University of Birjand

Environmental Stresses in Crop Sciences

Journal homepage: https://escs.birjand.ac.ir

19(2), 307-321 (2026)

https://doi.org/10.22077/escs.2026.8598.2327

Original article

Analysis of generation means in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and salinity stress conditions

Saeed Bagherikia[1*], Habiballah Soughi[2], Manouchehr Khodarahmi[3]

1. *Assistant Professor, Horticulture Crops Research Department, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Gorgan, Iran*
2. *Associate Professor, Horticulture Crops Research Department, Golestan Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, AREEO, Gorgan, Iran*
3. *Associate Professor, Seed and Plant Improvement Institute, AREEO, Karaj, Iran*

Received 22 November 2043; Revised 01 February 2024; Accepted 7 February 2024

Extended abstract

Introduction

The analysis of means and variances across generations is a crucial tool in genetic and breeding studies. It enables plant breeders to precisely evaluate genetic responses under diverse environmental conditions, including normal, saline, and drought stresses. Generation mean analysis allows the estimation of additive and dominance effects, as well as their interactions. This information is crucial for selecting optimal parents to achieve higher heterosis, thereby improving breeding efficiency. The objective of this study was to estimate genetic parameters controlling key agronomic traits using generation mean and variance analyses in populations derived from crosses between Morvarid and Sistan cultivars under normal and saline stress conditions during the reproductive stage.

Materials and methods

To investigate the genetic control of key agronomic traits in bread wheat, parents and their derived generations from the Morvarid × Sistan cross were evaluated. The experiment was conducted as a split-plot arrangement based on a randomized complete block design (RCBD) with three replications at the Gorgan Agricultural Research Station. Two irrigation regimes, including full irrigation and saline stress, were evaluated during the 2022–2023 growing season. Saline stress was imposed at full spike emergence (Zadoks code 73) and early milk development (Zadoks code 60). Measurements of each trait were taken from 10 plants in the parental and F_1 generations, 30 plants in the F_2 generation, and 15 plants in each backcross generation. After maturity, plant height, spike length, peduncle length, number of spikes per plant, number of spikelets per spike, number of grains per spike, thousand-kernel weight, and grain yield per plant were recorded. Statistical analyses were performed using appropriate methods and statistical software.

Results and discussion

Analysis of variance revealed that the effects of stress and the stress × generation interaction were significant for thousand-kernel weight and grain yield per plant. Therefore, genetic analyses for these traits were performed separately under normal and saline stress conditions. For the remaining traits, due to non-significant effects of stress and the stress × generation interaction, data from both conditions were pooled and analyzed jointly. Accordingly, the results are applicable to both environmental conditions. Significant differences among generations were observed for most of the studied traits. The chi-square test indicated that peduncle length, plant height, and yield were not significantly affected under saline stress conditions. In contrast, the chi-square test was significant for other traits, indicating

* Corresponding author: Saeed Bagherikia; E-Mail: s.bagherikia@areeo.ac.ir

© 2026, The Author(s). Published by University of Birjand. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0).

that the simple additive-dominance model is insufficient and suggesting that epistatic effects, genetic linkage, and maternal effects may influence these traits. Generation mean analysis indicated that non-additive genetic effects were more influential than additive effects in controlling most studied traits, including number of grains per spike, number of spikelets per spike, number of spikes per plant, thousand-kernel weight, and grain yield per plant, under both normal and saline stress conditions. Additionally, most traits were strongly influenced by epistatic effects and showed low narrow-sense heritability. Analysis of generation variances revealed that traits such as number of grains per spike, number of spikelets per spike, number of spikes per plant, and grain yield per plant were primarily influenced by overdominance. In contrast, for plant height and peduncle length, additive genetic effects were more significant than non-additive effects and no epistatic effects were detected. Furthermore, relatively high narrow-sense heritability was observed for plant height and peduncle length.

Conclusion

Based on our results under both conditions, genetic improvement can be achieved in plant height and peduncle length in the initial generations, but for other traits, including grain yield and its components, selection should be postponed to more advanced generations.

Keywords: Additive effect, Dominance effect, Epistasis, Heritability, Heterosis

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد نوزدهم، شماره دوم، تابستان ۱۴۰۵

https://doi.org/10.22077/escs.2026.8598.2327

مقاله پژوهشی

تجزیه میانگین نسل‌ها در گندم نان (*Triticum aestivum* L.) تحت شرایط نرمال و شوری

سعید باقری‌کیا[1*]، حبیب اله سوقی[2]، منوچهر خدارحمی[3]

۱. استادیار بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان
۲. دانشیار بخش تحقیقات زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی گلستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان
۳. دانشیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج

مشخصات مقاله

واژه‌های کلیدی:
اپیستازی
اثر افزایشی
اثر غالبیت
وراثت‌پذیری
هتروزیس

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۹/۲۷
تاریخ بازنگری: ۱۴۰۳/۱۰/۱۶
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۰/۲۳

تاریخ انتشار:
تابستان ۱۴۰۵
۱۹(۲): ۳۰۷-۳۲۱

چکیده

به‌منظور بررسی نحوه کنترل ژنتیکی صفات مهم زراعی گندم نان، والدین و نسل‌های ایجاد شده از تلاقی مروارید × سیستان، در قالب یک آزمایش اسپلیت پلات با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در ایستگاه تحقیقات کشاورزی گرگان تحت دو شرایط آبیاری کامل و تنش شوری در سال زراعی ۱۴۰۲-۱۴۰۱ مورد ارزیابی قرار گرفتند. تنش شوری در مراحل ظهور کامل سنبله و خمیری دانه اعمال شد. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر تنش و اثر متقابل تنش در نسل تنها برای صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته معنی‌دار است. مدل کنترل ژنتیکی برای این صفات تحت شرایط نرمال و تنش شوری متفاوت بود. اختلاف نسل‌ها از نظر اکثر صفات موردمطالعه از نظر آماری معنی‌دار بود. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که در کنترل بیشتر صفات موردمطالعه شامل تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد سنبله در بوته، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته (تحت هر دو شرایط نرمال و تنش)، اثرات ژنی غیرافزایشی نقش‌برجسته‌تری نسبت به اثرات افزایشی داشتند. علاوه بر این در اکثر صفات اثرات اپیستازی نقش داشتند و وراثت‌پذیری خصوصی پایینی برای این صفات مشاهده گردید. تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد که صفات تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و عملکرد دانه در بوته تحت کنترل عمل فوق غالبیت ژن‌ها هستند؛ بنابراین گزینش برای صفات مذکور بایستی در نسل‌های پیشرفته و پس از رسیدن به خلوص نسبی انجام شود. برای صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل نقش اثر افزایشی بیشتر از اثر غیرافزایشی بود و اثرات اپیستازی نقشی ایفا نکردند. همچنین وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالایی در این دو صفت مشاهده شد که امکان بهبود ژنتیکی صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل را در نسل‌های مقدماتی فراهم می‌آورد.

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) به‌عنوان یکی از قدیمی‌ترین و مهم‌ترین محصولات زراعی جهان، نقش حیاتی در تغذیه انسان و امنیت غذایی جهانی ایفا می‌کند. گندم منبع اصلی کربوهیدرات‌ها و پروتئین برای میلیاردها نفر در سراسر جهان است. این گیاه به طور گسترده در تهیه انواع محصولات غذایی از جمله نان، ماکارونی، بیسکویت و کیک استفاده می‌شود (Igrejas and Branlard, 2020). گندم نه‌تنها از نظر تغذیه‌ای اهمیت دارد، بلکه از لحاظ اقتصادی نیز نقش کلیدی در تأمین درآمد کشاورزان و اقتصادهای ملی کشورها ایفا می‌کند. گندم به‌عنوان یک محصول استراتژیک، در تجارت جهانی مواد غذایی جایگاه ویژه‌ای دارد و قیمت آن به‌طور مستقیم بر اقتصاد بسیاری از کشورها، به‌ویژه کشورهای صادرکننده و واردکننده گندم، تأثیر می‌گذارد (Erenstein et al., 2022).

