

مطالعه توارث عملکرد دانه گندم و اجزای آن تحت شرایط تنش و عدم تنش خشکی

جعفر احمدی^۱، صدیقه فابریکی اورنگ^۲، عباسعلی زالی^۲، بهمن یزدی صمدی^۲
محمد رضا قنادها^۲ و علیرضا طالعی^۲

چکیده

به منظور تعیین نحوه عمل ژن و توارث عملکرد دانه و اجزای آن از روش تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از آزمون مقیاس مشترک که هم‌زمان تمام نسل‌ها را مورد آزمون قرار می‌دهد، استفاده شد. این تحقیق در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج انجام گرفت. به منظور به دست آوردن بهترین مدل ژنتیکی برای صفات مختلف تحت شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی، ژنتیپ‌ها و نسل‌های آماده شده در سال‌های قبل مربوط به هر تلاقي به طور جداگانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. در آزمایش مربوط به هر تلاقي از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار استفاده گردید، به طوری که در هر آزمایش دو تکرار تحت شرایط آبیاری معمول و دو تکرار تحت شرایط تنش آبی قرار گرفت. صفات اندازه‌گیری شده در آزمایش‌ها عبارت بودند از: وزن بوته، تعداد پنجه، ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن سنبله‌های هر بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه. میانگین (m) و اثرهای ژن‌ها شامل، اثر افزایشی (d)، اثر غالیت (h)، اثر مقابل افزایشی × افزایشی [i]، افزایشی × غالیت [j] و غالیت × غالیت [l] برای صفات مختلف مشاهده شد، ولی همه اثرهای ژنی توافق در کلیه صفات مشاهده نشد. اثر غالیت ژن‌ها مهم‌ترین عامل ژنتیکی کنترل در بیشتر صفات مورد بررسی شناخته شد. علی‌رغم معنی دار بودن اثر افزایشی در بیشتر صفات، اهمیت این اثر کمتر از اثر غالیت بود. ضمناً اپستازی غالیت × غالیت [ll] اهمیت بیشتری نسبت به اپستازی افزایشی × افزایشی [ii] داشت و برآوردهای درجه غالیت میان کنترل ژنی بیشتر صفات به صورت غالیت بود.

واژه‌های کلیدی: گندم، توارث، عمل ژن، مقاومت، تنش خشکی

مقدمه

ترکیب‌پذیری ژنتیپ‌ها می‌تواند در رابطه با انتخاب روش‌های اصلاحی و انتخاب لاین‌ها برای ایجاد ترکیبات دورگ مفید واقع گردد (۲). اصلاح غیر مستقیم برای مقاومت به خشکی، همواره مدعی نظر محققین بوده است. در این روش مواد ژنتیکی مطالعات ژنتیکی و دانستن نوع عمل ژن‌های دخیل در کنترل یک صفت و ترکیب‌پذیری، در تعیین روش‌های اصلاحی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. اطلاعات و مطالعه دقیق

۱. استادیار اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام

۲. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، استاد و دانشیاران زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران

را برای تعدادی از صفات مانند زمان ظهور سنبله، ارتفاع گیاه، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه مورد بررسی قرار دادند و نتیجه گرفتند که تنها اثر افزایشی ژن‌ها برای ارتفاع بوته، تعداد سنبله در بوته و وزن دانه معنی‌دار بود، که نشان دهنده امکان اصلاح این صفات از طریق گزینش در نسل‌های اولیه می‌باشد. در این مطالعه زمان ظهور سنبله و تعداد دانه در سنبله بیشتر به وسیله اثرهای افزایشی و غالیت، کترل شده‌اند که بیانگر این است که گزینش برای بهبود این صفت در نسل‌های بعدی مؤثرتر خواهد بود. بلوم (۸) اظهار داشت که اصلاح برای تنش خشکی تحت شرایط تنش، واریانس ژنتیکی و قابلیت توارث عملکرد را کاهش خواهد داد و کارایی و پیشرفت گزینش برای عملکرد تحت تنش را محدود می‌سازد. سینک و همکاران (۲۱) از روش تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از ۶ نسل (P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1 و BC_2) حاصل از والدین متنوع گندم نان برای مطالعه توارث تعداد دانه در سنبله، وزن دانه و تعداد دانه در سنبله استفاده کردند و نتیجه گرفتند که اثرهای ژنی افزایشی و اپیستازی افزایشی \times افزایشی در بیشتر تلاقي‌ها معنی‌دار بودند، ولی اثرهای ژنی افزایشی در مقایسه با دیگر اثرهای ژنی از جمله اثرهای ژنی غالیت و اپیستازی غالیت \times غالیت از اهمیت کمتری برخوردار بودند. در مطالعه ایشان، تعیین میزان اثرهای ژنی قابل تثیت (افزایشی) و غیر قابل تثیت (غالیت) و اپیستازی مضاعف نشان داد که بهبود اجزای عملکرد با استفاده از روش‌های گزینشی ساده امکان پذیر نیست و استفاده از یک روش حاوی دورگ گیری در نسل‌های اولیه در حال تفکیک پیشنهاد گردید. سینک و همکاران (۲۰) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها با ۶ نسل پایه و اصلی از تلاقي دو رقم گندم نان برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله و تعداد سنبله در سنبله عمل افزایشی ژن و اثر متقابل افزایشی \times افزایشی را در اغلب صفات مورد مطالعه مهم تشخیص دادند. همچنین عمل افزایشی و غالیت و اپیستازی نوع غالیت \times غالیت را در صفات طول سنبله و تعداد سنبله در سنبله معنی‌دار به دست آورند.

مستقیماً از نظر مقاومت به خشکی آزمون نمی‌شوند، بلکه این مواد در طی سال‌های زیاد و در چندین منطقه مورد ارزیابی قرار می‌گیرند، با این فرض که ژنوتیپ‌ها در طی این ارزیابی‌ها در معرض تنش خشکی و سایر تنش‌های محیطی دیگر نیز قرار می‌گیرند. ژنوتیپ‌هایی که تحت این شرایط خوب عمل می‌کنند، دارای صفات مطلوبی خواهند بود که آنها را قادر می‌سازد در مراحل مختلف نمو خود از تنش خشکی فرار کرده یا آن را تحمل کنند. همچنین بسیاری از خصوصیات گیاهی ممکن است باعث بهبود رشد و عملکرد گیاه زراعی تحت شرایط تنش آبی شوند که از جمله می‌توان سازگاری فنلوزیکی، انعطاف‌پذیری نمو، تنظیم اسمزی، زاویه برگ، سیستم ریشه‌ای کارامد، قدرت رویش اولیه، حفظ سطح برگ، افزایش انعکاس نور از برگ و غیره را نام برد. سایر صفات نیز از جمله شاخص برداشت بالا که می‌توانند در بهبود عملکرد تحت شرایط دیم و آبیاری مفید باشند، در برنامه‌های به نژادی برای ارزیابی گیاهان تحت شرایط مناطق نیمه خشک مورد استفاده قرار گرفته‌اند (۸). کیتاتا و همکاران (۱۴) دو آزمایش برای تعیین اثرهای افزایشی، غالیت و اپیستازی در گندم زمستانه انجام دادند. نتایج نشان دادند که برای صفات مقدار پروتئین، تعداد سنبله در سنبله و تعداد دانه در سنبله اثر افزایشی ژن‌ها مهم بود. برای صفت تعداد پنجه نیز عمل افزایشی ژن قوی‌تر از عمل غالیت مشاهده شد. این مطالعات نشان داد که انتخاب برای اجزای عملکرد یعنی تعداد سنبله در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد پنجه مؤثرتر می‌باشد. در مطالعه مذکور وراثت وزن دانه که توسط ژن‌هایی با اثر افزایشی ژن می‌شد، نشان داد که برای اصلاح این صفت می‌توان ژن کترل می‌شد، نشان داد که برای اصلاح این صفت می‌توان از روش‌های استاندارد انتخاب استفاده کرد. برای صفات ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله واریانس غالیت معنی‌داری در آزمایش دوم به دست آمد. میانگین درجه غالیت برای ارتفاع بوته $0/86$ بود که غالیت نسبی را نشان داد و برای صفت تعداد دانه در سنبله غالیت نسبی پایین و برابر $0/45$ مشاهده شد. ادواردز و همکاران (۱۰) با استفاده از دو تلاقي گندم عمل ژن

