

نتیجه رسیدند که در صفات وزن ۱۰۰۰ دانه، ارتفاع بوته، تعداد روز تا خوشه دهی و طول پدانکل آثار اپیستازی از نوع افزایشی × افزایشی دخالت دارد (۲۵).

یاداو، تیاجی و سینگر (۱۹۹۸) با مطالعه ای که روی شش رقم گندم و نتاج حاصل از تلاقی این ارقام انجام دادند از طریق تجزیه های ژنتیکی نشان دادند که آثار افزایشی و غیرافزایشی برای صفات تعداد پنجه در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن ۱۰۰۰ دانه و عملکرد بوته معنی دار می باشد. همچنین این محققین از طریق تجزیه میانگین نسلها نشان دادند که مدل افزایشی - غالبیت (مدلی که فقط پارامترهای مربوط به اثر افزایشی [d] و اثر غالبیت [h] وارد آن شده باشد) برای توجیه تمام صفات در کلیه تلاقیها کافی نمی باشد (۲۴).

سینگ و همکاران (۱۹۹۸) با تجزیه میانگین نسلها از طریق مدل شش پارامتری وراثت صفاتی مثل تعداد دانه در سنبله، وزن دانه و تعداد دانه در سنبله را مورد ارزیابی قرار دادند. در بیشتر تلاقیها آثار افزایشی و افزایشی × افزایشی معنی دار شدند. آثار غالبیت و غالبیت × غالبیت اهمیت زیادی داشته و در ۳۳٪ از تلاقیها مشاهده شدند، اما به دلیل وجود آثار اپیستازی مضاعف غیر قابل بهره برداری می باشند (۲۱).

در یک برنامه اصلاحی اطلاعات درباره نحوه عمل ژن مهم می باشد چرا که دانش در این زمینه به محقق در انجام برنامه های اصلاحی کمک می نماید. لذا هدف از این بررسی شناسایی آثار ژن ها بر نحوه توارث صفات کمی از طریق روش تجزیه میانگین نسلها می باشد. از دیگر اهداف این تحقیق، تخمین وراثت پذیری عمومی و خصوصی، بررسی اجزای تنوع ژنتیکی و نیز برآورد تعداد ژنهای کنترل کننده صفات می باشند.

مواد و روشها

در این بررسی رقم قفقاز و لاین ۱۴ گندم با خصوصیات مختلف با یکدیگر تلاقی داده شدند (حسین زاده و همکاران، اطلاعات منتشر نشده). خوشه های والدی و بذور F1 بطور جداگانه برداشت و در سال بعد برای تلاقی برگشتی با هر والد، تولید F2 و F1 اضافی کاشته شدند. گیاهان F1 بعنوان والد گرده دهنده یا والد پدری با والدین اخته شده بعنوان والد مادری

کنترل ژنتیکی و توارث اجزای عملکرد که موجب انتخاب بهترین روش اصلاحی و در نهایت موجب اصلاح عملکرد نیز می شود ضروری است. ژنتیک یک صفت کمی بر محور مطالعه تغییرات آن قرار دارد، زیرا مسائل اساسی ژنتیکی به شکل تغییرات بیان می شوند. هدف اساسی از مطالعه تغییرات این است که بتوان آنها را به اجزای متعلق به عوامل مختلف تقسیم کرد. مقدار نسبی این اجزاء مبین خصوصیات ژنتیکی جمعیت، بویژه درجه شباهت خویشاوندان است (۲، ۱۱).

اصلاح کنندگان می توانند با استفاده از طرح های مختلف آمیزشی اجزای ژنتیکی کنترل کننده صفات را در جمعیت گیاهان مورد مطالعه برآورد کنند. این طرح های تلاقی از حیث مواد ژنتیکی برای برآورد پارامترها، متفاوت هستند. نوع مواد ژنتیکی قدرت برآورد اجزای افزایشی، غالبیت و اپیستاتیک را تعیین می کند (۳، ۱۰). هالور و میراندا (۱۹۸۵) مرور جامعی را روی روش های ارزیابی اجزای واریانس ژنتیکی ارائه داده اند. در تمامی این روش ها بر اساس شباهت بین والدین و نتاج و سایر خویشاوندان امکان شناسایی اجزاء واریانس ژنتیکی بوجود می آید. از جمله این روش ها می توان به روش تجزیه دو والدی، رگرسیون نتاج والدین، تلاقی دی آلل، طرح های I, II, III کامستاک و رایبسون، تلاقی سه جانبه و تجزیه لاین × تستر اشاره نمود. در اغلب روش های یاد شده ارزیابی تغییرات ژنتیکی بر مبنای بررسی یک نسل صورت می گیرد. ولی در تجزیه و تحلیل میانگین نسلها برای محاسبه آثار ژنتیکی از میانگین نسل های متفاوت استفاده می گردد (۱۰، ۱۵). تجزیه میانگین نسلها اجازه می دهد که آثار افزایشی، غالبیت و اپیستازی بدست آیند. در این زمینه آزمون مقیاس وزنی قویترین آزمون می باشد (۱۴).

