

مطالعه پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در پنج تلاقی گندم

بهروز مرادی عاشور^۱، احمد ارزانی^۲، عبدالمجید رضایی^۲ و سید علی محمد میرمحمدی میبدی^۲

چکیده

در این بررسی نحوه کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و صفات مرتبط به آن در پنج تلاقی گندم پائیزه (*Triticum aestivum* L.) به روش تجزیه میانگین نسل‌ها برآورد گردید. ارقام روشن، مهدوی، اینیا، آتیلا و گاسکویین و جمعیت‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 حاصل از تلاقی آنها بر پایه طرح کرت‌های خردشده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در دو تکرار ارزیابی شدند. نتایج تجزیه واریانس میانگین نسل‌ها نشان داد که تفاوت‌های معنی‌دار بین نسل‌ها برای صفات مورد مطالعه از جمله عملکرد دانه در بوته، تعداد سنبله در بوته، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن دانه در سنبله وجود دارد. برای بیشتر صفات و تلاقی‌ها مقدار $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ کوچک‌تر از یک بود که بیانگر متفاوت بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌های کنترل‌کننده این صفات می‌باشد. برای عملکرد دانه وراثت‌پذیری عمومی با دامنه ۲۸/۵ تا ۵۸/۶ درصد و وراثت‌پذیری خصوصی با دامنه ۲۴ تا ۴۸/۵ درصد برای پنج تلاقی برآورد گردید که کوچک‌ترین برآورد را در مقایسه با سایر صفات دارا بود. برآورد اجزای ژنتیکی میانگین نسل‌ها با برازش مدل‌های مختلف و انتخاب بهترین مدل نشان داد که بسته به نوع صفت و ژنوتیپ نقش اجزای ژنتیکی افزایشی، غالبیت و اپیستازی در کنترل صفات مورد مطالعه متفاوت است.

واژه‌های کلیدی: گندم نان، تجزیه میانگین نسل‌ها، وراثت‌پذیری، عملکرد دانه، اجزای تنوع و عملکرد

مقدمه

ژنتیکی کنترل‌کننده اجزای عملکرد دانه، به‌نژادگر را در گزینش نظام به‌نژادی مناسب برای افزایش عملکرد دانه کمک می‌کند. بدین منظور با انجام تلاقی بین لاین‌های خالص و تهیه بذر نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 و از طریق تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها می‌توان روابط ژنتیکی موجود بین گیاهان در درون و بین نسل‌ها را تعیین و پارامترهای ژنتیکی را برآورد نمود (۶) و با تجزیه میانگین نسل‌ها آثار ژنتیکی افزایشی،

عملکرد دانه صفتی بسیار پیچیده است و انتخاب برای افزایش عملکرد در طی نسل‌های در حال تفکیک به لحاظ وجود اثر متقابل ژنوتیپ × محیط با مشکل مواجه می‌باشد، بدین ترتیب استفاده از برخی از اجزای عملکرد که با عملکرد دانه هم‌بستگی دارند برای انتخاب بوته‌ها و فامیل‌ها در طی نسل‌های اولیه قابل توجیه می‌باشد (۱۱). در این ارتباط آگاهی از پارامترهای

۱. محقق مرکز ملی تحقیقات گل و گیاه محلات

۲. به ترتیب استادان و دانشیار اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

غالبیت، اپیستازی و درجه غالبیت در هر تلاقی برآورد کرد (۳). این روش در مقایسه با دیگر طرح‌های ژنتیکی به آزمایش‌های کوچک‌تری از لحاظ مواد ژنتیکی و سطح زیر کشت نیاز دارد و به سادگی می‌توان آن را به مدل‌های پیچیده‌تری شامل اپیستازی دو طرفه (digenic) و سه طرفه (trigenic) تعمیم داد و آثار آنها را برآورد نمود (۴ و ۱۱). ضمن این که روش مبتنی بر تجزیه میانگین در مقایسه با روش‌های مبتنی بر تجزیه واریانس (سایر روش‌ها) از خطای کوچک‌تری برخوردار می‌باشند (۳).

در مطالعه‌ای در گندم بهاره، اهمیت بیشتر اثر غالبیت ژن در مقایسه با اثر افزایشی با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در تلاقی‌ها و نقش مهم اثر متقابل ژنی یا اپیستازی در کنترل صفات تعداد پنجه در بوته، عملکرد دانه در بوته، تعداد دانه در سنبله و روز سنبله‌دهی گزارش شده است (۱۰). در گزارش دیگری معنی‌دار بودن عمل افزایشی ژن و اپیستازی افزایشی × افزایشی برای عملکرد دانه با استفاده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها در دو تلاقی گندم دیده شد (۱۲). یاوا و همکاران (۱۴) مدل ساده افزایشی - غالبیت را برای صفات تعداد پنجه در بوته و عملکرد دانه در بوته کافی ندانسته‌اند و حداقل یک نوع اثر متقابل از جمله اثر متقابل غالبیت × غالبیت را در کنترل آنها معنی‌دار یافتند. منون و شارما (۸) اثر غالبیت را برای صفت عملکرد دانه در بوته گزارش کرده‌اند. سینگ و سینگ (۱۳) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، چهار جزء عملکرد را در چهار تلاقی گندم بررسی نمودند و برای صفات تعداد دانه در خوشه اثر افزایشی و اثر متقابل افزایشی × افزایشی، برای وزن دانه در خوشه اثر غالبیت و آثار متقابل افزایشی × غالبیت و افزایشی × افزایشی و برای عملکرد دانه در بوته در ۲ تلاقی از ۴ تلاقی فقط جزء افزایشی را معنی‌دار گزارش نمودند. اطلاع از توارث و اجزای ژنتیکی کنترل‌کننده صفات کمی کنترل‌کننده عملکرد و اجزای آن در به‌نژادی و ایجاد ارقام پر محصول سودمند می‌باشد. بررسی حاضر با هدف بررسی پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در گروهی از ارقام گندم نان رایج در کشور با استفاده از روش تجزیه و تحلیل میانگین

نسل‌ها اجرا گردیده است.