گرفتند. در آزمایش مربوط به هر تلاقی از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار استفاده گردید، که در هر آزمایش دو تکرار به صورت معمول (بدون تنفس) تا زمان برداشت آبیاری گردید و به عنوان محیط شاهد در نظر گرفته شد، و در دو تکرار تحت تیمار تنفس، به خاطر سبز شدن بذرها یکبار آبیاری کامل انجام گردید و پس از سبز شدن کامل مزرعه تا پایان برداشت هیچ‌گونه آبیاری انجام نگرفت و شرایط تنفس خشکی برای آنها فراهم گردید. در هر تکرار، کرت مربوط به والدین، تلاقی‌های برگشتی و F_1 ‌ها هر کدام دارای ۲/۵ ردهی و کرت مربوط به جمعیت F_2 دارای چهار ردهی ۲/۵ متری بود و فاصله بین ردهی‌ها ۲۵ سانتی‌متر بود. برای اندازه‌گیری صفات مورد مطالعه از جوامع والدین و F_1 ‌ها از هر کرت ۱۰ بوته تصادفی، در جوامع حاصل از تلاقی‌های برگشتی از هر کرت ۵۰ بوته و در F_2 ‌ها از هر کرت ۱۰۰ بوته رقابت کننده انتخاب شدند. صفات اندازه‌گیری شده در هر آزمایش عبارت بودند از: وزن بوته، تعداد پنجه، ارتفاع بوته، طول سنبله، وزن سنبله‌های هر بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن ۱۰۰ دانه و عملکرد دانه. پس از جمع‌آوری داده‌ها به منظور آزمون معنی‌داری برای اختلافات بین میانگین خانواده‌ها، تجزیه واریانس وزنی صورت گرفت و در نهایت تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات مختلف در هر سه تلاقی و در دو محیط به طور جداگانه انجام گرفت. برای تجزیه میانگین نسل‌ها مدل متر و جینکز (۱۸) به کار گرفته شد، این مدل رابطه بین اجزای میانگین را نشان می‌دهد و اثرهای ژن‌ها را به شش جزء تفکیک می‌نماید. مدل به کار رفته عبارت بود از:

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

که Y میانگین یک نسل، m : میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، $[d]$: مجموع اثر افزایشی، $[h]$: مجموع اثر غالبیت، $[i]$: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، $[j]$: مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، $[l]$: مجموع اثر متقابل اثرات غالبیت و α ، β ، α^2 و $\alpha\beta^2$ و β^2 حاصل ضربهای پارامترهای ژنتیکی می‌باشند. چون تعداد افراد و واریانس‌ها در هر نسل متفاوت بودند،

در بررسی صبا (۱) در مورد نحوه توارث عملکرد و صفات زراعی دیگر هر دو نوع اثر ژنتیکی افزایشی و غالبیت سهیم بودند ولی سهم جزء افزایشی بیشتر از جزء غالبیت بود و از میان صفات زراعی، صفات وزن هزار دانه، تعداد پنجه بارور، طول ریشک، تعداد روز تا ظهر سنبله و تعداد روز تا گل‌دهی برای بهبود غیر مستقیم عملکرد دانه و مقاومت به خشکی توصیه شد. شارما و همکاران (۱۹) در تعیین عمل ژن و پارامترهای انتخاب در گندم نان نتیجه گرفتند که واریانس ژنتیکی افزایشی برای صفات زمان رسیدن، طول سنبله و تعداد سنبله‌چه در سنبله مهم هستند و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار برای عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و ارتفاع گیاه بالاست. در مطالعه آنها اثر فوق غالبیت در هر دو نسل F_1 و F_2 برای صفت تعداد سنبله در بوته وجود داشت، در صورتی که برای صفات زمان رسیدن، طول سنبله و تعداد سنبله غالبیت ناقص گزارش شد.

اطلاع از نحوه توارث مقاومت و ارزیابی و انتخاب نسل‌های مناسب برای به نزد گران حائز اهمیت زیادی است، به طوری که بررسی و تعیین اجزای ژنتیکی دخیل در مقاومت از عوامل مهم و اصلی برای موفقیت در هر برنامه اصلاحی می‌باشد. بنابراین در این بررسی شناسایی اثرهای ژن‌ها بر نحوه توارث عملکرد و اجزا عملکرد از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها مهم‌ترین هدف تحقیق حاضر را تشکیل می‌دهد.

مواد و روش‌ها

بذرهای نسل‌های مورد نیاز برای انجام آزمایش تجزیه میانگین نسل‌ها شامل نسل‌های والدین (P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 و BC_1 و BC_2) برای تلاقی‌های سرداری $\times ۷۰۰۷$ ، سرداری $\times ۷۱۰۷$ و ۷۱۰۷×۵۵۹۳ تهیه شدند. ارقام سرداری و ۵۵۹۳ مقاوم و ارقام ۷۱۰۷ و ۷۱۰۷ حساس به خشکی می‌باشند. این تحقیق در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران واقع در کرج انجام گرفت. ژنتیپ‌ها و نسل‌های تهیه شده مربوط به هر تلاقی به طور جداگانه در یک طرح آزمایشی مورد ارزیابی قرار

