۰۳	-۰/۷۶	-۰/۲۱	-۵/۳۶	-۵/۰۶	-۲/۲۸*	-۰/۴۶
داراب × اروند	۶/۷**	۱/۲۱	-۰/۷۲	-۰/۶۵	-۰/۰۵	-۰/۲۷	۰/۸۳	۰/۱۰	۰/۳۹	-۲/۶۱	۰/۰۷	-۱/۴۶*
بزوستایا × کرج ۲	۰/۹۶	۳/۳۴	۰/۲۴	-۰/۶۹	-۰/۵۵	-۰/۲۲	-۰/۶۷	-۰/۵۴	-۴/۱۳	-۱/۳۴	۰/۲۷	۰/۰۳
بزوستایا × برکت	۲/۸۷	-۱/۸۳	-۰/۴۵	-۰/۳۶	-۰/۲۳	-۰/۲۳	-۱/۴۸*	-۰/۳۹	-۰/۴۱	۲/۰۵	-۰/۸۲	-۰/۷۴
بزوستایا × چمران	۲/۵۶	۰/۸۲	۰/۴۴	-۱/۱۸	-۰/۱۵	-۰/۷۲*	۰/۰۷	-۰/۰۰۳	۰/۹۲	۴/۱۰	۱/۹۹	۰/۵۸
بزوستایا × اروند	۱/۳۲	۲/۶۵	-۰/۴۳	۱/۷۶*	-۰/۲۱	-۰/۶۳*	۰/۲۲	۰/۱۶	-۲/۵۷	۲/۷۵	-۰/۲۸	۱/۲۲
کرج ۲ × برکت	-۳/۰۵	-۴/۴۱	-۰/۰۲	-۰/۹۳	۱/۱**	۰/۱۴	-۰/۲۷	۰/۳۳	-۲/۹۹	-۲/۱۳	۰/۳۴	-۱/۰۷
کرج ۲ × چمران	۰/۹۹	-۱/۷۸	-۰/۶۹	-۰/۸۷	-۰/۱۰	-۴/۰	-۰/۵۷	۰/۱۲	-۳/۴۵	-۵/۰۳	-۲/۱۰	-۱/۷۳*
کرج ۲ × اروند	-۱۳/۰۶**	-۵/۲۰	-۰/۲۷	-۰/۲۶	-۰/۶۶*	-۰/۵۶	-۰/۹۷	-۰/۱۲	-۰/۱۲	-۴/۷۶	۲/۵۱*	-۱/۲۴
برکت × چمران	۷/۷۱*	-۱/۴۳	-۰/۳۰	-۲/۲**	۰/۰۱	-۰/۶۹*	۱/۶۴*	-۰/۵۱	۲/۵۱	-۱/۰۰	۱/۳۷	-۲/۰۳**
برکت × اروند	۱/۵۲	-۲/۳۶	۰/۸۸	-۱/۲۴	-۰/۲۸	-۰/۱۳	۰/۵۵	۰/۳۷	۵/۱۶	۱/۴	۲/۵۱*	-۱/۰۳
چمران × اروند	-۱/۱۴	-۳/۱۵	۰/۶۳	-۰/۸۵	۰/۳۲	۰/۰۷	-۰/۷۷	-۰/۱۹	-۳/۳۵	-۴/۸۰	۱/۸۲	-۰/۳۳
SE(sij)	۲/۸۰۶	۲/۱۹۶	۰/۴۹۳	۰/۵۳۲	۰/۲۶۶	۰/۲۵۶	۰/۶۸	۰/۳۴	۳/۱۹	۲/۲۸	۰/۹۲	۰/۵۴۸

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد

وراثت پذیری پائین و سهم بیشتر اثرات غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل تعداد پنجه بارور، انتخاب مستقیم در نسل‌های اولیه مؤثر نیست و گزینش برای این صفت باید به نسل‌های پیشرفته برنامه به‌نژادی موکول گردد. عملکرد بوته نیز توسط اثرات غیرافزایشی ژن‌ها کنترل می‌شود و به دلیل پائین بودن وراثت پذیری خصوصی آن در هر دو محیط تنش (۴ درصد) و بدون تنش (۱۰ درصد) انتخاب مستقیم برای عملکرد موفق نخواهد بود.