مواد و روش‌ها

نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 تلاقی‌های مهدوی × روشن، آتیلا × روشن، گاسگوین × روشن، اینیا × روشن و مهدوی × اینیا در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در ۲ تکرار، در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان واقع در لورک نجف‌آباد در سال زراعی ۱۳۷۹-۱۳۷۸ کشت گردیدند و از لحاظ صفات عملکرد دانه در بوته، تعداد سنبله بارور در بوته، تعداد سنبله در سنبله ارزیابی شدند. به منظور برطرف کردن اثر احتمالی ناشی از نامتجانسی خاک نسل‌های مربوط به هر تلاقی در کنار یکدیگر کشت شدند. نسل‌ها در هر تلاقی به طور مجزا و به صورت تصادفی در بلوک قرار گرفتند. در هر کدام از تلاقی‌ها، نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، BC_1 و BC_2 در ۲ خط به طول ۳ متر و نسل F_2 در ۴ خط به طول ۳ متر کشت گردید. فاصله بین ردیف‌ها ۳۰ سانتی‌متر و فاصله بین کرت‌های آزمایش (نسل در هر تلاقی) ۵۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. صفات مورد بررسی در ۱۵ بوته والدین و F_1 ها، ۳۰ بوته BC_1 و BC_2 و ۵۰ بوته F_2 که به طور تصادفی در هر کرت مشخص شدند، اندازه‌گیری شدند. تجزیه میانگین نسل‌ها برای هر پنج تلاقی و هر صفت به طور جداگانه به روش ماتر و جینکز (۶) انجام گرفت. برآورد آثار ژنتیکی با استفاده از مدل شش پارامتری شامل میانگین نسل‌ها (m)، اثر افزایشی [d]، اثر غالبیت [h]، اثر متقابل بین آثار افزایشی [i]، اثر متقابل بین آثار افزایشی و غالبیت [j]، اثر متقابل بین آثار غالبیت [l] انجام شد. با توجه به این که تعداد مشاهده برای برآورد اجزای واریانس‌ها در هر نسل متفاوت بودند، برآورد پارامترها با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی (weighted least squares) انجام شد (۴ و ۶). به منظور ارائه مناسب‌ترین مدل برای توجیه میانگین‌های مشاهده شده، تمام نسل‌ها با مدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری آزمون شدند. این مدل‌ها برای میانگین‌های مشاهده شده به وسیله آزمون مربع کای با چهار، سه، دو و یک

متوسط غالبیت را نشان می‌دهد. برآوردهای توارث‌پذیری عمومی بر اساس واریانس جمعیت‌ها محاسبه گردید. ضرایب هم‌بستگی ژنوتیپی و فنوتیپی با استفاده از ماتریس واریانس و کوواریانس و نیز امید ریاضی موجود در جدول تجزیه واریانس و با استفاده از نرم‌افزار SAS برآورد شدند.

نتایج

نتایج تجزیه واریانس میانگین نسل‌ها نشان داد نسل‌های مختلف از نظر صفات مورد بررسی تفاوت‌های معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد داشتند. با توجه به تفاوت‌های ژنتیکی بین نسل‌ها از نظر صفات مورد مطالعه، تجزیه میانگین نسل‌ها انجام شد که نتایج آن در جدول ۱ آورده شده است. برای سهولت در ارائه نتایج، هرصفت به طور جداگانه مورد بررسی قرار گرفت.

۱. تعداد سنبله بارور در بوته

منفی بودن مقدار پارامتر ژنتیکی F برای این صفت (جدول ۱) در تلاقی‌های روشن \times مهدوی، روشن \times اینیا و مهدوی \times اینیا بیانگر غالب بودن ژن‌های کنترل‌کننده تعداد سنبله در بوته در والد مهدوی (روشن \times مهدوی) و اینیا (روشن \times اینیا و مهدوی \times اینیا) بود که دلیل آن تعداد سنبله بیشتر می‌باشد. این مقدار در تلاقی‌های روشن \times آتیلا و مهدوی \times گاسکون مثبت بود که نشان می‌دهد ژن‌های کنترل‌کننده این صفت در این تلاقی‌ها در والد روشن به دلیل تعداد سنبله بیشتر غالب بودند. قدر مطلق و مقدار پارامتر $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ در تمام تلاقی‌ها برای این صفت کوچک‌تر از یک بود، بنابراین اثر ژن‌های مسئول این صفت از نظر علامت و بزرگی در مکان‌های مختلف متفاوت است. در این حالت برآورد $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد که در تلاقی‌های روشن \times اینیا، روشن \times آتیلا و مهدوی \times گاسکون حاکی از عمل فوق غالبیت و در تلاقی روشن \times مهدوی غالبیت کامل و در تلاقی مهدوی \times اینیا نشان‌دهنده غالبیت نسبی است.

درجه آزادی برای نکوئی برآزش (goodness of fit) امتحان گردیدند. این روش چون از اطلاعات تمامی نسل‌ها استفاده می‌کند به آزمون وزنی توام (joint scaling test) معروف است. عکس و ضرب کردن ماتریس‌ها به وسیله برنامه آماری مینی‌تب (Minitab) انجام شد و بر اساس روش ماتر و جینکز (۶) اجزای واریانس محاسبه گردیدند. این اجزای براساس امید ریاضی فرمول‌های زیر محاسبه شدند:

$$E_W = \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1}) \quad [1]$$

$$D = 4V_{F_1} - 2(V_{BC_1} + V_{BC_2}) \quad [2]$$

$$H = 4(V_{BC_1} + V_{BC_2} - V_{F_1} - E_W) \quad [3]$$

$$F = V_{BC_1} - V_{BC_2} \quad [4]$$

در فرمول‌های فوق E_W جزء غیرقابل توارث (محیطی)، D جزء افزایشی واریانس، H جزء غالبیت واریانس، F بخش ناشی از هم‌بستگی d و h روی تمام مکان‌های ژنی می‌باشند. چنانچه مقدار پارامتر ژنتیکی F صفر (یا نزدیک به صفر) باشد، نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار بیشتری را از لحاظ صفت اندازه‌گیری شده (نسبت به والد دیگر) دارا می‌باشد. به همین ترتیب مقدار منفی پارامتر ژنتیکی F بیانگر این است که ژن‌های غالب اکثراً در والدی قرار دارند که مقدار کمتری از لحاظ صفت مورد مطالعه (نسبت به والد دیگر) دارا است. هم‌چنین نسبت غالبیت یعنی $\sqrt{\frac{H}{D}}$ و $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ به عنوان معیاری از انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی متفاوت برآورد شدند. چنانچه $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با یک (یا نزدیک به یک) باشد، نشان‌دهنده این است که بزرگی و علامت غالبیت برای تمام ژن‌های مسئول صفت مورد مطالعه یکسان است. در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$ می‌تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد، ولی اگر نسبت $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با صفر (و یا نزدیک به صفر) باشد، بیانگر این است که ژن‌های کنترل‌کننده صفت اندازه‌گیری شده از لحاظ علامت و بزرگی متفاوت می‌باشند، در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$