در کترل این صفت را نشان داده است. اجزا واریانس داده‌های نسل‌های مختلف شامل واریانس اثرهای محیطی (Ew)، واریانس اثرهای افزایشی (D)، واریانس اثر غالیت (H)، مقدار علامت F در جدول ۱ در چهار حالت (سرداری \times ۷۱۰۷ و $7007 \times$ سرداری در دو شرایط معمول و تنش رطوبتی) بیانگر غالیت آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر بر آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر برای وزن بوته است. به عبارت دیگر ژن‌های مسئول وزن بوته در این چهار حالت در جهت کاهش وزن بوته برتری داشتند. ولی در حالت ۵ و ۶ مثبت بود و بیانگر غالیت آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر (7107×5593) نسبت به آلل‌های مربوط به والد با میانگین کوچک‌تر (5593) است. به عبارت دیگر ژن‌های مسئول وزن بوته در این دو گروه برای وزن بوته بیشتر برتری داشتند. با مقایسه واریانس افزایشی (D) و غالیت (H)، بیشتر بودن واریانس افزایشی در گروه‌های تلاقی ۲ (سرداری \times ۷۱۰۷ در شرایط تنش رطوبتی) $4, 3 \times 7007$ سرداری در شرایط معمول و تنش رطوبتی) $5, 6$ (5593×7107 در شرایط معمول و تنش رطوبتی) دیده می‌شود و مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ که در همین ۵ گروه کمتر از یک بود اهمیت بیشتر واریانس افزایشی را در کترل این صفت نشان داد. در حالی که در گروه اول $\sqrt{\frac{H}{D}}$ بیشتر از واحد بوده که نشان دهنده اهمیت بیشتر واریانس غالیت است. مقادیر نسبت $F / \sqrt{H \times D}$ در هر ۶ گروه تلاقی بیانگر این امر است که انحرافات غالیت $\frac{h}{d}$ در مکان‌های ژنی متفاوت خصوصاً از لحاظ علامت و بزرگی یکسان نیستند. در تلاقی‌هایی که مجموع اثرهای [i] + [d] بزرگ‌تر از اثرهای غالیت باشد، گزینش در نسل‌های اولیه برای بهبود وزن بوته مؤثر خواهد بود. در حالی که در تلاقی‌هایی که مجموع اثرهای [l] + [h] بزرگ‌تر از اثرهای افزایشی باشد گزینش باستی در نسل‌های

برآورده پارامترها با استفاده از حداقل مربعات وزنی به دست آمدند. در این مطالعه هر شش نسل با مدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری آزمون شدند تا مناسب‌ترین مدل همانند مدل کامل بتواند میانگین‌های مشاهده شده را تشریح نماید. این مدل‌ها برای میانگین‌های مشاهده شده به وسیله آزمون کی دو (χ^2) با $2, 3, 4$ و یک درجه آزادی برای نیکوئی برازش بررسی شدند که این روش بنام آزمون مقیاس مشترک نام گرفته است.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها و برآورده پارامترهای شش گانه ژنتیکی برای تمام تلاقي‌ها (سرداری \times ۷۱۰۷ و $7007 \times$ سرداری و 5593×7107) در شرایط معمول آبیاری و تنش رطوبتی برای صفت وزن بوته در جدول ۱ ارائه شده است. با توجه به غیر معنی دار شدن آزمون کای اسکور در هر ۳ تلاقي و در دو شرایط رطوبتی برای مدل ژنتیکی دارای آثار اپستازی جدول ۱، عدم تطابق مدل ساده افزایشی - غالیت برای صفت وزن بوته دیده شد، به عبارت دیگر مدل ساده افزایشی - غالیت نتوانست آثار ژنتیکی بین میانگین نسل‌ها را تبیین کند. بنابراین به طور کلی می‌توان نتیجه گرفت که ژن‌های کترل کننده این صفت در هر سه گروه تلاقي و در دو شرایط محیطی به صورت مستقل عمل نکرده و اثرهای متقابل غیرآلی (اپستازی ژنی) دو گانه افزایشی \times افزایشی (i)، افزایشی \times غالیت (j) و غالیت \times غالیت (l) به همراه اثرهای اصلی افزایشی و غالیت در کترل این صفت نقش داشتند و لذا بین اثرهای افزایشی و غالیت ژن‌ها و اثرهای متقابل آنها اختلاط وجود خواهد داشت. نتایج به دست آمده برای صفت وزن بوته نشان دهنده وجود اپستازی ژنی در کترل این صفت بود که در تنافق با نتایج به دست آمده توسط سانگ و لی (۲۲) مبنی بر کفایت مدل افزایشی - غالیت در کترل این صفت می‌باشد که این عدم تطابق می‌تواند به دلیل نوع والدین استفاده شده در تلاقي‌ها باشد. مطالعات زالوسکی و همکاران (۲۴) اثرهای اپستازی ژنی

جدول ۱. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زئنیکی برای صفت وزن بوته در سه تلاقي در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس نظریه میانگین نسل‌ها

		محیط	تلaci	m	d	h	i	j	1	χ^2	EW	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
($\Delta \times 2^*$) [†]	N	۳۲/۷۴** \pm ۷/V	$\Delta/\chi^{**}\pm 0/V$	۲۱/۳** \pm ۳/V	$\chi/\Delta^{**}\pm 2/V$	—	—	—	—	—	۱۸۸/۴	۲۲۰/V	۵۸/۳	—	۱/۰۹	—۰/۳۴
($\Delta \times 3^*$)	S	۸۸/۹** \pm ۵/V	-۱/۴۹ ns \pm ۱/V	-۱۲۷/۴** \pm ۱۳	-۹۲/۷** \pm ۵/V	۹/۴۳* \pm ۳/V	۸/۷۷** \pm ۱۳	۲۷/۱۴	۲۷/۱۰	۰/۰۰۰	ns	۱۲۹/۲۶	۳۶/۱۶	-۱۱	۰/۰۵	—۰/۱۶
(۳ \times ۶)	N	۳۷/۱۱** \pm ۰/V	۰/۸۴ ns \pm ۰/V	۲۷/۲۲** \pm ۴/V	۲۷/۲۲** \pm ۴/V	۲۱/۱** \pm ۴/V	-۲۱/۴** \pm ۵/V	۳۱/۸/V	۰/۱۵۲	۰/۰	۰/۰۵۰۳	۱۹/۹	۵/۶۲	۰/۰۲۸	—۰/۰۸	
(۳ \times ۶)	S	۱۸/۲** \pm ۲/V	-۱/۵۷ ns \pm ۱/V	۱۹/۲۲** \pm ۴/V	۱۹/۲۲** \pm ۴/V	۲۰/۹۸** \pm ۳/V	۲۰/۹۸** \pm ۳/V	۴۳/۴	۴۳/۴	۰/۱۶۲	۰/۰	۳۴/۳	۱/۴۷	۰/۰۲۱	—۰/۱۸	
(۲ \times ۱)	N	۲۸/۸** \pm ۲	۰/۲۸ ns \pm ۰/V	۵۰/۵** \pm ۲/V	۹/۸** \pm ۲/V	۵۰/۵** \pm ۲/V	—	—	۰/۱۸۶	۰/۰	۰/۰۷۷	۱۹۹/۷	۱۲/۱۲	۰/۰۳۴	—۰/۰۸	
(۲ \times ۱)	S	۵/۱	-۰/۰۵** \pm ۰/V	-۱/۰/۰۵** \pm ۰/V	-۱/۰/۰۵** \pm ۰/V	۲/۵** \pm ۰/V	۲/۵** \pm ۰/V	۰/۲۲	۰/۰۹۳	۰/۰۹۳	۰/۰۰	۰/۰۸۸	۰/۰۱۹	۰/۰۵۹	۰/۰۴۷	-۰/۰۴۴

ns * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و یک درصد.
 + : والد ۲-۷۰ ۷۱ (۵)
 والد ۲-۷۰ ۷۰ (۶)
 والد سرداری (۳)

در کترل صفت ارتفاع بوته را نشان می‌دهد که این نتایج با نتایج آزمایش‌های یادداوا و همکاران (۲۳)، نورمحمدی (۵)، گامیل و ساحل (به نقل از فرشادفر، ۳)، ادواردز و همکاران (۱۰)، لونک (۱۶) و نیکخواه (۶) در تطابق بود و آزمایش لیانگ و والتر (۱۵) نیز سهم بیشتر اثرهای افزایشی را در کترل این صفت نشان داده است.