گسترش شوری در اراضی کشاورزی، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک که منابع آب محدود است، تهدیدی جدی برای پایداری کشاورزی و امنیت غذایی به شمار می‌رود. شوری آب و خاک نه تنها باعث کاهش تولید گندم به‌عنوان

* نگارنده پاسخگو: سعید باقری‌کیا. پست الکترونیک: s.bagherikia@areeo.ac.ir

یکی از محصولات اساسی می‌شود، بلکه می‌تواند معیشت کشاورزان را نیز به خطر اندازد و به فقر و ناپایداری اجتماعی و اقتصادی دامن بزند (Hussain et al., 2019). شوری تأثیر مستقیمی بر کاهش عملکرد محصول دارد. کاهش رشد گیاه، اختلالات تغذیه‌ای و آسیب‌های سلولی همگی به کاهش تولید دانه و کاهش وزن هزار دانه منجر می‌شوند (Sabagh et al., 2021).

با توجه به اهمیت گندم در تأمین غذای جهانی، به‌نژادی و بهبود ژنتیکی گندم برای افزایش عملکرد و مقاومت به شرایط تنش‌زا از جمله خشکی و شوری، امری ضروری است. تحقیقات به‌نژادی گندم می‌تواند به توسعه ارقام مقاوم‌تر و پربازده‌تر کمک کند. این تلاش‌ها نه تنها به افزایش تولید گندم کمک می‌کنند، بلکه می‌توانند پایداری تولید گندم را در شرایط سخت محیطی نیز تضمین کنند (Mourad et al., 2019). بررسی نحوه توارث صفات در شرایط محیطی متفاوت بیانگر این است که با تغییر شرایط محیطی، نحوه عمل ژن‌ها، برآورد پارامترهای ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات ممکن است تغییر نماید که این موضوع به وجود اثر متقابل بین ژنوتیپ و محیط نسبت داده شده است (Sharma et al., 2004). تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها از ابزارهای کلیدی در مطالعات ژنتیکی و به‌نژادی است که به به‌نژادگران اجازه می‌دهد تا واکنش‌های ژنتیکی گیاهان را در شرایط مختلف، از جمله شرایط نرمال، شوری و خشکی به‌طور دقیق تحلیل و بررسی کنند. با تجزیه میانگین نسل‌ها برآوردهایی از اثرات اصلی افزایشی و غالبیت و همچنین اثرات متقابل بین آن‌ها فراهم می‌شود و به گزینش والدین مطلوب جهت استفاده در تلاقی‌هایی با هتروزیس بیشتر کمک می‌کند (Kearsey and Pooni, 1996).

علی و همکاران (Ali et al., 2014) با تلاقی دو رقم حساس و مقاوم به شوری ماهیت عمل ژن در وراثت عملکرد دانه و اجزای آن را مورد بررسی قرار دادند و نشان دادند که اثر افزایشی، اثرهای اپیستازی افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت نیز در توجیه عملکرد دانه تحت تنش شوری ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر نقش داشتند. امیری و همکاران (Amiri et al., 2021a) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در تلاقی گندم ارقام مرودشت و MV17 تحت شرایط بدون تنش و تنش خشکی انتهای فصل پارامترهای ژنتیکی را برآورد کردند و نشان دادند که علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات اپیستازی نیز در وراثت صفات مهم زراعی تأثیرگذار بوده است به‌طوری‌که مدل کنترل ژنتیکی برای اکثر صفات در هر دو شرایط، از نظر وجود یا عدم وجود اثرات متقابل غیرآللی، به‌طور نسبی مشابه بوده است. در مطالعه دیگری طاهری و همکاران (Taheri et al., 2022) با تجزیه میانگین نسل‌ها در تلاقی گندم دوروم (شتر دندان × دنا) تحت شرایط نرمال و خشکی انتهای فصل نشان دادند که برای اکثر صفات، مدل افزایشی-غالبیت مدل مناسبی نبوده و اثرات اپیستاتیک ممکن است در کنترل آن‌ها نقش داشته باشند. علاوه بر این، اثرات ژنی غیرافزایشی در کنترل بیشتر صفات نقش برجسته‌تری داشتند.

اطلاعات از ساختار ژنتیکی جمعیت و والدین و نحوه عمل ژن‌های در شرایط معمول آبیاری و تنش‌های محیطی می‌تواند باعث افزایش ضریب موفقیت در برنامه‌های اصلاحی تحت شرایط تنش شود (Badieh et al., 2012; Kamara et al., 2020). هدف این پژوهش بررسی و تحلیل پارامترهای ژنتیکی مؤثر بر کنترل صفات مهم زراعی با استفاده از تجزیه میانگین و واریانس نسل‌های حاصل از تلاقی ارقام گندم نان مروارید و سیستان تحت شرایط نرمال و تنش شوری در مرحله زایشی بود.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در طی سه سال زراعی ۱۴۰۲-۱۳۹۹ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی گرگان در پنج کیلومتری شمال گرگان با عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۵۴ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۴ درجه و ۲۵ دقیقه شرقی اجرا شد. در این ایستگاه تحقیقاتی با توجه به آمار بلندمدت ایستگاه هواشناسی، میانگین سالانه درجه حرارت هوا، درصد رطوبت نسبی و مجموع میزان بارندگی به‌ترتیب ۱۸/۱ درجه سلسیوس، ۷۲/۴ درصد و ۴۸۴/۷ میلی‌متر می‌باشد.

در سال اول (۱۴۰۰-۱۳۹۹)، بذور نسل اول (F1) حاصل از تلاقی رقم مروارید (به‌عنوان پایه مادری) و رقم سیستان (به‌عنوان پایه پدری) بدست آمد. مروارید یک رقم گندم حساس به شوری و سیستان متحمل به تنش شوری است. در سال دوم آزمایش (۱۴۰۰-۱۴۰۱) بذور F1 حاصل تلاقی در کنار والدها کشت شدند و پیش از رسیدن به مرحله گرده‌افشانی به‌عنوان والدی مادری با والدین موردنظر به‌عنوان پایه پدری تلاقی داده شدند و بدین ترتیب نسل‌های BC1.1 و BC1.2 تولید شدند. همچنین در همین سال از خودگشنی نسل F1، نسل F2 نیز بدست آمد. در سال سوم آزمایش

(۱۴۰۲-۱۴۰۱)، شش نسل شامل دو والد، BC1.1 و BC1.2 و F2 در قالب یک آزمایش اسپلیت پلات با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط نرمال و تنش شوری مورد ارزیابی قرار گرفتند. بذور والدین و F1 هر کدام روی دو خط، تلاقی‌های برگشتی در سه خط و نسل F2 روی ۱۰ خط کاشته شدند. ژنوتیپ‌ها در داخل هر تکرار بر روی پشته‌های ۲ متری با فواصل ۶۰ سانتی-متر و بوته‌ها بر روی خطوط به فواصل پنج سانتی‌متر کاشته شدند.

جهت اعمال تنش شوری آب شور از زهکش‌های ایستگاه تحقیقات شوری استان گلستان در تانکرهای مخصوص ذخیره شد. باتوجه‌به غلظت بالای شوری، آب جمع‌آوری‌شده با آب شیرین رقیق و شوری آن روی ۱۰ دسی‌زیمنس بر متر تنظیم شد و برای اعمال تنش شوری در مراحل ظهور کامل سنبله (زادوکس ۶۰) و اوایل مرحله شیری دانه (زادوکس ۷۳) استفاده گردید.

اندازه‌گیری صفات برای والدین و نسل F1 روی ۱۰ بوته، برای نسل F2 روی ۳۰ بوته و نسل‌های حاصل از بک‌کراس روی ۱۵ بوته اندازه‌گیری شد. پس از رسیدگی، ارتفاع بوته، طول سنبله، طول پدانکل، تعداد سنبله در بوته، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد (در واحد بوته) در تمام بوته‌ها اندازه‌گیری شد.

