تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد سیزدهم، شماره چهارم، زمستان ۱۳۹۹
۱۰۳۱-۱۰۴۴
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2020.2372.1614

مقاله پژوهشی

تجزیه ژنتیکی صفات فیزیولوژیک گندم نان تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

لیلا اکبری[۱]، صحبت بهرامی‌نژاد[۲*]، کیانوش چقامیرزا[۲]

۱. دانشجوی دوره دکتری اصلاح نباتات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
۲. دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۱/۱۶؛ تاریخ پذیرش: ۹۸/۰۲/۲۹

چکیده

بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی در گندم نان نقش بسزایی در شناسایی مکانیسم‌های مؤثر در افزایش تولید محصول تحت شرایط نامساعد محیطی به‌ویژه تنش کمبود آب دارد. در این مطالعه نحوه توارث صفات فیزیولوژیک و عملکرد دانه در دو جمعیت گندم پارسی ×بک‌کراس زمستانه روشن و سیستان ×بک‌کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال آبی و تنش کمبود آب آخر فصل با استفاده از طرح ژنتیکی تجزیه میانگین نسل‌ها موردبررسی قرار گرفتند. نتایج حاصل از مقایسه‌های میانگین نشان داد که در هر دو تلاقی میزان عملکرد دانه در شرایط تنش کمبود آب دچار کاهش شد. به‌طوری‌که میانگین عملکرد در جمعیت حاصل از تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن، از ۱۲/۶۵ گرم در بوته به ۱۰/۰۳ گرم در بوته و در تلاقی دوم این مقدار از ۱۲/۹۳ گرم در بوته به ۹/۶۸ گرم در بوته کاهش یافت. والد پارسی در مقایسه با والد روشن افت عملکرد بیشتری از خود در اثر تنش کمبود آب نشان داد. بیشترین مقدار وراثت‌پذیری خصوصی محاسبه‌شده برای هر دو تلاقی به‌ترتیب متعلق به محتوای کلروفیل b (۵۲٪-۵۲٪)، مساحت سطح برگ (۵۰٪-۵۰٪) و محتوای کلروفیل کل (۴۵٪-۴۲٪) در شرایط نرمال بود. در شرایط تنش کمبود آب نیز در جمعیت نخست بیشترین مقدار وراثت‌پذیری خصوصی متعلق به محتوای کلروفیل b (۶۸٪)، مساحت سطح برگ (۶۱٪) و محتوای کلروفیل کل (۵۴٪) و در دومین تلاقی مربوط به محتوای کلروفیل a (۷۸٪) و شاخص سطح برگ (۵۶٪) بود. مقدار بالای وراثت‌پذیری خصوصی برای این صفات حاکی از نقش بالای اثر افزایشی در کنترل آن‌ها و امکان وجود تنوع مناسب برای گزینش مستقیم است.

***واژه‌های کلیدی:* اثر افزایشی، تنش کمبود آب، عملکرد دانه، گندم نان، وراثت‌پذیری**

مقدمه

گندم منبع اصلی تغذیه‌ی حدود ۸۵ درصد مردم جهان است (Chaves et al., 2013). خشکی و کمبود آب یکی از عوامل اصلی محدودکننده تولید این محصول در ایران است که اقلیم خشک و نیمه‌خشک اکثر مناطق آن را فرا گرفته است. تغییر سطوح آب باعث ایجاد واکنش‌های فیزیولوژیک مختلفی در گیاه و سلول‌های آن می‌گردد که این تغییرات برای پاسخ به تنش در جهت تعدیل اثرات تنش ایجادشده و به‌دنبال آن بر عملکرد تأثیر خواهد گذاشت (Ghobadi, 2017). مطالعه واکنش‌ها و صفات فیزیولوژیک در گندم مانند محتوای نسبی آب برگ، محتوای کلروفیل و هدایت روزنه‌ای می‌تواند در شناسایی سازوکارهای مؤثر برای افزایش مقاومت در برابر شرایط نامطلوب محیطی و افزایش عملکرد و همچنین گزینش ژنوتیپ‌های مطلوب تحت تنش خشکی بسیار مفید باشد. فتوسنتز یک فرآیند اساسی برای رشد گیاهان است و سیستم‌های فتوسنتزی در گیاهان عالی‌تر حساسیت بیشتری به تنش کمبود آب از خود نشان می‌دهند (Falk et al., 1996). اندازه‌گیری محتوای فلورسانس کلروفیل II به‌عنوان روشی مؤثر در غربالگری ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی و با عملکرد مناسب شناخته شده است (Flagella et al., 1995; Pastore et al., 1989).

* نگارنده پاسخگو: صحبت بهرامی‌نژاد. پست الکترونیک: bahraminejad@razi.ac.ir

از طرف دیگر انتخاب بهترین روش اصلاحی و موفقیت آن به‌میزان اطلاع از کنترل ژنتیکی صفت موردنظر و نحوه‌ی توارث آن بستگی دارد. از طریق تلاقی بین لاین‌های خالص برای تهیه‌ی بذور نسل‌های پایه (والدین، F_1، F_2، BC_1 و BC_2) و اجرای طرح تجزیه میانگین نسل‌ها (Mather and Jinks, 1982) می‌توان روابط ژنتیکی موجود بین گیاهان را تعیین و پارامترهای ژنتیکی را برآورد نمود. در این روش برای محاسبه‌ی اثرات ژنتیکی از میانگین نسل‌های مختلف استفاده می‌گردد، یکی از مزایای این روش در مقایسه با سایر روش‌ها مانند دای‌آلل، این است که سبب کاهش خطا می‌گردد زیرا علاوه بر اثرات غالبیت و افزایشی قادر به بررسی انواع مختلف اپیستازی افزایشی× افزایشی، افزایشی× غالبیت و غالبیت× غالبیت نیز هست این در حالی است که اکثر روش‌های مورداستفاده تنها اثرات ژنتیکی و غالبیت را تخمین می‌زنند (Haluver and Miranda, 1985). لذا محققین اصلاح‌نباتات عموماً از این روش برای مطالعه بر روی صفات زراعی گیاهان مختلف استفاده نموده‌اند. نتایج حاصل از مطالعه فراری و همکاران (Ferrari et al., 2018) بر روی گیاه تریتیکاله و گانگوپدیای و همکاران (Gangopadhyay et al., 2018) بر روی گیاه گندم، بیان‌گر نقش اثرات اپیستازی بر عملکرد دانه در بوته بود. نعمتی و همکاران (Nemati, et al., 2018) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها به بررسی نحوه توارث صفات در گندم تحت شرایط مختلف محیطی پرداختند و گزارش دادند که در مورد اکثر صفات اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت معنی‌دار گردید. همچنین اسدی و همکاران (Asadi et al., 2015) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در گندم نان، بیان کردند که اثر اپیستازی در وراثت صفات فیزیولوژیک در هر دوی شرایط نرمال و کمبود آب تأثیر داشت. شایان و همکاران (Shayan et al., 2017) نیز گزارش کردند که برای صفات فیزیولوژیک و عملکرد دانه در بوته گندم، واریانس غالبیت در هر دو شرایط نرمال و تنش کمبود آب بزرگ‌تر از واریانس افزایشی است.