پاتهاک و لنا (۱۹۸۳) با استفاده از تجزیه میانگین نسلها و مدل های پنج و شش پارامتری هیمن، ماهیت عمل ژن را برای عملکرد و اجزای آن در گندم مطالعه و نتیجه گرفتند عمل اپیستازی ژن در کنترل همه صفات مورد مطالعه نقش دارد (۵). یاداو و همکاران (۱۹۹۵) در مطالعه ای که روی دو جمعیت از گندم نان انجام دادند از طریق تجزیه میانگین نسلها به این

برآوردهای شش پارامتری یا کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی^۱ بدست آمد. چون تعداد افراد و واریانس‌ها در هر نسل متفاوت بودند با استفاده از هر میانگین عکس مربع خطای استاندارد محاسبه و تجزیه وزنی انجام گرفت. در این مطالعه هر شش نسل با دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتر آزمون و بهتری‌ن مدل انتخاب گردید. تمام مدل‌ها بوسیله آزمون نیکویی برازش با استفاده از آزمون کای اسکور^۲ با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی (آزمون مقیاس وزنی) مورد مقایسه قرار گرفتند (۹، ۱۹). عکس و ضرب کردن ماتریس‌های مربوطه بوسیله نرم‌افزار آماری مینی تب انجام گرفت. اجزای تنوع^۳ از شش نسل به قرار زیر محاسبه گردید (۹، ۱۹):

$$E_W = 1/4 (V_{p1} + V_{p2} + 2V_{fl})$$

$$D = 4V_{f1} - 2(V_{BC1} + V_{BC2} - E_W)$$

$$H = 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F1} - E_W)$$

$$F = V_{BC1} - V_{BC2}$$

که در فرمول‌های فوق «EW» جزء غیر ژنتیکی تنوع، «D» جزء افزایشی، «H» جزء غالبیت تنوع، «F» سهم غیر مستقل «d» و «h» روی تمام مکان‌های ژنی می‌باشند. مقادیر $(H/D)^{1/2}$ و $F/(D \times H)^{1/2}$ به ترتیب متوسط غالبیت و انحرافات غالبیت در هر مکان ژنی را نشان می‌دهند. همچنین مقادیر توارث‌پذیری عمومی و خصوصی و کمترین تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات بوسیله روش‌های مختلف شامل روش کاسل، ماتر-جینکز و رایت برآورد شدند (۷، ۸، ۱۹).

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس وزنی (جدول ۱) نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات در سطح احتمال ۱٪ وجود دارد. جهت تسهیل در تفسیر نتایج تجزیه میانگین نسلها، تجزیه واریانس نسلها انجام گرفت. از جمله اشکالاتی که در توجیه نتایج تجزیه میانگین نسلها وجود

تلاقی داده شدند و نسل‌های تلاقی برگشتی ایجاد گردید. خوشه‌های تمام لاین‌ها و نتاج حاصل از تلاقی آنها در تمامی موارد با پاکت در زمان گلدهی پوشیده شدند تا از دگرگشتی جلوگیری بعمل آید. دو والد به همراه نتاج F1، F2، BC1 و BC2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران کشت گردیدند. نحوه کشت برای نتاج مختلف متفاوت بود. هر کدام از والدین و F1 ها بخاطر دارا بودن هموزیگوتی در یک خط با فاصله بذور پنج سانتی‌متر روی خط کشت شدند. نتاج F2، BC1 و BC2 بخاطر دارا بودن هتروزیگوتی با فاصله ده سانتی‌متر کشت شدند. نتاج یک کراس هر کدام در دو خط و نتاج F2 هر کدام در شش خط کشت گردیدند. برای تمام تیمارها طول خط ۱/۵ متر، فاصله خطوط ۲۵ سانتی‌متر و عمق کاشت ۴ سانتی‌متر انتخاب گردید. تعداد بوته ارزیابی شده برای نسل‌های مختلف متفاوت بود. برای هر والد و نسل F1 پنج بوته، برای هر لاین F2، ۳۰ بوته و برای هر ژنوتیپ تلاقی برگشتی ۱۵ بوته ارزیابی شدند. در مرحله رسیدگی کامل گندم (۲۶) نمونه‌های مورد نظر جمع‌آوری و برای اندازه‌گیری صفات به آزمایشگاه منتقل شدند. چون تعداد نمونه‌های مورد ارزیابی برای نسل‌های مورد نظر متفاوت بود، یک تجزیه وزنی با استفاده از عکس واریانس درون هر نسل برای تجزیه میانگین نسل‌ها استفاده گردید (۱۸). مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل‌ها به قرار زیر بود.

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

در این فرمول «Y» میانگین یک نسل، «m» میانگین همه نسل‌ها در یک تلاقی، [d] مجموع آثار افزایشی، [h] مجموع آثار غالبیت، [I] مجموع اثر متقابل بین آثار افزایشی، [j] مجموع اثر متقابل بین آثار افزایشی و غالبیت، [l] مجموع اثر متقابل بین آثار غالبیت، α ، β ، $2\alpha\beta$ و β^2 حاصل‌ضربهای پارامترهای ژنتیکی می‌باشند. ضرایب اجزاء ژنتیکی از ماتر و جینکز (۱۹۴۹) گرفته شد. روش استاندارد شامل تخمین آثار ژنی بوسیله مقایسه میانگین نسل‌های مشاهده شده با میانگین‌های مورد انتظار (که از شش پارامتر فوق برآورد شده‌اند) انجام گرفت (۱۰، ۱۸).

1. Weighted least square

2. Chi- square.

3. Variation.

جدول ۱- تجزیه واریانس وزنی صفات مورد نظر در نسل‌های حاصل از تلاقی رقم قفناز × لاین ۱۴ در گندم نان

میانگین مرصعات		میانگین مرصعات											
تعداد پنجه	پوشیدگی دانه	رنگ بذر	تراکم سنبله	وضعیت ریشک	طول سنبله (سانتی‌متر)	طول ریشک (سانتی‌متر)	طول بذر	وزن بذر در سنبله	تعداد بذر در سنبله	ارتفاع بونه (سانتی‌متر)	وزن سنبله (گرم)	درجه آزادی	منابع تغییر
۱۹/۵۹*	۱۱۷/۵۳	۱۴۶۷۴	۳۶۴۵	۰/۴۳	۳/۹۹	۱۶۲۷	۱/۹۳	۰/۲۰	۰/۳۹	۹۱/۰۴	۲	۲	بلوک
۱۰۹/۱۶**	۲۴۳/۳۷**	۶۰۵۰۸**	۲۷۱/۷۴**	۲۴۹/۷۸**	۲۸۴/۶۵**	۴۵/۳۳**	۸۹۸/۷۲**	۲۱/۹۹**	۲۱/۱۳**	۶۶۹/۱۹**	۵	۵	نسل‌ها
۷/۸۸	۷/۹۱	۳۵۸۴۳	۳۳/۸۸	۱۶/۸۵	۶۱/۲۶	۷۵۱	۳۹/۶۳	۰/۱۳	۰/۴۳	۷۱/۸۸	۱۰	۱۰	خطا
۴/۳۰	۱۳/۵۸	۳۳/۹۷	۳۱/۳۳	۳۰/۷۶	۹/۴۶	۱۹/۹۹	۱۴/۲۷	۸/۲۲	۷/۸۷	۲۱/۸۸			C.V (%)