به دلیل تفاوت در تعداد نمونه‌های مورد بررسی و واریانس نسل‌های مختلف با یکدیگر، ارزیابی صفات با استفاده از تجزیه واریانس وزنی بر اساس آزمایش اسپلیت پلات انجام پذیرفت. سپس مقایسه میانگین نسل‌های مختلف 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. پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی محاسبه شدند. در این روش، رابطه بین میانگین هر نسل و پارامترهای ژنتیکی به‌صورت رابطه ۱ برقرار است.

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

دراین‌رابطه، Y میانگین یک نسل، m میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، d مجموع اثرات افزایشی، h مجموع اثرات غالبیت، i مجموع اثرات متقابل افزایشی × افزایشی، j مجموع اثرات متقابل افزایشی × غالبیت و l مجموع اثرات متقابل غالبیت × غالبیت را نشان می‌دهد. همچنین α، β، α^2، β^2 و 2αβ هر یک ضرایب پارامترهای ژنتیکی مدل هستند.

برای ارزیابی کفایت مدل از آزمون کای اسکوئر (مربع کای) استفاده گردید. هر صفت در تمامی نسل‌ها با برازش مدل‌های ۳، ۴، ۵ و ۶ پارامتری مورد بررسی قرار گرفت تا مدل مناسب برای هر صفت در هر تلاقی تعیین شود. اجزای تنوع نیز بر اساس روابط زیر محاسبه شدند.

$$E_w = (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} - 2\sigma^2_{F1})/4 \qquad [۲]$$

$$D = 4\sigma^2_{F2} - 2(\sigma^2_{BC1.1}+ \sigma^2_{BC1.2}) \qquad [۳]$$

$$H = 4(\sigma^2_{BC1.1} + \sigma^2_{BC1.2} - \sigma^2_{F2} - E_w) \qquad [۴]$$

$$F = (\sigma^2_{BC1.2} - \sigma^2_{BC1.1}) \qquad [۵]$$

در این روابط، Ew واریانس محیطی، D واریانس افزایشی، H واریانس غالبیت و F بخش ناشی از همبستگی آثار افزایشی و غالبیت در تمام مکان‌های ژنی را نشان می‌دهد. همچنین σ^2_{P1}، σ^2_{P2}، σ^2_{F1}، σ^2_{F2}، $\sigma^2_{BC1.1}$ و $\sigma^2_{BC1.2}$ به ترتیب واریانس والد اول، والد دوم، نسل F1، نسل F2، بک‌کراس یک و بک‌کراس دو هستند. درجه غالبیت نیز بر اساس رابطه $\sqrt{\frac{H}{D}}$ و میزان انحراف از غالبیت در مکان‌های ژنی مختلف با استفاده از رابطه $\frac{F}{\sqrt{\frac{H}{D}}}$ برآورد شد.

وراثت‌پذیری عمومی بر اساس شش روش مختلف با استفاده از روش متر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) محاسبه و میانگین آن‌ها به‌عنوان وراثت‌پذیری عمومی در نظر گرفته شد.

$$h^2_{BS1} = (\sigma^2_{F2}- (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2})/2) / \sigma^2_{F2} \qquad [۶]$$

$$h^2_{BS2} = (\sigma^2_{F2} - \sqrt{(\sigma^2_{P1} \times \sigma^2_{P2})}) / \sigma^2_{F2} \qquad [۷]$$

$$h^2_{BS3} = (\sigma^2_{F2} - \sigma^2_{F1}) / \sigma^2_{F2} \qquad [۸]$$

$$h^2_{BS4} = (\sigma^2_{F2} - \sqrt[3]{(\sigma^2_{P1} \times \sigma^2_{P2} \times \sigma^2_{F1})}) / \sigma^2_{F2} \qquad [۹]$$

$$h^2_{BS5} = (\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + \sigma^2_{F1})/3) / \sigma^2_{F2} \qquad [۱۰]$$

$$h^2_{BS6} = (\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2\sigma^2_{F1})/4) / \sigma^2_{F2} \qquad [۱۱]$$

برای محاسبه وراثت‌پذیری خصوصی نیز از رابطه ۱۲ استفاده شد (Warner, 1952).

$$h^2_{NS}=(2\ \sigma^2_{F2}-(\sigma^2_{BC1.1}+ \sigma^2_{BC1.2}))/ \sigma^2_{F2} \qquad [۱۲]$$

هتروزیس نسبت به میانگین والدین (HMP) و هتروزیس نسبت به والد برتر ($H\bar{P}i$) بر اساس روابط شماره ۱۳ و ۱۴ تعیین شد.

$$H_{MP}\ (\%) = \frac{\bar{F_1}-\overline{MP}}{\overline{MP}} \times 100 \qquad [۱۳]$$

$$H_{\bar{P}i}(\%) = \frac{\bar{F_1}-\bar{P_i}}{\bar{P_i}} \times 100 \qquad [۱۴]$$

برای انجام تجزیه واریانس، مقایسه میانگین نسل‌ها و برآورد اثرات ژنتیکی از نرم‌افزار SAS9.4 و برای محاسبه وراثت‌پذیری، و هتروزیس از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که اثر تنش شوری بر صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته معنی‌دار بود. سایر صفات شامل طول پدانکل، طول سنبله، ارتفاع بوته، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در بوته تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفتند که می‌تواند به این علت باشد که زمان اعمال تنش از مرحله ظهور کامل سنبله بوده است و وضعیت این صفات تا قبل از اعمال تنش تا حد زیادی تعیین شده است (Molaei et al., 2016; Amiri et al., 2021a). اختلاف نسل‌ها از نظر همه صفات مورد مطالعه به جز طول سنبله از نظر آماری معنی‌دار بود (جدول ۱) که امکان آنالیزهای ژنتیکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها را برای آن‌ها فراهم کرد. اثر متقابل تنش در نسل تنها در صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته معنی‌دار بود (جدول ۱). با توجه به معنی‌دار بودن اثر تنش و اثر متقابل تنش در نسل در صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته، آنالیزهای ژنتیکی برای این صفات به‌صورت جداگانه در دو شرایط نرمال و تنش شوری انجام گرفت. در سایر صفات با توجه به عدم معنی‌دار بودن اثر تنش و اثر متقابل تنش در نسل، داده‌ها دو شرایط با هم تجمیع شده و مورد آنالیز قرار گرفتند. بنابراین نتایج بدست آمده قابل تعمیم به هر دو شرایط محیطی هستند.

جدول ۱. تجزیه واریانس صفات موردمطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی مروارید × سیستان تحت شرایط نرمال و تنش شوری

Table 1. Analysis of variance of studied traits in different generations of Morvarid × Sistan under normal and salinity stress conditions

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	طول پدانکل PDL	طول سنبله SPL	ارتفاع بوته PLH	تعداد دانه در سنبله NGS
Block	بلوک	2	3.10	2.70	75.06	95.24
Stress (S)	تنش	1	0.46^{ns}	0.50^{ns}	71.40^{ns}	403.19^{ns}
Error 1	خطا ۱	2	6.58	3.18	41.93	140.77
Generation (G)	نسل	5	56.35**	6.57^{ns}	250.32**	139.89*
G×S	تنش×نسل	5	10.85^{ns}	2.08^{ns}	36.71^{ns}	39.05^{ns}
Error 2	خطا ۲	20	5.82	2.44	19.53	49.06
CV %	ضریب تغییرات		*6.09*	*12.72*	*4.27*	*11.65*

Table 1. Continued **جدول ۱. ادامه**

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی df	تعداد سنبلچه در سنبله NSS	وزن هزار دانه TKW	تعداد سنبله در بوته NSP	عملکرد دانه در بوته GYP
Block	بلوک	2	0.05	14.73	1.30	25.55
Stress (S)	تنش	1	0.83^{ns}	46.93**	0.30^{ns}	317.55*
Error 1	خطا ۱	2	1.11	0.74	1.24	11.92
Generation (G)	نسل	5	2.36*	75.74**	12.67**	174.43**
G×S	تنش×نسل	5	0.67^{ns}	75.58**	2.24^{ns}	49.20**
Error 2	خطا ۲	20	0.58	0.37	2.22	10.06
CV %	ضریب تغییرات		*3.64*	*11.80*	*21.24*	*24.41*

*، ** و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌داری است.

*,** and ns: Significant at 5% and 1% probability level and no significant, respectively. PDL (Peduncle length), SPL (Spike length), PLH (Plant height), NGS (Number of grains per spike), NSS (Number of spikelets per spike), TKW (Thousand-kernel weight), NSP (Number of spikes per plant), GYP (Grain yield per plant)

نتایج مقایسه میانگین نسل‌ها (جدول ۲) نشان داد که والد مروارید (P1) از نظر ارتفاع بوته، طول پدانکل، تعداد دانه در سنبله و همچنین وزن هزار دانه و عملکرد دانه (در هر دو شرایط محیطی) برتر از والد سیستان (P2) بود. نسل BC1.1 از نظر صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی به سمت والد P1 متمایل بود. نسل BC1.2 از نظر صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در هر دو شرایط محیطی به سمت والد P2 و از نظر صفت تعداد دانه در سنبله به سمت والد P1 متمایل بود. ارتفاع بوته، وزن هزار دانه و عملکرد دانه (در هر دو شرایط محیطی) در نسل F1 به‌طور معنی‌داری بیشتر از والدین بود (جدول ۲) که بیانگر وجود هتروزیس در این صفات است. افزایش معنی‌دار تعداد سنبله در بوته و عملکرد دانه (در شرایط تنش شوری) در نسل F2 نسبت به نسل F1 ممکن است به‌علت نقش افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات باشد. این حالت در برخی مطالعات مرتبط با تجزیه میانگین‌های نسل‌ها در گندم گزارش شده است (Ali et al., 2014; Taheri et al., 2022). در صفات طول پدانکل، ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن هزار دانه در شرایط تنش در نسل F2 نسبت به نسل F1 به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲). این نتایج نشان‌دهنده آثار سوء ناشی از پسروی ناشی از خویش‌آمیزی در این صفات است (Shirkavand et al., 2012). خودگشنی افراد ممکن است منجر به افزایش هموزیگوسیتی شود و در نتیجه باعث ظهور اثرات نامطلوب ژن‌های مغلوبی گردد که قبلاً توسط آلل‌های غالب والد پوشانده شده بودند (Amiri et al., 2021a).

جدول ۲. مقایسه میانگین نسل‌های مختلف گندم نان حاصل از تلاقی مروارید × سیستان در صفات موردمطالعه تحت شرایط نرمال و تنش شوری

Table 2. Mean of comparison of studied traits in different bread wheat generations obtained from Morvarid × Sistan under normal and salinity stress conditions

Traits	صفات	P1	P2	F1	F2	BC1.1	BC1.2	$LSD_{0.05}$
PDL	**طول پدانکل**	45.25	40.11	46.42	43.89	44.93	42.99	2.33
SPL	**طول سنبله**	13.24	14.49	14.63	13.44	14.18	14.19	1.42
PLH	**ارتفاع بوته**	99.3	91.56	107.96	103.59	106.34	97.01	4.03
NGS	**تعداد دانه در سنبله**	61.80	54.33	65.60	58.47	58.57	61.98	4.16
NSS	**تعداد سنبلچه در سنبله**	21.77	21.17	21.50	20.03	20.79	20.64	1.03
NSP	**تعداد سنبله در بوته**	6.02	6.23	6.06	9.83	6.75	7.16	0.59
TKW (Normal)	**وزن هزار دانه (نرمال)**	44.63	40.87	53.00	47.49	48.82	42.51	1.61
TKW (Stress)	**وزن هزار دانه (تنش)**	42.38	36.03	45.55	46.51	44.34	40.76	1.60
GYP (Normal)	**عملکرد دانه در بوته (نرمال)**	20.20	10.71	23.39	22.09	26.43	12.22	1.30
GYP (Stress)	**عملکرد دانه در بوته (تنش)**	15.82	9.13	18.54	21.28	20.64	12.09	0.63

PDL (Peduncle length), SPL (Spike length), PLH (Plant height), NGS (Number of grains per spike), NSS (Number of spikelets per spike), TKW (Thousand-kernel weight), NSP (Number of spike per plant), GYP (Grain yield per plant)

تحلیل‌های ژنتیکی

آزمون کفایت مدل افزایشی-غالبیت و تجزیه ژنتیکی برای همه صفات به‌جز صفت طول سنبله که تفاوت بین نسل‌ها در آن معنی‌دار نبود، انجام گرفت. پارامترهای ژنتیکی برای صفات گیاهی در نسل‌های مختلف تلاقی مروارید × سیستان تحت شرایط نرمال و تنش شوری با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در جدول ۳ ارائه شده است. براین‌اساس برای همه صفات مورد بررسی اثر میانگین (m) در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود که نشان‌دهنده وجود ژن‌های مشترک بین دو والد و وراثت کمّی این صفات است (Taheri et al., 2022). آزمون کای اسکور در صفات طول پدانکل، ارتفاع بوته و عملکرد در شرایط تنش معنی‌دار نبود درحالی‌که در سایر صفات، این آزمون معنی‌دار بود (جدول ۳) که نشان‌دهنده عدم کفایت مدل ساده افزایشی-غالبیت و احتمال وجود اثرات اپیستازی، پیوستگی ژنی، و اثرات مادری در این صفات است (Molaei et al., 2016). در ادامه نتایج پارامترهای ژنتیکی با استفاده از تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها ارائه شده و صفات به‌صورت جداگانه مورد بحث قرار می‌گیرند.

ارتفاع بوته

در این صفت مدل ساده افزایشی-غالبیت کفایت داشت (جدول ۳). کفایت مدل افزایشی-غالبیت (مدل سه پارامتری) در مطالعه امیری و همکاران (Amiri et al., 2021) نیز با تلاقی ارقام مرودشت × رسول گزارش شده است. اثر غالبیت منفی و کمتر از اثر افزایشی بود که مقدار آن مثبت بود (جدول ۳). علامت منفی اثر غالبیت نشان‌دهنده تأثیر کاهشی ژن‌های غالب بر این صفت است. بنابراین، اثرات افزایشی در جهت افزایش و اثرات غالبیت در جهت کاهش ارتفاع بوته عمل کرده‌اند و اثرات افزایشی تأثیر بیشتری داشتند. نقش مهم اثرات افزایشی نسبت به اثر غالبیت در وراثت ارتفاع بوته گندم تحت شرایط تنش‌های غیرزیستی در سایر مطالعات ژنتیکی مرتبط با گندم گزارش شده است (Ijaz et al., 2013; Bagherikia et al., 2023).

میانگین وراثت‌پذیری عمومی ارتفاع بوته ۷۱ درصد و وراثت‌پذیری خصوصی ۶۵ درصد بود (جدول ۴). تفاوت کم وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات ارتفاع بوته نشان‌دهنده این است که واریانس افزایشی بخش بزرگی از واریانس ژنتیکی را تشکیل می‌دهد (Amiri et al., 2021b) بر اساس این نتایج می‌توان گفت گزینش بر اساس ارتفاع بوته در این جمعیت می‌تواند بازده ژنتیکی مطلوبی را به‌همراه داشته باشد، زیرا فنوتیپ به‌طور قابل توجهی بیانگر ژنوتیپ است. برآورد اجزای واریانس نشان داد که در صفت ارتفاع بوته مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بود که باعث شده است درجه غالبیت کمتر از یک باشد (جدول ۵). همچنین، علامت مثبت F نشان داد که ژن‌های مسئول ارتفاع بوته ممکن است در جهت افزایش این صفت نقش داشته باشند. هتروزیس نسبت به میانگین والدین در سطح احتمال یک درصد و نسبت به والد برتر در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۵).