جدول ۱. اجزای واریانس برای صفات تعداد سنبله در بوته، تعداد سنبلچه در سنبله، وزن دانه در سنبله و عملکرد دانه در بوته نسل‌های مختلف گندم

F/√DH	√H/D	E _w	F	H	D	تلاقی	صفات
-۰/۰۲	۰/۹۲	۲۱/۵۲	-۰/۸۹	۳۶/۳۴	۴۲/۱۷	روشن × مهدوی	تعداد سنبله در بوته
-۰/۲۰	۰/۹۲	۳۰/۵۳	-۶/۴۷	۴۵/۵۴	۲۲/۱۵	روشن × اینیا	
۰/۱۱	۱/۵۳	۲۶/۵۲	۵/۵۱	۷۳/۷۴	۳۳/۱۳	روشن × آتیلا	
۰/۱۳	۱/۳۸	۳۰/۱۸	۴/۳۹	۴۴/۵۴	۲۳/۰۷	روشن × گاسکون	
-۰/۰۹	۰/۲۹	۱۸/۱۲	-۱/۲۰	۳/۷۶	۴۲/۷۵	مهدوی × اینیا	
-۰/۲۹	۰/۷۱	۲/۰۹	-۰/۷۸	۱/۸۸	۳/۶۸	روشن × مهدوی	تعداد سنبلچه در سنبله
۰/۵۱	۰/۴۴	۲/۱۵	۱/۵۵	۱/۳۳	۶/۸۲	روشن × اینیا	
-۰/۱۳	۱/۱۶	۲/۴۲	-۰/۵۴	۴/۶۱	۳/۴۲	روشن × آتیلا	
۰/۰۴	۱/۷۹	۲/۳۵	۰/۱۱	۴/۳۵	۱/۳۵	روشن × گاسکون	
۰/۲۴	۰/۷۰	۲/۴۸	۰/۴۰	۱/۱۸	۲/۳۵	مهدوی × اینیا	
۰/۲۴	۰/۸۶	۰/۰۹	۰/۰۲	۰/۰۸	۰/۱۰	روشن × مهدوی	وزن دانه در سنبله
۰/۱۵	۰/۵۰	۰/۰۶	۰/۰۲	۰/۰۷	۰/۲۹	روشن × اینیا	
۰/۲۰	۰/۳۲	۰/۱۰	۰/۰۱	۰/۰۲	۰/۲۵	روشن × آتیلا	
۰	۰/۸۴	۰/۰۵	۰	۰/۱۰	۰/۱۵	روشن × گاسکون	
۱/۰۵	۱/۹۲	۰/۰۷	۰/۴	۰/۳۴	۰/۴۲	مهدوی × اینیا	
۰/۳۰	۰/۵۷	۱۰۵/۷۱	۱۲/۵	۲۳/۴۶	۷۰/۶۲	روشن × مهدوی	عملکرد دانه در بوته
-۰/۱۷	۱/۴۶	۹۴/۳۹	-۲۲/۷۲	۱۸۷/۷۳	۸۷/۲۶	روشن × اینیا	
۰/۱۷	۰/۵۸	۶۲/۴۶	۱۴/۱۱	۴۶/۵۸	۱۳۵	روشن × آتیلا	
-۰/۱۱	۰/۹۸	۷۲/۱۶	-۱۴/۷۲	۱۲۶/۳۵	۱۳۱/۵۲	روشن × گاسکون	
۰/۲۸	۱/۰۱	۶۰/۴۰	۱۹/۱۹	۶۸/۷۷	۶۶/۵۷	مهدوی × اینیا	

روشن × مهدوی و روشن × آتیلا نشانگر غالب بودن ژن‌های کنترل کننده این صفت در این تلاقی‌ها به ترتیب در والد مهدوی و آتیلا بود. هم‌چنین مثبت بودن این مقدار در تلاقی‌های روشن × اینیا، مهدوی × گاسکون و مهدوی × اینیا نمایانگر غالب بودن ژن‌های مسؤل این صفت در والد روشن (تلاقی روشن × اینیا) و مهدوی × گاسکون) و والد مهدوی (تلاقی مهدوی × اینیا) بود که احتمالاً تعداد سنبله بیشتر می‌تواند علت آن باشد،

مقدار و قدر مطلق پارامتر $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ در تمام تلاقی‌ها کوچک‌تر از یک بود، بنابراین اثر ژن‌ها از نظر علامت و بزرگی در مکان‌های گوناگون، متفاوت است و برآورد $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد که تفاوت فاحش این برآورد با مقادیر $\frac{H}{D}$ دلیل بر این ادعا می‌باشد. مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ در تلاقی روشن × آتیلا و مهدوی × گاسکون حاکی از عمل فوق غالبیت بوده و با مراجعه به مقادیر وراثت‌پذیری مشاهده می‌شود که تفاوت فاحشی بین مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این تلاقی‌ها وجود دارد که بیانگر اهمیت غالبیت می‌باشد. برآوردهای $\sqrt{\frac{H}{D}}$ در تلاقی‌های روشن × مهدوی، روشن × اینیا و مهدوی × اینیا غالبیت نسبی را نشان می‌دهد.

با توجه به برآوردهای اجزای ژنتیکی میانگین برای این صفت (جدول ۲)، در تلاقی روشن × مهدوی و مهدوی × اینیا علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت تنها اثر متقابل افزایشی × غالبیت [J] معنی‌دار بود و در تلاقی روشن × آتیلا تنها اثر متقابل افزایشی × غالبیت غیرمعنی‌دار بود و بقیه آثار معنی‌دار بودند. در تلاقی روشن × اینیا تنها اثر متقابل افزایشی × افزایشی معنی‌دار بود. در تلاقی مهدوی × گاسکون مدل شش پارامتری کافی نبوده و پیشنهاد می‌گردد از سایر نسل‌ها به منظور برآورد بهتر اجزای ژنتیکی میانگین استفاده گردد.

متوسط وراثت‌پذیری عمومی از $\frac{38}{74}$ درصد در تلاقی مهدوی × اینیا تا $\frac{63}{94}$ درصد در تلاقی روشن × اینیا متغیر بود. بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی به تلاقی روشن × اینیا تعلق

وجود تفاوت زیاد بین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی تلاقی‌های روشن × اینیا، روشن × آتیلا، مهدوی × گاسکون (جدول ۳) نیز بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت بود.

