

کنترل ژنتیکی تحمل به شوری در گندم با استفاده از تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها

اشکیوس دهداری^۱، عبدالمجید رضایی^۲ و سید علی محمد میر محمدی میبدی^۲

چکیده

نحوه توارث صفات فیزیولوژیکی مرتبط با تحمل به شوری شامل مقدار تجمع سدیم، پتاسیم، نسبت پتاسیم به سدیم در برگ‌های جوان گندم و وزن خشک اندام‌های هوایی در شش نسل پایه (P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1 و BC_2) و تلاقی‌های معکوس حاصل از دو تلاقی کارچیا × نیک نژاد و شورواکی × نیک نژاد در شرایط شوری بالا (هدایت الکتریکی = $22/5$ دسی زیمنس بر متر) مورد مطالعه قرار گرفتند. یک ماه بعد از اعمال شوری محتوای یونی جوانترین برگ‌ها و در انتهای فصل رشد وزن خشک اندام‌های هوایی بوته‌ها اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان داد که تفاوت بین تلاقی‌های مستقیم و معکوس معنی‌دار نیست به جز، برای مقدار پتاسیم در تلاقی برگشتی بین F_1 حاصل از کارچیا × نیک نژاد با کارچیا که در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار گردید. تجزیه میانگین وزنی نسل‌ها مدل افزایشی - غالبیت را برای سدیم و وزن خشک در تلاقی بین کارچیا × نیک نژاد؛ برای سدیم، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک در تلاقی شورواکی × نیک نژاد کافی دانست، اما برای سایر صفات مدل‌های پنج پارامتری کفایت کرد. در اکثر مدل‌ها اثر غالبیت معنی‌دار و نقش مهم‌تری در کنترل صفات ایفا نمود. اثرات متقابل افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت در تلاقی کارچیا × نیک نژاد برای مقدار پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم معنی‌دار بودند اما، در تلاقی دیگر فقط اثر متقابل غالبیت × غالبیت برای مقدار پتاسیم معنی‌دار شد. نتایج حاصل از تجزیه واریانس وزنی حاکی از مهم‌تر بودن واریانس غالبیت برای مقدار سدیم و پتاسیم در هر دو تلاقی بود. این نتیجه با معنی‌دار شدن تفاوت واریانس تلاقی‌های برگشت نیز مشهود بود. در هر دو تلاقی نتایج حاکی از وجود غالبیت ناچیز برای نسبت پتاسیم به سدیم بود، اما برای وزن خشک در تلاقی کارچیا × نیک نژاد غالبیت چند جهته و در تلاقی دیگر عدم وجود غالبیت برای این صفت مشاهده گردید. به طور کلی تنوع ژنتیکی و وراثت پذیری‌های عمومی و خصوصی صفات در تلاقی کارچیا × نیک نژاد خیلی بیشتر از تلاقی دیگر بود که نشان دهنده اهمیت نقش والد‌ها در ایجاد تنوع ژنتیکی در نسل‌های مختلف می‌باشد. با مقایسه پارامترهای مختلف واریانس وجود اپیستازی مضاعف در کنترل صفات مقدار پتاسیم (در هر دو تلاقی) و نسبت پتاسیم به سدیم در تلاقی کارچیا × نیک نژاد مشهود گشت. بنابر این برای اصلاح تحمل به شوری باید انتخاب دوره‌ای و به دنبال آن روش شجره‌ای و یا تلاقی دو والدی با یک روش انتخاب مناسب را در نظر گرفت. وجود اپیستازی غالبیت × غالبیت بیانگر لزوم به تعویق انداختن انتخاب برای تحمل به شوری تا چند نسل می‌باشد تا این اثرات تثبیت شوند.

واژه‌های کلیدی: آزمون مقیاس مشترک وزنی، تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها، تحمل به شوری، گندم نان، وراثت پذیری

۱. استادیار اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه یاسوج

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

مقدمه

با وجود این که شوری تولید محصولات گیاهی را در اکثر نقاط دنیا از طریق تأثیرات سوء یونی، ایجاد تنش اسمزی و اختلال در جذب مواد مغذی محدود کرده است، اما مکانیسم واقعی آن به خوبی مشخص نشده است. تحمل به شوری اغلب بستگی به آناتومی و فیزیولوژی پیچیده گیاه دارد. این واقعیت‌ها اتخاذ روش مناسب جهت بهبود تحمل به شوری در گیاهان را مشکل تر کرده است. در عین حال این امیدواری وجود دارد که تحمل به شوری در گیاهان از طریق انتخاب برای صفاتی که در شرایط شور به شدت تحت تأثیر قرار می‌گیرند افزایش یابد. تحقیقات زیادی در جهت شناسایی مکانیسم و افزایش تحمل به شوری در گیاهان بر اساس تجمع یونی (۵)، دفع یونی (۷ و ۲۶)، اسمولیت‌های سازگار آلی (۱۳)، و پارامترهای رشد (۲، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۲۲) صورت گرفته است. شانن (۲۵) اظهار داشته که ترکیبی از صفات مطلوب باید در یک رقم جمع گردند تا تحمل ایجاد شود. فلاور و یو (۷) اظهار داشته‌اند که صدمات وارد به برگ در گونه‌های حساس ممکن است به علت اثرات سمی یونها و تجمع بالای آنها در سلول‌های برگ باشد. دوارک و همکاران (۵) با تلاقی گونه‌های *Elytrigia pontica* و *E. elongate* با گندم نان توانستند تحمل به شوری را به گندم نان انتقال دهند. آنها در مطالعه خود توانستند یک آمفی پلوئید را به وجود آورند که به دامنه‌ای از یونها شامل سدیم، پتاسیم، منیزیم، کلر و سولفات‌ها تحمل نشان دهد. در مطالعات دیگر (۵ و ۲۵) ارتباط زیادی بین تجمع کم سدیم و جایگزین آن به وسیله پتاسیم با تحمل به شوری در گندم مشاهده شده است. ژن‌های کنترل کننده این صفت که به صورت نسبت پتاسیم به سدیم نمود پیدا می‌کند روی کروموزوم ۴D گندم قرار دارند (۵).

اتخاذ روش اصلاحی مناسب بستگی به الگوی توارث، تعداد ژن‌های بزرگ اثر و ماهیت عمل ژن دارد. اطلاع از نحوه توارث تحمل به شوری در گونه‌های مختلف می‌تواند تعیین کننده شدت انتخاب و تعداد دوره‌های انتخاب باشد (۸). در

اگر پیرون تحمل به شوری یک خصوصیت وراثت پذیر گزارش شده و می‌تواند بر اساس مقدار رشد در گیاه بالغ مورد انتخاب قرار گیرد (۱۴). نوریلن (۲۱) دریافت که تحمل به شوری در جو وراثت پذیر است اما کنترل ژنتیکی آن خیلی پیچیده است. سارانگا و همکاران (۲۴) در مطالعه نسل‌های در حال تفکیک حاصل از تلاقی یک رقم گوجه با گونه زراعی آن در شرایط شور میزان وراثت پذیری عمومی برای کل ماده خشک، میزان سدیم و پتاسیم برگ و نسبت پتاسیم به سدیم را به ترتیب ۴۱، ۱۵، ۳۲ و ۹ درصد گزارش کردند. فولاد (۸) با بررسی نحوه توارث صفات مرتبط با تحمل به شوری در گوجه از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها سهم اثرات افزایش را در کنترل وزن خشک ساقه و ریشه مهم تر دانستند، هر چند که اثرات غالبیت و اپیستازی نیز معنی دار شدند. وی میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی وزن خشک ساقه را به ترتیب ۵۴ و ۴۹ درصد گزارش کرد. در مطالعه دیگری (۹) وی با به‌کارگیری شش نسل پایه سهم اثرات افزایشی را در میزان تجمع یونی (سدیم و پتاسیم) و ماده خشک خیلی بیشتر از سایر اثرات دانست.