نقش اثرهای اپیستازی ژنی به همراه اثرهای افزایشی و غالیت در کترل صفت طول سنبله اصلی (جدول ۴) مشاهده شد. مقادیر d و h نیز به ترتیب اهمیت اثرهای افزایشی و غالیت را در کترل این صفت نشان می‌دهند. با توجه به غیر معنی دار بودن مقادیر کای اسکور برای مدل دارای اثرهای اپیستازی و معنی دار بودن پارامترهای اثرهای اپیستازی (۱, j, i)، نقش اپیستازی ژنی در کترل صفت وزن سنبله‌های هر بوته (جدول ۵) کاملاً مشهود است و مدل‌های ۴ و ۵ پارامتری برای هر ۳ گروه تلاقی در دو شرایط بهترین برازش را نشان دادند. درجه غالیت به صورت فوق غالیت برای این صفت تعیین گردید. برای صفت طول سنبله، شارما و همکاران (۱۹)، نورمحمدی (۵)، لونک (۱۶)، گامیل و ساحل (به نقل از منبع شماره ۳) و نیکخواه (۶) نتایج مشابه با این آزمایش گزارش کرده‌اند.

در جدول ۶ ملاحظه می‌شود که مدل افزایشی- غالیت برای توجیه ژنتیکی صفت تعداد دانه در سنبله اصلی کفايت نکرده و اثرهای متقابل اپیستازی ژنی در کترل آن سهیم بوده‌اند، به طوری که اپیستازی‌های نوع ۱ و ۳ مهم‌ترین اثرهای متقابل در کترل این صفت می‌باشند. نتایج آزمایش‌های جدنیسکی (۱۲)، نورمحمدی (۵)، پاتهاک و لنا (نقل از فرشادفر، ۳)، لونک (۱۶)، گامیل و ساحل (نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاری و همکاران (۹) و نیکخواه (۶) برای صفت تعداد دانه سنبله در شرایط تنش و عدم تنش رطوبتی در تطابق کامل با نتایج حاصل از این آزمایش می‌باشند. با توجه به هر شش حالت در جدول ۷ ملاحظه می‌شود که اثرهای اپیستازی ژنی در کترل صفت عملکرد دانه حائز اهمیت بوده‌اند و با توجه به بزرگی ضریب h نسبت به d در

پیشرفت‌های تر صورت بگیرد (۱۸). منفی بودن اثر افزایشی [d] در سه گروه تلاقی ۲ و ۴ و ۶ (هر سه گروه تلاقی در شرایط تنش رطوبتی) نشان دهنده غالیت آلل‌های کاهش دهنده وزن بوته می‌باشد.

در مورد صفت تعداد پنجه (جدول ۲) غیر معنی دار بودن کای اسکور برای مدل دارای اثرهای اپیستازی در هر ۶ گروه نشان دهنده عدم کارایی مدل افزایشی- غالیت در تعیین نحوه کترل این صفت بود. لذا ژن‌های کترل کننده این صفت مستقل عمل نکرده و اثرهای متقابل اپیستازی ژنی نقش مهمی را در کترل این صفت نشان دادند. واریانس غالیت برای این صفت در برخی موارد منفی برآورد شد (این اعداد منفی برای واریانس‌ها در جداول آورده نمی‌شود) که این می‌تواند ناشی از خطای آزمایش باشد (۱۸). با توجه به ضرایب F ملاحظه می‌شود که در تلاقی 70×70 سرداری در شرایط معمول (خطای آزمایش باشند) ضریب F مثبت بود و بیانگر غالب بودن آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر (70×70) است. ولی در حالت‌های دیگر علامت منفی F بیانگر غالیت آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر نسبت به آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر می‌باشد. لذا استنباط می‌شود که ژن‌های غالیت در جهت کاهش تعداد پنجه عمل می‌کنند. با مقایسه واریانس افزایشی (D) و غالیت (H) برای این صفت، اهمیت بیشتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالیت در کترل این صفت در همه گروه‌ها به غیر از گروه یک ملاحظه می‌شود. مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ که اهمیت واریانس افزایشی را مشخص می‌کند، به غیر از گروه تلاقی یک (۱/۹۴) در بقیه گروه‌ها کمتر از یک بود. مقادیر $\frac{F}{\sqrt{H \times D}}$ نیز متفاوت بودن انحرافات درجه غالیت در مکان‌های ژنی به خصوص از لحظ علامت و بزرگی را نشان می‌دهد. نتایج به دست آمده برای صفت تعداد پنجه در این آزمایش با یافته‌های مان و شارما (۱۷) و لونک (۱۶) مطابقت دارد. نتایج جدول ۳ عدم کارایی مدل ساده افزایشی- غالیت ولذا وجود اثرهای متقابل غیرآلی (اپیستازی)

جدول ۲. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زتئیکی برای صفت تعداد پیچه در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

		محیط	تلاقی	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\frac{\overline{H}}{D}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(5x3)	N	۹/۸۹** ± ۰/۸	- ۱/۳۴** ± ۰/۸	۸/۴** ± ۱/۳	۹/۳** ± ۰/۸	—	—	—	۰/۳۴ns	۲/۲	۹/۱۲	۲۳	- ۰/۵۸	۱/۹۴	- ۰/۰۵	
(5x3)	S	۳۹/۸۷** ± ۱/۷	- ۰/۸۱** ± ۰/۷	- ۰/۳۰** ± ۴/۲	- ۲/۵** ± ۱/V	—	—	—	۲۹/۴** ± ۲/۶	۲/۰ ns	۱/۵۱	۲۵۷	—	- ۰/۴۷	—	
(۳x۲)	N	۱۷/۳** ± ۱/A	۱/۰۶** ± ۰/۲	- ۱/۱/V** ± ۰/۵	- ۴/۴** ± ۱/A	—	—	—	۶/۳** ± ۲	۳/۵۹ ns	۰/۵۳	۲۱/V	—	۱/۸۴	—	
(۳x۲)	S	۱۲/۵** ± ۰/۳	- ۰/۴ ns ± ۰/۳	- ۰/۴ ns ± ۱/۵	—	—	—	—	۴/۹** ± ۱/۲	۵/۷۵** ± ۱/۵	۰/۱۴ ns	۲/۷۵	۱۳۳	۲۲	- ۳/۴	- ۱/۴
(۵x1)	N	۱۲/۳** ± ۰/۴	- ۰/۴۵ ns ± ۰/۴	- ۴/۵** ± ۱/۳	—	—	—	—	۱/۵ ns ± ۱/۳	۲/۵** ± ۱/۳	۰/۰۰۳ ns	۲/۳	۹/۴	۶/۵	- ۲/۹	- ۰/۳۸
(۵x1)	S	۱۱** ± ۰/۳	۰/۳۵ ns ± ۰/۳	- ۷/۸** ± ۱/۳	—	—	—	—	۴/۳** ± ۱/۱	۷/۷** ± ۱/۳	۰/۴۷ ns	۲/۱	۱۲/۲	۳/۲	- ۴/۷	- ۰/۷۶