براساس آزمون χ^2 اجزای ژنتیکی میانگین برای این صفت (جدول ۲) در تلاقی‌های روشن × مهدوی و روشن × آتیلا معنی‌دار بود. برای تعیین دقت مدل و معنی‌داری یا غیرمعنی‌داری χ^2 نمی‌توان از مدل شش پارامتری استفاده نمود و برای این منظور نیاز به نسل‌های بیشتری می‌باشد. بنابراین در این تلاقی‌ها پیشنهاد می‌شود از نسل‌های پیشرفته‌تر و در نتیجه از مدل‌هایی با تعداد پارامتر بیشتر استفاده گردد تا چنانچه اثر متقابل سه‌گانه‌ای وجود داشته باشد، آشکار گردد. با این حال جزء [d] در این تلاقی‌ها و نیز در تلاقی روشن × اینیا معنی‌دار نبود که این می‌تواند به علت اثرافزایشی [d] کوچک‌تر در مقایسه با سایر آثار باشد. در تلاقی مهدوی × گاسکون علی‌رغم معنی‌دار نبودن χ^2 در اکثر مدل‌ها اجزای موجود در آن مدل‌ها نیز معنی‌دار نبود، دلیل این یافته احتمالاً نزدیک بودن میانگین‌ها در این تلاقی باشد. در تلاقی مهدوی × اینیا چون اثر متقابل معنی‌داری مشاهده نشد، مدل ساده افزایشی - غالبیت مناسب تشخیص داده شد.

به‌کارگیری فرمول‌های متفاوت، منجر به برآوردهای متفاوتی از وراثت‌پذیری عمومی شد (جدول ۳)، با این حال متوسط وراثت‌پذیری عمومی از $\frac{40}{105}$ درصد در تلاقی مهدوی × گاسکون تا $\frac{55}{62}$ درصد در تلاقی روشن × آتیلا متغیر بود. بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی مهدوی × اینیا مشاهده شد. بیشترین پیشرفت ژنتیکی نیز در این تلاقی مشاهده شد، بنابراین انتخاب مستقیم برای این صفت در این تلاقی نسبت به سایر تلاقی‌ها مؤثر خواهد بود. ضرایب هم‌بستگی ژنوتیپی و فنوتیپی (جدول ۴) نشان داد که تعداد سنبله با عملکرد دانه در بوته هم‌بستگی مثبت و معنی‌دار (به ترتیب $0/75$ و $0/46$) دارد.

۲. تعداد سنبله در سنبله

منفی بودن مقدار پارامتر ژنتیکی F برای این صفت در تلاقی‌های

جدول ۲. برآوردهای اجزای ژنتیکی میانگین برای صفات تعداد سنبله درپوته و تعداد سنبله در سنبله در پوتی تلافی گندم

صفات	تلافی	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	χ^2
تعداد سنبله در پوته	روشن × مهدوی	۲۷/۷۷ ± ۵/۱۰**	۱/۴۵ ± ۰/۹۴ ^{NS}	۴۴/۱۷ ± ۱۲/۷۰**	-۱۴/۲۲ ± ۵/۰۱**	۹/۱۲ ± ۳/۷۳*	-۳۱/۹۰ ± ۷/۹۲**	۰
	روشن × اینیا	۲۰/۳۳ ± ۲/۶۷**	-۰/۹۲ ± ۰/۹۴ ^{NS}	-۸/۳۶ ± ۴/۱۹(*)	-۶/۰۱ ± ۲/۸۳*	-	-	۲/۲۵ ^{NS}
	روشن × آتیلا ۵	۲۷/۴۳ ± ۶/۵۳**	-۱/۵۲ ± ۱/۰۲ ^{NS}	۳۵/۵۰ ± ۱۷/۵۱*	-۱۱/۹۲ ± ۶/۴۵(*)	۱۱/۰۴ ± ۵/۴۵*	-۲۳/۱۷ ± ۱۱/۵۶*	۰
تعداد سنبله در سنبله	روشن × گاسکوبین	-	-	-	-	-	-	-
	مهدوی × اینیا	۱۳/۳۴ ± ۰/۷۹**	-۲/۰۲ ± ۰/۸۱*	-۳/۰۹ ± ۱/۳۹*	-	-	-	۸/۳۶(*)
	روشن × مهدوی	۱۵/۵۳ ± ۰/۲۰**	۰/۴۷ ± ۰/۲۲(*)	۱/۹۹ ± ۰/۴۴**	-	۳/۳۲ ± ۱/۰۳**	-	۰/۴۹ ^{NS}
تعداد سنبله در سنبله	روشن × اینیا	۱۹/۴۲ ± ۰/۷۸**	۰/۸۳ ± ۰/۲۶**	-۲/۷۵ ± ۱/۱۳*	-۲/۱۷ ± ۰/۸۳**	-	-	۴/۴۵ ^{NS}
	روشن × آتیلا ۵	۱۱/۵۱ ± ۱/۷۱**	۱/۴۳ ± ۰/۲۴**	۱۴/۵۷ ± ۴/۴۳**	۴/۹۷ ± ۱/۹۶**	-	-۶/۹۵ ± ۲/۹۶*	۰/۲۱ ^{NS}
	روشن × گاسکوبین	۱۲/۶۸ ± ۱/۶۶**	۱/۳۲ ± ۰/۲۲**	۱۶/۱۶ ± ۴/۴۴**	۴/۰۴ ± ۱/۶۵*	-۶/۳۱ ± ۱/۳۵**	-۱۱/۹۵ ± ۲/۹۸**	-
مهدوی × اینیا	۱۴/۴۵ ± ۰/۲۶**	۱/۲۷ ± ۰/۲۸**	۱/۹۸ ± ۰/۵۱**	-	-۵/۳۱ ± ۱/۴۵**	-	۲/۸۴ ^{NS}	

ادامه جدول ۲.