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

جدول ۲- میانگین صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی رقم قفناز × لاین ۱۴ گندم نان

تعداد پنجه	پوشیدگی دانه	رنگ بذر	تراکم سنبله	وضعیت ریشک	طول سنبله (سانتی‌متر)	طول ریشک (سانتی‌متر)	طول بذر (گرم)	وزن بذر در سنبله (گرم)	تعداد بذر در سنبله (سانتی‌متر)	ارتفاع بونه (سانتی‌متر)	وزن سنبله (گرم)	نسل
۱۴/۶۰±۱/۹۲	۱/۸۰±۰/۴۵	۱/۸۰±۰/۴۵	۲/۶۰±۱/۶۷	۲/۴±۱/۳۴	۹/۸۰±۰/۸۶	۷/۲۲±۱/۴۲	۳۱/۲۷±۰/۰۰	۲/۰۲±۰/۷۳	۴۸/۲±۱/۸۸	۵۳/۵۱±۱/۷۳	۲/۶۹±۰/۶۰	P1
۱۷/۶۰±۱/۹۲	۲/۶۰±۰/۴۵	۲/۶۰±۰/۴۵	۷/۴±۱/۶۷	۶/۲±۱/۷۹	۹/۷۶±۱/۰۴	۴/۴۰±۱/۵۸	۳۳/۳۸±۳/۰۸	۳/۹۶±۰/۷۴	۶۹/۰±۲/۲۵	۶۵/۸۰±۱/۷۸	۳/۶۸±۰/۶۸	P2
۱۶/۸۰±۱/۶۴	۲/۴۰±۰/۵۵	۱/۸۰±۰/۴۵	۵/۸۰±۱/۸۰	۲/۴±۱/۳۴	۱۰/۱۶±۱/۰۶	۳/۴۴±۱/۶۳	۳۱/۰۷±۵/۸۸	۲/۵۱±۰/۷۲	۵۷/۰±۱/۴۱	۶۹/۴۴±۱/۴۴	۷/۳۷±۰/۶۶	F1
۱۵/۶۷±۱/۵۵	۲/۰۷±۰/۶۹	۱/۵۲±۰/۵۷	۵/۰±۲/۸۰	۴/۶۲±۱/۱۷	۱۰/۴۵±۱/۴۷	۴/۱۹±۱/۸۹	۲۹/۷۵±۸/۱۲	۳/۴۹±۱/۲۰	۷۰/۱۲±۱/۱۷	۶۱/۳۹±۲/۴۹	۳/۶۲±۱/۶۸	F2
۱۵/۶۰±۱/۶۶	۱/۸۰±۰/۶۸	۱/۸۰±۰/۵۶	۴/۴۷±۱/۹۲	۳/۴±۲/۸۳	۱۱/۰۷±۱/۲۹	۲/۷۲±۱/۸۸	۳۶/۴۶±۵/۱۱	۳/۵۱±۰/۹۹	۷۱/۴۷±۴/۹۹	۶۱/۹۶±۱/۹۲	۷/۸۱±۱/۴۴	BC1
۱۵/۸۰±۱/۳۷	۱/۹۲±۰/۷۰	۱/۶۷±۰/۴۹	۳/۸۰±۱/۸۲	۵/۱۲±۱/۰۷	۱۱/۲۲±۱/۳۴	۴/۶۶±۱/۱۷	۳۹/۱۶±۵/۹۸	۲/۸۸±۱/۹۵	۷۰/۸۷±۹/۳۸	۶۰/۸۰±۱/۳۱	۳/۳۶±۱/۲۷	BC2

P1=لاین ۱۴، P2= رقم قفناز، F1= قفناز × ۱۴، F2= نسل حاصل از خودکشتی F1، BC1= قفناز × (۱۴ × قفناز)، BC2= (۱۴ × قفناز).

جدول ۳- برآورد میانگین و اجزاء ژنتیکی برای صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی رقم ففاز × الاین گندم نان