تجزیه میانگین نسل‌ها یک روش ساده و مقرون‌به صرفه برای برآورد اثر ژن‌ها به‌ویژه آثار مختلف اپیستازی مختلف برای یک صفت پلی‌ژنیک است که می‌تواند اطلاعات بسیار مفیدی را برای سایر برنامه‌های اصلاحی مانند برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر (MAS) فراهم نماید؛ زیرا این روش‌ها کارایی لازم برای صفات کمی و پیچیده‌ای مانند عملکرد و آگاهی از نحوه توارث و عمل ژن در این صفات را دارا نمی‌باشند. لذا برای درک این مطلب که چه میزان از واریانس مشاهده‌شده برای یک صفت ژنتیکی است و این صفات به چه میزان تحت تأثیر اثر متقابل ژنوتیپ و محیط قرار می‌گیرند در این پژوهش طرح تجزیه میانگین نسل‌ها مورداستفاده قرار گرفت. ازآنجاکه بازدهی انتخاب به واریانس افزایشی ژنتیکی وابسته است که اطلاعات به‌دست‌آمده برای پیشبرد برنامه‌های اصلاحی در جهت افزایش بازدهی محصولات کشاورزی در شرایط نرمال و تنش کمبود آب به کار گرفته خواهد شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال‌های ۹۴-۹۳ و ۹۵-۹۴ در مزرعه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی کرمانشاه انجام شد. در سال اول آزمایش، بذور F_1 که از تحقیقات پیشین در دسترس قرار گرفته بودند مورد کشت قرار گرفتند و پیش از رسیدن به مرحله گرده‌افشانی با والدین موردنظر تلاقی داده شدند و بدین ترتیب در همین سال نسل‌های BC_1 و BC_2 تولید گردیدند. از رقم بک‌کراس زمستانه روشن به‌عنوان پایه‌ی مادری و از ارقام پارسی و سیستان به‌عنوان پایه‌های پدری (والد گرده‌دهنده) استفاده شد. همچنین در همین سال از خودگشنی نسل F_1 بذور F_2 نیز به دست آمدند. در سال دوم آزمایش، شش نسل (والدین، F_2، BC_1 و BC_2) به‌عنوان تیمارهای آزمایش (درمجموع ۱۱ تیمار) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و دو شرایط نرمال و تنش کمبود آب (در شرایط نرمال، آبیاری به‌صورت کامل انجام گردید اما در شرایط تنش کمبود آب، همزمان با مرحله گرده‌افشانی آبیاری قطع شد) در کرت‌هایی بافاصله‌ی ۲۵ و ۵ سانتی‌متر به‌ترتیب بین ردیف‌ها و بین گیاهان در هر ردیف به طول ۲ متر کشت شدند. اندازه‌گیری برای صفات مرتبط با عملکرد دانه در سه تکرار و برای صفات فیزیولوژیک به دلیل گستردگی آزمایش در دو تکرار صورت گرفت که این اندازه‌گیری‌ها برای هر بوته جداگانه انجام گرفت. برای F_1 ها و والدین هرکدام ۵ بوته برای بک‌کراس ها ۱۵ و برای F_2 ها ۳۰ بوته اندازه‌گیری شد که به دلیل تفاوت در تعداد نمونه‌های موردبررسی و واریانس نسل‌های مختلف با یکدیگر، ارزیابی صفات با استفاده از تجزیه واریـانس وزنی و نرم‌افزار SAS در هر جمعیت و هر محیط به‌صورت جداگانه انجام پذیرفت. سپس مقایسه میانگین نسل‌های مختلف بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن انجام شد که در صورت

وجود اختلاف معنی‌دار در بین نسل‌ها برای صفات موردمطالعه تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) انجام شد. در این روش میانگین کلی هر صفت به‌صورت زیر نشان داده می‌شود:

$$Y= m + \alpha [d] +\beta [h] + \alpha^2 [i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l] \quad [۱]$$

اجزای فرمول عبارت‌اند از Y: میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، [d]: مجموع اثر افزایشی، [i]: مجموع اثر متقابل افزایشی × افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [j]: مجموع اثر متقابل افزایشی × غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل غالبیت × غالبیت، α، β، α^2، β^2 و $2\alpha\beta$ هر یک ضرایب پارامترهای ژنتیکی مدل هستند. درنهایت پس از بررسی کفایت مدل افزایشی-غالبیت، به‌منظور برآورد پارامترهای ژنتیکی مختلف و کسب آگاهی در خصوص نحوه توارث صفات، بهترین مدل برای هر صفت انتخاب گردید. برای بررسی کفایت مدل از آزمون مربع کای استفاده شد. بررسی هر صفت با برازش مدل‌های مختلف انجام شد تا مدل مناسب هر صفت در هر تلاقی مشخص گردد. از نرم‌افزار Minitab برای انجام تجزیه‌وتحلیل‌های مربوطه استفاده گردید.

وراثت‌پذیری عمومی

وراثت‌پذیری عمومی از طریق چهار روش متفاوت زیر محاسبه گردید سپس میانگین آن‌ها به‌عنوان مقدار وراثت‌پذیری عمومی گزارش شد.

$$h_b^2 = [V_{F_2} - (V_{P_1} \times V_{P_2})^{1/2}] / V_{F_2} \quad [۲]$$

(Mahmud and Kramer, 1951)

$$h_b^2 = (V_{F_2} - V_{F_1}) / V_{F_2} \quad [۳]$$

(Burton, 1951)

$$h_b^2 = [V_{F_2} - (V_{P_1} \times V_{P_2} \times V_{F_1})^{1/3}] / V_{F_2} \quad [۴]$$

(Weber and Moorthy, 1952)

$$h_b^2 = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2} \quad [۵]$$

$$V_E = [V_{P_1} + V_{P_2} + (2V_{F_1})] / 4 \quad [۶]$$

(Kearsey and Pooni, 1996)

وراثت‌پذیری خصوصی

برای اندازه‌گیری وراثت‌پذیری خصوصی نیز از فرمول وارنر (Warner, 1952) استفاده گردید.

$$h^2_n = [2\,VF_2 - (VBC_2 + VBC_1)] / F_2 \quad [۷]$$

در این روابط V_E واریانس محیطی و VP_1، VP_2، VF_1، VF_2، VBC_1، VBC_2 به‌ترتیب واریانس والد اول، واریانس والد دوم، واریانس نتاج F_1، واریانس نتاج F_2، واریانس بک‌کراس اول و واریانس بک‌کراس دوم هستند.

صفات فیزیولوژیک مورد بررسی

هدایت روزنه‌ای و دمای برگ: به این منظور انتشار بخارآب از روزنه (میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) و دمای (سانتی‌گراد) برگ‌های جوان توسعه‌یافته توسط دستگاه پرومتر مدل SC-1 تعیین شد.

حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II: برای اندازه‌گیری این صفت از دستگاه فلوری‌متر مدل Pocket PEA استفاده شد. FM فلورسانس حداکثر، FO فلورسانس حداقل و FV/FM نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس حداکثر است (Ahmadi et al., 2009).

$$F_V/F_M = \frac{F_M - F_O}{F_M} \quad [۸]$$

محتوای کلروفیل: به‌منظور اندازه‌گیری محتوای کلروفیل، نیم گرم پودر تهیه‌شده از برگ‌های تازه گیاه وزن شد و پس از اضافه کردن سه میلی‌لیتر متانول ۹۹/۵، نمونه‌ها به مدت دو ساعت در تاریکی قرار گرفتند و پس از انجام ورتکس و سانتریفوژ، با دستگاه الایزا در طول‌موج‌های ۶۵۰ و ۶۶۵ نانومتر قرائت گردیدند و سپس با استفاده از روابط مربوطه میزان کلروفیلa ، b و کل محاسبه شد (Hipkins and Baker, 1986):

$$\text{Chlorophyll a } (\mu g.ml) = (16.5\times A665)-(8.3\times A650) \quad [۹]$$

$$\text{Chlorophyll b } (\mu g.ml) = (33.8\times A650)-(12.5\times A665) \quad [۱۰]$$

$$\text{Total Chlorophyll } (\mu g.ml) = (25.8\times A650) +(4.0\times A665) \quad [۱۱]$$

محتوای نسبی آب برگ: برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ، برگ‌های جداشده از هر بوته به‌طور جداگانه با استفاده از یخ خشک به‌سرعت به آزمایشگاه منتقل و وزن تر آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس برگ‌ها در آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق و نور کم برای محاسبه وزن اشباع غوطه-ور شدند و سپس وزن اشباع آن‌ها اندازه‌گیری شد و به‌منظور اندازه‌گیری وزن خشک، نمونه‌ها مدت ۲۴ ساعت در دمای

۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون قرار گرفت، سپس وزن خشک نمونه‌ها اندازه‌گیری شد و با قرار دادن اعداد حاصل از توزین در فرمول زیر مقدار محتوای نسبی آب برگ به دست آمد (Ritchie et al., 1990).

$$RWC= F_w - D_w / S_w - D_w \times 100 \quad [۱۲]$$

که در آن F_w وزن تر برگ بلافاصله بعد از نمونه‌برداری، D_w وزن خشک برگ بعد از قرار گرفتن در آون و S_w وزن اشباع برگ بعد از قرار گرفتن در آب مقطر هستند.