اطلاعات کمی در خصوص کنترل ژنتیکی تحمل به شوری از طریق تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها در گندم وجود دارد. استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به دلیل محاسبه اثر متقابل بین مکان‌های ژنی مفید واقع می‌گردد. مطالعه حاضر به منظور برآورد پارامترهای ژنتیکی تحمل به شوری در گندم با استفاده از شش نسل پایه حاصل از تلاقی‌های نیک نژاد با کارچیا و شورواکی بر اساس مقادیر سدیم، پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم در برگ‌های جوان و وزن خشک بوته در انتهای فصل رشد طراحی و اجرا گردیده است.

مواد و روش‌ها

در سال ۱۳۷۹ دو گندم رقم خارجی کارچیا و شورواکی دریافتی از مرکز بین المللی تحقیقات گندم و ذرت (سیمیت) با

حاصل از نمونه‌های استاندارد تعدیل شدند و نسبت پتاسیم به سدیم محاسبه گردید. آزمایش و اعمال تیمارشوری ادامه یافت و در انتهای فصل رشد اندام‌های هوایی هر بوته از محل یقه برداشت و به مدت دو روز در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک و عملکرد بیولوژیک توزین شد.

تجزیه و تحلیل آماری

ابتدا به کمک آزمون t تفاوت بین میانگین تلاقی‌های مستقیم و معکوس مورد آزمون قرار گرفت، و سپس با توجه به روش کوالی (نقل از ۱۹) پارامترهای m ، d و h بر اساس آزمون مقیاس مشترک وزنی (Joint scaling test) برآورد شدند. سپس مقادیر مورد انتظار میانگین نسل‌ها محاسبه و مقادیر آزمون‌های مقیاس A ، B و C کفایت مدل سه پارامتری با آزمون t بررسی شد. این آزمون‌ها به صورت زیر محاسبه شدند:

$$2\bar{B}c_{1,1} - \bar{P}_1 - \bar{F}_1 = A$$

$$2\bar{B}c_{1,2} - \bar{P}_2 - \bar{F}_1 = B$$

$$4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 = C$$

در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری، مدل‌های مختلف از جمله مدل شش پارامتری (جینکز و جونز) به روش وزنی هیمن (۱۱) برازش داده شدند و پارامترهای مربوط یعنی m ، d ، h ، $[i]$ ، $[j]$ و $[l]$ که به ترتیب مبین میانگین، اثرهای افزایشی، غالبیت، اپیستازی افزایشی \times افزایشی، اپیستازی افزایشی \times غالبیت و اپیستازی غالبیت \times غالبیت می‌باشند برآورد و کفایت مدل به کمک آزمون مربع کای و معنی‌دار بودن آثار با آزمون t تعیین شد از واریانس‌های سه نسل بدون تفکیک (P_1 و P_2 ، F_1) برای تخمین واریانس محیطی استفاده شد. بدین منظور ابتدا از آزمون‌های بارتلت (نقل از ۱۷) و لون (نقل از ۱۷) برای پی بردن به تجانس واریانس‌ها استفاده شد. در این آزمون‌ها میزان احتمال F حاصل از تقسیم بزرگ‌ترین واریانس به کوچک‌ترین واریانس سه نسل بدون تفکیک در عدد شش ضرب و در صورت معنی‌دار

رقم داخلی نیک نژاد تلاقی داده شدند و نسل اول تولیدگردید. در سال بعد نسل‌های تلاقی برگشتی (BC) و نسل دوم (F_2) و تمامی تلاقی‌های معکوس ایجاد گردیدند. در آزمایش‌های مقدماتی (۴) تفاوت معنی‌داری بین سه رقم حداقل از نظر یکی از صفات مرتبط با تحمل به شوری به اثبات رسانید. و با توجه به تمامی جوانب کارچیا متحمل و دو رقم دیگر نیمه حساس به شوری تشخیص داده شدند. بذره‌های حاصل از شش نسل پایه (P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2) به وسیله هیپو کلریت سدیم ۰/۵ درصد ضد عفونی و در ظروف پتری جوانه‌دار شدند. چهار روز بعد از جوانه زنی گیاهچه‌ها به ظروف حاوی ماسه نرم (کوچک‌تر از یک میلی‌متر) که به دقت شستشو داده شده بودند منتقل و با محلول حاوی نصف عناصر غذایی هوگلند (۱۲) آبیاری شدند. این ظروف دارای زهکش مناسب بودند. فاصله بین بوته‌ها روی هر ردیف کاشت ۵ و بین ردیف‌ها ۲۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در مرحله‌ای که برگ دوم گیاهچه‌ها کاملاً باز شد به تدریج تیمار شوری با افزودن کلرید سدیم و کلرید کلسیم (به نسبت ۱:۲۰) اعمال گردید و در نهایت هدایت الکتریکی مورد نظر یعنی ۲۲/۵ دسی زیمنس بر متر بعد از گذشت سه روز به دست آمد. این آزمایش خارج از گلخانه و بدون کنترل درجه حرارت و در دمای طبیعی اصفهان در ماه‌های آبان تا اردیبهشت انجام گردید. در هنگام بارندگی سقف محل اجرای آزمایش پوشیده می‌شد. با توجه به نیاز گیاه و تقریباً به طور یک روز در میان بوته‌ها با محلول غذایی شور آبیاری شدند. حدوداً یک ماه بعد از اعمال تیمار شوری دو برگ از جوانترین برگ‌های ساقه اصلی هر بوته که به طور کامل باز شده بودند از محل غلاف قطع و میزان سدیم و پتاسیم آنها به شرح زیر اندازه‌گیری شد:

پهنک برگ‌های برداشت شده با آب مقطر شسته شدند و به مدت دو روز در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد کاملاً خشک گردیدند. سپس نمونه‌ها توزین و بعد از عصاره‌گیری به وسیله یک دستگاه فلیم فتومتر (Flame photometry) مدل ۴۱۰ میزان پتاسیم و سدیم آنها اندازه‌گیری و مشاهدات با مقایسه با نمودار

جدول ۱. میانگین و واریانس های مشاهده شده برای والد‌ها و نسل های مختلف حاصل از تلاقی آنها برای سدیم و پتاسیم (میکرو مول بر گرم وزن خشک)، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک بوته (گرم)