جدول ۳. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زتئیکی برای صفت ارتفاع بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

جدول ۳. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زتئیکی برای صفت ارتفاع بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

		محیط	تلاقی	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\frac{\overline{H}}{D}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(5x3)	N	۱۲۴/۴** ± ۴/۴	۱۱/۸** ± ۰/۸	- ۴۲/۹** ± ۱۱	- ۱۳/۲** ± ۴/۵	- ۱۰/V** ± ۳	—	—	۰/۳۰ ns	۱/۲ ns	۱۳۰	۹/V	- ۲/۰۴	۰/۲۷	- ۰/۰۵	
(5x3)	S	۱۳/۵۲** ± ۴/۲	- ۰/۹۵** ± ۰/۹	- ۸/۴** ± ۱/۰	- ۳۳/۲** ± ۱/۰	- ۹/۲** ± ۲/۹	—	—	۰/۳** ± V	۰/۰۰۰ ns	۱/V/۵	۵۷/V	۳۵/V	۱/۱۹	۰/۰۸	
(۳x۲)	N	۹۹/۹** ± ۰/V	- ۰/۶۵** ± ۰/V	۲/۲/V** ± ۴/۵	—	—	—	—	۶/۶** ± ۲/۴	۱/V/V ns	۱/۷۷ ns	۱۲/V	۱۴۷/V	۲۱/۳	- ۳/۱	- ۰/۴۲
(۳x۲)	S	۸۴/۴۲** ± ۴/۴	۰/۶۹** ± ۰/V	۱۱/V** ± ۱/۰	۱۲/V** ± ۱/۴	۱/۶/V** ± ۶/۹	—	—	- ۲۴/۳** ± ۲/V	۱۲/V ns	۰/۰۰۰ ns	۱۲/V	۱۱۶/V	۱۷/V	—	—
(۵x1)	N	۹۹/۹** ± ۳/۵	۳/۹۵** ± ۰/V	۳۴/V** ± ۸/V	۱۹/V** ± ۴	- ۲/V** ± ۲/V	—	—	- ۲۱/V** ± ۵/V	۰/۰۰۰ ns	۱/V/۴	۴۸/V	۱۱/۴	- ۶/۲	- ۰/۴۸	
(۵x1)	S	۱۱۲/۴** ± ۱/A	۲/۵** ± ۰/V	- ۸/V** ± ۲/V	- ۸/V** ± ۲/V	—	—	—	۲/V/۴ ns	۱۲/V	۱۱۸/V	۹۲/V	۲۲	- ۰/۰۸	—	

*، **، ب ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ و یک درصد

جدول ۴. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زتئیکی برای صفت طول سنبله در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تشش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

محیط	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^* D}}$
(۵×۳)	N	۱۳/۵*** ± ۰/۳	۱/۲*** ± ۰/۱	-۱/۸*** ± ۰/۴	-۱/۹*** ± ۰/۵	-۱/۸*** ± ۰/۴	—	۰/۷/۱۱	۰/۷/۸	۰/۱/۱	—	-۰/۱/۴	—
(۵×۳)	S	۲۹/۵*** ± ۱/۱	۱/۳*** ± ۰/۴	۱۲/۱*** ± ۱/۸	۸/۳*** ± ۱/۲	۱۲/۱*** ± ۱/۸	—	۲/۳۳۶ ns	۰/۲۹ ns	۰/۹/۹	—	۲/۷	—
(۳×۶)	N	۱۴/۸*** ± ۰/N	-۰/۰ ۲۴V*** ± ۰/۱	-۹/۵*** ± ۱/۷	-۲/۸*** ± ۰/۶	۳/۵*** ± ۱/۱	—	۰/۲۹ ns	۰/۹	۰/۹/۹	۰/۰۰۴	-۰/۰۰۳	-۰/۰۰۳
(۳×۶)	S	۱۱/۱۳*** ± ۰/۱	۰/۰ ۲۵*** ± ۰/۱	۱/۰۹*** ± ۰/۵	۱/۸/۸۲*** ± ۰/۵	۱/۸/۸۲*** ± ۰/۵	—	۰/۹۶ ns	۰/۳۱	۰/۹/۹	۰/۰۴۱	۰/۴۱	-۰/۰۰۳
(۵×۱)	N	۱۲/۴*** ± ۰/۱	۰/۰ ۲۸*** ± ۰/۱	-۱/۸*** ± ۰/۶	—	۱/۴*** ± ۰/۵	—	۱/۲۴ ns	۰/۴۴	۰/۴۴	—	۰/۰۳۷	—
(۵×۱)	S	۱۰/۳*** ± ۰/N	-۰/۰ ۲۴V*** ± ۰/۱	۱/۸/۹*** ± ۰/۵	۱/۸/۱*** ± ۰/۲	۱/۸/۱*** ± ۰/۲	—	۱/۴ ns	۰/۴۵	۰/۴۴	—	۰/۰۶	—

ns * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و یک درصد.

جدول ۵. برآورد پارامترها و اجزای واریانس زتئیکی برای صفت وزن سنبله‌های هر بوته در سه تلاقی در دو محیط معمولی (N) و دارای تشش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