نتایج و بحث

شرایط نرمال آبی

تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن

نتایج حاصل از تجزیه واریانس وزنی برای تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن در شرایط نرمال نشان داد که مقایسه میانگین مربعات نسل‌ها برای تمامی صفات به‌غیراز عملکرد دانه در بوته، دمای برگ و محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند (جدول ۱). بنابراین برای صفات مدکور شرایط انجام تجزیه میانگین نسل‌ها فراهم گردید (جدول ۲). نتایج آزمون مقیاس انفرادی نشان‌دهنده عدم‌کفایت مدل افزایشی-غالبیت در تعیین وراثت این صفات بود لذا مدل‌های مختلف برای صفات موردبررسی برازش داده شد (جدول ۳). برای محتوای کلروفیل b مدل سه پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اپیستازی افزایشی × افزایشی و برای صفات محتوای کلروفیل a، محتوای کلروفیل کل، سطح برگ پرچم و حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II مدل چهار پارامتری و برای شاخص زنده‌مانی و هدایت روزنه‌ای مدل پنج پارامتری از بهترین برازش برخوردار بودند. برای صفات محتوای کلروفیل کل و سطح برگ پرچم هر دوی اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار بودند اما درمجموع اثر افزایشی نسبت به اثر غالبیت بیشتر بود که نشانگر این مطلب است که امکان بهبود این صفات در نسل‌های اولیه وجود دارد. از طرف دیگر بیشترین مقدار وراثت‌پذیری خصوصی محاسبه‌شده نیز به‌ترتیب متعلق به محتوای کلروفیل b (۵۲٪)، مساحت سطح برگ (۵۰٪) و محتوای کلروفیل کل (۴۵٪) است (جدول ۴) که این مقادیر نیز تأییدی بر اهمیت بیشتر اثرات تثبیت‌پذیر برای این صفات و حاکی از وجود تنوع مناسب جهت گزینش در نسل‌های اولیه است. طبق سایر گزارش‌ها نیز سطح برگ پرچم و شاخص محتوای کلروفیل برگ وراثت‌پذیری بالایی از خود نشان داده‌اند (Sattar et al., 2003; Molaei et al., 2016; Heydari Roodballi et al., 2016).

تلاقی سیستان ×بک‌کراس زمستانه روشن

در بین نسل‌های حاصل از تلاقی سیستان ×بک‌کراس زمستانه روشن در مورد تمام صفات به‌غیراز شاخص زنده‌مانی، حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و محتوای نسبی آب برگ اختلاف معنی‌داری وجود داشت (جدول ۵) لذا می‌توان با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها بررسی‌های بیشتر را انجام داد (جدول ۶). برای تمام صفات پس از برازش مدل های مختلف، اثر غالبیت معنی‌دار و بزرگ‌تر از اثر افزایشی بود که نشان‌دهنده‌ی تأثیر بیشتر آن نسبت به اثر افزایشی است (جدول ۷). برای عملکرد دانه در تمامی مدل‌ها اثر افزایشی غیر معنی‌دار بود و درنهایت مدل چهار پارامتری که ساده‌ترین مدل از میان مدل‌های پیشنهاد شده بود مورد انتخاب قرار گرفت. معنی‌دار نشدن جز افزایشی حاکی از آن است که بهتر است انتخاب را برای این صفت به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول نمود. در خصوص محتوای کلروفیل a اپیستازی غالبیت × غالبیت معنی‌دار شده است که مثبت بودن علامت این اپیستازی در مقابل منفی بودن علامت اثر غالبیت نشان از مغلوب بودن آلل‌های افزاینده برای این صفت دارد. نعمتی و همکاران (Nemati et al., 2018) در مطالعه خود بر روی گیاه گندم اپیستازی غالبیت × غالبیت را برای اکثر صفات معنی‌دار گزارش دادند. در مورد شاخص سطح برگ نیز مدل سه پارامتری شامل میانگین، اثرات افزایشی و اپیستازی افزایشی× افزایشی کفایت کرد که معنی‌دار نشدن اثر غالبیت برای این صفت حاکی از نقش فراوان اثر ژنی افزایشی است بنابراین در مورد این صفت انتخاب در نسل‌های اولیه پیشنهاد می‌گردد. بیشترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی متعلق به صفات محتوای کلروفیل کل (۶۳٪)، شاخص سطح برگ (۵۸٪) و محتوای کلروفیل b (۵۳٪) و کمترین میزان وراثت‌پذیری نیز متعلق به محتوای نسبی آب برگ بود (جدول ۴).

تنش کمبود آب آخر فصل

تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن

در شرایط تنش کمبود آب در تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن میانگین مربعات تمام نسل‌ها در همه صفات

به‌غیراز عملکرد دانه، محتوای کلروفیل a و دمای برگ معنی-دار شدند (جدول ۱). نتایج حاصل از مقایسه میانگین وزنی نسل‌های مختلف برای صفات مورد نظر در جدول ۲ اورده شده است. بعد از برازش مدل‌ها برای صفات موردبررسی تنها مدل‌های شامل اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت کفایت لازم را برای برازش صفت محتوای کلروفیل b و هدایت روزنه‌ای از خود نشان داد که در این میان علامت منفی اثرات غالبیت و علامت مثبت اپیستازی غالبیت × غالبیت بیانگر وجود اپیستازی دوگانه در کنترل این صفت بود (جدول ۳). این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعدازآن سبب اختلال در فرآیند گزینش گردیده و انتخاب را به تأخیر انداخته و آن را به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول می-نماید. در خصوص صفات محتوای کلروفیل کل و شاخص سطح برگ مدل سه پارامتری از کفایت لازم برای توجیه داده-ها برخوردار بود. بیشترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی نیز به‌ترتیب مربوط به صفات محتوای کلروفیل کل (۶۸٪)، محتوای کلروفیل b (۶۱٪) و شاخص سطح برگ (۵۴٪) و کمترین میزان وراثت‌پذیری نیز متعلق به محتوای نسبی آب برگ و هدایت روزنه‌ای بود (جدول ۴).

جدول ۱. تجزیه واریانس وزنی صفات موردمطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی پارسی × بک کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 1. Analysis of weighted variance of studied traits in different generations of wheat populations (Parsi × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

محیط ENV.	منابع تغییرات S.O.V.	درجه آزادی d.f.	میانگین مربعات (Mean squares)									
			Yield	Chla	Chlb	ChlT	LA	PI	SC	LT	FV/FM	RWC
شرایط نرمال (Normal Condition)	بلوک (block)	1	4.45	1.34	6.66	0.15	1.49**	8.51**	6.51	0.09	1.19	103.8**
	نسل (generation)	5	4.80	7.37**	20.38**	16.76**	1.57**	5.77**	19.04**	66.34**	3.08**	3.24
	خطا (error)	10	1.41	0.68	5.2	1.32	0.22	0.80	3.81	3.24	0.64	11.85
	ضریب تغییرات (CV%)		*34.54*	*3.12*	*4.98*	*1.63*	*1.29*	*18.51*	*3.37*	*5.74*	*110.06*	*4.50*
تنش کمبود آب آخر فصل (Terminal water-deficit stress condition)	بلوک (block)	1	9.06	10.72	10.89	7.95	7.42**	0.11	0.75	20.41**	0.01	61.81**
	نسل (generation)	5	8.38	9.49	50.57**	32.89**	110.74**	4.34**	19.29**	1.99	3.62**	52.11**
	خطا (error)	10	5.57	2.98	4.48	7.58	1.17	0.60	3.69	3.04	0.40	19.07
	ضریب تغییرات (CV%)		*23.53*	*6.65*	*7.09*	*4.25*	*3.18*	*22.24*	*5.37*	*4.70*	*87.63*	*7.19*

*و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل،LA: شاخص سطح برگ. PI: شاخص زنده‌مانی، SC : هدایت روزنه‌ای، LT : دمای برگ، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII ،RWC: محتوای نسبی آب برگ.