| تلاقی | نسل | تعداد | میانگین مشاهده شده | | | | واریانس مشاهده شده | | | |
|---------------------|----------------|-------|--------------------|--------|----------------|---------|--------------------|----------------|-------|-------|
| | | | سدیم | پتاسیم | پتاسیم به سدیم | وزن خشک | سدیم | پتاسیم به سدیم | | |
| کارچیا | | ۱۲ | ۱۸۴/۳۵ | ۲۳۱/۲۵ | ۱/۸۷۷ | ۲/۴۲۰ | ۱۴۸۶۷/۷ | ۵۶۲۲/۷ | ۲/۴۴۵ | ۰/۹۹۳ |
| کارچیا × نیک نژاد | نیک نژاد | ۱۵ | ۲۳۲/۸۶ | ۱۷۰/۶۹ | ۰/۸۹۰ | ۱/۴۷۴ | ۹۴۳۷/۷ | ۴۷۵۶/۵ | ۱/۵۲۲ | ۰/۷۰۷ |
| | نسل اول | ۲۱ | ۲۴۳/۹۰ | ۳۱۹/۵۷ | ۲/۰۳۹ | ۲/۸۳۵ | ۳۰۲۰۶/۰ | ۹۵۹۹/۲ | ۳/۰۱۵ | ۲/۲۰۰ |
| کارچیا × نیک نژاد | نسل دوم | ۷۶ | ۲۳۰/۹۰ | ۳۹۷/۵۵ | ۳/۴۵۷ | ۲/۹۳۰ | ۱۳۰۵۵۵/۲ | ۱۸۰۶۲/۳ | ۵/۶۱۹ | ۳/۶۲۳ |
| | تلاقی برگشتی ۱ | ۳۹ | ۲۱۹/۱۷ | ۲۴۳/۵۸ | ۰/۹۴۰ | ۲/۶۵۶ | ۱۲۴۴۵۱/۹ | ۱۶۱۲۸/۴ | ۵/۲۸۲ | ۳/۱۵۴ |
| کارچیا × نیک نژاد | تلاقی برگشتی ۲ | ۳۵ | ۲۳۳/۵۹ | ۲۴۹/۸۸ | ۰/۸۸۷ | ۲/۳۲۰ | ۸۷۳۵۶/۲ | ۱۴۲۱۲/۷ | ۴/۷۵۲ | ۲/۹۸۰ |
| | شوراواکی | ۱۴ | ۱۵۵/۵۳ | ۱۷۵/۴۰ | ۱/۱۵۰ | ۱/۵۸۸ | ۴۰۰۰/۷ | ۳۱۲۶/۰ | ۰/۲۹۴ | ۰/۷۳۴ |
| شوراواکی × نیک نژاد | نیک نژاد | ۱۵ | ۲۳۲/۸۶ | ۱۷۰/۶۹ | ۰/۸۹۰ | ۱/۴۷۴ | ۹۴۳۷/۷ | ۴۷۵۶/۵ | ۱/۵۲۲ | ۰/۷۰۷ |
| | نسل اول | ۱۹ | ۲۷۸/۰۱ | ۳۳۳/۶۱ | ۱/۸۵۲ | ۱/۵۴۹ | ۹۷۷۶/۹ | ۸۲۹۲/۱ | ۱/۶۴۶ | ۱/۴۵۰ |
| شوراواکی × نیک نژاد | نسل دوم | ۷۲ | ۲۳۸/۳۱ | ۳۲۰/۴۳ | ۱/۸۱۸ | ۱/۷۳۹ | ۱۷۲۳۹/۳ | ۱۳۴۱۸/۹ | ۱/۹۵۲ | ۲/۰۳۸ |
| | تلاقی برگشتی ۱ | ۳۳ | ۲۶۳/۰۲ | ۳۳۹/۷۸ | ۱/۶۰۷ | ۱/۶۶۴ | ۱۶۷۱۸/۸ | ۱۳۷۱۵/۰ | ۲/۵۴۰ | ۱/۸۱۲ |
| شوراواکی × نیک نژاد | تلاقی برگشتی ۲ | ۳۰ | ۲۸۵/۲۷ | ۳۱۳/۷۸ | ۱/۳۰۰ | ۱/۵۳۹ | ۱۶۲۴۸/۰ | ۱۲۸۲۰/۶ | ۱/۰۷۵ | ۱/۴۷۲ |

نتایج

نتایج حاصل از آزمون t حاکی از عدم تفاوت معنی‌دار بین تلاقی‌های مستقیم و معکوس در تمامی نسل‌ها برای کلیه صفات بجز برای پتاسیم در تلاقی برگشتی بین F_1 حاصل از کارچیا و نیک نژاد با کارچیا ($P \leq 0/05$) بود (داده‌ها نشان داده نشد). بنابراین به منظور تخمین بهتر پارامترها، به‌جز برای پتاسیم در تلاقی فوق‌الذکر که فقط از داده‌های تلاقی مستقیم استفاده شد. مشاهدات مربوط به تلاقی‌های مستقیم و معکوس به صورت توأم در نظر گرفته شدند.

الف) تلاقی کارچیا × نیک نژاد

جدول ۱ میانگین و واریانس مشاهده شده برای صفات مختلف را نشان می‌دهد. همان‌گونه که ملاحظه می‌شود نسل F_1 و والد کارچیا به ترتیب بالاترین و کمترین میانگین را برای سدیم داشتند. کمترین میانگین‌ها برای میزان پتاسیم و وزن

نبودن آن، از میانگین واریانس سه نسل به عنوان واریانس محیطی استفاده می‌گردد. در غیر این صورت از ضرایب خاص واریانس محیطی در هر نسل در حال تفکیک استفاده شد. سپس به کمک روش وزنی هیمن (۱۱) و به طور مرحله‌ای مدل‌های مختلف برازش داده شدند. از نسبت واریانس هر نسل در حال تفکیک به واریانس محیطی مدل انتخابی میزان تنوع ژنتیکی موجود در آن نسل بررسی شد و با استفاده از پارامترهای موجود در مدل وراثت‌های پذیری‌های عمومی و خصوصی و متوسط غالبیت ($\bar{d} = \sqrt{2H/D}$) محاسبه شدند. واکنش نسبت به انتخاب با استفاده از فرمول $R = k_n \sqrt{V_{F_1}} \cdot h_n^2$ تخمین زده شد (۶). در این فرمول V_{F_1} واریانس نسل F_2 ، h_n^2 وراثت‌پذیری خصوصی و k ضریب انتخاب می‌باشد که با فرض پنج درصد انتخاب معادل ۲/۰۶ در نظر گرفته شد (۶).

جدول ۲. برآورد پارامترهای مختلف در برازش مدل سه پارامتری برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم

| تلاقی | صفت | m | [d] | [h] | χ^2 |
|-------------------------|----------------|-------------------|------------------|------------------|---------------------|
| تلاقی ۱ × تلاقی ۲ | سديم | ۲۱۰/۸۰** ± ۱۹/۵۱ | ۲۰/۸۶ ± ۲۰/۵۹ | ۳۹/۸۴ ± ۳۹/۱۲ | ۰/۰۸ ^{NS} |
| | پتاسيم | ۲۱۱/۵۷** ± ۱۲/۳۴ | ۱۴۹/۸۰۰* ± ۱۲/۲۱ | ۱۵۹/۹۹** ± ۲۳/۹۰ | ۶۴/۹۵ ^{XX} |
| | پتاسيم به سديم | ۱/۵۳۱** ± ۰/۲۴ | ۰/۴۴۵ ± ۰/۲۴ | ۰/۸۵۶* ± ۰/۴۱ | ۳۷/۵۴ ^{XX} |
| | وزن خشک | ۲/۰۴۴** ± ۰/۱۶ | ۰/۴۵۶** ± ۰/۱۶ | ۱/۰۲۰** ± ۰/۳۴ | ۴/۵۱ ^{NS} |
| تلاقی ۳ × تلاقی ۴ | سديم | ۲۰۰/۱۰۲** ± ۱۳/۵۴ | ۳۷/۷۹۴* ± ۱۳/۵۷ | ۹۴/۶۴** ± ۲۵/۸۶ | ۴/۱ ^{NS} |
| | پتاسيم | ۱۹۲/۷۵** ± ۱۰/۷۳ | ۲/۶۲۲ ± ۱۰/۷۶ | ۲۰۶/۶۳** ± ۲۱/۷۵ | ۲۱/۸۳ ^{XX} |
| | پتاسيم به سديم | ۱/۰۴۶** ± ۰/۱۴۹ | ۰/۱۵۳ ± ۰/۱۴۷ | ۱/۰۱** ± ۰/۳۱ | ۴/۱۱ ^{NS} |
| | وزن خشک | ۱/۵۷۰** ± ۰/۱۵۲ | ۰/۰۷۰ ± ۰/۱۴۸ | ۰/۰۸۸ ± ۰/۳۰ | ۰/۶۸ ^{NS} |