به طور کلی بر اساس نتایج به‌دست آمده از این مطالعه می‌توان از ارقام فلات، داراب و قدس در برنامه‌های اصلاحی به عنوان والدین تلاقی جهت کاهش ارتفاع بوته استفاده نمود. با توجه به سهم بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل ارتفاع بوته و طول سنبله و بالا بودن وراثت پذیری این صفات انتخاب مستقیم برای ارتفاع بوته و طول سنبله در نسل‌های اولیه می‌تواند در هر دو محیط تشن و بدون تنش مفید باشد. اما برعکس به دلیل

منابع مورد استفاده

۱. حسنی، م. ق. سعیدی و ع. رضائی. ۱۳۸۴. برآورد پارامترهای ژنتیکی و قابلیت ترکیب پذیری برای عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی ۹(۱): ۱۵۷-۱۷۱.
۲. فرشادفر، ع. ۱۳۷۵. روش‌های تجزیه ژنتیکی مقاومت به خشکی در گندم. چکیده چهارمین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران.
۳. فرشادفر، ع. ۱۳۷۷. کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات. جلد اول، انتشارات دانشگاه رازی کرمانشاه.
4. Abdel-Sabour, M.S., A.M. Hassan, H.S. Abdel Sharif and A.A. Hamada. 1996. Genetic analysis of diallel cross in breed wheat under different environmental conditions in Egypt. 2. F2 and parents. Indian J. Genet. 56: 49-61.
5. Bhullar, G.S., K.S. Gill and A.S. Khana. 1979. Combining ability analysis over F1-F5 generation in diallel cross of breed wheat. Theor. Appl. Genet. 55: 77-80.
6. Celliers, P. R., M. T. Labuschange, C. S. Derenter and C.S. van derenter. 1999. Combining ability effects of some spring wheat cultivars at two different temperature levels. South African J. Plant and Soil 16: 15-17.
7. Chowdhry, M. A., I. Rasool, I. Khalig, T. Mahmood and M.M Gilani. 1999. Genetic of some metric traits in spring wheat under normal and drought environments. Rachis. 18: 34-39.
8. Chowdhry, A.M., M. Rafiq and K. Alam. 1992. Genetic architecture of grain yield and certain other traits in breed wheat. Pakistan J. Agric. Sci. 13(2): 216-220.
9. Christie, B. R., V.I. Shattuck and J.A. Dick. 1988. The diallel cross: its analysis and interaction. University of Guelph, Ontario, Canada.
10. Christie, B. R. and V.I. Shattuck. 1992. The diallel cross: design, analysis and use for plant breeders. Plant Breed. Rev. 9: 9-36.
11. Dasgupta, T. and A.B. Mondal. 1988. Diallel analysis in wheat. Indian J. Genet. 48(2): 167-170.
12. Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Longman, London.
13. Griffing, B. 1950. A genetalized treatment of use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10: 31-50.
14. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
15. Hayman, B.I. 1957. Interaction heterosis and diallel crosses. Genetics 42: 236-355.
16. Hayman, B.I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10: 235-244.
17. Haymen, B.I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.
18. Heyes, J.D. and R.S. Paroda, 1974. Parental generation in relation to combining ability in spring barley. Theor. Appl. Genet. 44: 373-377.
19. Jinks, J.L. and B.I. Hayman. 1953. The analysis of diallel crosses. Maize Genet. Coop News 27. 48-54.
20. Jinks, J. L. 1956. The F2 and backcross generation from a set of diallel crosses. Heredity 10: 1-30.
21. Larik, A.S. and P.S. Virik. 1983. Diallel analysis over environments in wheat-plant characters and harvest index, Indian J. Genet. 43: 21-27.
22. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics: Study of continuous variation. Chapman and Hall Publishers, New York.
23. Matzinger, D. F. Sprague and C.C. Cockerham. 1956. Diallel crosses of maize in experiments repeated over location and years. Agron. J. 51:346-350.
24. Menon, U. and S.N. Sharma. 1997. Genetic of yield determining factors in spring wheat over environments. Indian

- J. Genet. 57: 301-306.
25. Nanda, G.S., P.S. Virk and K.S. Gill. 1983. Diallel analysis over environments in wheat-plant characters and harvest index. Indian J. Genet. 43: 21-27.
26. Patil, V.D. and P.R. Chapde. 1981. Combining ability analysis over environments in diallel cross of linseed (*Linum Usitatissimum*). Theor. Appl. Genet. 60:339-343.
27. Singh, I and R. S. Paroda. 1986. Partial diallel analysis including parents for combining ability in wheat. Indian J. Genet. 46: 490-495.
28. Winder, J.N. and K.L. Lebsack. 1973. Combining ability in durum wheat: I. Agronomic characteristics. Crop Sci. 13: 163-167.
29. Yadav, M.S., I. Singh, S.K. Sharma and K.P. Singh. 1988. Combining ability analysis over environments in spring wheat. Int. J. Tropical Agric. 6: 102-105.