طول پدانکل

نتایج حاصل از آزمون کای اسکور حاکی از کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای بررسی نحوه وراثت این صفت تحت هر دو شرایط نرمال و تنش شوری بود (جدول ۳). برآورد پارامترهای ژنتیکی با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که اثر افزایشی و غالبیت هر دو معنی‌داری دار بودند و اما اثر افزایشی بزرگتر از اثر غالبیت بود (جدول ۳). نقش برجسته‌تر اثرات افزایشی نسبت به اثرات غالبیت در کنترل صفت طول پدانکل توسط سایر محققان هم گزارش شده است (Abdi et al., 2016; Taheri et al., 2022). هرچند در برخی مطالعات هم نقش برجسته‌تر اثرات غالبیت برای صفت طول پدانکل گزارش شده است (Molaei et al., 2016; Kamalizadeh et al., 2013). در صفت طول پدانکل میزان وراثت‌پذیری عمومی (۷۱ درصد) و خصوصی (۵۴ درصد) که بالاترین مقادیر وراثت‌پذیری پس از صفت ارتفاع بوته بودند (جدول ۴). اختلاف نسبتا کم بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در این تلاقی نشان‌دهنده وجود واریانس افزایشی برای این صفت است. میزان هر دو نوع هتروزیس برای صفت طول پدانکل مثبت بود اما تنها هتروزیس نسبت به میانگین والدین در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۴). نتایج برآورد اجزای واریانس نشان داد مقدار واریانس ژنتیکی افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بود. علامت مثبت F برای صفت طول پدانکل نشان‌دهنده برتری ژن‌های مسئول در جهت افزایش این صفات است. مقدار درجه غالبیت در صفت طول پدانکل کمتر از یک بود (جدول ۵) که نشان‌دهنده اهمیت بیشتر واریانس افزایشی در این صفت است. مقدار بیشتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت برای صفت طول پدانکل در سایر تحقیقات مرتبط با تجزیه ژنتیکی گندم نیز مشاهده شده است (Taheri et al., 2022; Bagherikia et al., 2023).

تعداد دانه در سنبله

تحت شرایط نرمال و تنش شوری، مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت بهترین برازش برای صفت تعداد دانه در سنبله بود (جدول ۳). به‌طور کلی، با توجه به بزرگتر بودن اثر غالبیت و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت نسبت به اثر ساده افزایشی، پیشنهاد می‌شود گزینش برای این صفت در نسل‌های پیشرفته جمعیت‌های اصلاحی انجام شود. در سایر مطالعات مرتبط با تجزیه میانگین نسل‌های گندم گزارش شده است که در شرایط تنش‌های شوری و خشکی علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی نیز در وراثت تعداد دانه در سنبله نقش داشته است (Ali et al., 2014; Amiri et al., 2021b). وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت به‌ترتیب ۳۷ درصد و ۴ درصد بود (جدول ۴). اختلاف زیاد بین این دو ناشی از نقش بیشتر اثرات غیرافزایشی در کنترل این صفت است. همچنین هتروزیس

نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر از نظر آماری معنی‌دار بود (جدول ۴). برآورد اجزای واریانس نشان داد که نقش واریانس غالبیت نسبت به واریانس افزایشی بیشتر بود. به‌طوری که بیشترین درجه غالبیت در بین صفات مربوط به تعداد دانه در سنبله بود (۳/۸۸) که نشان از این است که عمل ژن از نوع فوق غالبیت است. مقدار F منفی بود که نشان‌دهنده برتری ژن‌های مسئول در جهت کاهش این صفات است، زیرا ژن‌های غالب در والدی است که میانگین کمتری برای این صفت دارد (جدول ۵). بررسی‌های انجام شده بر روی وراثت عملکرد و اجزای آن در گندم نان نشان می‌دهد که گزینش برای تعداد دانه در سنبله به‌دلیل وجود اثرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته مؤثر خواهد بود (Erkul et al., 2010).

جدول ۳. پارامترهای ژنتیکی (± خطای استاندارد) برای صفات موردمطالعه در نسل‌های مختلف تلاقی مروارید × سیستان تحت شرایط نرمال و تنش شوری با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 3. Genetic parameters (±SE) for the studied traits in different generations of Morvarid × Sistan under normal and salinity stress conditions using generation mean analysis

Traits صفات	m	d	h	i	j	l	χ^2
طول پدانکل PDL	42.40** ± 0.28	2.57** ± 0.29	1.94* ± 0.93	-	-	-	1.98ns
ارتفاع بوته PLH	103.08** ± 3.60	3.87** ± 1.15	-2.87* ±0.97	-	-	-	2.28ns
تعداد دانه در سنبله NGS	50.85** ± 0.92	3.74* ±1.88	15.75** ± 3.04	7.22** ±2.35	-14.29** ± 4.39	-	7.75*
تعداد سنبلچه در سنبله NSS	18.73** ±0.11	0.30± 0.17	2.43** ±0.37	2.74** ±0.58	-	--	6.65*
تعداد سنبله در بوته NSP	17.63** ±0.23	-0.11 ±0.08	-19.62** ±0.63	-11.5** ±0.72	-0.61 ±0.41	8.05** ±0.1.26	12.14**
وزن هزار دانه (نرمال) TKW (Normal)	50.05** ±0.31	1.88* ±0.92	-13.19** ±2.64	-7.30** ±2.78	8.86** ±3.04	-	13.22**
وزن هزار دانه (تنش) TKW (Stress)	55.045 ±0.75	3.18** ±1.02	-24.65** ±3.91	-15.84** ±3.91	-	15.15** ±4.7	15.78**
عملکرد دانه در بوته (نرمال) (Normal) GYP	26.5** ±1.50	4.75** ±1.23	-14.575** ±2.23	-11.06** ±2.99	18.93** ±3.91	-	14.12**
عملکرد دانه در بوته (تنش) (Stress) GYP	32.14** ±2.31	3.35** ±1.01	-29.83** ±2.59	-	-	-	4.25ns

*، ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

-: پارامترهایی که وارد مدل نشده‌اند.

m: میانگین، d: اثر افزایشی، h: اثر غالبیت، i: اثر متقابل افزایشی × افزایشی، j: اثر متقابل افزایشی × غالبیت، l: اثر متقابل غالبیت × غالبیت

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

-: parameters that are not entered in the model.

PDL (Peduncle length), PLH (Plant height), NGS (Number of grains per spike), NSS (Number of spikelets per spike), TKW (Thousand-kernel weight), NSP (Number of spike per plant), GYP (Grain yield per plant).

تعداد سنبلچه در سنبله اصلی

در این صفت بهترین برازش مربوط به مدل چهار پارامتری میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بود. مقادیر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی بیشتر برآورد شد (جدول ۳) که نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب موجود در والدین در هیبریدهای حاصل از این دو والد تجمع یافته‌اند. نقش برجسته اثرات غیرافزایشی و وجود اپیستازی در کنترل ژنتیکی تعداد سنبلچه در سنبله گندم گزارش شده است (Ojaghi and Akhundova, 2010; Amiri et al., 2021a; Taheri et al., 2022). با توجه به نقش اثرات غالبیت و اپیستازی در وراثت این صفت، گزینش در نسل‌های پیشرفته نسبت به گزینش در نسل‌های اولیه مناسب‌تر به نظر می‌رسد. در صفت تعداد سنبلچه در سنبله وراثت‌پذیری عمومی (۳۱ درصد) و خصوصی (۱۳ درصد)

به‌طور نسبی پایین برآورد شد و میزان هتروزیس در هر دو حالت معنی‌دار نبود (جدول ۴). واریانس ژنتیکی افزایشی بزرگ‌تر از مقدار واریانس غالبیت بود (جدول ۵) که با نتایج گزارش شده توسط سایر پژوهشگران تطابق دارد (Asadi et al., 2019; Amiri et al., 2021a).