صفات	تلاقی	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	χ^2
وزن دانه در سنبله	روشن × مهدوی	۰/۷۰±۰/۱۴**	-۰/۱۳±۰/۰۴**	۱/۵۷±۰/۲۲**	۰/۷۸±۰/۱۵**	-	-	۱/۸۳ ^{NS}
	روشن × اینیا	۰/۹۷±۰/۱۵**	۰/۰۵±۰/۰۴(*)	۱±۰/۲۲**	۰/۳۷±۰/۱۵**	-	-	۰/۸۵ ^{NS}
	روشن × آتیلا ۵	۱/۳۳±۰/۰۴**	۰/۱۲±۰/۰۴**	۰/۳۱±۰/۱۰**	-	-	-	۴/۲۸ ^{NS}
	روشن × گاسکونین	-۰/۸۵±۰/۰۳۱**	۰/۱۱±۰/۰۳**	۳/۷±۰/۰۸۱**	۱/۵۳±۰/۰۳۱**	-۰/۶۸±۰/۰۲۴**	-۲/۴۸±۰/۰۵۳**	۰
عملکرد دانه در بونه	مهدوی × اینیا	۱/۲۸±۰/۰۵۳**	۰/۲۳±۰/۰۳**	۰/۵۷±۰/۰۸**	-	-	-	۲/۰۴ ^{NS}
	روشن × مهدوی	۲۱/۳۵±۱/۶**	۰/۰۹±۱/۶ ^{NS}	۲۴/۲۲±۷/۲۳**	-	۱۶/۴۴±۶/۵۳*	-۳۹/۴۲±۸/۴۸**	۳/۴۹(*)
	روشن × اینیا	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	-
	روشن × آتیلا ۵	۴۲/۴۲±۹/۰**	۳/۰۵±۱/۲۸(*)	-۶۷/۱۷±۲۳/۳۸**	-۲۰/۰۴±۸/۷۳*	-	-۵۱/۳۴±۱۵/۳۴**	۰/۰۶ ^{NS}
مهدوی × اینیا	روشن × گاسکونین	۱۹/۰۷±۰/۸۱**	۴/۳۶±۱/۱۵*	۸/۲±۲/۱**	-۴/۲±۱/۸۲	-	-	۱/۱۸ ^{NS}
	مهدوی × اینیا	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	- ^{NS}	-

*، ** و (*): به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۱، ۵ و ۱۰ درصد

NS: عدم اختلاف معنی دار

جدول ۳. درجه غالیته، برآوردهای وراثت پذیری به وسیله روش‌های متفاوت و پیشرفت ژنتیکی برای صفات تعداد سنبله در بوته و تعداد سنبله در سنبله

پیشرفت ژنتیکی (GA)	وراثت پذیری خصوصی (h ² NS)	میانگین	وراثت‌پذیری عمومی ^۱ (h ² BS)					درجه غالیته (h/d)	تلاقی	صفات
			۵	۴	۳	۲	۱			
۶/۹۱	۴۰/۷	۵۱/۲	۵۸/۳	۴۹/۲	۸۵/۷	۳۱/۹	۳۰/۹	۱/۳۴	روشن × مهدوی (۱)	تعداد سنبله در بوته
۳/۱۳	۲۰/۸	۴۵/۳۲	۴۲/۳	۴۵/۸	۳۳	۵۲/۸	۵۲/۷	-۲/۶۳	روشن × اینیا (۲)	
۴/۱	۲۵/۷	۵۵/۶۲	۵۶/۱	۵۵/۵	۵۸/۲	۵۴/۲	۵۴/۱	-۰/۲۷	روشن × آتیلا ۵ (۳)	
۳/۲۶	۲۱/۸	۴۰/۰۵	۴۲/۹	۳۹/۳	۵۳/۴	۳۲/۳۵	۳۲/۳	-۳/۱۱	روشن × گاسکونین (۴)	
۱۱/۴۷	۵۲/۸	۵۲/۳۴	۵۵/۲	۵۱/۶	۶۵/۸	۴۴/۶	۴۴/۵	-۱/۱۱	مهدوی × اینیا (۵)	
۱/۸۱	۴۱/۹	۵۳/۱	۵۲/۶	۵۳/۲	۵۰/۳	۵۴/۸	۵۴/۶	۷/۸	روشن × مهدوی (۱)	تعداد سنبله در سنبله
۲/۸۹	۵۷/۷۹	۶۳/۹۴	۶۳/۵	۶۴/۱	۶۱/۸	۶۵/۲	۶۵/۱	-۰/۴۴	روشن × اینیا (۲)	
۱/۵۴	۳۲/۵	۵۶/۸۴	۵۴/۲	۵۷	۴۵/۳	۶۴/۸	۶۲/۹	۱/۷۹	روشن × آتیلا ۵ (۳)	
۰/۶۹	۱۶/۵	۴۶/۱۸	۴۲/۹	۴۵/۸	۳۴	۵۶/۳	۵۱/۹	۰/۱۳	روشن × گاسکونین (۴)	
۱/۲۳	۳۰	۳۸/۷۴	۳۷/۳	۳۹/۱	۳۲/۳	۴۲/۶	۴۲/۴	۱/۲۳	مهدوی × اینیا (۵)	

مطالعه پارامترهای ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در پنج تلاقی گندم

ادامه جدول ۳.

پیشرفت ژنتیکی (GA)	وراث پذیرگی (h ² _{NS}) خصوصی	میانگین					درجه غالبیت (h/d)	تلاقی	صفات
		۵	۴	۳	۲	۱			
۰/۲۷	۳۲/۷	۴۴/۶	۴۶/۴	۳۹/۲	۵۰/۵	۵۰	۵	(۱) روشن × مهدوی	وزن دانه در سنبله
۰/۶۸	۶۹/۵	۷۳/۹	۷۸/۲	۶۰/۸	۸۷/۸	۸۶/۹	۶/۱	(۲) روشن × اینیا	
۰/۵۸	۵۸/۳	۵۷/۵	۶۴/۱	۳۷/۵	۷۷/۵	۷۷	۳/۵۵	(۳) روشن × آتیلا ۵	
۰/۴۱	۵۰	۶۷/۵	۶۸/۷	۶۲/۵	۷۶/۸	۷۱/۸	۴/۹	(۴) روشن × گاسکونین	
۰/۴۶	۵۱/۴	۸۱	۸۲/۹	۷۵/۶	۸۹/۱	۸۶/۴	۲/۵۸	(۵) مهدوی × اینیا	
۱۰/۵۸	۲۴	۲۸/۵۴	۲۸/۶	۲۶	۳۱	۲۹/۹	۱۵/۲	(۱) روشن × مهدوی	عملکرد دانه در بوته
۶/۶۱	۲۳/۶	۵۲/۶۶	۵۳/۶	۳۵	۶۳	۶۲/۸	۲/۳۷	(۲) روشن × اینیا	
۱۱/۷۱	۴۵/۸	۵۴/۶۲	۵۴/۲	۶۰/۷	۵۱/۴	۵۱	۱/۳۴	(۳) روشن × آتیلا ۵	
۱۰/۳۸	۳۸/۷	۵۸/۶۶	۵۸/۷	۵۳/۴	۶۲/۵	۶۱/۳	۱/۰۷	(۴) روشن × گاسکونین	
۶/۵	۳۰	۴۶/۶	۴۶/۸	۴۱/۵	۴۹/۷	۴۹/۵	۴/۴۱	(۵) مهدوی × اینیا	