تلاقی سیستان ×بک‌کراس زمستانه روشن

از میان صفات موردبررسی برای تلاقی سیستان × بک‌کراس زمستانه روشن در شرایط تنش کمبود آب محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، شاخص سطح برگ، شاخص زنده‌مانی و محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار بودند (جدول ۵). نتایج حاصل از مقایسه میانگین وزنی این تلاقی برای صفات مورد نظر در جدول۶ نشان داده شده است. در ادامه امکان انجام تجزیه میانگین نسل‌ها و برازش مدل‌های مختلف برای صفاتی که معنی‌دار شده بودند فراهم گردید (جدول ۷).

جدول ۲. مقایسه میانگین وزنی نسل‌های مختلف ازنظر صفات موردمطالعه در تلاقی پارسی × بک کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 2. Mean of comparison of studied traits in different generations of wheat populations (Parsi × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

محیط ENV.	Generation	نسل	صفت (Trait) Yield (g/plant)	Chla (mg/g)	Chlb (mg/g)	ChlT (mg/g)	LA (Cm^2)
شرایط نرمال (Normal Condition)	P_1	والد مادری	12.90^{ab}±0.68	27.39^{a}±0.79	51.78^{a}±1.32	77.67^{a}±1.63	37.77^{ab}±0.95
	P_2	والد پدری	17.47^{a}±0.74	27.79^{a}±0.70	30.95^{b}±2.39	57.77^{c}±2.54	35.49^{b}±1.21
	F_1	نسل اول	13.99^{ab}±0.54	27.64^{a}±0.42	47.59^{ab}±2.35	67.07^{bc}±2.49	36.08^{b}±1.19
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	8.48^{b}±0.86	25.63^{b}±0.69	49.21^{ab}±3.17	76.46^{ab}±4.26	36.55^{b}±2.32
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	11.03^{ab}±1.07	25.22^{b}±0.74	45.3^{ab}±3.81	70.26^{ab}±3.61	40.10^{a}±3.02
	F_2	نسل دوم	12.04^{ab}±0.93	24.74^{b}±0.54	44.95^{ab}±3.93	69.49^{ab}±3.89	38.40^{ab}±2.21
	Mean	میانگین	12.65	28.06	44.96	69.78	37.33
تنش کمبود آب آخر فصل Terminal water-deficit (stress condition)	P_1	والد مادری	10.46^{a}±0.83	26.06^{ab}±0.47	43.98^{ab}±1.90	72.10^{a}±1.56	36.16^{a}±1.43
	P_2	والد پدری	11.16^{a}±0.61	35.15^{a}±0.55	47.85^{a}±0.86	49.22^{b}±2.53	31.35^{c}±1.13
	F_1	نسل اول	9.47^{a}±0.82	26.65^{ab}±0.57	21.98^{c}±2.41	56.49^{ab}± 3.6	33.68^{bc}± 1.1
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	10.56^{a}±0.97	23.81^{b}±0.81	40.70^{abc}±2.74	71.26^{a}±2.61	34.82^{bc}±2.16
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	9.56^{a}±0.87	24.84^{ab}±0.84	45.68^{ab}±2.7	55.76^{ab}±3.13	43.10^{a}±2.13
	F_2	نسل دوم	9.67^{a}±0.66	23.81^{b}±0.99	28.37^{ab}±3.00	61.10^{ab}±3.09	32.07^{bc}±1.55
	Mean	میانگین	10.03	25.97	43.38	64.81	33.99

Table 2. Continued **جدول ۲. ادامه**

محیط ENV.	Generation	نسل	صفت (Trait) PI	SC	LT (°C)	FV/FM (MPa)	RWC (%)
شرایط نرمال (Normal Condition)	P_1	والد مادری	5.43^{abc}±0.79	53.27^{b}±1.09	29.87^{b}±0.32	0.73^{abc}±0.01	78.63^{a}±0.57
	P_2	والد پدری	4.63^{bc}±0.79	63.54^{a}±1.46	31.96^{ab}±0.28	0.73^{ab}±0.01	73.49^{a}±0.91
	F_1	نسل اول	6.48^{a}±0.66	58.09^{ab}±1.85	29.88^{b}±0.39	0.74^{ab}±0.01	75.84^{a}±1.04
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	4.72^{bc}±0.98	66.62^{a}±3.17	32.92^{a}±0.65	0.68^{c}±0.03	75.38^{a}±1.92
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	3.46^{c}±0.86	54.93^{ab}±2.27	27.70^{c}±0.22	0.69^{c}± 0.02	71.99^{a}±2.00
	F_2	نسل دوم	5.99^{ab}±1.05	65.26^{a}±2.73	33.64^{a}±0.34	0.69^{bc}±0.02	74.89^{a}±2.34
	Mean	میانگین	4.99	60.28	30.99	0.71	74.97
تنش کمبود آب آخر فصل Terminal water-deficit (stress condition)	P_1	والد مادری	2.43^{c}±0.88	46.72^{a}±2.38	35.95^{a}±0.31	0.68^{c}±0.05	50.63^{b}±1.06
	P_2	والد پدری	2.84^{bc}±0.66	40.42^{ab}±2.07	38.99^{a}±0.32	0.73^{a}±0.02	75.57^{a}±1.01
	F_1	نسل اول	3.23^{bc}±0.50	35.39^{abc}±2.57	36.90^{a}±0.28	0.72^{ab}±0.02	61.18^{c}±0.66
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	3.91^{bc}±0.86	34.43^{abc}±2.88	39.25^{a}±0.16	0.69^{bc}±0.07	59.79^{c}±1.70
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	5.48^{a}±1.02	27.87^{bc}±2.88	36.34^{a}±0.33	0.72^{ab}±0.06	67.45^{c}±2.13
	F_2	نسل دوم	4.05^{ab}±0.83	25.12^{c}±2.94	37.11^{a}±0.27	0.70^{abc}±0.05	57.86^{c}±2.16
	Mean	میانگین	3.49	35.89	37.12	0.70	60.69

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

میانگین هایی که دارای حداقل یک حرف مشترک در هر ستون هستند، طبق آزمون چند دامنه‌ای دانکن فاقد تفاوت معنی‌دار می‌باشند (P≤۰/۰۵).

Means in each column with similar letter are not significantly different (Duncan's multiple range test, P <0.05).

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل،LA: شاخص سطح برگ، PI: شاخص زنده‌مانی، SC : هدایت روزنه‌ای، LT : دمای برگ، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII ،RWC: محتوای نسبی آب برگ.

جدول ۳. برآورد اجزای ژنتیکی صفات مورد ارزیابی در تلاقی پارسی × بک کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 3. Estimation of the genetic components of studied traits in different generations of wheat populations (Parsi × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

Trait	صفت	پارامتر ژنتیکی (Genetic Parameters) میانگین (m)	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اثر افزایشی ×افزایشی [i]	اثر افزایشی ×غالبیت [j]	اثر غالبیت ×غالبیت [l]	کای اسکوئر (χ^2)
(Normal Condition)	شرایط نرمال							
Chla	محتوای کلروفیل a	21.51**±0.95	-0.08±0.38	5.21**±1.24	6.51**±1.08	-	-	0.65
Chlb	محتوای کلروفیل b	32.89**±1.44	4.24**±1.97	-	-1.60**±2.59	-	-	0.34
ChlT	محتوای کلروفیل کل	15.43**±5.17	-7.04**±1.37	-2.01**±6.10	-2.03**±5.46	-	-	1.56
LA	شاخص سطح برگ	16.94**±4.71	9.13**±1.07	-2.27**±5.45	-2.28**±4.90	-	-	1.82
PI	شاخص زنده‌مانی	10.95**±0.38	-1.00**±0.12	-	1.61**±0.29	1.09**±0.45	-	10.10
SC	هدایت روزنه‌ای	16.97**±4.18	-4.57**+0.93	-2.09**±6.14	-3.23*±4.30	5.36**±6.33	-	1.70
FV/FM	حداکثرکارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII	0.99**±0.00	0.68**±0.00	-3.60**±4.30	3.97**±0.04	-	-	0.17
(Terminal water-deficit stress)	تنش کمبود آب آخر فصل							
Chlb	محتوای کلروفیل b	135.54**±7.8	-11.75**±1.71	-64.15**±18.95	-31.05**±7.70	-	48.91**±11.56	0.12
ChlT	محتوای کلروفیل کل	44.23**±0.55	-7.43**±0.54	8.61**±1.00	-	-	-	1.47
LA	شاخص سطح برگ	3.96**±0.03	0.44**±0.04	-	-0.21**±0.07	-	-	7.07
PI	شاخص زنده‌مانی	7.74**±0.27	-1.00**±0.12	1.50**±0.39	1.61**±0.29	1.90*±0.45	-	0.72
SC	هدایت روزنه‌ای	22.89**±0.17	-0.70**±0.15	-1.70*±0.73	-	-	3.10**±0.73	1.24
FV/FM	حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII	2.39**±0.18	0.81**±0.07	1.89**±0.26	1.02**±0.20	-	-	4.76
RWC	محتوای نسبی آب برگ	51.88**±2.90	12.57**±1.12	24.09**±4.17	15.08**±3.21	-	-	2.16