تعداد سنبله در بوته

مدل شش پارامتری شامل اثر میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی، اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت و اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت بهترین برازش را در این صفت نشان داد. اثر متقابل اپیستازی در صفت تعداد سنبله در بوته از نوع مضاعف بود، زیرا علامت اثر غالبیت و اثر متقابل غالبیت × غالبیت مخالف هم بودند (جدول ۳). بر اساس نظریه کیرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1996) زمانی که دو اثر غالبیت و اثر متقابل غالبیت × غالبیت در مدل وجود داشته باشند، نوع اپیستازی را می‌توان تعیین کرد. هنگامی که این دو پارامتر دارای علامت مشابه باشند، اپیستازی از نوع تکمیلی است و زمانی که علامت این دو مخالف یکدیگر باشد، اپیستازی از نوع مضاعف است (Al-Naggar et al., 2021). کمترین وراثت‌پذیری خصوصی در صفت تعداد سنبله در بوته مشاهده شد که نشان‌دهنده نقش اثرات غیرافزایشی در کنترل این صفت است. میزان هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر منفی بود، ولی از نظر آماری معنی‌دار نبود (جدول ۴). نتایج برآورد اجزای واریانس نشان داد مقدار واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود (جدول ۵). بنابراین به نظر می‌رسد که در اصلاح این صفت، گزینش در نسل‌های ابتدایی مؤثر نیست و بهتر است که از گزینش در نسل‌های انتهایی استفاده شود.

جدول ۴. برآورد وراثت‌پذیری عمومی، وراثت‌پذیری خصوصی و هتروزیس برای صفات مورد ارزیابی تحت شرایط نرمال و تنش شوری

Table 4. Estimation of broad sense heritability, narrow sense heritability and heterosis of studied under normal and salinity stress conditions

صفت Trait	h^2_{BS} 1	2	3	4	5	6	میانگین Mean	h^2_{NS}	H_{MP}	Hp_i
طول پدانکل PDL	0.81	0.81	0.51	0.74	0.71	0.66	0.71	0.54	8.76*	2.59
ارتفاع بوته PLH	0.69	0.69	0.82	0.74	0.73	0.75	0.74	0.65	13.13**	8.72*
تعداد دانه در سنبله NGS	0.40	0.40	0.32	0.37	0.37	0.36	0.37	0.04	12.97**	6.15*
تعداد سنبلچه در سنبله NSS	0.36	0.43	0.17	0.36	0.30	0.27	0.31	0.13	0.16	-1.23
تعداد سنبله در بوته NSP	0.54	0.55	0.44	0.52	0.51	0.49	0.51	0.00	-1.16	-2.84
وزن هزار دانه (نرمال) TKW (Normal)	0.71	0.71	0.29	0.61	0.57	0.50	0.56	0.48	24.85**	18.76**
وزن هزار دانه (تنش) TKW (Stress)	0.47	0.48	0.01	0.35	0.32	0.24	0.31	0.30	14.91**	6.29*
عملکرد دانه (نرمال) GYP (Normal)	0.76	0.76	0.24	0.65	0.59	0.50	0.58	0.12	51.34**	15.78**
عملکرد دانه (تنش) GYP (Stress)	0.67	0.67	0.28	0.57	0.54	0.47	0.53	0.11	54.84**	17.19**

*، ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

h^2BS: وراثت‌پذیری عمومی؛ h^2NS: وراثت‌پذیری خصوصی؛ HMP: درصد هتروزیس نسبت به میانگین والدین؛ Hp_i: درصد هتروزیس نسبت به والد برتر.

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

h^2_{BS} = Broad-sense heritability; h^2_{NS} = Narrow sense heritability; H_{MP} = Mid parent heterosis; Hp_i= Heterobeltiosis (better parents heterosis)

PDL (Peduncle length), PLH (Plant height), NGS (Number of grains per spike), NSS (Number of spikelets per spike), TKW (Thousand-kernel weight), NSP (Number of spike per plant), GYP (Grain yield per plant)

وزن هزار دانه

با توجه به معنی‌دار بودن اثر تنش و اثر متقابل تنش در نسل در صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته، آنالیزهای ژنتیکی برای این صفات به‌صورت جداگانه در دو شرایط نرمال و تنش شوری انجام گرفت. در شرایط نرمال بهترین برازش در مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت مشاهده شد. در شرایط تنش شوری نیز یک مدل پنج پارامتری بهترین برازش را داشت با این تفاوت که به جای اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت، اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت در مدل قرار گرفت (جدول ۳). با وجود اینکه در هر دو شرایط اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار بودند، سهم اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی بود. با توجه به مخالف بودن علامت اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت، اثر متقابل اپیستازی در صفت وزن هزار دانه در شرایط تنش شوری از نوع مضاعف بود (جدول ۳). در مطالعه علی و همکاران (Ali et al., 2014) در شرایط تنش شوری ۱۰ دسی زیمنس بر متر نیز یک مدل پنج پارامتری بهترین برازش را داشت و مطابق با نتایج پژوهش حاضر، سهم اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی بود. به‌طور کلی با توجه به نقش اثرات غالبیت و اپیستازی در وراثت این صفت، در هر دو شرایط نرمال و تنش شوری، گزینش دیرهنگام نسبت به گزینش در نسل‌های اولیه مناسب‌تر به نظر می‌رسد. در مطالعات ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد در گندم نان، با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها، وراثت وزن هزار دانه تحت تأثیر اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی گزارش شده است (Frozanfar et al., 2009; Sultan et al., 2011; Ali et al., 2014; Taheri et al., 2022). وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در شرایط نرمال متوسط و در شرایط تنش پایین بود (جدول ۴). در گندم وراثت‌پذیری کمتر صفات در شرایط تنش غیر زیستی نسبت به شرایط نرمال به کاهش تنوع ژنتیکی در محیط تنش نسبت داده شده است (Golabadi et al., 2005; Mohamed, 2014). کاهش وراثت‌پذیری صفات زراعی در محیط‌های کم‌بازده نسبت به محیط‌های پربازده توسط سایر پژوهشگران هم گزارش شده است (Ceccarelli, 1996; Said, 2014). مقادیر هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر در هر دو شرایط نرمال و تنش مثبت و معنی‌دار بود اما در شرایط نرمال بیشتر از شرایط تنش بود (جدول ۴). تجزیه اجزای واریانس نشان داد که در هر دو شرایط محیطی، سهم واریانس افزایشی برای این صفت بیشتر از واریانس غالبیت بود (جدول ۵). عدم تطابق نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها با نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها صفت وزن هزار دانه می‌تواند به خطای نمونه‌برداری، خنثی شدن اثر ژن‌های مثبت و منفی مسئول غالبیت در اکثر مکان‌های ژنی، و همچنین نادیده گرفتن اثرهای متقابل غیرآلی در برآورد واریانس‌های ژنتیکی نسبت داده شود (Shayan et al., 2019). عدم تطابق نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها با نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها در برخی صفات در نتایج سایر پژوهشگران هم مشاهده شده است (Dhanda and Sethi, 1996; Golabadi et al., 2008; Molaei et al., 2016; Amiri et al., 2021a).