صفت	میانگین	اثر افزایشی	اثر غالبیت	افزایشی × افزایشی	اثر	افزایشی × غالبیت	غالبیت × غالبیت	مقدار کای اسکوتر	درجه غالبیت
	m	[d]	[h]	[i]	[j]	[k]	χ^2		[h/d]
وزن سنبله (گرم)	۴/۷۸±۰/۵۴**	*۷/۱۰±۰/۵۷*	*۵/۸۷±۰/۵۲*	*۵/۸۷±۰/۵۲*	-	۶۹/۰۴±۰/۰۰	-	۷/۰	۱۱/۲
طول سنبله (سانتی‌متر)	۱۰/۰۴±۰/۱۷۱**	*۰/۷۵±۰/۰۲۵*	*۲/۳۵±۰/۰۳*	*۱/۰۱±۰/۰۱*	-	-	*۱۶/۸	۱۱/۰	۱۳/۲-
تعداد بذر در سنبله	۵/۸۶±۰/۵۰**	*۳/۷۷±۰/۱۴*	*۵/۵۵±۰/۱۱*	-	۲۲/۰۹±۰/۰۳**	۳۸/۰۷±۰/۰۳*	**۶/۱۷±۰/۰۷*	۷۵/۰	۸/۳-
وزن بذر در سنبله (گرم)	۴/۴۹±۰/۵۰**	*۱/۰۲±۰/۰۱*	*۵/۸۷±۰/۰۳*	*۰/۶۱±۰/۰۲*	۳۸/۰۷±۰/۰۳*	۱۱/۸±۰/۰۳*	**۱/۱۷±۰/۰۷*	۷۵/۰	۹/۱
وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم)	۱۳۰±۰/۴۴	*۴/۰۵±۰/۰۳*	*۷/۱۰±۰/۰۳*	۳۴/۰۳±۰/۰۳*	-	۱۱/۸±۰/۰۳*	**۱/۱۷±۰/۰۷*	۹۰/۰	۶/۲۲-
طول ریشک (سانتی‌متر)	۵/۳۷±۰/۳۴**	*۷/۱۰±۰/۰۳*	*۸/۶۱±۰/۰۳*	-	۳۴/۰۳±۰/۰۳*	۱۱/۸±۰/۰۳*	**۱/۱۷±۰/۰۷*	۳۶/۱	۳/۳-
ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	۵۹/۳۷±۰/۵۳**	-۶/۱۸±۰/۲۴*	۳۶/۰۲±۰/۰۲*	-	-	**۸/۳۱±۰/۰۳*	**۵/۸۱±۰/۰۳*	۰۰/۰	۸/۳/۰
تعداد پنجه	۷/۳۷±۰/۳۷**	۱/۶/۵۱±۰/۰۱*	۸/۶۱±۰/۰۳*	-	-	**۱/۸۰±۰/۰۳*	**۸/۰۰±۰/۰۳*	۷/۰	۱۷/۱
وضیعت ریشک	۶/۹۵±۰/۹۸**	*۵/۰۵±۰/۰۲*	*۳/۱۱±۰/۰۳*	۱۱/۱±۰/۰۳*	-	۸/۷۱±۰/۰۳*	**۸/۰۰±۰/۰۳*	۳/۰	۸/۳/۰
تراکم سنبله	۴/۳۷±۰/۳۳**	**۳/۵۰±۰/۰۲*	۸/۶۱±۰/۰۳*	-	-	**۰/۱۰±۰/۰۳*	**۸/۰۰±۰/۰۳*	۱۷/۲	۸/۳/۰
رنگ گلوم	۴/۶۷±۰/۲۸**	۳/۱±۰/۰۰*	۸/۶۱±۰/۰۳*	۳/۰۳±۰/۰۳*	-	۱۳/۰۳±۰/۰۳*	-	۳/۰	۱۱/۲-
رنگ بذر	۱/۲۲±۰/۰۲*	۳/۱±۰/۰۰*	۳/۱±۰/۰۰*	۳/۰۳±۰/۰۳*	-	۸/۳/۰۳±۰/۰۳*	-	۲/۰	۸/۲-
پوشیدگی دانه توسط گلوم	۱/۸۹±۰/۰۸**	۳/۱±۰/۰۰*	۶/۳/۰۵±۰/۰۰*	-	-	۱۰/۰±۰/۰۱*	**۳/۰۰±۰/۰۳*	۵/۸/۱	-

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد.

خط تیره (-) نشان می‌دهد که اثر مربوطه وارد مدل نشده است.

خطای استاندارد تمام اجزاء کمتر از خطای استاندارد مدل شش پارامتری بوده و در ضمن کای اسکوتر آن معنی دار نگردیده است که این امر نشان دهنده افزایش دقت مدل می باشد. درجه غالبیت نیز بر طبق انحراف F1 از میانگین والدین برای تمام صفات در جدول ۳ آمده است. مثبت بودن درجه غالبیت $(0 < h/d < +1)$ بدین مفهوم است که غالبیت نسبی برای صفت مورد بررسی بطرف والدی که دارای میانگین بالاتری است اتفاق افتاده است و از منفی بودن این نسبت $(-1 < h/d < 0)$ می توان نتیجه گرفت که غالبیت نسبی بطرف والدی اتفاق افتاده که دارای میانگین کوچکتری برای صفت مورد بررسی می باشد.

مقادیر توارث پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۴ آمده است. بیشترین مقدار توارث پذیری عمومی برای صفات طول ریشک، وزن سنبله، وزن ۱۰۰۰ دانه، رنگ گلوم و تعداد بذر در سنبله مشاهده شده که به ترتیب برابر با ۰/۹۵، ۰/۷۶، ۰/۷۲، ۰/۷۲ و ۰/۶۷ بود و برای بقیه صفات مقادیر متوسطی داشت. توارث پذیری خصوصی مقادیر متفاوتی داشت که بیشترین آن برای صفت طول ریشک (برابر با ۰/۷۱) بدست آید و برای دیگر صفات مقادیر متوسط و پایینی برآورد گردید. برآوردهای توارث پذیری از این جهت مهم است که اطلاعات لازم برای انتقال صفات از والدین به نتاج را فراهم کرده و بنابر این ارزیابی آثار ژنتیکی و محیطی در تنوع فنوتیپی را تسهیل و به گزینش کمک می کند (۱۲). نسبت واریانس ژنوتیپی به واریانس فنوتیپی قابلیت توارث عمومی را نشان می دهد ولی با توجه به آنکه صرفاً آثار افزایشی ژنها به نسل بعد منتقل می شوند نسبت تغییرات این نوع آثار ژنها به کل تغییرات فنوتیپی که بیانگر توارث خصوصی است. برای اصلاحگران ارزشمند است و در نتیجه در برنامه های اصلاحی بیشترین اهمیت را دارا می باشد. در حالی که وراثت پذیری عمومی بیشتر از لحاظ نظری جالب توجه است تا از لحاظ عملی. در نتیجه واریانس افزایشی تعیین کننده اصلی خصوصیات ژنتیکی قابل مشاهده در جمعیت و نیز پاسخ این جمعیت در مقابل گزینش است. بعلاوه واریانس افزایشی تنها جزئی است که می توان به سادگی آنرا از طریق اندازه گیری های پارامترهای جمعیت برآورد کرد (۱۱، ۱۸، ۲۳).