$Vp_1 + Vp_2 + 2VF_1/4$ و $Vp_1 + Vp_2 + VF_1/2$ در این نسبت، اثر محیطی (E_w)، برای روابط ۱، ۲، ۳، ۴، ۵ و به ترتیب عبارتست از: $2(Vp_1 + Vp_2)$ ، $(Vp_1 + Vp_2)$ ، V_{F1} ، $\sqrt{Vp_1 * Vp_2}$

۲- میانگین ۵ روش متفاوت

$$h^2_{NS} = [2V_{F2} - (V_{BC1} + V_{BC2})] / V_{F2} - 3$$

$$K = 7/06, GA = K * \sqrt{V_{F2} * h^2_{NS}} - 4$$

جدول ۴. ضرایب هم‌بستگی ژنوتیپی (اعداد بالای قطر) و فنوتیپی (اعداد پایین قطر) صفات مورد بررسی در ۳۰ ژنوتیپ (۵ تلاقی و ۶ نسل) گندم

صفات	تعداد سنبله بارور در بوته	تعداد سنبلچه در سنبله	وزن دانه در سنبله	عملکرد دانه در بوته
تعداد سنبله بارور در بوته	-	۰/۰۰۲	-۰/۶۸	۰/۷۵
تعداد سنبلچه در سنبله	۰/۰۳	-	۰/۵۰	۰/۸۸
وزن دانه در سنبله	-۰/۴۱	۰/۳۳	-	۰/۷۷
عملکرد دانه در بوته	۰/۴۶	۰/۵۳	۰/۵۲	-

هم‌بستگی‌های بزرگ‌تر از ۰/۳۵۵ و کوچک‌تر از -۰/۳۵۵ در سطح احتمال ۵ درصد و هم‌بستگی‌های بزرگ‌تر از ۰/۴۵۶ و کوچک‌تر از -۰/۴۵۶ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار می‌باشند.

تخمین خوبی از غالبیت می‌باشد و با مقدار $\frac{H}{D}$ تقریباً تطابق داشته و حاکی از عمل فوق غالبیت می‌باشد و با مراجعه به وراثت‌پذیری مشاهده می‌شود که تفاوت فاحشی بین مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این تلاقی وجود داشته و بیانگر اهمیت غالبیت می‌باشد.

با توجه به برآوردهای اجزای ژنتیکی میانگین برای این صفت، ملاحظه می‌شود که در تلاقی روشن × آتلا و مهدوی × اینیا مدل ساده افزایشی - غالبیت کفایت نموده و هیچ‌گونه اثر متقابل غیرآللی وجود ندارد. در تلاقی‌های روشن × مهدوی و روشن × اینیا تنها اثر متقابل افزایشی × افزایشی معنی‌دار بود (علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت) و در تلاقی مهدوی × گاسکون پیشنهاد می‌شود که از سایر نسل‌ها و در نتیجه مدل‌هایی با تعداد پارامتر بیشتر استفاده گردد زیرا مدل شش پارامتری کافی به نظر نمی‌رسد.

متوسط وراثت‌پذیری عمومی از ۴۶/۱۴ درصد در تلاقی روشن × مهدوی تا ۸۳ درصد در تلاقی مهدوی × اینیا متغیر بود. بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی روشن × اینیا (۶۹/۵ درصد) مشاهده گردید و متعاقباً بیشترین پیشرفت ژنتیکی نیز در این تلاقی برآورد گردید، بنابراین انتخاب مستقیم این صفت در تلاقی روشن × اینیا مؤثر خواهد بود. هم‌بستگی‌های

داشت و همین‌طور بیشترین پیشرفت ژنتیکی نیز به این تلاقی اختصاص یافت، بنابراین گزینش در مورد این صفت در این تلاقی مؤثر خواهد بود. هم‌بستگی‌های ژنوتیپی و فنوتیپی این صفت با عملکرد دانه در بوته مثبت و معنی‌داری (به ترتیب ۰/۸۸ و ۰/۵۳) بود.

۳. وزن دانه در سنبله

مقدار پارامتر ژنتیکی F در تمام تلاقی‌ها صفر و یا بزرگ‌تر از صفر بود (جدول ۱) بنابراین ژن‌های کنترل‌کننده این صفت در والد مهدوی (در تلاقی‌های روشن × مهدوی و مهدوی × اینیا) و والد روشن (تلاقی‌های روشن × اینیا، روشن × آتلا و مهدوی × گاسکون) به دلیل وزن دانه بیشتر، اکثراً غالب هستند. پارامتر $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ از تلاقی روشن × مهدوی تا مهدوی × گاسکون بیانگر متفاوت بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌ها در مکان‌های گوناگون می‌باشد که در این حالت مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ در این تلاقی‌ها متوسط غالبیت را نشان می‌دهد و بیانگر غالبیت نسبی می‌باشد. اما پارامتر $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ در تلاقی مهدوی × اینیا نزدیک یک بود که بیانگر یکسان بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌ها در تمام مقررهای می‌باشد. بنابراین مقدار $\sqrt{\frac{H}{D}}$ در این تلاقی

افزایشی × افزایشی [i] و غالبیت × غالبیت [II] نیز معنی‌دار بودند. در تلاقی مهدوی × گاسکون تنها اثر متقابل افزایشی × افزایشی، علاوه بر آثار افزایشی و غالبیت معنی‌دار گردید

به‌طور کلی مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای عملکرد دانه در کل تلاقی‌ها نسبت به سایر صفات پایین بود. با توجه به پایین بودن پیشرفت ژنتیکی عملکرد دانه در بوته در اکثر تلاقی‌ها، باید از صفات همبسته‌ای که وراثت‌پذیری خصوصی و در نتیجه پیشرفت ژنتیکی قابل توجهی دارند نسبت به انتخاب غیرمستقیم برای عملکرد بالا اقدام نمود. با توجه به سهم بیشتر آثار افزایشی ژن‌ها در اداره صفات وزن دانه در سنبله و تعداد سنبله در سنبله و هم‌بستگی‌های بالای آنها با عملکرد دانه، بازده انتخاب برای افزایش عملکرد از طریق گزینش برای صفات فوق‌الذکر (به ویژه در تلاقی روشن × اینیا) امکان‌پذیر خواهد بود.