محیط	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	$\frac{F}{\sqrt{H^* D}}$
(۵×۳)	N	۱۴/۳*** ± ۱/۲	۲/۴*** ± ۰/۲	۱۹/۸*** ± ۲/۰	۱۹/۸*** ± ۱/۸	۱۹/۸*** ± ۱/۸	—	۰/۷/۳۱	۰/۷/۷	۰/۱/۸	۰/۰/۸۲	-۰/۰/۵۳	—
(۵×۳)	S	۱۹/۴*** ± ۱/۹	۱/۱۴*** ± ۰/۳	-۱۱/۲*** ± ۰/۴	-۹/۱*** ± ۱/۹	-۹/۱*** ± ۱/۹	—	۰/۰/۰/۹ ns	۰/۰/۰/۹	۰/۹/۸	—	۰/۲/۲	—
(۳×۶)	N	۱۹/V*** ± ۰/۵	-۰/۰ ۸۲*** ± ۰/۵	۱۰/۴*** ± ۲/۸	۱V*** ± ۲/۲	۱V*** ± ۲/۲	—	۰/۳ ns	۰/۰/۵	۰/۳/۵	۰/۰/۰/۵	-۰/۰/۰/۸	-۰/۰/۱۳
(۳×۶)	S	۱/۲۴V*** ± ۰/۱	-۰/۰ ۱*** ± ۰/۰	۰/۰ ۲۷V*** ± ۰/۰	۰/۰ ۲۷V*** ± ۰/۰	۰/۰ ۲۷V*** ± ۰/۰	—	۰/۰/۰/۰ ns	۰/۰/۰/۰	۰/۰/۰/۰	-۰/۰/۰/۰	—	—
(۵×۱)	N	۲۰/۴*** ± ۱/۶	-۰/۰ ۲۴V*** ± ۰/۵	۱/۴ ns ± ۱/۳	۳/۴*** ± ۱/۲	۳/۴*** ± ۱/۲	—	۰/۳/۴ ns	۰/۴/۲	۰/۴/۲	۰/۰/۴۳	۰/۴۳	۰/۰/۳۷
(۵×۱)	S	۱۴/V*** ± ۰/۴	-۰/۰ ۹*** ± ۰/۴	۹/۴ ns ± ۱/۹	۱۳/۴ ns ± ۱/۹	۱۳/۴ ns ± ۱/۹	—	۰/۰/۰/۰ ns	۰/۰/۰/۰	۰/۰/۰/۰	-۰/۰/۰/۰	-۰/۰/۰/۰	-۰/۰/۰/۰

ns * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و یک درصد.

جدول ۶. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ذیتکی برای صفت تعداد دانه در سنبله در سه تلاقي در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

		محیط	تلاقي	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\frac{\overline{H}}{D}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$
(5x3)	N	۷۲/۱ ** ± ۳	۱۳/۴ * ± ۰/V	-۲V/۴ ** ± ۴/۵	-۲V/۴ ** ± ۳/۱	—	—	—	—	۱/۸ ns	۲۴/۲	۲۰۷	۹/۱۵	-۴۶/۹	-۰/۵۵	-۰/۴۱
(5x3)	S	۸۹/۱ ** ± ۳/۴	۱/۹D * ± ۰/A	-۹/۰ ** ± ۰/V	-۹/۰ ** ± ۰/D	-۳۳/V ** ± ۳/۳	۹/۱ ** ± ۲/V	۱۴/V ** ± ۲/V	۵۵/۱ ** ± ۵/۴	۰/۰۰۰ ns	۱۱/۲	۵۵	۱۱/۸	۹۰/۱	۰/۴۸	-۰/۳۷
(۳x۲)	N	۵۹/۳ ** ± ۲/۱	-۱۲/V ** ± ۰/A	-۱۲/V ** ± ۴/۳	-۱۴/V ** ± ۲/V	۲/V/۳ ** ± ۳/۴	—	—	—	۰/۰۱۲ ns	۲۷/۹	۱۱۹/۹	—	۱۰/۹	—	—
(۳x۲)	S	۴۶/۳ ** ± ۰/V	-V/۵ ** ± ۰/V	V/۴ ** ± ۰/V	—	۲۳/V ** ± ۳/۹	—	—	—	۰/۵ ns	۲۶/۶	۱۳۸/۳	—	۳۳/۱	—	—
(۵x1)	N	۳۸ ** ± ۲/۳	۵/V ** ± ۱/A	۱/V/۳ ** ± ۳/۲	۱/V/۲ ** ± ۲/V	-۹/V ** ± ۳/۱	—	—	—	۰/۱۹۲ ns	۱۵/۲	۲۷۳/۴	—	-۱/۸۴	—	—
(۵x1)	S	۳۸/V ** ± ۳/۲	-۳/V ** ± ۱/A	۱۹ ** ± ۰/V	۱۰/V ** ± ۳/V	۱۶/V ** ± ۳/V	—	—	—	۰/۹ ns	۳۳/۲	۱۹۷/۶	—	۳۲/۱	—	—

ns, * و ** به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ و پیک درصد

جدول ۷. برآورد پارامترها و اجزای واریانس ذیتکی برای صفت عملکرد دانه تک بوته در سه تلاقي در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل ها

		محیط	تلاقي	m	d	h	i	j	1	χ^2	Ew	D	H	F	$\frac{\overline{H}}{D}$	$\frac{F}{\sqrt{H^*D}}$	
(5x3)	N	۳/۲۲۲ ** ± ۰/۱	۰/۱۴ * ± ۰/V	۱/۲۱۳ ** ± ۰/۱	۰/۱۲۱ ** ± ۰/۱	—	—	—	—	۱/۹ ns	۰/۰۲۷	۰/۰۲۷	۰/۱۱	-۰/۰۳	۰/۴۲	-۰/۴۹	
(5x3)	S	۳/۴ ** ± ۰/۳	۰/۲۹ * ± ۰/V	۰/۲۹ * ± ۰/A	۰/۲۹ * ± ۰/V	۰/۲۹ * ± ۰/D	۰/۲۹ * ± ۰/A	—	—	۹/A ** ± ۷/۴	۱/۷۸ ns	۰/۰۴۴	۰/۰۳۹	—	۰/۱۴	—	—
(۳x۲)	N	۴/۲ * ± ۲/۲	۰/V/V ** ± ۰/۲	۰/V/V ** ± ۰/۲	۰/V/V ** ± ۰/۲	V/۳ ** ± ۲/V	۱/V/۱ ** ± ۱/V	-۱۰/V ** ± ۱/V	-۱۰/V ** ± ۱/V	۰/۰۰۰ ns	۳/۹	۳۷/۹	۱۱	-۰/۸۲	۰/۵۴	-۰/۰۴	—
(۳x۲)	S	V/۱ ** ± ۰/A	۰/V/V ** ± ۰/A	۰/V/V ** ± ۰/A	۰/V/V ** ± ۰/A	۰/V/V ** ± ۰/A	—	—	—	۱/۶۹ ns	۹/۱	۱۲/۱	—	-۴/۵	—	—	—
(۵x1)	N	۱۴۹ ** ± ۰/A	-۰/V/V ns ± ۰/A	۰/V/V ns ± ۰/A	۰/V/V ns ± ۰/A	۰/V/V ns ± ۰/A	—	—	—	۰/۹۴ ns	۴/۴	۲۴/۶	۳/۸	۲/۳	۰/۳۹	۰/۳۳	—
(۵x1)	S	۹/D ** ± ۰/۳	-۰/V/V ns ± ۰/A	۷/V ** ± ۱/۵	۷/V ** ± ۱/۵	۷/V ** ± ۱/۵	۰/۴۵ ns	۲/۲	۳۲/۴	۵/۵	۵/۲	-۰/۴۸	-۰/۵۵	—			