دارد این است که پارامترهایی که آثار ژن را مشخص می کنند در حقیقت آثار متعادل همه مکانهای ژنی در حال تفرق می باشند و اثر ژنها در جهت های مخالف ممکن است باعث شود اثر مربوطه کمتر از مقدار حقیقی برآورد شود. مفهوم این مطلب این است که پارامتر افزایشی و یا پارامتر اثر متقابل مرتبط با اثر افزایشی تابعی از درجه پراکندگی ژنهای افزایش دهنده صفت بین والدین می باشند. در حالیکه آثار غالبیت، حاصل ضرب خالص جهت غالبیت در هر مکان ژنی می باشند. متعاقباً برآوردهای آثار افزایشی بایستی کوچک باشند چون درجه بالایی از پراکندگی وجود دارد (تا اینکه گفته شود تنوع کمی وجود دارد). مشابه غالبیت می تواند کوچک باشد مشروط به اینکه تشریک مساعی دو جهت وجود داشته باشد اما از طرفی دیگر، واریانسهای ژنتیکی بوسیله آثار متعادل تحت تاثیر قرار نمی گیرند چون آنها مجموع مربعات آثار هر مکان ژنی بوده و بنابراین بصورت مجموع تنوع آثار افزایشی و غالبیت بیان می شوند. لذا تجزیه واریانس نسلها همانند تجزیه میانگین نسلها می تواند انجام گیرد و این اطلاعات تکمیلی را برای تفسیر ساختار ژنتیکی تولید نماید. میانگین صفات اندازه گیری شده برای ۶ نسل در جدول ۲ نشان داده شده است. برآوردهای آثار ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کای اسکوتر در جدول ۳ آمده است. بدلیل معنی دار شدن کی دو برای مدل سه پارامتری در تمام صفات مشخص گردید که مدل افزایشی و غالبیت (m ، [d] و [h]) برای صفات مورد نظر مناسب نبوده و لذا آثار متقابل غیر الی^۱ یا آثار اپیستازی وجود دارد این نتیجه با نتایج پاتهاک و لنا (۱۹۸۳) که طی مطالعاتشان روی عملکرد و اجزای آن نشان دادند عمل اپیستازی ژن در کنترل این صفات نقش دارد و همچنین با یافته های یاداو، تیاجی و سینگز (۱۹۹۸) مطابقت دارد (۵، ۲۴).

ماتروجنیکز (۱۹) پیشنهاد می کنند که برداشتن اجزاء غیر معنی دار از مدل شش پارامتری و سپس برآزش بقیه اجزاء بعنوان مدل، منجر به برآزش مناسبتری می گردد. باید توجه کرد که در مدل های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری،

نکته در مطالعات زیادی ثابت شده است (۱۱). همانطوری که در این جدول مشاهده می‌شود واریانس محیطی که طبق تعریف شامل تمام تغییرات غیر ژنتیکی می‌شود می‌تواند علت‌های گوناگونی داشته باشد و ماهیت آن بستگی زیادی به صفت و گیاه مورد مطالعه دارد. بطور کلی واریانس محیطی منبع خطایی است که از دقت مطالعات ژنتیکی می‌کاهد و بنابر این هدف محقق یا اصلاحگر این است که این واریانس را تا حد امکان کاهش دهد. عوامل تغذیه ای و آب و هوایی رایج‌ترین عوامل خارجی تغییرات محیطی هستند و می‌توان دست کم قسمتی از آنها را با آزمایش کنترل کرد. تاثیرهای مادری منبع دیگر تغییرات محیطی را تشکیل می‌دهند. منبع دیگر تغییرات اشتباه اندازه‌گیری است. علاوه بر تغییرات ناشی از عوامل معلومی چون عوامل بالا معمولاً مقدار چشمگیری از تغییرات غیر ژنتیکی نیز وجود دارند که علت آنها معلوم نیست و در نتیجه نمی‌توان آنها را با طرحهای آزمایشی حذف کرد. این تغییرات را بطور کلی تغییرات نامرئی^۱ می‌نامند (۱۱).

برای صفات وزن سنبله، وضعیت ریشک و پوشیدگی دانه توسط گلوم و گلومل اثر متقابل افزایشی \times غالبیت [j] ، معنی‌دار نگردید که این امر ممکن است بعلت خنثی کردن آثار مثبت و منفی در مکان‌های ژنی متفاوت باشد. این نوع اثر اپیستازی نمی‌تواند بوسیله انتخاب (خصوصاً در نسل‌های اولیه در حال تفرق) تثبیت گردد. اصولاً با توجه به آثار اپیستازی و همچنین ناکافی بودن مدل افزایشی - غالبیت می‌توان بیان کرد که هر چه عوامل ژنتیکی کنترل کننده صفات، افزایش می‌یابند آثار متقابل بین آنها نیز افزایش می‌یابد (۹، ۱۶).

بزرگتر بودن مقادیر [d] در مقایسه با [h] که برای صفات وزن سنبله، طول ریشک، وضعیت ریشک، رنگ بذر و تعداد پنجه مشاهده می‌شود، همبستگی ژن‌ها^۲ را بیان می‌کند (یعنی ژن‌هایی که دارای آثار کاهشی هستند در یک والد جمع شده‌اند و بالعکس). به عبارت دیگر در هر تلاقی ژن‌های تشدید کننده

جدول ۴- برآورد توارث پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مختلف در تلاقی رقم قفقاز \times لاین ۱۴ در گندم نام.