*و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل، LA: شاخص سطح برگ، PI: شاخص زنده‌مانی، SC: هدایت روزنه‌ای، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII، RWC: محتوای نسبی آب برگ.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

m = Mean, [d] = Additive effects, [h] = Dominance effects, [i] = Additive × Additive effects, [j] = Additive × Dominance effects, [l] = Dominance × Dominance effects.

در مدل‌هایی که برای محتوای کلروفیلa ، محتوای کلروفیل b و کلروفیل کل پیشنهاد شدند هر دو اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار بودند اما در تمامی آن‌ها اثرات افزایشی بزرگ‌تر از اثرات غالبیت بودند؛ اما در خصوص شاخص زنده‌مانی اهمیت اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی شناخته شد که بیانگر این مطلب است که انتخاب چنین صفاتی را بهتر است تا نسل‌های پیشرفته‌تر به تعویق انداخت و همچنین تأکیدی بر این امر است که روش‌های مبتنی بر دورگ‌گیری برای اصلاح این صفت مؤثر می‌باشند.

جدول ۴. برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات مورد ارزیابی در تلاقی‌های مختلف گندم نان تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 4. Estimation of general and Narrow sense heritability of studied traits in different generations of wheat populations under normal and terminal water-deficit stress conditions

صفت Trait	پارسی × بک کراس زمستانه روشن Parsi × winter back cross Roshan		سیستان × بک کراس زمستانه روشن Sistan × winter back cross Roshan		پارسی × بک کراس زمستانه روشن Parsi × winter back cross Roshan		سیستان × بک کراس زمستانه روشن Sistan × winter back cross Roshan	
	وراثت‌پذیری عمومی h^2_b		وراثت‌پذیری عمومی h^2_b		وراثت‌پذیری خصوصی h^2_n		وراثت‌پذیری خصوصی h^2_n	
	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress	نرمال Normal	تنش Stress
Yield	0.84	0.69	0.90	0.93	0.42	0.45	0.45	0.12
Chla	0.60	0.76	0.90	0.96	0.18	0.43	0.31	0.78
Chlb	0.90	0.77	0.94	0.95	0.52	0.61	0.53	0.27
ChlT	0.89	0.70	0.94	0.95	0.45	0.68	0.63	0.41
LA	0.92	0.75	0.96	0.95	0.50	0.54	0.58	0.56
PI	0.78	0.72	0.87	0.79	0.38	0.27	0.31	0.04
SC	0.93	0.71	0.94	0.96	0.09	0.12	0.36	0.32
FV/FM	0.94	0.70	0.63	0.50	0.38	0.18	0.30	0.22
RWC	0.91	0.88	0.89	0.88	0.31	0.08	0.27	0.05

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل، LA: شاخص سطح برگ، PI: شاخص زنده‌مانی، SC: هدایت روزنه‌ای، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII ،RWC: محتوای نسبی آب برگ.

جدول ۵. تجزیه واریانس وزنی صفات موردمطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی سیستان × بک‌کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 5. Analysis of weighted variance of studied traits in different generations of wheat populations (Sistan × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

محیط ENV.	منابع تغییرات S.O.V.	درجه آزادی d.f.	میانگین مربعات (Mean Squares)									
			Yield	Chla	Chlb	ChlT	LA	PI	SC	LT	FV/FM	RWC
شرایط نرمال (Normal Condition)	بلوک (block)	1	17.27**	3.62*	0.06	0.01	1.56	6.36**	3.48**	0.07	4.90*	9.65
	نسل (generation)	5	16.40**	50.44**	26.55**	24.53**	25.04**	1.96	5.33**	81.28**	1.61	11.62
	خطا (error)	10	3.54	0.63	0.75	1.32	0.57	0.82	0.49	1.54	1.08	6.85
	ضریب تغییرات (CV %)		*14.55*	*3.01*	*1.74*	*1.43*	*1.74*	*16.91*	*1.35*	*3.83*	*148.05*	*3.51*
تنش کمبود آب آخر فصل (Terminal water-deficit stress condition)	بلوک (block)	1	2.28	0.4	1.41	30.94**	2.24	2.01	13.66	36.71	1.54	4.33
	نسل (generation)	5	6.88	2.58**	38.47**	47.10**	23.21*	7.36*	35.23	54.19	2.28	65.79**
	خطا (error)	10	2.76	0.13	4.59	3.18	6.68	0.87	22.03	28.79	0.77	0.19
	ضریب تغییرات (CV %)		*17.25*	*1.51*	*6.24*	*3.04*	*6.32*	*28.22*	*10.77*	*14.12*	*126.37*	*0.71*

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل،LA: شاخص سطح برگ. PI: شاخص زنده‌مانی، SC : هدایت روزنه‌ای، LT : دمای برگ، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII ،RWC: محتوای نسبی آب برگ.

جدول ۶. مقایسه میانگین وزنی نسل‌های مختلف ازنظر صفات موردمطالعه در تلاقی سیستان × بک کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 6. Mean of comarison of studied traits in different generations of wheat populations (Sistan × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

محیط ENV.	Generation	نسل	صفت (Trait) Yield (g/plant)	Chla (mg/g)	Chlb (mg/g)	ChlT (mg/g)	LA (Cm^2)
شرایط نرمال (Normal Condition)	P_1	والد مادری	13.14^{ab}±0.68	25.88^{b}±2.39	52.44^{c}±2.54	78.20^{b}±2.39	73.80^{b}±2.32
	P_2	والد پدری	13.12^{ab}±0.68	26.69^{b}±2.39	57.74^{b}±2.34	82.43^{ab}±3.61	74.90^{a}±0.57
	F_1	نسل اول	15.04^{a}±0.42	28.47^{a}±2.42	36.83^{a}±2.2	86.76^{a}±3.02	74.56^{a}±0.57
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	11.42^{bc}±0.86	21.66^{d}±0.69	56.67^{bc}±3.17	57.74^{b}±2.39	44.07^{a}±0.57
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	13.29^{ab}±1.07	23.87^{c}±2.5	74.37^{d}±3.8	72.14^{c}±2.5	84.56^{a}±0.57
	F_2	نسل دوم	9.76^{c}±2.54	23.69^{c}±2.45	44.21^{d}±3.81	69.56^{c}±2.56	44.52^{a}±0.55
	Mean	**میانگین**	**12.93**	**26.31**	**56.06**	**80.32**	**43.65**
تنش کمبود آب آخر فصل (Terminal water-deficit stress condition)	P_1	والد مادری	10.82^{a}±0.68	26.06^{a}±0.72	41.96 ^{a}± 0.87	68.18^{a}±0.18	53.51^{a}±0.77
	P_2	والد پدری	9.42^{ab}±0.60	21.98^{c}±0.78	28.81^{ab}±0.98	52.90^{b}±0.63	41.67^{a}±0.97
	F_1	نسل اول	9.68^{ab}±0.27	22.89^{c}±0.52	31.28^{ab}±0.78	65.85^{a}±1.52	45.91^{a}±0.92
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	9.17^{ab}±0.96	23.87^{ab}±1.1	31.98^{ab}±3.34	57.70^{b}±3.35	43.12^{a}±2.44
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	7.81^{b}±1.27	21.88^{c}±1.63	40.76^{a}±2.83	57.24^{b}±3.47	46.58^{a}±2.61
	F_2	نسل دوم	9.18^{ab}±0.76	22.22^{c}±1.59	19.43^{b}±2.80	46.42^{b}±3.46	45.76^{a}±2.73
	Mean	**میانگین**	**9.68**	**23.81**	**34.31**	**58.70**	**40.87**