بحث

با استفاده از برازش انواع مدل‌ها و انتخاب بهترین مدل اجزای ژنتیکی میانگین برآورد گردیدند. برای اکثر صفات مورد مطالعه، مدل افزایشی - غالبیت به دلیل اهمیت آثار اپیستاتیک مدل مناسب تشخیص داده نشد. بنابراین می‌توان فرض نمود نه تنها ژن‌های بیشتری صفات مورد مطالعه را کنترل می‌کنند، بلکه در نتیجه افزایش تعداد ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت، تعداد عواملی که با هم اثر متقابل دارند افزایش می‌یابد. برای مثال سهم اثر افزایشی برای صفت تعداد سنبله بارور در بوته در تلاقی مهدوی × اینیا بیشتر بود، بنابراین در این تلاقی می‌توان از این صفت به عنوان معیار غیرمستقیم انتخاب برای عملکرد بالا استفاده نمود. این یافته با سایر گزارش‌ها در گندم مطابقت دارد (۱، ۲ و ۹). عمل ژن‌های اپیستاتیک در نحوه وراثت کیفی معمول نیست، ولی برای صفات کمی معمول و قابل قبول است. در این پژوهش، آثار ژنی [i] سهم بالایی در کنترل صفات داشته و آثار ژنی [I] و [J] از اهمیت کمتری برخوردار بودند. آثار اپیستازی را می‌توان از نوع دوگانه

فنوتیپی و ژنوتیپی این صفت با عملکرد دانه در بوته مثبت و معنی‌دار (به ترتیب ۰/۵۲ و ۰/۷۷) بود.

۴. عملکرد دانه در بوته

مقدار پارامتر ژنتیکی F در تلاقی‌های روشن × مهدوی، روشن × آتیلا و مهدوی × اینیا مثبت بود (جدول ۱)، بنابراین ژن‌های کنترل‌کننده این صفت در والد روشن (تلاقی روشن × مهدوی و روشن × آتیلا) و والد مهدوی (تلاقی مهدوی × اینیا) به دلیل عملکرد بالاتر، اکثراً غالب هستند. این مقدار در تلاقی‌های روشن × اینیا و مهدوی × گاسکون منفی بود، به عبارتی ژن‌های کنترل‌کننده عملکرد به ترتیب در والد اینیا و گاسکون به دلیل عملکرد پایین‌تر، اکثراً غالب هستند. ولی با توجه به $\frac{H}{D} = 2/37$ (تلاقی روشن × اینیا) و $\frac{H}{D} = 1/07$ (تلاقی مهدوی × گاسکون) غالبیت به طرف والد روشن می‌باشد و این می‌تواند به این علت باشد که ژن‌های غالب معدود نسبت به ژن‌های مغلوب در والد روشن دارای چنان اثر مثبت بزرگی هستند که ژن‌های غالب منفی کوچک اثر موجود در والد اینیا و گاسکون را علی‌رغم تعداد زیاد آنها تعدیل می‌نمایند.

قدر مطلق و مقدار برآورد $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ در تمام تلاقی‌ها کوچک‌تر از یک بود، بنابراین اثر ژن‌های مسئول این صفت از لحاظ علامت و بزرگی در مفرهای گوناگون متفاوت هستند در این حالت برآورد $\sqrt{\frac{H}{D}}$ بیانگر متوسط غالبیت هستند که در تلاقی روشن × مهدوی و روشن × آتیلا غالبیت نسبی و در تلاقی روشن × اینیا فوق‌غالبیت و در تلاقی مهدوی × گاسکون و مهدوی × اینیا غالبیت کامل می‌باشد.

برآوردهای اجزای ژنتیکی میانگین نشان می‌دهد که در تلاقی روشن × مهدوی اثر افزایشی [d] و اثر متقابل افزایشی × افزایشی [i] غیرمعنی‌دار و بقیه آثار معنی‌دار می‌باشد. در تلاقی روشن × اینیا و مهدوی × اینیا هیچ‌کدام از اجزای موجود در مدل‌هایی که χ^2 غیرمعنی‌دار داشتند معنی‌دار نبودند. در تلاقی روشن × آتیلا علاوه بر آثار افزایشی و غالبیت، آثار متقابل

است تحت تأثیر محیط (چه در مدل سه پارامتری و چه در مدل شش پارامتری) باشند که اهمیت این امر فقط با انجام آزمایش در چند محیط قابل بیان می‌باشد. اما اکثر مدل‌هایی که در این پژوهش ذکر شدند دارای برازش نکویی بوده که بیانگر عدم حضور آثار متقابل ژنوتیپ \times محیط، آثار متقابل سه‌گانه یا بعضی از ترکیبات اینها می‌باشد. نسل‌های اولیه تلاقی در این تحقیق به کار گرفته شدند و بنابراین تعادل لینکاژی غیرمحمول می‌باشد. بنابراین اگر ایستازی وجود دارد، اریبی به علت وجود لینکاژ ممکن است در برآورد آثار ژن حضور داشته باشد و انتظار است که جدی‌ترین اریبی در برآورد آثار [i] و [j] رخ دهد. اما اریبی حاصل از لینکاژ ممکن است به علت ایستازی سه‌گانه یا بالاتر از آن باشد و جایی که ایستازی حضور ندارد برآوردهای آثار ژن بوسیله لینکاژ، اریبی نخواهد داشت.

در این پژوهش تجزیه واریانس نسل‌ها انجام گرفت زیرا اشکالی در تفسیر تجزیه میانگین نسل‌ها وجود دارد و آن اینست که پارامترهایی که آثار ژن را مشخص می‌کنند در حقیقت آثار متعادل (Effect balance) همه مقررهای ژنی در حال تفرق می‌باشند. مفهوم آن این است که پارامتر افزایشی و یا پارامتر اثر متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژن‌های افزایش دهنده صفت بین والدین می‌باشند. در حالی که آثار غالبیت، حاصل ضرب خالص جهت غالبیت (Direction of dominance) در هر مقررژنی می‌باشند. متعاقباً برآوردهای آثار افزایشی باید کوچک باشند چون درجه بالایی از پراکندگی وجود دارد. مشابهاً غالبیت می‌تواند کوچک باشد مشروط به این که تشریک مساعی دو جهته وجود داشته باشد. اما از طرفی دیگر واریانس ژنتیکی به وسیله آثار متعادل تحت تأثیر قرار نمی‌گیرند چون آنها مجموع مربعات آثار هر مقررژنی بوده و بنابراین به صورت مجموع تنوع آثار افزایشی و غالبیت بیان می‌شوند. لذا تجزیه واریانس نسل‌ها، همانند تجزیه میانگین نسل‌ها می‌تواند انجام گیرد و این اطلاعات تکمیلی را برای تفسیر ساختار ژنتیکی فراهم نماید. سرعت پیشرفت ژنتیکی ژنوتیپ‌های تحت گزینش، بستگی به توارث‌پذیری دارد (۶)،

(Duplicate epistasis) دانست، چون تمامی صفات و تلاقی‌هایی که در آنها اجزای غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت \times غالبیت [I] معنی‌دار بودند دارای علامت‌های مخالف (opposite signs) برای این دو جزء بودند. بر خلاف اثر متقابل مکمل (Complementary epistasis) که دارای علامت‌های یکسان برای [h] و [I] می‌باشد، این نوع اثر متقابل در گزینش گیاهان مطلوب از لحاظ صفات مذکور مشکلی ایجاد نمی‌کند.