صفت	وراثت پذیری عمومی	وراثت پذیری خصوصی
وزن سنبله (گرم)	۰/۷۶±۰/۱۳	۰/۰۸±۰/۰۲
طول سنبله (سانتیمتر)	۰/۶۳±۰/۲۵	۰/۴۲±۰/۰۸
تعداد بذر در سنبله	۰/۶۷±۰/۱۲	۰/۴۳±۰/۱۲
وزن بذر در سنبله (گرم)	۰/۵۹±۰/۰۵	۰/۴۳±۰/۱۱
وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم)	۰/۷۲±۰/۱۴	۰/۴۸±۰/۱۴
طول ریشک (سانتیمتر)	۰/۹۵±۰/۳۲	۰/۷۱±۰/۱۳
ارتفاع بوته (سانتیمتر)	۰/۶۴±۰/۱۲	۰/۵۵±۰/۰۹
تعداد پنجه	۰/۵۱±۰/۱۱	۰/۴۱±۰/۰۳
پوشیدگی دانه توسط گلوم	۰/۴۸±۰/۰۹	۰/۱۰±۰/۰۵
وضعیت ریشک	۰/۵۴±۰/۰۸	۰/۱۳±۰/۱۰
تراکم سنبلچه	۰/۵۵±۰/۰۳	۰/۴۱±۰/۱۱
رنگ گلوم	۰/۷۲±۰/۲۲	۰/۴۸±۰/۳۲
رنگ بذر	۰/۳۹±۰/۱۱	۰/۱۲±۰/۰۷

اجزاء تنوع بر اساس شش نسل یعنی Vp1 ، Vp2 ، Vf1 ، Vbc1 ، Vbc2 در جدول ۵ آمده است. جزء افزایشی (D) در ۹ صفت بیشتر از جزء غالبیت (H) بوده و متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در همان صفات کمتر از یک می‌باشد که بیانگر اهمیت جزء افزایشی می‌باشد. در این آزمایش مقادیر انحراف غالبیت $F/(H \times D)^{1/2}$ دامنه‌ای بین ۰/۲۳ تا ۴/۶۹ برای تمام صفات داشته است. واریانس اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F) هم در این جدول ارائه شده است. هر گاه ژنوتیپهای مکانهای ژنی مختلف اثر متقابل نشان دهند این نوع واریانس که آن را واریانس انحرافهای اثر متقابل نیز می‌نامند، پدید می‌آید. اثر متقابل دو عاملی از دو مکان ژنی و سه عاملی از سه مکان ژنی و... ناشی می‌شود. اثرهای متقابلی که در آنها تعداد زیادی مکان ژنی دخالت دارند واریانس بسیار کوچکی را بوجود می‌آورند که قابل صرف نظر است. بدون تردید اثر متقابل در بین مکانهای ژنی مسئول صفات کمی بسیار معمول می‌باشد. این

1 . Intangible variation.

2 . Gene association.

جدول ۵- اجزای تنوع در شش نسل گندم برای صفات مختلف در تلاقی رقم قفقاز × لاین ۱۴ در گندم نان

انحراف غالبیت $F/(D \times H)^{1/2}$	متوسط غالبیت $(H/D)^{1/2}$	واریانس محیطی (Ew)	اثر متقابل اجزای افزایشی و غالبیت (F)	واریانس غالبیت (H)	واریانس افزایشی (D)	صفت
۱/۴۲	۲/۹۴	۰/۳۹	۰/۰۴	۱/۱۳	۰/۱۳	وزن سنبله (گرم)
۰/۰۹	۰/۷۰	۰/۸۱	۰/۰۶	۰/۴۵	۰/۹۱	طول سنبله (سانتیمتر)
-	.	۱۴۹/۸۰	۵/۰۷	-۶۳/۳۴	۱۷۴/۹۰	تعداد بذر در سنبله
-۰/۱۲	۰/۶۲	۰/۴۹	-۰/۰۴	۰/۲۰	۰/۵۱	وزن بذر در سنبله (گرم)
۰/۲۳	۰/۶۹	۲۱/۰۶	۵/۹۰	۱۷/۳۸	۳۵/۴۷	وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم)
-	.	۲/۴۶	۰/۵۹	-۲/۵۵	۸/۴۹	طول ریشک (سانتیمتر)
۰/۴۲	۰/۴۰	۵۶/۴۶	۱۴/۶۶	۱۳/۹۴	۸۵/۴۹	ارتفاع بوته (سانتیمتر)
۰/۳۶	۰/۴۷	۳/۲	۰/۴۶	۰/۶۱	۲/۶۷	تعداد پنجه
-	-	۰/۲۵	۰/۰۲	۰/۲۲	۰/۰۱	پوشیدگی دانه
-۰/۱۲	۱/۷۴	۲/۱۵	-۰/۱۴	۱/۹۴	۰/۶۴	وضعیت ریشک
-۰/۱۸	۰/۵۷	۲/۰۰	-۰/۱۹	۰/۶۰	۱/۸۲	تراکم سنبلچه
۰/۵	۱/۴۱	۰/۲۰	۰/۰۱	۰/۰۴	۰/۰۲	رنگ گلوم
۰/۸	۰/۵۴	۰/۲۰	-۰/۰۴	۰/۰۳	۰/۱۰	رنگ بذر

۱۹، ۲۰). به این دلیل است که مقادیر عددی مربوط به تعداد ژن توسط فرمولهای مختلف، متفاوت بوده (جدول ۶) و حتی در بعضی موارد نزدیک به صفر می‌باشد. در اینجا تعداد واحدها که در حال تفرق هستند برآورد می‌شوند که الزاما مشابه با تعداد متفاوت مکان‌های ژنی نمی‌باشد و بهمین دلیل تعداد عوامل موثر بجای تعداد ژن بایستی بکار برده شود (۱۷).