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک در صد

جدول ۳. آزمون‌های مقیاس A، B و C برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم

| تلاقی | صفت | A | B | C |
|-------------------------|----------------|------------------|------------------|------------------|
| تلاقی ۱ × تلاقی ۲ | سديم | -۹/۵۸ ± ۱۲۱/۷۹ | ۱۰/۰۹ ± ۱۱۲/۵۲ | ۱۸/۵۹ ± ۱۸۷/۳۷ |
| | پتاسيم | -۶۳/۶۶ ± ۵۰/۷۹ | ۹/۵۰ ± ۴۸/۹۷ | ۵۴۹/۱۲** ± ۸۰/۱۰ |
| | پتاسيم به سديم | -۲/۰۴* ± ۰/۹۴۳ | -۱/۱۶ ± ۰/۸۸۸ | ۶/۹۸* ± ۳/۴۷۶ |
| | وزن خشک | ۰/۱۵۷ ± ۰/۷۱۵ | ۰/۴۳۱ ± ۰/۷۰۲ | ۲/۳۵۶ ± ۱/۲۰۸ |
| تلاقی ۳ × تلاقی ۴ | سديم | ۵۹/۶۷ ± ۰/۵۳ | ۹۲/۵۰ ± ۱/۷۴ | ۸/۸۳ ± ۸۲/۴۹ |
| | پتاسيم | ۱۷۰/۵۵** ± ۴۸/۱۹ | ۱۲۳/۲۶** ± ۴۹/۶۳ | ۲۶۸/۴۱** ± ۶۲/۸۶ |
| | پتاسيم به سديم | ۰/۲۱۲ ± ۰/۶۴۵ | -۰/۱۴۲ ± ۰/۵۷۸ | ۱/۵۲۸ ± ۰/۹۵ |
| | وزن خشک | ۰/۱۹۱ ± ۰/۵۹۰ | ۰/۰۵۵ ± ۰/۵۶۶ | ۰/۷۹۶ ± ۰/۹۹۵ |

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک در صد

$$.۴F_1^- - ۲F_2^- - R_1^- - R_2^- = C \text{ و } ۲BC_1^- - R_1^- - R_2^- = B, ۲BC_1^- - R_1^- - R_2^- = A$$

میزان پتاسیم و وزن خشک و پارامتر [h] برای تمامی صفات به‌جز برای سديم معنی‌دار شد. با توجه به نتایج مربع کای ملاحظه می‌شود که مدل سه پارامتری برای مقدار سديم و وزن خشک کفایت می‌کند و این نتیجه به وسیله آزمون‌های مقیاس A، B و C نیز تأیید شد (جدول ۳)، اما برای سایر صفات مربع کای و حداقل یکی از آزمون‌های A، B و C معنی‌دار شد که حاکی از عدم کفایت مدل و لزوم افزودن اثرات اپیستازی و بررسی مدل

خشک مربوط به نیک نژاد و برای نسبت پتاسیم به سديم مربوط به تلاقی برگشتی ۱ (تلاقی برگشتی با کارچیا) بود. نسل دوم (F₂) بالاترین میانگین‌ها را برای سه صفت اخیر و بالاترین واریانس‌ها برای چهار صفت مورد مطالعه به خود اختصاص داد. نتایج برآورد پارامترها در مدل سه پارامتری به روش وزنی در جدول ۲ آورده شده است. در تلاقی کارچیا و نیک نژاد (متحمل نیمه متحمل)، پارامتر m برای کلیه صفات، پارامتر [d] برای

معنی دار نشد و برای وزن خشک فقط نسل دوم دارای F معنی داری بود. این نتایج موید تنوع ژنتیکی کافی حداقل در یکی از نسل‌های در حال تفکیک حاصل از تلاقی کارچیا×نیک‌نژاد است که این تنوع برای وزن خشک کمتر از بقیه صفات بود. درجه غالبیت برای مقادیر سدیم و پتاسیم و وزن خشک بیشتر از یک و برای نسبت پتاسیم به سدیم کمتر از یک بود. بالاترین وراثت پذیری عمومی و خصوصی و پیشرفت ژنتیکی مربوط به مقدار سدیم و کمترین آنها مربوط به وزن خشک بود (جدول ۸).

ب) تلاقی شورواکی× نیک نژاد

در تلاقی شورواکی و نیک نژاد، برگ‌های شورواکی کمترین و برگ‌های تلاقی برگشتی ۲ (تلاقی برگشتی با نیک نژاد) بیشترین میزان سدیم را در خود ذخیره کردند (جدول ۱). نیک نژاد کمترین مقادیر سه صفت دیگر را به خود اختصاص داد. تلاقی برگشتی ۱ (تلاقی برگشتی با شورواکی)، نسل اول و نسل دوم به ترتیب بالاترین میانگین‌ها را برای مقادیر پتاسیم، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک داشتند. بالاترین میزان واریانس برای مقدار سدیم و وزن خشک مربوط به نسل دوم و برای پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم مربوط به تلاقی برگشتی ۱ بود. نتایج حاصل از مدل سه پارامتری (جدول ۲) نشان داد که همانند تلاقی قبل پارامتر m برای کلیه صفات معنی دار بود. پارامتر [d] فقط برای مقدار سدیم و پارامتر [h] برای کلیه صفات به جز برای وزن خشک معنی دار شد. با توجه به نتایج مربع کای ملاحظه می‌شود که مدل سه پارامتری برای سدیم، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک کفایت کرد و این نتیجه به وسیله آزمون‌های مقیاس A، B و C نیز تأیید شد (جدول ۳) اما، برای میزان پتاسیم مربع کای و هر سه آزمون A، B و C معنی دار شدند. نتایج حاصل از مدل شش پارامتری نشان داد که m، [h] و [I] برای مقدار پتاسیم معنی دار اما سایر پارامترها معنی دار نیستند.

شش پارامتری بود. طبق نتایج حاصل از مدل شش پارامتری، m برای کلیه صفات معنی دار بود (جدول ۴). همان‌گونه که ملاحظه می‌شود، پارامتر [d] فقط برای پتاسیم معنی دار گردید و برای دو صفت دیگر معنی دار نشد. اثر ایستازی افزایشی × افزایشی یا [i] برای پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم، اثر ایستازی افزایشی × غالبیت یا [j] برای هیچ‌کدام از صفات و اثر متقابل غالبیت × غالبیت یا [I] برای هر سه صفت معنی دار شد.

نتایج آزمون لون یا بارتلت (نقل از ۱۷) نشان داد که می‌توان از میانگین واریانس والدین و نسل اول برای تخمین واریانس محیطی برای تمامی صفات استفاده کرد (۱۷). در این صورت به‌کارگیری ضریب یک برای این واریانس در تمامی نسل‌ها مجاز است (۱۷).

بر آوردهای اجزای واریانس به روش وزنی و به طور مرحله‌ای (۱۹) در جدول ۶ آورده شده‌اند. واریانس محیطی در تمامی مدل‌ها و برای تمامی صفات معنی دار بود. نتایج آزمون مربع کای برای برازش مدل معنی دار و نشان دهنده عدم کفایت مدل بود. بنابراین مدل‌های دیگر با پارامترهای زیاده‌تر آزمون شدند و در نهایت مدل با مربع کای حداقل به عنوان مدل مناسب انتخاب شد. مناسب‌ترین مدل برای سدیم شامل سه پارامتر (محیطی، افزایشی و غالبیت) بود ($\chi^2 = 1/84$) که در آن واریانس‌های محیطی و غالبیت از نظر آماری معنی دار بودند. مدل چهار پارامتری برای میزان پتاسیم، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک مناسب‌ترین مدل تشخیص داده شد. برای مقدار پتاسیم اجزای واریانس‌های محیطی و غالبیت، برای نسبت پتاسیم به سدیم واریانس‌های محیطی و افزایشی و در نهایت برای وزن خشک واریانس‌های محیطی، افزایشی و غالبیت معنی دار بودند.