ns, * و ** به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ و پیک درصد

افزايشی- غالبيت، مدل مناسبی برای هیچ کدام از تلاقي ها نبود و در تمام تلاقي ها اثرهای اپيستازی حضور داشتند. پس با مشاهده اپيستازی منطقی است که فرض کنيم زن های بيشتری آن صفت را كنترل می کنند. در حقيقت عمل زن اپيستاتيك در نحوه توارث صفات كيفی معمول نبوده و برای صفات کمی معمول می باشد. با افزايش تعداد زن های كنترل کننده يك صفت منطقی است تعداد عواملی که باهم اثر متقابل دارند، افزايش می يابد (۲۱). در تمام تلاقي های اين آزمایش برای تمام صفات تنوع پيوسته در توزيع فراوانی نسل F_2 مشاهده شد و لذا می توان گفت اين تنوع پيوسته شامل اثرهای زن و اثرهای متقابل ژنتيک با محيط می باشد. از طرفی تنوع پيوسته الزاما دلالت بر توارث پلی ژنيک نمی کند، در حقيقت توزيع پيوسته در جمعييت های در حال تفرق تلاقي ها ممکن است به علت تفرق چندين عامل ژنتيکي، توارث پذيری پايان يا هر دو باشد (۴). واريانس اثر متقابل بين اجزاي افزايشی و غالبيت (F) بری تلاقي های مختلف برای هر صفت بسيار متفاوت بود. هر گاه مكان های زنی مختلف اثر متقابل نشان دهنده، اين نوع واريانس که آن را واريانس انحراف های اثر متقابل نيز می نامند پدید می آيد. بدون تردید اثر متقابل در بين مكان های زنی مسئول اکثر صفات شائع می باشد. اين نكته در مطالعات زيادي ثابت شده است (۱۱).

به طور کلي اطلاعات و دانش در مورد نحوه عمل زن ها، استراتژي انتخاب و روش اصلاحی مناسب را برای يك صفت مشخص می کند. به طوري که در برآوردهای ژنتيکي که اثرهای غالبيت و اپيستازی اهمیت بيشتری نسبت به اثرهای افزايشی داشته باشند، روش های اصلاحی تولید هيبرید و در صورتی که اثرهای افزايشی اهمیت بيشتری نسبت به اثرهای غالبيت و اپيستازی داشته باشند، روش های اصلاحی گزینشي نظير گزینش توده ای به عنوان استراتژي اصلی اصلاح يك صفت به کار برده می شود (۱۸).

هر شش حالت نقش بيشتر اثرهای غالبيت نسبت به اثرهای افزايشی در وراثت اين صفت ديده می شود. برآوردهای درجه غالبيت در هر سه گروه تلاقي در دو شرایط رطوبتی، اثر فوق غالبيت را در كنترل عملکرد دانه در هر دو شرایط معمول و تش آبی نشان دادند. نتایج آزمایش های ليانگ و والتر در سورگوم دانه ای (۱۵)، نورمحمدی در گندم (۵)، وجوداني در گندم نان (۷)، پاتهاك و لنا در گندم (نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاري و همكاران در گندم نان (۹)، زالوسکي و همكاران در گندم نان (۲۴)، لاريک و همكاران در گندم نان (۱۳)، لونک در گندم نان (۱۶) و نيكخواه در گندم نان (۶) در تطابق كامل با نتایج اين آزمایش، برای صفت عملکرد دانه در محيط های تنفس و بدون تنفس رطوبتی بوده اند. در حالی که مان و شارما (۱۷) در گندم دوروم عمل افزايشی زن را برای كنترل عملکرد دانه گزارش کردند.

در مورد صفت وزن صد دانه اهمیت اثر متقابل نوع افزايشی × غالبيت (j) با توجه به معنی دار بودن در هر ۶ گروه مهم تر از دو اثر متقابل دیگر می باشد (جدول ۸)، و نتایج گزارش ها يادداوا و همكارانش (۲۳)، جدنيسکي (۱۲)، نورمحمدی (۵)، پاتهاك و لنا (نقل از فرشادفر، ۳)، چادهاري و همكاران (۹)، لونک (۱۶)، زالوسکي و همكاران (۲۴)، نيكخواه (۶) و سان و همكاران (نقل از فرشادفر، ۳)، نتایج اين آزمایش برای صفت وزن دانه در شرایط مختلف را تأييد می کند.

معنی دار نشدن اثر متقابل افزايشی × غالبيت که در بعضی تلاقي ها مشاهده می شود ممکن است به علت ختنشی کردن اثرهای مثبت و منفی در مكان های زنی متفاوت باشد. اين نوع اثر متقابل نمی تواند به وسیله انتخاب (محصولاً در نسل های اوليه در حال تفرق) تثبيت گردد (۴). در تلاقي هایي که علاوه بر اثرهای اصلی، اثرهای اپيستازی دوگانه معنی دار شده اند، اهمیت تأثير اين اجزا را در كنترل آن صفت نشان می دهد. گواه بر پلی ژنيک بودن تمام صفات در اين آزمایش وجود دارد، چون مدل

جدول ۸ برآورد پارامترها و اجزای واریانس رئیسی برای صفت وزن صد ادنه در دو محیط معمولی (N) و دارای تنش رطوبتی (S) بر اساس تجزیه میانگین نسل‌ها

		محیط	تأثیر	m	d	h	i	j	1	χ^2	EW	D	H	F	$\sqrt{\frac{H}{D}}$	F/ $\sqrt{H^*D}$
(۵×۳)	N	$\gamma / ۰۳^{**} \pm ۰/۳$	- $\circ / ۰۴^{**} \pm ۰/۰۶$	$\Delta / \Delta^{**} \pm ۰/۰۸$	$۱/۹۵^{**} \pm ۰/۲$	$\circ / ۰۵^{**} \pm ۰/۲$	$-\gamma / \gamma^{**} \pm ۰/۵$	$\circ / ۰۰۰\text{ns}$	$\circ / ۰۸$	$\circ / ۰۹$	---	$-\circ / ۲۱$	$-\circ / ۰۳۴$	$\circ / ۷۴$	$-\circ / ۲۳$	
(۵×۳)	S	- $\circ / ۹\gamma^{**} \pm ۰/۲$	- $\circ / ۲۳^{**} \pm ۰/۰۷$	$\circ / ۱^{**} \pm ۰/۰۵$	$\gamma / ۴^{**} \pm ۰/۲$	$\circ / ۱۸^{**} \pm ۰/۱$	$-۴/\gamma^{**} \pm ۰/۳$	$\circ / ۰۰۰\text{ns}$	$\circ / ۰۰\Delta Y$	$\circ / ۵۱$	$\circ / ۱۲$	$-\circ / ۰۳۶$	$-\circ / ۰۳۶$	$-\circ / ۰۳۶$	$-\circ / ۰۳۶$	
(۳×۲)	N	$۱/\gamma\gamma^{**} \pm ۰/۲$	$\circ / ۲\gamma^{**} \pm ۰/۰۵$	$\Delta / ۱^{**} \pm ۰/۰۵$	$\gamma / ۱^{**} \pm ۰/۲$	$\circ / ۹\gamma^{**} \pm ۰/۲$	$-\gamma / \gamma^{**} \pm ۰/۴$	$\circ / ۰۰۰\text{ns}$	$\circ / ۰\gamma\gamma$	$\circ / ۳۳$	$\circ / ۲۱$	$-\circ / ۱۱$	$-\circ / ۰۹$	$-\circ / ۰۹$	$-\circ / ۰۹$	
(۳×۲)	S	$۲/۱۲^{**} \pm ۰/۰۴$	$\circ / \Delta\Delta^{**} \pm ۰/۰۴$	$\circ / \gamma\gamma^{**} \pm ۰/۰۱$	$\gamma / \gamma\gamma^{**} \pm ۰/۰۱$	$\circ / \gamma\gamma^{**} \pm ۰/۰۱$	$-\circ / ۹\gamma^{**} \pm ۰/۲$	$\circ / ۰\gamma\gamma\gamma\gamma$	$\circ / ۰\gamma\gamma$	$\circ / ۲۴$	---	$-\circ / ۰۱۲$	$-\circ / ۰۱۲$	$-\circ / ۰۱۲$	$-\circ / ۰۱۲$	
(۵×۱)	N	$\Delta / ۰۲^{**} \pm ۰/۱$	- $\circ / ۵۴^{**} \pm ۰/۰۶$	$-\gamma / ۰۲^{**} \pm ۰/۰۲$	$-۱/\circ ۴۲^{**} \pm ۰/۰۲$	$-۱/\circ ۰۲^{**} \pm ۰/۰۱$	---	$۱/\gamma\gamma\text{ns}$	$\circ / ۰\gamma$	$\circ / ۱۵$	$\circ / ۰\gamma\gamma$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	
(۵×۱)	S	$\gamma / ۹^{**} \pm ۰/۰۳$	- $\circ / ۰۳^{**} \pm ۰/۰۶$	$-۱/\gamma^{**} \pm ۰/۰۳$	$\gamma / ۸^{**} \pm ۰/۰۸$	$\circ / ۹\gamma^{**} \pm ۰/۰۲$	$\gamma / \gamma^{**} \pm ۰/۰۵$	$\circ / ۰۰۰\text{o}$	$\circ / ۰\gamma\gamma$	$\circ / ۲۷$	$\circ / ۵۵$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	$-\circ / ۰۷$	