یکی از راه‌های موفقیت در برنامه اصلاحی و تعیین روش اصلاحی داشتن اطلاعات از نحوه توارث صفت در نسل‌های مختلف می‌باشد. لذا تعیین آثار ژن و اجزای ژنتیکی شرکت کننده در مقاومت ارقام از عوامل اصلی برای موفقیت در برنامه‌های اصلاحی می‌باشد. اطلاعات در این زمینه کمک می‌کند تا تصمیم صحیح جهت اصلاح سریع صفت در برنامه اصلاحی آغاز گردد. غالبیت و بعضی از اشکال اپیستازی در تولید هیبرید مؤثر بوده در حالی که اثر افزایشی در روشهای استاندارد گزینش راهگشا می‌باشد (۶، ۱۱).

سپاسگزاری

این مقاله مستخرج از طرح ملی تحقیقاتی به شماره ثبت ۶۸۵ و شماره طبقه‌بندی ۳۱۳۰۵۲۹۳ می‌باشد که با حمایت شورای پژوهشهای علمی کشور انجام گردیده است که بدینوسیله تقدیر و تشکر می‌گردد.

صفت در یک والد جمع شده‌اند. برای صفات تعداد بذر در سنبله، طول ریشک، ارتفاع بوته، تعداد پنجه، تراکم سنبلچه و پوشیدگی دانه توسط گلوم اجزای [d] و [L] دارای علامت‌های مخالف می‌باشند که این موضوع حضور اپیستازی از نوع دوگانه را نشان می‌دهد. آثار متقابل دوگانه عموما واریانس خانواده‌ها و جمعیت‌های در حال تفرق را کاهش داده در حالیکه آثار متقابل مکمل این واریانس را افزایش می‌دهد (۹، ۱۹).

کمترین تعداد ژن کنترل کننده صفات مورد بررسی نیز که با استفاده از فرمول‌های مختلف برآورد گردید در جدول ۶ آمده است (۷، ۸، ۱۷، ۱۹). دانستن اینکه یک صفت با چه تعداد ژن اصلی و یا ژن فرعی کنترل می‌شود بسیار با اهمیت می‌باشد زیرا این امر می‌تواند در انتخاب استراتژی اصلاحی بسیار مفید باشد. تعداد عوامل ژنتیکی که در حال تفرق می‌باشد و بوسیله ژنتیک کمی شناسایی می‌گردد، بسیار مهم است. در برآورد تعداد ژن تعدادی از فرضیات مانند (۱) عدم رابطه سیستماتیک بین میانگین و واریانس (۲) عدم وجود اپیستازی، (۳) عدم پیوستگی ژنها (۴) جمع‌بودن آلل‌های مثبت ژنهائی که دو والد از لحاظ آنها متفاوت هستند در یک والد و جمع‌بودن آلل منفی در والد دیگر (۶) مساوی بودن اثر آللهای مثبت بایستی صادق باشند. لذا برآورد تعداد فاکتور مؤثر در حال تفرق برآورد صحیحی را ارائه نمی‌دهد هر چند الگوئی نه چندان دقیق را به محقق می‌دهد (۹).

جدول ۶- برآورد تعداد ژن در حال تفرق (فاکتورهای مؤثر) برای صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی رقم قفقاز × لاین

۱۴ در گندم نان با روشهای مختلف

روش						صفت
رایت	رایت	ماتر و جینکز	رایت	رایت	کاسل	
۰/۴۰	۰/۰۱	۰/۰۷	۱/۲۲	۰/۱۳	۰/۱۳	وزن سنبله (گرم)
۰/۰۳	۰/۵۳	۰/۲۰	۰/۳۹	۰/۲۶	۰/۲۶	طول سنبله (سانتیمتر)
۱/۳۳	۰/۹۱	۱/۱۲	۰/۳۱	۰/۴۸	۰/۵۰	تعداد بذر در سنبله
۱/۳۱	۰/۱۳	۰/۵۷	۱/۰۲	۰/۷۳	۰/۷۶	وزن بذر در سنبله (گرم)
۰/۲۸	۰/۵۲	۰/۱۲	۰/۲۳	۰/۱۵	۰/۱۶	وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم)
۰/۱۱	۲/۹۸	۰/۳۰	۰/۱۲	۰/۱۷	۰/۱۷	طول ریشک (سانتیمتر)
۰/۰۵	۱/۴۰	۰/۱۶	۰/۲۲	۰/۱۹	۰/۱۹	ارتفاع بوته (سانتیمتر)
۰/۰۲	۱/۱۴	۰/۲۹	۰/۴۲	۰/۳۴	۰/۳۰	تعداد پنجه
۰/۰۴	۰/۴۳	۰/۰۴	۵/۰۷	۰/۰۹	۰/۱۱	پوشیدگی دانه
۲/۰۴	۰/۰۰	۰/۴۰	۲/۸۴	۰/۷۰	۰/۶۲	وضعیت ریشک
۰/۵۰	۱/۵۱	۰/۹۶	۱/۵۸	۱/۱۹	۰/۹۱	تراکم سنبله
۰/۰۰	۲/۳۶	۰/۴۷	۲/۰۴	۰/۷۷	۰/۷۷	رنگ گلوم
۱/۰۵	۰/۰۰	۰/۱۳	۰/۲۰	۰/۱۶	۰/۱۶	رنگ بذر