Table 6. Continued

جدول ۶. ادامه

محیط ENV	Generation	نسل	صفت (Trait) PI	SC	LT	FV/FM (MPa)	RWC (%)
شرایط نرمال (Normal Condition)	P_1	والد مادری	5.23^{ab}±1.46	50.19^{b}±1.09	29.78^{b}±0.32	0.70^{ab}±0.01	78.21^{a}±0.57
	P_2	والد پدری	5.80^{ab}±1.4	50.09^{b}±1.09	30.11^{dc}±0.28	0.71^{ab}±0.02	76.55^{a}±0.91
	F_1	نسل اول	6.40^{a}±0.66	55.33^{a}±0.28	34.90^{a}±0.65	0.73^{a}±0.02	72.17^{a}±1.04
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	5.18^{ab}±1.85	55.87^{a}±0.28	33.56^{b}±1.09	0.69^{ab}±0.03	72.62^{a}±1.92
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	3.59^{b}±1.8	49.88^{b}±0.39	43.35^{ab}±1.85	0.66^{b}±0.02	72.79^{a}±2.00
	F_2	نسل دوم	5.59^{ab}±1.85	47.53^{b}±0.3	31.10^{c}±0.22	0.68^{ab}±0.02	68.52^{a}±2.34
	Mean	**میانگین**	**5.36**	**51.59**	**32.39**	**0.70**	**74.58**
تنش کمبود آب آخر فصل (Terminal water-deficit stress condition)	P_1	والد مادری	2.21^{c}±0.56	47.48^{a}±1.23	35.73^{a}±0.50	0.68^{a}.۰±.02	50.44^{e}±1.39
	P_2	والد پدری	2.43^{c}±0.52	40.45^{a}±1.33	33.76^{a}±0.56	0.64^{a}±0.01	60.12^{c}±2.92
	F_1	نسل اول	3.19^{bc}±0.44	46.64^{a}±1.06	38.80^{a}±0.39	0.69^{a}±0.01	70.31^{a}±1.12
	$BC_{1.1}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد مادری	5.62^{a}±0.70	39.54^{a}±3.47	39.20^{a}±0.37	0.72^{a}±0.02	57.36^{d}±1.7
	$BC_{1.2}$	تلاقی برگشتی نسل اول با والد پدری	4.23^{ab}±0.72	23.55^{a}±3.42	39.66^{a}±0.43	0.73^{a}±0.02	67.02^{b}±2.5
	F_2	نسل دوم	3.58^{bc}±0.54	28.01^{a}±3.11	37.76^{a}±0.39	0.65^{a}±0.02	57.01^{d}±1.9
	Mean	**میانگین**	**3.30**	**43.55**	**37.98**	**0.69**	**62.02**

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

میانگین هایی که دارای حداقل یک حرف مشترک در هر ستون هستند، طبق آزمون چند دامنه‌ای دانکن فاقد تفاوت معنی‌دار می‌باشند (P≤۰/۰۵).

Means in each column with similar letter are not significantly different (Duncan's multiple range test, P <0.05).

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل،LA: شاخص سطح برگ، PI: شاخص زنده‌مانی، SC: هدایت روزنه‌ای، LT: دمای برگ، FV/FM: حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستمII ،RWC: محتوای نسبی آب برگ.

جدول ۷. برآورد اجزای ژنتیکی صفات مورد ارزیابی در تلاقی سیستان × بک کراس زمستانه روشن تحت شرایط نرمال و تنش کمبود آب آخر فصل

Table 7. Estimation of the genetic components of studied traits in different generations of wheat populations (Sistan × winter back cross Roshan) under normal and terminal water-deficit stress conditions

Trait صفت	پارامتر ژنتیکی (Genetic Parameters) میانگین (m)	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اثر افزایشی ×افزایشی [i]	اثر افزایشی ×غالبیت [j]	اثر غالبیت ×غالبیت [l]	کای اسکوئر (χ^2)
(Normal Condition) شرایط نرمال							
Yield عملکرد دانه در بوته	4.73**±1.10	-0.14±0.35	6.81**±1.39	6.73**±1.19	-	-	4.90
Chla محتوای کلروفیل a	26.53**±0.19	-0.56**±0.19	-15.66**±1.37	-	3.94**±1.47	17.52**±1.41	2.24
Chlb محتوای کلروفیل b	23.87**±3.25	-2.50**±0.78	40.12**±3.77	30.62**±3.39	22.87**±5.41	-	0.01
ChlT محتوای کلروفیل کل	48.97**±3.24	-2.35**±0.67	37.71**±3.65	31.07**±3.36	17.05**±4.57	-	0.1
LA شاخص سطح برگ	47.12**±0.71	-5.05**±0.54	-	-4.26**±0.91	-	-	2.74
SC هدایت روزنه‌ای	26.62*±10.3	0.39+0.74	55.25*±24.95	23.58*±10.27	26.81*±15.12	-	3.10
(Terminal water-deficit stress) تنش کمبود آب آخرفصل							
Chla محتوای کلروفیل a	66.84**±0.35	5.72**±0.36	2.21**±0.46	-	-	-	1.17
Chlb محتوای کلروفیل b	-3.41**±10.39	9.68**±0.66	6.07**±25.64	6.81**±10.37	4.75**±6.79	-5.64**±15.71	0.00
ChlT محتوای کلروفیل کل	7.90**±3.03	13.41**±0.50	9.15**±4.34	11.81**±3.08	4.70**±3.59	-	8.80
LA شاخص سطح برگ	65.85**±0.70	-6.21**±0.55	-	-8.85**±0.92	-	-	0.35
PI شاخص زنده‌مانی	8.64**±0.27	-1.49**±0.27	4.99**±1.35	1.91**±1.54	-4.37**±1.32	-	6.99
RWC محتوای نسبی آب برگ	19.62**±2.35	-7.81**±0.63	9.10**±2.65	3.77**±2.47	6.26**±4.59	-	2.13

*و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

Yield: عملکرد دانه در بوته، Chla: محتوای کلروفیل a، Chlb: محتوای کلروفیل b، ChlT: محتوای کلروفیل کل،LA: شاخص سطح برگ، PI: شاخص زنده‌مانی، SC: هدایت روزنه‌ای، RWC: محتوای نسبی آب برگ.

* and **: Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

m = Mean, [d] = Additive effects, [h] = Dominance effects, [i] = Additive × Additive effects, [j] = Additive × Dominance effects, [l] = Dominance × Dominance effects.

در خصوص مساحت سطح برگ نیز همانند شرایط نرمال آبی مدل سه پارامتری کفایت داشت که نشان از اهمیت اثرات تثبیت‌پذیر در خصوص این صفت دارد. فرشادفر و همکاران (Farshadfar et al., 2012) نیز در مطالعه‌ی خود بر روی ژنوتیپ‌های کلزا بیان نمودند که محتوای کلروفیل برگ تحت‌تأثیر اثر غالبیت قرار می‌گیرد؛ اما در مورد شاخص سطح برگ اثر غالبیت معنی‌دار نیست و تنها اثرات افزایشی معنی‌دار است که نشان‌دهنده این امر است که امکان بهبود و بهره-گیری از فرایند انتخاب در نسل‌های اولیه وجود دارد.

نتایج حاصل از بررسی میزان وراثت‌پذیری صفات موردمطالعه، نشان داد که بیشترین میزان وراثت‌پذیری متعلق به محتوای کلروفیل a (۷۸٪) و شاخص سطح برگ (۵۶٪) و کمترین میزان متعلق به شاخص زنده‌مانی (۰/۰۴٪) و محتوای نسبی آب برگ (۰/۰۵٪) بود (جدول ۷) که این نتایج با گزارش‌های حاصل از مطالعات دیگر پژوهشگران مطابقت دارد. حسینی و همکاران (Hosseini et al., 2015) در گزارشی بیان نمودند که در بین صفات موردبررسی آن‌ها بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی مربوط به کلروفیل کل

(۷۸٪) و کمترین آن مربوط به محتوای نسبی آب برگ (۲۹٪) بود.