از واریانس محیطی مدل‌های فوق برای برآورد میزان تنوع ژنتیکی در نسل‌های در حال تفکیک استفاده شد. مقادیر F حاصل از نسبت واریانس هر نسل به واریانس محیطی در هر سه نسل در حال تفکیک برای مقادیر سدیم و پتاسیم معنی دار گردیدند. برای نسبت پتاسیم به سدیم مقدار F فوق برای BC_2

جدول ۴. برآورد پارمترهای مختلف در برازش مدل شش پارامتری برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم

| [l] | [j] | [i] | [h] | [d] | m | تلاقی |
|------------------------|------------------|------------------------|--------------------------|-----------------------|------------------------|---------------------------------|
| $۶۵۶۸^{**} \pm ۱۳۹/۸$ | $-۷۳۲۶ \pm ۶۳/۸$ | $-۶۰۳۳^{**} \pm ۸۴/۱۶$ | $-۱۱۴۱۸^{**} \pm ۲۱۶/۶۷$ | $۳۰/۳^{*} \pm ۱۴/۰۰۰$ | $۸۰۴/۳^{**} \pm ۸۵/۳۲$ | کارچیا پناسیم |
| $۱۳/۴^{*} \pm ۲/۵$ | $-۰/۸۸۲ \pm ۱/۲$ | $-۱۰/۱۸^{**} \pm ۱/۵۱$ | $-۲۲/۹^{**} \pm ۳/۹۶$ | $۰/۴۹۴ \pm ۰/۲۷۶$ | $۱۱/۵۶^{**} \pm ۱/۵۳۱$ | × نیک نژاد پناسیم به سدیم |
| $-۳۱۹/۳^{*} \pm ۱۳۴/۷$ | $۴۷/۲۹ \pm ۶۲/۲$ | $۲۵/۴۰ \pm ۷۶/۵۸$ | $۵۰۵/۱۸^{*} \pm ۶۰۴/۴$ | $۲/۳۶ \pm ۱۱/۶۲$ | $۱۴۷/۸^{**} \pm ۷۰/۴۶$ | × نیک نژاد پناسیم |

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

جدول ۵. برآورد پارمترهای مختلف در برازش مدل پنج پارامتری برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم

| χ^2 | [l] | [i] | [h] | [d] | m | تلاقی |
|----------|------------------------|-------------------------|---------------------------|-------------------|-------------------------|---------------------------------|
| ۱/۳۲ | $۶۵۲/۹^{**} \pm ۱۳۹/۷$ | $-۶۰۲/۸^{**} \pm ۸۴/۱۶$ | $-۱۱۳۶/۸^{**} \pm ۲۱۶/۶۲$ | $۲۳/۲ \pm ۱۲/۵۷۰$ | $۸۰۲/۳^{**} \pm ۸۵/۲۹۹$ | کارچیا پناسیم |
| ۰/۵۶ | $۱۳/۳^{**} \pm ۲/۵$ | $-۱۰/۱۷^{**} \pm ۱/۵۱$ | $-۲۲/۸^{**} \pm ۳/۹۱$ | $۰/۳۹۷ \pm ۰/۲۴۴$ | $۱۱/۵۳^{**} \pm ۱/۵۳$ | × نیک نژاد پناسیم به سدیم |
| ۰/۵۸ | $-۳۲۰/۵^{*} \pm ۱۳۴/۷$ | $۲۵/۴۱ \pm ۷۶/۵۸$ | $۵۰۷/۱^{*} \pm ۶۰۴/۳$ | $۵۶۶ \pm ۱۰/۸۷$ | $۱۴۷/۰^{*} \pm ۷۷/۴۶$ | × شوراواکی پناسیم |
| | | | | | | نیک نژاد |

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

جدول ۶. برآورد پارامترهای مختلف و برآورد پارامترهای واریانس به روش وزنی همبسته (۱۱) برای صفات مورد مطالعه در تلاقی کارچیا و نیک نژاد

| مرجع کای | کواریانس | واریانس غالبیت (H) | واریانس افزایشی (D) | واریانس محیطی (E) | واریانس پارامتر مدل | صفت |
|----------|----------|--------------------|---------------------|-------------------|----------------------------------|------|
| ۳۱/۶۲** | — | — | — | ۱۷۲۳۳ ± ۹۱۰/۶ | محیطی | نژاد |
| ۳/۶۸ | — | — | ۱۳۳۶۵ ± ۱۸۴۹۳/۰ | ۱۲۹۱۰ ± ۲۹۴۱/۰ | محیطی، افزایشی، | |
| ۲/۹۸ | — | ۹۹۶۷۲ ± ۱۳۶۸۴/۷ | — | ۱۲۶۰۵ ± ۲۹۴۹/۶ | محیطی، غالبیت | |
| ۱/۸۴ | — | ۵۷۳۳۸ ± ۲۸۰۵۷ | ۶۰۲۱۳ ± ۵۴۷۲۳/۹ | ۱۲۶۰۵ ± ۲۹۴۹/۶ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۴/۳۳ | — | ۶۸۶۴۸ ± ۲۹۱۲۴ | ۴۹۳۰۲ ± ۵۵۷۶۲ | ۱۲۶۰۵ ± ۲۹۴۹/۶ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواریانس | |
| ۲۰/۲** | — | — | — | ۹۱۹۰ ± ۱۰۷۵ | محیطی، | نژاد |
| ۳/۱ | — | — | ۱۳۳۸۵ ± ۳۰۲/۴ | ۶۱۹۳ ± ۱۲۶۸/۹ | محیطی، افزایشی، | |
| ۲/۶۲ | — | ۱۰۴۵۴ ± ۲۳۱۶/۳ | — | ۵۸۹۹ ± ۱۲۹۹/۸ | محیطی، غالبیت | |
| ۲/۰۵ | — | ۶۲۳۳/۹ ± ۳۱۲۰/۱ | ۵۹۱۹/۶ ± ۷۷۶۳ | ۵۸۹۸/۸ ± ۱۳۰۰ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۱/۹۱ | — | ۶۲۷۹/۹ ± ۳۲۲۵/۸ | ۵۷۸۳/۶ ± ۷۷۷۱ | ۵۸۹۸/۸ ± ۱۳۰۰ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواریانس | |
| ۲۴/۴** | — | — | — | ۳/۸۶۳ ± ۰/۴۴۶ | محیطی، | نژاد |
| ۴/۰ | — | — | ۲/۳۶۹ ± ۱/۱۲۶ | ۲/۴۴۴ ± ۰/۶۵۷ | محیطی، افزایشی، | |
| ۳/۰ | — | ۲/۵۳۳ ± ۰/۹۱۲ | — | ۲/۳۲۷ ± ۰/۷۱۰ | محیطی، غالبیت | |
| ۲/۹ | — | ۰/۸۰۷ ± ۱/۸۶۸ | ۲/۴۸۴ ± ۱/۱۴۸ | ۲/۳۲۷ ± ۰/۷۱۰ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۲/۸ | — | ۰/۹۸۷ ± ۱/۸۷۵ | ۲/۴۰۴ ± ۱/۰۵۳ | ۲/۲۲۷ ± ۰/۷۱۰ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواریانس | |
| ۳۳/۵۴** | — | — | — | ۱/۴۸۵ ± ۰/۱۸۸ | محیطی، | نژاد |
| ۷/۸۵ | — | — | ۲/۰۷۷ ± ۰/۳۹۱ | ۱/۷۰۴ ± ۰/۲۷۲ | محیطی، افزایشی، | |
| ۴/۲۱ | — | ۱/۸۲۷ ± ۰/۵۱۴ | — | ۱/۴۴۱ ± ۰/۳۵۹ | محیطی، غالبیت | |
| ۵/۱۵ | — | ۱/۰۸۰ ± ۰/۴۵۰ | ۱/۱۰۲ ± ۰/۵۲۵ | ۱/۴۴۱ ± ۰/۳۰۴ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۵/۱۵ | — | ۱/۰۷۱ ± ۰/۵۲۲ | ۱/۱۱۲ ± ۰/۵۶۶ | ۱/۴۴۱ ± ۰/۳۰۴ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواریانس | |

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

جدول ۷. برآزش مدل های مختلف و برآورد پارامترهای واریانس به روش وزنی همین (۱۱) برای صفات مورد مطالعه در تلاقی شوراوایی و نیک نژاد

| مربع کای | کواراریانس | واریانس غالبیت (H) | واریانس افزایشی (D) | واریانس محیطی (E) | واریانس موجود در مدل | صفت |
|--------------------|------------------|--------------------|---------------------|-------------------|-------------------------------------|-----|
| ۲۴/۴۷** | — | — | — | ۸۸۷/۴** ± ۱۱۱۱/۴ | محیطی | |
| ۵/۶۰ ^{ns} | — | — | ۸۶۱۶/۳** ± ۲۳۷۳/۴ | ۹۶۹۳/۹** ± ۱۶۵۶/۸ | محیطی، افزایشی، | |
| ۱/۶۰ ^{ns} | — | ۸۷۹۲/۱ ± ۲۸۲۸/۸ | — | ۸۰۰۴/۱** ± ۲۰۴۳/۸ | محیطی، غالبیت | |
| ۲/۲۸ ^{ns} | — | ۷۷۴۶/۵* ± ۳۸۵۳/۲ | ۱۴۸۸/۶ ± ۸۲۹۳/۶ | ۸۰۰۴/۲** ± ۱۶۸۷/۳ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۲/۲۸ ^{ns} | -۲۳۵۴ ± ۲۹۹۰/۳ | ۷۷۲۲/۴* ± ۲۸۵۴/۸ | ۱۵۱۱/۸ ± ۳۲۲/۰ | ۸۰۰۴/۳** ± ۱۶۸۷/۳ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواراریانس | |
| ۲۶/۳۰** | — | — | — | ۶۴۹۰/۴** ± ۸۲۳/۱ | محیطی | |
| ۹/۲۳ ^{ns} | — | — | ۷۱۲۳/۶** ± ۱۷۳۳/۳ | ۷۳۲۶/۸** ± ۱۲۰۹/۹ | محیطی، افزایشی | |
| ۲/۷۶ ^{ns} | — | ۷۶۵۹/۸** ± ۱۵۸۴/۵ | — | ۵۶۹۹/۴** ± ۱۳۶۰/۳ | محیطی، غالبیت | |
| ۲/۱ ^{ns} | — | ۷۴۶۰/۸* ± ۳۸۸۰/۸ | ۲۵۹۰/۰ ± ۶۲۵۱/۶ | ۵۶۹۹/۳** ± ۱۵۴۴/۷ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۳/۳۸ ^{ns} | -۴۳۷/۵ ± ۲۴۰۹/۱ | ۷۴۱۶/۳* ± ۳۴۵۳/۰ | ۳۰۲/۹ ± ۵۵۹۶/۴ | ۵۶۹۹/۳** ± ۱۲۰۱/۷ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواراریانس | |
| ۴۲/۱۰** | — | — | — | ۰/۶۶۱۳** ± ۰/۰۹۷ | محیطی | |
| ۵۸/۲۹** | — | — | ۰/۶۹۳۵** ± ۰/۱۷۶۶ | ۱/۳۳۰** ± ۰/۱۲۳۳ | محیطی، افزایشی، | |
| ۵۵/۸۲** | — | ۰/۶۸۴۸** ± ۰/۱۶۱۶ | — | ۱/۲۱۶۶** ± ۰/۱۳۹۳ | محیطی، غالبیت | |
| ۱۰/۲۵* | — | ۰/۵۱۸۰ ± ۰/۸۴۹۹ | ۰/۳۱۶۹ ± ۰/۲۱۰۹ | ۱/۶۶۲۱** ± ۰/۲۸۰۴ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۱/۹۴ ^{ns} | -۰/۸۳۲۵ ± ۰/۳۳۴۱ | ۰/۴۶۶۰ ± ۰/۸۸۷۲ | ۰/۲۸۸۹ ± ۰/۱۳۵۸ | ۱/۲۱۶۶** ± ۰/۲۵۶۵ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواراریانس، | |
| ۱/۸۳۷** | — | — | — | ۱/۲۱۰۱** ± ۰/۱۴۰۷ | محیطی، | |
| ۴/۶۸ ^{ns} | — | — | ۱/۰۰۵۹* ± ۰/۳۲۳۱ | ۱/۰۶۶۷** ± ۰/۲۲۵۶ | محیطی، افزایشی، | |
| ۶/۳۰ ^{ns} | — | ۰/۸۴۶۵* ± ۰/۲۹۵ | — | ۱/۰۱۲** ± ۰/۲۵۵۰ | محیطی، غالبیت | |
| ۵/۵۳ ^{ns} | — | ۰/۲۵۰۷ ± ۰/۸۰۳۳ | ۰/۸۷۵۳* ± ۰/۳۹۸۴ | ۱/۰۱۱۲** ± ۰/۲۲۴۹ | محیطی، افزایشی، غالبیت | |
| ۵/۷۴ ^{ns} | -۰/۱۷۰۰ ± ۰/۲۹۹۲ | ۰/۷۳۲۰ ± ۰/۸۲۱۵ | ۰/۸۹۲۰ ± ۰/۳۶۸۹ | ۱/۰۱۲** ± ۰/۲۱۳۰ | محیطی، افزایشی، غالبیت، کواراریانس، | |

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد. مدل انتخابی برای نسبت پتانسیم به سلیم به صورت $V_{E1} = 0/264 \pm 0/115$ ، $V_{E2} = 1/587 \pm 0/397$ ، $D = 0/289x \pm 0/110$ ، $V_{AD} = -1/056 \pm 0/362$ و $H = 0/399 \pm 0/824$ بود.

جدول ۸. درجه غالبیت، وراثت پذیری عمومی و خصوصی و پیشرفت ژنتیکی برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی گندم نان

| تلاقی | صفت | درجه غالبیت \bar{d} | وراثت پذیری عمومی (h^2_b) | وراثت پذیری خصوصی (h^2_n) | واکنش به انتخاب (R) |
|----------------------------------|----------------|--------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------|
| وا رثت × نژاد پتاسیم | سدیم | ۱/۳۸ | ۹۰/۳۵ | ۴۶/۱۰ | ۳۴۲/۴۰ |
| × نژاد پتاسیم | پتاسیم | ۱/۴۹ | ۶۷/۳۴ | ۳۲/۰۲ | ۸۸/۶۵ |
| × نژاد پتاسیم | پتاسیم به سدیم | ۰/۹۱ | ۶۰/۳۶ | ۴۲/۷۹ | ۲/۰۹ |
| × نژاد پتاسیم | وزن خشک | ۱/۳۹ | ۶۰/۲۴ | ۳۰/۶۸ | ۱/۲۰ |
| × نژاد پتاسیم | سدیم | ۳/۲۰ | ۵۳/۵۷ | ۸/۷۸ | ۲۳/۷۵ |
| × نژاد پتاسیم | پتاسیم | ۷/۵۹ | ۵۷/۵۳ | ۱/۹۳ | ۴/۶۱ |
| × نژاد پتاسیم | پتاسیم به سدیم | ۱/۶۶ | ۲۶/۷۹ | ۱۱/۲۵ | ۰/۳۲ |
| × نژاد پتاسیم | وزن خشک | ۰/۶۵ | ۵۰/۳۴ | ۳۸/۸۶ | ۱/۱۴ |

$$R = k \cdot \sqrt{V_F} \cdot h^2_n \quad , \quad h^2_n = \frac{D}{D+H+E} \quad , \quad h^2_b = \frac{D+H}{D+H+E} \quad , \quad \bar{d} = \sqrt{2H/D}$$

کواریانس معنی دار بودند. با به‌کارگیری واریانس محیطی مدل‌های فوق، آزمون F نشان داد که به جز برای مقدار پتاسیم که وضعیت نسبتاً مشابه با تلاقی کارچیا × نیک نژاد میزان تنوع ژنتیکی در نسل‌های در حال تفکیک در این تلاقی بیشتر بود. در عین حال مقادیر F در نسل دوم برای سدیم و در BC_1 برای نسبت پتاسیم به سدیم معنی دار گردیدند.