عملکرد دانه

در شرایط نرمال، مدل پنج پارامتری شامل میانگین، اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت بهترین برازش را برای تبیین وراثت عملکرد دانه در بوته داشتند. در حالی که در شرایط تنش مدل ساده افزایشی-غالبیت کفایت داشت. با وجود اینکه در هر دو شرایط اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار بودند، اثر غالبیت منفی و بزرگتر از اثر افزایشی بود (جدول ۳). نقش اصلی اثر غالبیت در وراثت عملکرد دانه گندم توسط سایر پژوهشگران هم گزارش شده است (Abdi et al., 2016; Akbari et al., 2020; Taheri et al., 2022; Amiri et al., 2024). در بررسی وراثت عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان نیز نشان داده شده است که گزینش برای عملکرد دانه به‌دلیل تأثیرات غالبیت و اپیستازی، در نسل‌های پیشرفته مؤثر خواهد بود (Erkul et al., 2010). وراثت‌پذیری عمومی در شرایط نرمال مقداری از شرایط تنش بیشتر بود (به‌ترتیب ۵۸ و ۵۳ درصد) که وراثت‌پذیری متوسطی است. همچنین وراثت‌پذیری خصوصی پایینی در هر دو شرایط نرمال (۱۲ درصد) و تنش (۱۱ درصد) مشاهده شد. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی نشان می‌دهد که گزینش بر اساس این صفت در این جمعیت‌ها نمی‌تواند بازده ژنتیکی خوبی ایجاد کند، زیرا فنوتیپ بیان‌کننده ژنوتیپ نیست. بنابراین، بهتر است گزینش برای این صفت در نسل‌های پیشرفته اصلاحی انجام شود. مقادیر هتروزیس نسبت به میانگین والدین و نسبت به والد برتر در هر دو شرایط نرمال و تنش مثبت و معنی‌دار بود (جدول ۴). برآورد اجزای واریانس حاکی از نقش بیشتر واریانس غالبیت نسبت به واریانس افزایشی در صفت

عملکرد دانه در هر دو شرایط نرمال و تنش بود. درجه غالبیت در شرایط نرمال (۲/۴۵) و تنش شوری (۲/۵۱) بزرگ تر از یک و تقریبا برابر بود (جدول ۵) که نشان از این است که صفت عملکرد دانه تحت کنترل عمل فوق غالبیت ژن‌ها است.

عمل فوق غالبیت ژن‌ها در صفت عملکرد دانه گندم در یافته‌های سایر پژوهشگران نیز گزارش شده است (Shayan et al., 2019; Bagherikia et al., 2022).

جدول ۵. برآورد اجزای واریانس برای صفات مورد بررسی تحت شرایط نرمال و تنش شوری

Table 5. The estimation of genetic variance components for the studied traits under normal and salinity stress conditions

	واریانس محیطی EW	واریانس افزایشی D	واریانس غالبیت H	همبستگی D و H روی تمام مکان‌های ژنی F	درجه غالبیت Degree of Dominance	انحرافات غالبیت Deviations of Dominance
طول پدانکل PDL	3.50	11.20	4.80	1.01	0.65	1.53
ارتفاع بوته PLH	16.50	86.92	28.16	4.06	0.57	7.13
تعداد دانه در سنبله NGS	15.46	2.00	30.16	-3.00	3.88	-0.77
تعداد سنبلچه در سنبله NSS	4.70	1.60	3.60	-7.00	1.50	-4.67
تعداد سنبله در بوته NSP	1.28	-0.20	5.30	-1.70	-	-
وزن هزار دانه (نرمال) TKW (Normal)	5.29	10.02	0.80	-1.47	0.28	-5.20
وزن هزار دانه (تنش) TKW (Stress)	6.83	5.34	-1.99	-2.91	-	-
عملکرد دانه (نرمال) GYP (Normal)	3.76	1.87	11.23	-3.93	2.45	-1.60
عملکرد دانه (تنش) GYP (Stress)	4.48	1.94	12.20	-1.73	2.51	-0.69

*، ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد است.

-: پارامترهایی که وارد مدل نشده‌اند.

m: میانگین، d: اثر افزایشی، h: اثر غالبیت، i: اثر متقابل افزایشی × افزایشی، j: اثر متقابل افزایشی × غالبیت، l: اثر متقابل غالبیت × غالبیت

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

-: parameters that are not entered in the model.

PDL (Peduncle length), PLH (Plant height), NGS (Number of grains per spike), NSS (Number of spikelets per spike), TKW (Thousand-kernel weight), NSP (Number of spike per plant), GYP (Grain yield per plant). EW (Environmental variance), D (Additive variance), H (Dominance variance), F (Correlation between D and H over all loci).

نتیجه‌گیری نهایی

اختلاف معنی‌دار نسل‌ها در اکثر صفات موردمطالعه نشان‌دهنده تنوع ژنتیکی کافی در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام گندم نان مروارید و سیستان بود و درنتیجه امکان بهره‌برداری ژنتیکی از آلل‌های مناسب برای این جمعیت وجود دارد. مدل کنترل ژنتیکی تنها برای صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه تحت شرایط نرمال و تنش شوری متفاوت بود. نتایج تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها نشان داد که در کنترل بیشتر صفات موردمطالعه شامل تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله، وزن هزار دانه، تعداد سنبله در بوته و عملکرد دانه در بوته، اثرات ژنی غیرافزایشی نقش‌برجسته‌تری نسبت به اثرات افزایشی داشتند. علاوه بر این در اکثر صفات اثرات اپیستازی نقش داشتند و وراثت‌پذیری خصوصی پایینی برای این صفات مشاهده گردید؛ بنابراین پیشنهاد می‌شود که گزینش در نسل‌های پیشرفته و پس از رسیدن به خلوص نسبی انجام شود و همچنین از روش شجره‌ای (بالک شجره‌ای) برای بهبود آن‌ها استفاده شود. در صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه در بوته،

میزان وراثت‌پذیری در شرایط تنش شوری کمتر از شرایط نرمال بود. در صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل نقش اثر افزایشی بیشتر از اثر غیرافزایشی بود و اثرات اپیستازی نقشی ایفا نکردند. همچنین وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالایی در این دو صفت مشاهده شد؛ بنابراین امکان بهبود ژنتیکی صفات ارتفاع بوته و طول پدانکل در نسل‌های مقدماتی وجود دارد. لازم به ذکر است نتاج حاصل از تلاقی ارقام مروارید و سیستان در برنامه به‌نژادی گندم نان در اقلیم گرم مرطوب شمال کشور به‌منظور تجمیع آلل‌های مطلوب در حال گزینش و ردیابی هستند.

منابع

Abdi, H., Fotokian, M.H, Shabanpour, S., 2016. Studying the inheritance mode of grain yield and yield components in bread wheat genotypes using generations mean analysis. Cereal Research. 6, 283-292. [In Persian with English Summary]. https://dor.isc.ac/dor/20.1001.1.22520163.1395.6.3.2.4

Akbari, L., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2020. Genetic analysis of physiological traits in bread wheat under normal and terminal water-deficit stress conditions. Environmental Stresses in Crop Sciences. 13, 1031-1044. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22077/escs.2020.2372.1614

Ali, Z., Salam Khan, A., Karim, I., Uzair, M., Mahmood, T., Saeed, T., Sarwar, S., Ghori, N., Nisar, Z., Sarwat, S.S., 2014. Generation mean effects heterosis and heritabilities for seedling adult and physiological salinity tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum*). International Journal of Agriculture and Biology. 16, 1059–1066.

Al-Naggar, A., Al-Azab, K., Younis, A., Hassan, I., Basyouny, M., Ayaad, M., 2021. Genetic parameters controlling the inheritance of glaucousness and yield traits in bread wheat. Brazilian Journal of Biology 82. e253864. https://doi.org/10.1590/1519-6984.253864

Amiri, R., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2021a. Estimation of genetic control model for agronomic traits in the progeny of Marvdasht and MV-17 wheat cross under normal and terminal drought stress conditions. Plant Genetic Research. 8, 61-80. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.52547/pgr.8.1.5

Amiri, R., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2021b. Estimation of genetic components and inheritance of bread wheat agronomic traits using regression method through generation mean analysis. Journal of Crop Breeding. 12, 101-116. [In Persian with English summary]. https://doi.org/10.52547/jcb.12.36.101

Amiri, R., Bahraminejad, S., Cheghamirza, K., 2024. Generation mean analysis for some agronomic traits at two bread wheat crosses under two different moisture conditions', Environmental Stresses in Crop Sciences. 16, 887-904. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22077/escs.2023.5120.2110

Asadi, A.A., Valizadeh, M., Mohammadi, S.A., Khodarahmi, M., 2019. Genetic analysis of response to water deficit stress in wheat yield traits with generation means and variance analysis. Journal of Crop Breeding. 11, 88-99. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.29252/jcb.11.32.88

Badieh, M., Farshadfar, E., Haghparast, R., Rajabi, R., Zarei, L., 2012. Evaluation of gene actions of some traits contributing in drought tolerance in bread wheat utilizing diallel analysis. Annals of Biological Research. 3, 3591-3596.