از نتایج به‌دست‌آمده از مقایسات میانگین چنین برمی‌آید که در خصوص هر دو تلاقی موردبررسی میزان عملکرد دانه در شرایط تنش کمبود آب دچار کاهش شده است. در جمعیت نخست حاصل از تلاقی (پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن) والد پارسی در مقایسه با والد روشن افت عملکرد بیشتری از خود در اثر تنش کمبود آب نشان داد، همچنین در تلاقی برگشتی با والد پارسی در شرایط تنش میزان عملکرد دانه دچار کاهش شد این در حالی است که در تلاقی برگشتی با والد روشن نه‌تنها کاهش مشاهده نشد بلکه یک افزایش جزئی نیز دیده شد. در جمعیت دوم حاصل از تلاقی (سیستان × بک‌کراس زمستانه روشن) نیز کاهش عملکرد والد سیستان نسبت به والد روشن بیشتر بود و همچنین در اینجا نیز در تلاقی برگشتی با والد سیستان کاهش عملکرد بیشتری نسبت به تلاقی برگشتی با والد روشن از خود نشان داد. در شرایط نرمال آبی کمترین میانگین عملکرد دانه مربوط به نسل F_2 و در شرایط تنش آخر فصل مربوط به تلاقی برگشتی با والد سیستان بود. درمجموع از نتایج چنین استنباط می‌شود که در نظر گرفتن والد بک‌کراس زمستانه روشن به‌عنوان والد مادری در تولید جمعیت‌های اصلاحی نتیجه‌بخش بوده است زیرا این والد علاوه بر داشتن عملکرد و ظرفیت تولید تعداد بذر مناسب در تلاقی‌ها در شرایط مختلف محیطی نیز عملکرد مناسب خود را حفظ نموده است و دچار کاهش زیادی در عملکرد خود تحت شرایط تنش کمبود آب نشده است.

در خصوص محتوای کلروفیل برگ می‌توان چنین بیان نمود که در شرایط تنش کمبود آب در هر دو جمعیت محتوای کلروفیل a، b و کل دچار کاهش شده است اما میزان این کاهش در نسل‌های حاصل از تلاقی پارسی × بک‌کراس زمستانه روشن کمتر از تلاقی دوم بود. در شرایط تنش کمبود آب در گندم نگهداری کلروفیل بسیار ضروری است و ژنوتیپ‌های مقاوم در این شرایط در مقایسه با ژنوتیپ‌های حساس به خشکی کاهش کمتری در مقدار کلروفیل دارند (Khazaie, 2003). والد بک‌کراس زمستانه روشن در هر دوی شرایط نرمال و تنش کمبود آب بیشترین میزان محتوای کلروفیل کل و شاخص سطح برگ را در بین والدین به خود اختصاص داده است.

بررسی روند حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و هدایت روزنه‌ای نیز نشان داد که با کاهش میزان آب در دسترس گیاه، نسبت Fv/Fm و میزان هدایت روزنه‌ای نیز کاهش یافت. کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II نتیجه خسارت به مراکز واکنشی فتوسیستم II است (Baker and Rosenqvist, 2004). بیشترین میزان کاهش در هدایت روزنه‌ای مربوط به والد پارسی بود که این امر به دلیل بسته شدن روزنه‌ها رخ می‌دهد و به‌عنوان اصلی‌ترین دلیل کاهش فتوسنتز در زمانی که گیاه تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد شناخته شده است. می‌توان چنین استنباط نمود که ژنوتیپ‌هایی که در شرایط تنش میزان تبخیر و تعرق خود را با بستن روزنه‌ها بیشتر کاهش می‌دهند مقاومت بیشتری در برابر خشکی از خود نشان می‌دهند. از آنجا که محتوای نسبی آب برگ، نمایی مناسب از میزان وضعیت آب برگ را در مقایسه با صفات دیگر از خود نشان می‌دهد (Sinclair and Ludlow, 1985)، لذا در این مطالعه صفت محتوای نسبی آب برگ موردبررسی قرار گرفت. نتایج مطالعه حاضر نشان داد که محتوای نسبی آب برگ والد بک‌کراس زمستانه روشن و سیستان در شرایط تنش کمبود آب دچار کاهش شده است به‌غیراز والد پارسی که دارای بیشترین محتوای آب نسبی برگ در شرایط تنش نیز است اما در شرایط نرمال والد روشن در هر دو تلاقی بیشترین محتوای نسبی آب برگ را به خود اختصاص داده است. کاهش محتوای نسبی آب برگ‌بر اثر تنش خشکی در مطالعات زیادی گزارش شده است. ژنوتیپ‌هایی که در شرایط تنش نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها متحمل‌تر هستند، محتوای آب برگ بیشتری نیز دارند (Sarbarzeh et al., 2010).

به‌طورکلی اطلاعات حاصل از مطالعه حاضر نشان داد که تمامی اثرات افزایشی، غالبیت و همچنین انواع اپیستازی‌ها در توارث صفات فیزیولوژیک درگیر هستند. به‌عنوان‌مثال برای صفت هدایت روزنه‌ای اپیستازی غالبیت × غالبیت معنی‌دار گردید که این نوع از اپیستازی باعث ایجاد تأخیر در فرآیند انتخاب می‌گردد. تأثیر انواع مختلف اپیستازی در توارث صفات در گندم در مطالعات بسیاری گزارش گردیده است (Shayan et al., 2017; Ferrari et al., 2018 Said, 2014). در خصوص بعضی صفات مانند شاخص سطح برگ اثرات افزایشی نقش بیشتری را ایفا می‌نمایند که دلیلی بر مؤثر بودن انتخاب در نسل‌های اولیه است (Heydari Roodballi et al., 2016)، اما در مورد بعضی صفات مانند عملکرد دانه اثر غالبیت بزرگ‌تر از اثر افزایشی بود Eshghi (et al., 2010; Shayan et al., 2017) که بیانگر این است

که انتخاب چنین صفاتی را بهتر است به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول نمود و در مقابل همچنین تنش خشکی باعث کاهش در میزان عملکرد دانه گردید که مقالات زیادی این مطلب را تأیید می‌نمایند (Saeidi and Abdoli, 2015; Nemati et al., 2018). از اطلاعات حاصل از مطالعه حاضر می‌توان در تدوین برنامه‌های اصلاحی بعدی و نحوه گزینش برای بهبود صفات فیزیولوژیک و به‌تبع آن صفت عملکرد دانه که تحت-تأثیر تعداد زیادی از فرآیندهای فیزیولوژیکی قرار می‌گیرد، بهره‌برداری نمود.

سپاسگزاری

نویسندگان از همکاری آقای دکتر رضا امیری دانش‌آموخته دکترای اصلاح نباتات دانشگاه رازی در خصوص در اختیار گذاشتن بذور نسل اول جهت تسریع در روند انجام این مطالعه قدردانی می‌نمایند.

منابع

Ahmadi, A., Ehsanzadeh, P., Jabbari, F., 2009. Introduction to Plant Physiology, Vol. 1. 3rd ed., University of Tehran Press Tehran, Iran. [In Persian].

Aghaei Sarbarzeh, M., Rajabi, R., Haghparast, R., Mohamadi, R., 2008. Evaluation and selection of bread wheat genotypes using physiological traits and drought tolerance indices. Seed and Plant. 24(3), 579-599. [In Persian with English summary].

Asadi, A. A., Valizadeh, M., Mohammadi, S. A., Khodarahmi, M. 2015. Genetic analysis of some physiological traits in wheat by generations mean analysis under normal and water deficit conditions. Biological Forum. 7, 722-733.

Baker, N. R., Rosenqvist, E., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Experimental Botany. 55, 1607–1621.

Burton, G. W. 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). Agronomy Journal. 43(9), 409-417.

Chaves, M., Martinelli, J., Wesp-Guterres, C., Graichen, F., Brammer, S., Scagliusi, S., 2013. The importance for food security of maintaining rust resistance in wheat. Food Security. 5(2), 157-176.