REFERENCES

مراجع مورد استفاده

۱. بی‌نام. ۱۳۸۰. آمار نامه وزارت جهاد کشاورزی.
۲. سلطانلو، ح. ۱۳۸۰. تجزیه ژنتیکی مقاومت به زنگ زرد در گندم. پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
۳. صدرآبادی حقیقی، د. س، ح. مرعشی و م. نصیری محلاتی. ۱۳۷۰. اصول اصلاح گیاهان زراعی. انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد. ۵۳۸ صفحه.
۴. عبد میثانی، س. و ع. بوشهری. ۱۳۷۶. اصلاح نباتات تکمیلی (جلد اول)، انتشارات دانشگاه تهران. ۳۲۲ صفحه.
۵. فرشادفر، ع. ۱۳۷۶. روش شناسی اصلاح نباتات. انتشارات دانشگاه رازی کرمانشاه. ۶۱۶ صفحه.
۶. فرشادفر، ع. ۱۳۷۷. کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات. جلد اول. انتشارات دانشگاه کرمانشاه. ۵۲۸ صفحه.
۷. فرشادفر، ع. ۱۳۷۷. کاربرد ژنتیک کمی در اصلاح نباتات. جلد دوم. انتشارات دانشگاه رازی کرمانشاه. ۳۹۶ صفحه.
۸. قنادها، م. ر. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث طول دوره کمون در چهار رقم گندم نسبت به زنگ زرد. مجله علوم زراعی ایران. جلد ۱، شماره ۱، ۵۳ - ۷۱.
۹. قنادها، م. ر. ۱۳۷۸. عمل ژن برای مقاومت در مرحله بلوغ نسبت به زنگ زرد در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۰، شماره ۲، ۴۰۷-۳۹۷.
۱۰. واعظی، ش. س. عبد میثانی، ب. یزدی صمدی، و م. ر. قنادها. ۱۳۷۸. تجزیه ژنتیکی بعضی از خصوصیات کمی ذرت. ۱- تجزیه میانگین عملکرد و صفات وابسته به آن. مجله علوم کشاورزی ایران. جلد ۳۰، شماره ۴، ۸۳۹-۸۵۰.
۱۱. ولی زاده، م. و م. مقدم. ۱۳۷۷. آشنایی با ژنتیک کمی. انتشارات دانشگاهی تهران. ۵۴۸ صفحه.

12. Anderson, V. L. & D. Kempthorns. 1965. A model for the study of quantitative inheritance Genetics. 39: 883-898.
13. Bushuk, W. & V. F. Rasper. 1994. Wheat production, properties and quality. Blakie Academic and professional An imprint chapman and Hall. 287-310pp.
14. Edvards, L., H. Ketata, & E. L. Smith. 1976. Gene action of heading date, plant height and other characters in two winter wheat crosses. Crop Sci. 16: 275-279.
15. Haluver, A. R. & G. D. Miranda. 1985. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Press. Ames Iowa.
16. Hayman, B L. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation meanse. Heredity 12: 371-390.
17. Lande, R. 1981. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. Genetics 99: 541-553.
18. Mather, K. 1949. Biometrical Genetics. Methuen, London, 162 PP.
19. Mather, K. & J. L. Jinks. 1982. Biometrical genetics – the study of continouse variation. Chapman and Hall. London. 450 pp.
20. Multize, D. K. & R. J. Baker. 1985. Evaluation of biometrical methods for estimating the number of genes. 1- effect of sample size. Theor. Appl. Genet. 69: 553-558.
21. Singh, G., G. Nanda, & V. Shou. 1998. Gene effects for grains per spike, grain weight and grains per spiklet in a set of nineteen crosses of wheat. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. 1998, 58: 1, 83-89.
22. Snap, J. W. 1987. conventional methods of genetic analysis in wheat. In: Lupton F. G. H. (ed) Wheat breeding, Chapman and Hall.
23. Warner, J. N. 1952. A method for estimation heritability. Agron. J. 44: 427-430.
24. Yadava, B. C. Tyagi, & D. Singh. 1998. Genetics of Transgressive segregation for yield and yield components in wheat. Annals of Applied Biology. 133: 2, 227-235.
25. Yadava, R. N., M. Maherchandani, M. Singh, & R. Singh. 1995. Comparison of the observed and predicted frequencies of transgressive segregation for yield and related traits in two bread wheat populations. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. 1995. 55: 3, 266-272.
26. Zadoks, J. C., T. T. Chang, & C. F. Konzak. 1974. A desimal code for the growth stages of cereals. Weed Research 14: 415-421.

Genetic Analysis of Yield and Correlated Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum*)

KH. MOSTAFAVI¹, A. H. HOSSEINZADEH²,
AND H. ZEINALI KHANEGHAH³

1, 2, 3, Former Graduate Student, Assistant Professor and Associate professor,
Faculty of Agriculture, University of Tehran, Karaj, Iran

Accepted. April. 28, 2004

SUMMARY

Increasing yield is the most important aim in any breeding program. Since yield is a complex trait and involves several quantitative components with low inheritance, its direct study is not usually sufficient and therefore it is suggested that its components be investigated instead. In order to study the genetics of yield and its components, a cross was made between Ghafghaz variety* and line 14. F1, F2, BC1 and BC2 progenies were produced, planted, and evaluated under field conditions using a Randomized Complete Block Design with three replications. Mean squares in spike weight, plant height, number of seeds per spike, seed weight per spike, 1000 seed weight, awn length, spike length, condition of awn, spikelet compactness, seed color, seed coverage by glume as well as the number of tillers were significant. The minimum number of genes controlling these traits were estimated as 2, 2, 2, 2, 1, 3, 1, 3, 2, 2, 6 and 2 respectively. Generation mean analysis (GMA) was performed by scaling test which essays all generations simultaneously. This analysis indicated that gene effects including mean effect, additive, dominance, epistasis effects of additive \times additive, additive \times dominance and dominance \times dominance were effective in inheritance of these traits. For spike length and awn condition the additive and dominance effects and for other traits the epistasis effects (Specially additive \times dominance and dominance \times dominance) were important in controlling the traits. For seed weight per spike and spikelet compactness, additive effect was more important than dominant effect and for number of seed per spike and 1000 seed weight dominant effect was more important than the additive effect.

Key words: Generation mean analysis, Wheat (*Triticum aestivum*), Gene effects, Quantitative traits.