درجه غالبیت برای تمامی صفات بجز وزن خشک بیشتر از یک بود (جدول ۸). پتاسیم بالاترین وراثت پذیری عمومی و نسبت پتاسیم به سدیم کمترین آن را داشت. بالاترین و کمترین وراثت پذیری خصوصی به ترتیب به وزن خشک و مقدار پتاسیم اختصاص یافت. مقدار سدیم بیشترین پیشرفت ژنتیکی و نسبت پتاسیم به سدیم کمترین آن را با فرض ۵ درصد انتخاب نشان دادند.

بحث

نتایج نشان دادند که مدل‌های برآزش داده شده برای مقادیر صفات سدیم، پتاسیم و وزن خشک در شرایط شور وابسته به نوع والدین نیست و تقریباً روند یکسانی داشتند. اما برای نسبت

نتایج به آزمون لون یا بارتلت (نقل از ۱۷) در تلاقی شورواکی × نیک نژاد نشان داد که به جز برای نسبت پتاسیم به سدیم برای سایر صفات می‌توان از میانگین واریانس‌های والدین و نسل اول برای تخمین واریانس محیطی استفاده کرد. برآورد اجزای واریانس به روش وزنی و به صورت مرحله‌ای (جدول ۷) نشان داد که همانند تلاقی کارچیا × نیک نژاد واریانس محیطی در تمامی مدل‌ها و برای همه صفات معنی دار بود. برآزش مدل‌های دیگر با پارامترهای زیاده‌تر نشان داد که مناسبترین مدل برای مقدار سدیم مدل‌های و چهار پارامتری بود که در آنها واریانس‌های غالبیت و محیطی معنی دار بودند. برای مقدار پتاسیم و وزن خشک مناسب‌ترین مدل سه پارامتری بود که برای مقدار پتاسیم واریانس‌های محیطی و غالبیت و برای وزن خشک واریانس‌های محیطی و افزایشی معنی دار بودند. برای نسبت پتاسیم به سدیم علاوه بر مدل‌های مذکور (جدول ۷) مدل دیگری شامل دو واریانس محیطی (مربوط والد برتر و مربوط به والد دیگر و نسل اول) برآزش داده شده که در آن ضرایب E_1 و E_2 برای نسل‌های مختلف متفاوت بود. این مدل ۵ پارامتری بود که در آن واریانس‌های محیطی، افزایشی و

افزایشی ژن‌ها بوده و با توجه به وراثت پذیری خصوصی بالای صفات مرتبط با آن می‌توان لاین‌های با عملکرد بالا در شرایط شور را به دست آورد. هم‌چنین از تجزیه میانگین نسل‌ها برای بررسی نحوه عمل ژن در گیاهان مختلف و در شرایط مختلف استفاده شده است (۱، ۳ و ۱۸).

در هر دو تلاقی کوواریانس اثر متقابل افزایشی \times غالبیت برای تمامی صفات منفی بود، هر چند فقط برای نسبت پتاسیم به سدیم در تلاقی شورواکی \times نیک نژاد معنی‌دار گردید. منفی بودن این واریانس نشان می‌دهد که در هر دو تلاقی آلل‌های کاهش دهنده صفات غالب هستند. به بیان دیگر والدهای برتر یعنی کارچیا و شورواکی دارای ژن‌های مغلوب زیاده‌تری هستند که باعث افزایش صفات مورد مطالعه در شرایط شور شده‌اند (۱۹). علائم اجزای واریانس در هر دو تلاقی برای مدل‌های انتخابی مشابه بودند.

تفاوت واریانس بک کراس‌ها برای مقادیر سدیم و پتاسیم در هر دو تلاقی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید که مؤید نقش زیاد غالبیت در کنترل این صفات می‌باشد، اما این مقادیر برای نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک معنی‌دار نشدند و این نشان داد که $[d]$ و $[h]$ متعادل هستند $[\sum(dh) = -\sum(dh)]$. این نتایج با مقایسه $[h]$ و H نیز تأیید شد به طوری که این دو پارامتر برای سدیم و پتاسیم در هر دو تلاقی معنی‌دار بودند (جدول ۵، ۶ و ۷)، ولی برای نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک وضعیت متفاوت بود یعنی برای نسبت پتاسیم به سدیم در هر دو تلاقی H معنی‌دار نبود ولی $[h]$ معنی‌دار گردید که مبین وجود غالبیت ناچیز است (۱۷). در تلاقی کارچیا و نیک نژاد برای وزن خشک $[h]$ غیر معنی‌دار و H معنی‌دار بود که دلیلی بر وجود غالبیت چند جهته می‌باشد، اما در تلاقی دیگر این دو پارامتر معنی‌دار نشدند و یا به عبارت دیگر غالبیت وجود نداشت (۱۷). به طور کلی تنوع ژنتیکی و وراثت پذیری عمومی و خصوصی صفات در تلاقی کارچیا \times نیک نژاد خیلی بیشتر از تلاقی دیگر بود. دلیل این امر که در تصمیم‌گیری برای انتخاب روش اصلاحی بسیار مهم می‌باشد،

پتاسیم به سدیم وابسته به والدین بود. در حالی که در تلاقی نیک نژاد با کارچیا ایستتازی نقش مهمی در توارث نسبت پتاسیم به سدیم داشت، اما در تلاقی نیک نژاد با شورواکی مدل ساده افزایشی - غالبیت کفایت کرد. این موضوع بیانگر اهمیت انتخاب والدین در بررسی این صفت می‌باشد. برای مقدار سدیم و نسبت پتاسیم به سدیم در تلاقی دوم ژن‌هایی که باعث افزایش این صفات می‌شوند نسبت به ژن‌هایی که باعث کاهش آنها می‌شوند غالب هستند، زیرا مقدار $[h]$ معنی‌دار و بزرگ‌تر از $[d]$ می‌باشد. در حالی که در تلاقی اول این موضوع برای مقدار پتاسیم و نسبت پتاسیم به سدیم برعکس بود (جدول ۴). برای مقدار سدیم در تلاقی اول و وزن خشک در هر دو تلاقی به دلیل عدم معنی‌دار بودن جزء غالبیت یا $[h]$ تفسیر خاصی نمی‌توان ارائه کرد. چون پارامترهای $[h]$ و $[I]$ برای هر سه صفت با مدل شش پارامتری علامت مختلف داشتند، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که ایستتازی از نوع مضاعف می‌باشد (۱۷). چون پارامتر $[j]$ در هر سه صفت معنی‌دار نیست. مدل پنج پارامتری مورد آزمون قرار گرفت (جدول ۵). نتایج تقریباً مشابهی با مدل شش پارامتری به دست آمد. همان گونه که انتظار می‌رفت آزمون مربع کای اسکور برای این سه صفت غیر معنی‌دار و حاکی از کفایت مدل بود. با وجود این متر و جینکز (۱۹) اعلام داشته‌اند که بهتر است که با مطالعه نسل‌های بیشتر و محاسبه پارامترها از وجود یا عدم وجود ایستتازی سه ژنی اطمینان حاصل نمود. مقادیر هتروزیس نسبت به والد برتر برای مقادیر سدیم، پتاسیم، نسبت پتاسیم به سدیم و وزن خشک به ترتیب برابر با ۴/۵، ۲۷/۶۴، ۷/۹۵ و ۱۱/۵۲ درصد در تلاقی اول و ۱۶/۲۴، ۴۷/۴۲، ۳۷/۹، ۲/۵۲ درصد در تلاقی دوم بود. میزان هتروزیس برای همه صفات به جز برای وزن خشک در تلاقی اول با وجود مثبت بودن، در مجموع کمتر از تلاقی دوم بود. دلیل این امر می‌تواند کوچک بودن میانگین والد برتر در تلاقی دوم باشد. آشان و همکاران (۱) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌های پایه، ژنتیک تحمل به شوری را در یک تلاقی گندم بهاره بررسی و مشاهده نمودند که تحمل به شوری تحت تأثیر اثر