Dorrani-Nejad M., Mohammadi-Nejad G., Nakhoda B., 2016. QTL mapping of grain yield and yield components in pure lines derived from Roshan × Falat bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) under limited irrigation condition. Journal of Agricultural Biotechnology. 8, 33- 43. [In Persian with English summary].

Eshghi, R., Ojaghi, J., Rahimi, M., Salayeva, S., 2010. Genetic characteristics of grain yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.) under normal and drought conditions. Journal of Agriculture and Environmental Sciences. 9, 519-528.

Farshadfar, E. A., Karouni, M., Pourdad, S., Zareie, L., Jamshid Moghaddam, M., 2012. Genetic analysis of some physiological, phenological and morphological traits in rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes using diallel method. Iranian Journal of Field Crop Science. 42(3), 627-647. [In Persian with English summary].

Falk, S., Maxwell, D. P., Laudenbach, D. E., Huner, N. P. A., Baker, N. R., 1996. In advances in photosynthesis, V. 5, Photosynthesis and the environment, Kluwer Academic publishers, Dordrecht/Boston/London. pp. 367-385.

Flagella, Z., Pastore, D., Campanile, D., 1995. The quantum yield of photosynthetic electron transport evaluation by chlorophyll fluorescence as an indicator of drought tolerance in durum wheat. Journal of Agricultural Science, Cambridge. 3, 325- 329.

Ferrari, E. D., Ferreira, V. A., Grassi, E. M., Picca, A. M. T., Paccapelo, H. A., 2018. Genetic parameters estimation in quantitative traits of a cross of triticale (x Triticosecale W.). Open Agriculture. 3(1), 25-31.

Ghobadi, R., 2017. Interation of water and nitrogen on ecophysiological characteristics and yield gap of seedy corn. Ph. D. Dissertation, Razi University, Iran. [In Persian with English summary].

Gangopadhyay, S., Panwar, I. S., Singh, V. 2018. Estimates of genetic effects of yield and related traits through generation mean analysis in bread wheat. International Journal of Pure & Applied Bioscience. 6 (2), 1627-1631.

Haluver, A. R., Miranda, G. D., 1985. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State Press.Ames Iowa. 339p.

Hipkins, M. F., Baker, N. R., 1986. Photosynthesis energy transduction. Spectroscopy. IRL Press. Oxford, Washington. pp. 51–101.

Hosseini, B., Majidi, M. M., Mirlohi, A., 2015. Genetic analysis of some physiological traits in polycross populations of *Dactylis glomerata* under normal and drought conditions. Journal of Plant Process and Function. 4(11), 113-126. [In Persian with English summary].

Heydari Roodballi, M., Abdolshahi, R., Baghizadeh, A., Ghader Ghaderi. M., 2016. Genetic Analysis of Yield and Yield Related Traits in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) under Drought Stress Condition. Journal of Crop Breeding. 8 (18), 1-6. [In Persian with English Summary].

Khazaie, H. R., 2003. The effect of drought stress on yield and physiological characteristics of resistant and sensitive wheat cultivars and introducing the most suitable indices of drought resistance. Thesis in Agronomy. Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Iran. [In Persian with English summary].

Kearsey, M. J., Pooni, H. S., 1996. "The Genetic Analysis of Quantitative Traits," Plant Genetic Group School of Biological Science, The University of Birmingham, Chapman and Hall, London, pp. 381-395.

Sarbarzeh, M. A., Rostaee, M., Mohammadi, R., Haghparast, R., Rajabi, R., 2010. Determination of drought tolerant genotypes in bread wheat. Journal of Crop Production. 2 (1), 1-23.

Mahmud, I., Kramer, H. H. 1951. Segregation for yield, height and maturity following a soy beans cross. Agronomy Journal. 43,605-609.

Mather, K., Jinks, J. L., 1982. In: Biometrical Genetics, third ed. Chapman and Hall Ltd., ISBN-10, 0412228904.

Molaei, B., Moghaddam, M., Alavikia, S. S., Bandeh-Hagh, A., 2016. Generation Mean Analysis for Several Agronomic and Physiologic Traits in Bread Wheat under Normal and Water Deficit Stress Conditions. Plant Genetic Researches. 3(2), 1-10. [In Persian with English summary].

Nemati, M., Vahed, M. M., Norouzi, M., Toorchi, M., Mohammadi, S. A., 2018. Inheritance of agronomic traits in the generations from the cross between Arta and Arg wheat cultivars under water deficit stress. Journal of Biodiversity and Environmental Sciences. 13(6), 24-31.

Pastore, D., Flagella, Z., Rascio, A., 1989. Field studies on chlorophyll fluorescence as drought tolerance test in *Triticum durum* Desf. genotype, Journal of Genetics and Breeding. 1, 45-51.

Ritchie, S. W., Nguyen, H. T., Holaday, A. S., 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci. 30, 105-111.

Saeidi, M., Abdoli, M., 2015. Effect of drought stress during grain filling on yield and its components, gas exchange variables and some physiological traits of wheat cultivars. Journal of Agricultural Science and Technology. 17(4), 885-898.

Sinclair, T. R., Ludlow, M. M., 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. Australian Journal of Plant Physiology. 33, 213- 217.

Sattar, A., Chowdhry, M. A., Kashif, M., 2003. Estimation of heritability and genetic gain of some metric traits in six hybrid population of spring wheat. Asian Journal of Plant Sciences. 2, 495-497.

Shayan, S., Vahed, M. M., Norouzi, M., Mohammadi, S. A., Toorchi, M., Molaei, B. 2017. Inheritance of agronomical and physiological traits in the progeny of moghan3 and arg bread wheat varieties Cross. 4(2), 43-60. [In Persian with English summary].

Warner, J.N., 1952. A method for estimating heritability. Agronomy Journal. 44, 427-430.

Said, A. A., 2014. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. Annals of Agricultural Sciences. 59(2), 177-184.

Weber, C. R., Moorthy, H. R., 1952. Heritable and non-heritable relationship and variability of oil content and agronomic characters in the F_2 generation of soybean crosses. Agronomy Journal. 44, 202-209.

University of Birjand

تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses In Crop Sciences
Vol. 13, No. 4, pp. 1031-1044
Winter 2021
http://dx.doi.org/10.22077/escs.2020.2372.1614

Original article

Genetic analysis of physiological traits in bread wheat under normal and terminal water-deficit stress conditions

L. Akbari[1], S. Bahraminejad[2*], K. Cheghamirza[2]

1. Ph.D Student in Plant Breeding, Department of Production Engineering and Plant Genetics, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

2. Associate Professor in Department of Production Engineering and Plant Genetics, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

Received 5 April 2019; Accepted 19 May 2019

Abstract

Estimation of the physiological responses in bread wheat helps to identify the effective mechanisms to improve yield production in adverse environmental conditions such as water-deficit stress. In this study, the inheritance of physiological traits and grain yield in two populations, namely "Parsi" × "Winter B. C. of Roshan" and "Sistan" × "Winter B. C. of Roshan" were investigated under two normal conditions and terminal water-deficit stress using the Generation Mean Analysis (GMA). The results of this experiment showed that grain yield decreased in both of crosses due to water-deficit stress, so that the average of grain yield decreased in "Parsi" × "Winter B. C. of Roshan", from 12.66 g/plant to 10.03 g/plant, and in the second cross decreased from 12.93 g/plant to 9.68 g / plant. In normal condition of both crosses, the highest amount of narrow-sense heritability(h_n^2) belonged to chlorophyll b content (52% -53%), leaf area index (50-58%) and total chlorophyll content (45-63%), respectively. In water-deficit stress condition for the first population, the highest amount of narrow-sense heritability (h_n^2) belonged to the content of chlorophyll b (61%), leaf area (54%) and total chlorophyll content (68%), and in the second cross it belonged to content of chlorophyll a (78%) and leaf area (56%). The high amount of narrow-sense heritability for these traits illustrates that additive effects play a big role to control them. So, selection method could be effective method to improve the mentioned traits.

Keywords: Additive effect, Bread wheat, Grain yield, Heritability, Water-deficit stress

*Correspondent author: Sohbat Bahraminejad; E-Mail: bahraminejad@razi.ac.ir