معنی‌دار بودن اثر متقابل افزایشی \times غالبیت [j] در مورد صفات تعداد سنبله در بوته در تلاقی‌های روشن \times مهدوی و روشن \times آتیلا؛ تعداد سنبله در سنبله در تلاقی‌های روشن \times مهدوی، مهدوی \times گاسکون و مهدوی \times اینیا، وزن دانه در سنبله در تلاقی مهدوی \times گاسکون و عملکرد دانه در بوته در تلاقی روشن \times مهدوی، می‌تواند عدم قابلیت تثبیت این نوع ایستازی را در طول دوره گزینش گیاهان خودگشن شده باشد، اما معنی‌دار نبودن این صفات [j] در تلاقی‌های باقی‌مانده بیانگر امکان گزینش موفقیت‌آمیز گیاهان برای این صفات می‌باشد. سینگ و سینگ (۱۳) آثار متقابل غیرآلی غالبیت \times غالبیت و افزایشی \times افزایشی معنی‌داری را برای عملکرد دانه گزارش نمودند. درحالی‌که مک‌کندری و همکاران (۷) تنها اثر متقابل افزایشی \times افزایشی را برای کنترل این صفت معنی‌دار توصیف نمودند.

علامت پارامترهای [d] و [j] بستگی به این دارد که کدام والد P_1 یا P_2 باشد و بنابراین علامت [j] در اکثر حالات تغییر می‌کند ولی علامت دیگر پارامترها بدون تغییر باقی می‌ماند. علامت‌های مخالف [d] و [i] نشان می‌دهد که ماهیت متضاد اثر متقابل برای صفات وجود دارد که این امر در صفات تعداد سنبله در بوته در تلاقی روشن \times مهدوی، تعداد سنبله در سنبله در تلاقی روشن \times اینیا، وزن دانه در سنبله در تلاقی روشن \times مهدوی، و عملکرد دانه در بوته در تلاقی مهدوی \times گاسکون دیده می‌شود.

برآوردهای ایستازی همچون آثار غالبیت و افزایشی ممکن

مثبت و معنی‌دار برخی از صفات با هم داشت. برای نمونه می‌توان به هم‌بستگی مثبت و معنی‌دار صفت تعداد سنبله در دانه با عملکرد دانه اشاره کرد که با مطالعات لی (۵) و سیدول و همکاران (۱۲) مطابقت داشت، بنابراین می‌توان بیان داشت که با بهبود خصوصیت تعداد سنبلچه در سنبله، عملکرد بهبود خواهد یافت. همین‌طور هم‌بستگی‌های مثبت و معنی‌دار فنوتیپی و ژنوتیپی صفت وزن دانه در سنبله با عملکرد دانه در بوته (به ترتیب ۰/۵۲ و ۰/۷۷) با نتایج مطالعات داندا (۱) و الهناوی (۲) مطابقت داشت

چون برآوردهای توارث‌پذیری اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابراین ارزیابی آثار ژنتیکی و محیطی در تنوع فنوتیپی را تسهیل کرده و کمک به گزینش می‌کند. باید دقت نمود در نظرنگرفتن اپیستازی در برآوردهای توارث‌پذیری ممکن است برآوردهای اریب‌دار تنوع ژنتیکی افزایشی و پیشگویی پیشرفت حاصل از گزینش شود. برآوردهای وراثت‌پذیری به همراه پیشرفت ژنتیکی، به‌نژادگران را قادر می‌سازد تا پیشرفت ژنتیکی واقعی تحت شرایط گزینش را پیشگویی نموده و انواع روش‌های متفاوت گزینش را با استفاده شدت‌های گزینش مورد نظر مورد مقایسه قرار دهد. مطالعات هم‌بستگی انجام شده در این مطالعه بیان از هم‌بستگی

منابع مورد استفاده

1. Dhanda, S. S. and G. S. Sethi. 1996. Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions. *Wheat Inform. Ser.* 83:19-27.
2. El-Hannawy, M. A. 1992. Inheritance of grain yield and some other agronomic characters in two wheat crosses. *Al-Azhar J. Agric. Res.* 15:57-68.
3. Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State Univ. Press. Ames, Iowa. 486pp.
4. Kearsy, M. J. and H.S. Pooni. 1996. *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman & Hall, London.
5. Li, B. F. 1989. A study on the genetic parameter of main economic characters in wheat. *Hereditas* 1: 4-7.
6. Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. *Biometrical Genetics*. 3rd ed., Chapman and Hall, London.
7. McKendry, A. L., P. B. E. McVetty and L. Evans. 1988. Inheritance of grain protein concentration, grain yield and related traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome* 30:857-864.
8. Menon, U. and S. N. Sharma. 1995. Inheritance studies for yield and yield component traits in bread wheat over the environment. *Wheat Infor. Ser.* 89:1-5.
9. Moghaddam, M., B. Ehdaie and S. Waines. 1997. Genetic variation and interrelationships of agronomic characters in landraces of bread wheat from southeastern Iran. *Euphytica* 95:361-369.
10. Paroda, R. S., I. S. Power and S. Singh. 1988. Gene effects for six metric traits in four spring wheat crosses. *Indian J. Genet.* 48:195-199.
11. Sharma, J. R. 1998. *Statistical and Biometrical Techniques in Plant Breeding*. H. S. Poplai, India.
12. Sidwell, R. J., E. L. Smith and R. W. McNew. 1976. Inheritance and interrelationships of grain yield and selected yield-related traits in hard red winter cross. *Crop Sci.* 16:650-654.
13. Singh, R. P. and S. Singh. 1992. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian J. Genet.* 52: 369-375.
14. Yavav, B., M. Yunus and S. Madon. 1997. Genetic architecture of yield, yield component and quality traits in bread wheat. *Indian J. Agric. Res.* 31:28-32.