* و ** به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ و یک درصد.

شرایط رطوبتی مؤثر خواهد بود و از آنجائی که اکثر صفات توارث پذیری بالائی را نشان دادند می‌توان از طریق گزینش برای صفات همبسته با عملکرد و از طریق روش‌های معمول انتخاب عملکرد دانه را بهبود بخشید.

نتایج این آزمایش نشان داد که در صفات مورد بررسی در هر دو شرایط تنش و عدم تنش هم جزء افزایشی و هم جزء غالبیت به همراه اثرهای اپیستازی ژنی دارای اهمیت هستند و استراتژی دورگ‌گیری همراه با روش‌های استاندارد گزینش در بهبود این صفات و عملکرد دانه تحت هر دو

منابع مورد استفاده

۱. صبا، ج. ۱۳۷۹. وراثت شاخص‌های مقاومت به تنش خشکی و صفات مرتبط با آن در گندم. پایان نامه دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز.
۲. طالعی، ع. ر. ۱۳۷۵. بررسی میزان ترکیب پذیری و هتروزیس در ارقام گندم نان به روش دورگ‌گیری دی آلل. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۷(۲): ۶۷-۷۵.
۳. فرشادفر، ع. ۱۳۷۶. کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات، جلد اول، انتشارات طاق بستان، کرمانشاه.
۴. قنادها ، م. ر. ۱۳۷۸. عمل ژن برای مقاومت در مرحله بلوغ نسبت به زنگ زرد در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۰(۲): ۳۹۷-۴۰۷.
۵. نورمحمدی، س. ۱۳۷۱. محاسبه وراثت پذیری و نوع عمل ژن برای صفات آگرونومیکی گندم در سه تلاقي. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
۶. نیکخواه ، ح. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث عملکرد و اجزای آن در سه تلاقي گندم نان تحت شرایط تنش آبی. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
۷. وجودانی، پ. و ن. ع. سپهوند. ۱۳۷۲. بررسی قدرت ترکیب پذیری عمومی و خصوصی ارقام گندم نان به روش دورگ‌گیری دی آلل. نهال و بذر ۹(۳): ۱۸-۲۲.
8. Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press. Boca Raton.
9. Chaudhary, B.D., R. K. Pannu, D. P. Singh and P. Singh. 1996. Genetics of metric traits related with biomass partitioning in wheat under drought stress. Annals Biol. 12: 361-367.
10. Edwards, L. H., H. Keteta and E. L. Smith . 1976. Gene action of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses . Crop Sci. 16: 275-277.
11. Falconer, D. S. 1990. Introduction to Quantitative Genetic. Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
12. Jedynski, S. 1988. Heritability and diallel analysis of several agronomic characters in winter wheat hybrids. Wheat, Barley and Triticale Abs. 6:(4) 33-65.
13. Larik, A. S., A. R. Mahar and H. M. Hafiz.1995. Heterosis and combining ability estimates in diallel crosses of six cultivars of spring wheat. Wheat Inform. Serv. 80: 12-19.
14. Ketata, H., E. L. Smith, L. H. Edwards and R. Mcnew. 1976. Detection of epistatic, additive and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum*). Crop Sci. 16: 14-22.
15. Liang, G. H. and T. L. Walter. 1968. Heritability estimates and gene effects for agronomic traits in grain sorghum. Crop Sci. 8: 77-81.
16. Lone, W. 1988. A diallel analysis of useful traits of spring wheat (*T. aestivum* L.) hybrids. Genetica Polonica. 29: 265-273.
17. Mann, M. S. and S. N. Sharma. 1995. Combining ability in the F1 and F2 generations of diallel cross in macaroni wheat (*T. durum*). Indian J. Genet. and Plant Breed. 55: 160-165.
18. Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics, the Study of Continuous Variation. Chapman & Hall, USA.
19. Sharma, S. K., S. Iqbal and K. P. Singh. 1980. Heterosis and combining ability in wheat. Crop Imp. 13: 101-103.
20. Singh, G., G. S. Bhullar and K. S. Gill. 1984. Inheritance of plant height, days to heading, spike length, peduncle

- length and spikelets per spike in a spring wheat cross. Indian J. Genet. & Plant Breed. 44: 522-524.
21. Singh, G., G. S. Nanda and V. S. Sohu. 1998. Gene effects grains per spike, grain weight and grains per spikelet in a set of nineteen crosses of wheat. Indian J. of Genet. & Plant Breed. 58: (1): 83-89.
22. Song, H. and Y. Li. 1993. A study on genetics of harvest index and source-sink of wheat. Scientia Agricultura Sinica(China) 26: 21-26.
23. Yadava, R. K., N. Maherchandani, M. Singh and K. Singh. 1995. Comparison of the observed and predicted frequencies of transgressive for yield and related traits in two bread wheat population. Indian J. Genet. and Plant Breed. 55:266-272.
24. zalewski, D., W. Lonic and R. Dolinski. 1997. Diallel analysis of stem morphological features and some yield components related to lodging resistance in winter wheat. Biuletyn Institute Hodowli Aklimatyzacji Roslin 204: 57-65.