نتیجه گیری

بر اساس نتایج حاصل برای طراحی یک برنامه به‌نژادی تحمل به شوری در مرحله اول باید والدینی را انتخاب نمود که از نظر صفات مهم مرتبط با تحمل تفاوت زیادی داشته باشند. این امر باعث ایجاد تنوع زیاد در نسل‌های در حال تفکیک می‌شود. بنابراین پیشنهاد می‌شود که این آزمایش با انتخاب والدین متحمل و تلاقی آن با ارقام حساس دنبال شود (مثلاً روشن به عنوان متحمل و قدس به عنوان حساس). گام بعدی با توجه به نتایج حاصل از این آزمایش انتخاب روش اصلاحی است. همانگونه که ملاحظه شد برای برخی صفات مثل مقادیر سدیم و پتاسیم اثرات و واریانس‌های غالبیت نقش عمده‌ای را داشتند. علاوه بر این وجود اپیستازی مضاعف در کنترل برخی صفات را نیز باید در نظر گرفت. این نوع اثر متقابل مشکلی در جهت انتخاب صفات مطلوب به‌وجود نمی‌آورد (۱۸). اثر متقابل افزایشی \times افزایشی نیز که برای مقدار سدیم و نسبت پتاسیم به سدیم در تلاقی اول معنی‌دار بود، جزء ژنتیکی قابل تثبیت می‌باشد. بنابراین می‌توان به‌نژادی برای تحمل به شوری انتخاب دوره‌ای و به دنبال آن روش شجره‌ای و یا تلاقی دو والدی با یک روش انتخاب برای تحمل در نظر گرفت. وجود اپیستازی غالبیت \times غالبیت بیانگر لزوم انتخاب برای تحمل به شوری در نسل‌های پیشرفته یعنی تا زمان تثبیت این اثرات می‌باشد.

تفاوت اولیه دو والد است زیرا کارچیا از مهم‌ترین ارقام متحمل به شوری در دنیا می‌باشد، در حالی که شورواوکی و نیک نژاد بر اساس نتایج حاصل از آزمایش مقدماتی هر دو نیمه متحمل می‌باشند (۴). بنابراین تفاوت‌های فوق ناشی از تفاوت بین گروه نیمه متحمل \times متحمل با نیمه متحمل \times نیمه متحمل می‌باشد. از تجزیه واریانس نسل‌ها و طرح‌های ژنتیکی دیگر برای برآورد اجزای واریانس و وراثت پذیری صفات مرتبط با شوری در گیاهان مختلف استفاده شده است (۸، ۹، ۱۶ و ۲۴). سینگ و چادراد (۲۳) با مطالعه صفات مرتبط با تحمل به شوری در گندم از طریق تجزیه دای آلل 10×10 سهم اثرات غالبیت را برای عملکرد دانه و تعداد پنجه مهم‌تر دانستند، در حالی که برای طول خوشه، تعداد سنبله و دانه در سنبله و وزن هزار دانه هم اثرات افزایشی و هم اثرات غالبیت نقش داشتند. در شرایط شور میزان وراثت پذیری عمومی عملکرد نسل‌های F_3 و F_4 جو ۲۸ درصد گزارش شده است (نقل از ۱۹). در برنج جونز و استن هوز (۱۶) با استفاده از تجزیه میانگین شش نسل پایه گزارش کردند که واریانس افزایشی اثر مهم‌تری در میزان رشد ریشه در شرایط شور دارد. آنها هم‌چنین میزان وراثت پذیری عمومی را برای این صفت $83 - 49$ درصد گزارش کردند.

منابع مورد استفاده

1. Ashan, M., D.Wright and D.S. Vrik. 1996. Genetic analysis of salt tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). Cereal Res. Comm. 24: 353-360.
2. Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA. 223PP.
3. Ceballos, H., S. Pandey, L. Narro and J.C. Perez-Velazquez. 1998. Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. Theor. Appl. Genet. 96: 662- 668.
4. Dehdari, A., A. Rezai and S. A. M. Maibody. 2005. Salt tolerance of seedling and adult bread wheat plants based on ion contents and agronomic traits. Comm. Soil Sci. and Plant Analysis 36: 2239-2253.
5. Dvorak, J., K. Ross and S. Medelinger 1985. Transfer of salt tolerance from *Elytrigia ponica* to wheat by the addition of an incomplete *Elytrigia* genome. Crop Sci. 25: 306-309.
6. Falconer, D. S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics 3th ed., Longman, UK.
7. Flowers, T. J. and A.R. Yeo. 1986. Ion relations of plants under drought and salinity. Aust. J. Plant Physiol. 13: 75-91.
8. Foolad, M. R. 1996. Genetic analysis of salt tolerance during vegetative growth in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. Plant Breed. 115: 245- 250.

9. Foolad, M. R. 1997. Genetic basis of physiological traits related to salt tolerance in tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. Plant Breed. 116:53-58.
10. Grieve, C. M., S. M., Lesch, L. E. Francois and E. V. Mass. 1992. Analysis of main-spike yield components in salt-stressed wheat. Crop Sci. 32: 697- 703.
11. Hayman, B.I. 1960. Maximum likelihood estimation of genetic components of variation. Biometrics 16: 369-381.
12. Hoagland, D. R. and D.I Arnon. The water-culture method for growing plants without soil. California Agric. Exp. Stn Circu: 1950: 347.
13. Hu, R.C., H. Schnyder and U. Schmidhalter. 2000. Carbohydrate deposition and partitioning in elongating leaves of wheat under saline soil condition. Aust. J. Plant Physiol. 27: 363-370.
14. Hunt, O.J. 1965. Salt tolerance in intermediate wheatgrass. Crop Sci. 5: 407- 409.
15. Johnson, D.W., S.E. Smith and A. K. Dobrenetz. 1992. Selection for increased forage yield in alfalfa at different NaCl levels. Euphytica 60: 27- 35.
16. Jones, M.P. and J. W. Stenhouse. 1984. Inheritance of salt tolerance in mangrove rice. International Rice Res. Newsletter 9: 1984-1989.
17. Kearsy M. J. and H.S. Pooni.1996.The Genetical Analysis of Quantitative Traits.1st ed., Chapman and Hall, London.
18. Kumar, M., O.P. Luthra, V. Chawla, N.R. Yadav, R. Kumar and A. Khar. 2003. Genetic analysis of kernel bunt (*Neovossia indica*) resistance in wheat. Indian Academy of Sci. 28: 199-203.
19. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. 3rd ed., Chapman and Hall, London.
20. Noble, C.L., G.M. Holloran and D.W. West. 1984. Identification and selection for salt tolerance in lucerne (*Medicago sativa* L.). Aust. J. Agric. Res. 35: 239-252.
21. Norlyn, J.D. 1980. Breeding salt tolerance plants.PP.120-145. In : D.W. Rains, R.C. Valentine and A. Hallander (Eds.), Genetic Engineering of Osmoregulation. Plenum, New York.
22. Pasternark, D. 1987. Salt tobacco and crop production: a comprehensive approach. Annual Rev. Phytopathol. 25:1- 29.
23. Singh, K. N. and R. Chatrath. 1997. Combining ability studies in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress environments. Indian J. Genet. 57: 127-132.
24. Saranga, Y., A.Cahaner, D. Zamir, A. Marani and J. Rudich. Breeding tomatoes for salt tolerance: inheritance of salt tolerance and related traits in interspecific populations. Theor. Appl. Genet. 84: 390-396.
25. Shannon, M. C. 1998. Adaptation of plants to salinity. Adv. Agron. 60:75-120.
26. Yeo, A. R. and T. J. Flowers. 1983. Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves. Physiol. Plants 59: 189-195.