Bagherikia, S., Soughi, H., Khodarahmi, M., 2022. Genetic Analysis of Grain Yield and Yield Components in Bread Wheat using Hayman's Diallel Method. Journal of Crop Breeding. 14, 1-9. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.52547/jcb.14.41.1

Bagherikia, S., Soughi, H., Khodarahmi, M., 2023. Genetic analysis of yield and yield related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under complete irrigation and drought stress in reproductive phase conditions. Environmental Stresses in Crop Sciences. 16, 1139-1152. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22077/escs.2023.5320.2139

Ceccarelli, S., 1996. Adaptation to low/high input cultivation. Euphytica. 92, 203-214. https://doi.org/10.1007/BF00022846

Dhanda, S.S., Sethi, G.S., 1996. Genetics and interrelationships of grain yield and its related traits in bread wheat under irrigated and rainfed conditions. Wheat Information Service. 83, 19-27.

Erenstein, O., Jaleta, M., Mottaleb, K.A., Sonder, K., Donovan, J., Braun, H.J., 2022. Global trends in wheat production, consumption and trade. In: Reynolds, M.P., Braun, HJ. (eds), Wheat Improvement. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_4

Erkul, A., Unay, A., Konak, C., 2010. Inheritance of yield and yield components in a breadwheat (*Triticum aestivum* L.) cross. Turkish Journal of Field Crops. 15, 137-140

Frozanfar, M., Bihamta, M.R., Peyghambari, A., Zeinali, H., 2009. Inheritance of some traits associated with yield in bread wheat using generation mean analysis. Seed and Plant Improvement Journal. 25, 419-431. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22092/spij.2017.110991

Golabadi, M., Arzani, A., Maibody, S., 2005. Evaluation of variation among durum wheat F3 families for grain yield and its components under normal and water-stress field conditions. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding. 41, 263-267. https://doi.org/10.17221/6188-CJGPB

Golabadi, M., Arzani, A., Mirmohammadi Maibody, S.A.M., 2008. Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. Seed and Plant Improvment Journal. 24, 99-116. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22092/spij.2017.110781

Hussain, S., Shaukat, M., Ashraf, M., Zhu, C., Jin, Q., Zhang, J., 2019. Salinity stress in arid and semi-arid climates: Effects and management in field crops. Climate Change and Agriculture 13, 201-226. https://doi.org/10.5772/intechopen.87982

Igrejas, G., Branlard, G., 2020. The Importance of Wheat. In: Igrejas, G., Ikeda, T.M., Guzmán, C. (Eds.), Wheat Quality For Improving Processing and Human Health. Springer International Publishing, Cham, pp. 1-7. https://doi.org/10.1007/978-3-030-34163-3_1

Ijaz, U., Smiullah, S., Kashif, M., 2013. Genetic study of quantitative traits in spring wheat through generation means analysis. American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences. 13, 191-197. https://doi.org/10.5829/idosi.aejaes.2013.13.02.1101

Kamalizadeh, M., Hoseinzadeh, A., Zeinali Khanghah, H., 2013. Evaluation of inheritance for some quantitative traits in bread wheat using generation mean analysis under water deficit condition. Iranian Journal of Field Crop Science. 44, 317-326. [In Persian with English Summary]. https://doi.org/10.22059/ijfcs.2013.35120

Kamara, M.M., Rehan, M., Mohamed, A.M., El Mantawy, R.F., Kheir, A.M., Abd El-Moneim, D., Safhi, F.A., ALshamrani, S.M., Hafez, E.M., Behiry, S.I. and Ali, M.M., 2022. Genetic potential and inheritance patterns of physiological, agronomic and quality traits in bread wheat under normal and water deficit conditions. Plants. 11, 952. https://doi.org/10.3390/plants11070952

Kearsey, M., Pooni, H., 1996. Genetical Analysis Of Quantitative Traits. Garland Science. Garland Science. https://doi.org/10.1201/9781003062806

Magda, E., El-Rahman, A., 2013. Estimation of some genetic parameters through generation mean analysis in three bread wheat crosses. Alexandria Journal of Agricultural Sciences. 58, 183-195

Mather, K., Jinks J.L., 1982. Biometrical Genetics - The Study of Continuous Variation, 3rd edition. Chapman and Hall, London, UK. 396p. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3406-2

Mohamed, N.E., 2014. Genetic control for some traits using generation mean analysis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). International Journal of Plant and Soil Science. 3, 1055-1068. https://doi.org/10.9734/IJPSS/2014/10730

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, 1-10. [In Persian with English summary]. https://doi.org/10.29252/pgr.3.2.1

Mourad, A.M., Alomari, D.Z., Alqudah, A.M., Sallam, A., Salem, K.F., 2019. Recent

advances in wheat (*Triticum* spp.) breeding. In: Al-Khayri, J.M., Jain, S.M., Johnson, D.V. (eds.), Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals. Springer, Switzerland, pp. 559-593. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23108-8_15

Ojaghi, J., Akhundova, E., 2010. Genetic effects for grain yield and its related traits in doubled haploid lines of wheat. International Journal of Agriculture and Biology. 12, 86-90

Sabagh, A., Islam, M.S., Skalicky, M., Ali Raza, M., Singh, K., Anwar Hossain, M., Hossain, A., Mahboob, W., Iqbal, M.A., Ratnasekera, D., 2021. Salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) in the changing climate: Adaptation and management strategies. Frontiers in Agronomy. 3, 661932. https://doi.org/10.3389/fagro.2021.661932

Said, A.A., 2014. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. Annals of Agricultural Sciences. 59, 177-184. https://doi.org/10.1016/j.aoas.2014.11.003

Sharma, S., Menon, U., Sain, R., 2004. Combining ability for physiological traits in spring wheat over environments. Acta Agronomica Hungarica. 52, 63-68. https://doi.org/10.1556/AAgr.52.2004.1.8

Shayan, S., Moghaddam Vahed, Norouzi, M., Mohammadi, S.A., Toorchi, M., 2019. Genetic analysis of agronomic and physiological traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using generation mean analysis under drought stress conditions and spring planting in the cold climate. Iranian Journal of Crop Sciences. 21, 210-224. [In Persian with English Summary]. http://dx.doi.org/10.29252/abj.21.3.210

Shirkavand, Z., Ebrahimi, M., Bihamta, M.R., Amiri, R., Najafian, G., Ramshini, H.A., 2012. Genetic analysis of yield and agronomic traits in bread wheat (*Triticum aestivum*) under normal and drought stress conditions. Iranian Journal of Field Crop Science. 43, 61-80. [In Persian with English Summary].

Sultan, M.S., Abd El-Latif, A.H., El-Moneam, M.A., El-Hawary M.N.A., 2011. Genetic parameters for some yield and yield components characters in four cross of bread wheat under two water regime treatments. Journal of Plant Production. 2, 351-366. https://doi.org/10.21608/jpp.2011.85531

Taheri, R., Khodarahmpour, Z., Khodarahmi, M., Moradi, M., 2022. Genetic analysis of agronomic and morphological traits of durum wheat [*Triticum turgidum* L. spp. durum (Desf.)] using generations mean analysis under non-stress and terminal drought stress conditions. Iranian Journal of Crop Sciences. 24, 150-164. [In Persian with English Summary]. https://dorl.net/dor/20.1001.1.15625540.1401.24.2.4.7

Warner, J.N., 1952. A method for estimating heritability. Agronomy Journal. 44, 427-430. https://doi.org/10.2134/agronj1952.00021962004400080007x