

تجزیه ژنتیکی صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک با روش گرافیکی هیمن در لاین‌ها و نتاج F₂ ذرت (*Zea mays* L.)

مهدی رحیمی*

استادیار، گروه بیوتکنولوژی، پژوهشکده علوم محیطی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۲/۲۴ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱۱/۰۴)

چکیده

طرح تلاقی دی‌آلل ابزاری مهم است که در برنامه‌های به‌نژادی گیاهی برای به‌دست آوردن اطلاعات وراثت صفات مورد استفاده قرار می‌گیرد. آگاهی از عمل ژن، وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی در گزینش، پیش‌شرط شروع برنامه‌های به‌نژادی برای توسعه ارقام ذرت است. پنج لاین S₇ ذرت و نتاج F₂ آن‌ها در یک طرح تلاقی نیمه‌دی‌آلل ۵ × ۵ به‌منظور برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک مطالعه گردیدند. والدین و هیبریدهای F₂ حاصل از آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال زراعی ۱۳۹۶-۱۳۹۷ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان کشت شدند و صفات انواع کلروفیل، پروتئین، کاروتنوئید و قند احیاء مورد ارزیابی قرار گرفتند. تجزیه واریانس میانگین داده‌ها، اختلاف معنی‌داری را بین ژنوتیپ‌ها برای صفات مورد مطالعه در سطح احتمال یک درصد نشان داد. نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل گرافیکی به روش هیمن نشان داد که صفات کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل، کاروتنوئید، قند احیاء و محتوای پروتئین تحت کنترل اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار داشتند درحالی‌که صفت محتوای پروتئین تحت کنترل غالبیت ناقص قرار داشت. وراثت‌پذیری خصوصی صفات کاروتنوئید و محتوای پروتئین برابر با ۰/۱۴ و صفت محتوای پروتئین برابر با ۰/۴۴ بود و برای صفات دیگر در این محدوده متغیر بود. به این ترتیب، نتایج این تحقیق نشان داد که برای اصلاح همه صفات به‌جز محتوای پروتئین می‌توان از پدیده هتروزیس و تولید ارقام هیبرید استفاده نمود؛ اما برای اصلاح صفت محتوای پروتئین استفاده از هر دو روش گزینش و تولید هیبرید پیشنهاد می‌شود.

واژگان کلیدی: عمل ژن، فوق‌غالبیت، کلروفیل، وراثت‌پذیری

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: me.rahimi@kgut.ac.ir

مقدمه

ذرت (*Zea mays* L.) یکی از غلات مهم است که پس از گندم و برنج سومین محصول مهم در بین غلات است (Jalali and Asadi Kapourchal, 2020). ذرت دانه‌ای در ایران سطح زیر کشتی در حدود ۱۳۹ هزار هکتار را با تولیدی در حدود یک میلیون تن به خود اختصاص داده است و متوسط عملکرد آن در هکتار در حدود ۷۶۹۰ کیلوگرم است و مشارکتی ۱/۳ درصدی در سبد غذایی ملی دارد (Ahmadi et al., 2018). ذرت در صنعت برای تولید نشاسته، روغن، پروتئین، نوشیدنی‌های الکلی، شیرینی‌ها و اخیراً سوخت‌های زیستی به‌عنوان یک ماده اولیه در این صنعت‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد و علاوه بر آن به‌عنوان غذای انسان و حیوانات نیز به‌کار می‌رود (Reddy Yerva et al., 2016).

امروزه تنش‌های محیطی از جمله خشکی و شوری تأثیر چشمگیری در کاهش رشد و تولید محصولات کشاورزی از جمله ذرت را دارند؛ بنابراین شناخت دقیق مکانیسم‌های صفات درگیر با این تنش‌ها و اصلاح این صفات کمک بسیار زیادی در بهبود و تحمل گیاهان به تنش خواهد داشت (Vats, 2018). گزارش‌ها نشان می‌دهد که قرار گرفتن گیاهان در معرض انواع تنش‌های محیطی، می‌تواند تولید صفات بیوشیمیایی مثل محتوای پروتئین، پرولین، قندها و صفات فتوسنتزی از جمله کلروفیل‌ها را تحت تأثیر قرار دهد (Ahmad and Prasad, 2012). گیاهان از طریق مکانیسم‌های مختلفی مثل بستن روزنه‌ها، ضخیم شدن کوتیکول، افزایش وزن و طول ریشه، جلوگیری از کاهش پروتئین، افزایش پرولین و فتوسنتز و کاهش تنفس و با تنظیم اسمزی می‌توانند در برابر تنش‌ها تحمل کنند (Wani, 2018)؛ بنابراین با شناخت ساختار ژنتیکی، وراثت‌پذیری و اثرات ژنی این صفات می‌توان در جهت بهبود و تحمل این گیاهان به تنش‌های محیطی و همچنین در نهایت افزایش عملکرد اقدام نمود (Hallauer et al., 2010).

از بین روش‌های مختلف تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات کمی به‌منظور برآورد ساختار ژنتیکی و اثرات ژنی صفات، روش تجزیه دی‌آلل به‌عنوان روشی مناسب و کارا مورد توجه به‌نژادگران بوده است (Hallauer et al., 2010). یکی از روش‌های تجزیه دی‌آلل روش گرافیکی هیمن است که اطلاعات مفیدی در مورد پارامترهای ژنتیکی صفات کمی و وضعیت ژنتیکی والدین مورد مطالعه ارائه می‌دهد (Christie and Shattuck, 1992). جینکز و هیمن (Jinks and Hayman, 1953) در ابتدا این روش را ارائه دادند و سپس به‌وسیله جینکز (Jinks, 1954) و هیمن (Hayman, 1954a,b, 1957, 1958, 1960) تکمیل گردید. در مطالعه‌ای که از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها بر روی ذرت انجام شد، نتایج نشان داد که صفات پرولین، پروتئین و قند احیاء دارای وراثت‌پذیری بالایی بوده و توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شوند (Shirinpour et al., 2020). همچنین در مطالعه‌ای دیگر که از طریق تجزیه لاین $\times$ تستر بر روی ذرت انجام شد، نتایج نشان داد که محتوای کلروفیل بیشتر تحت کنترل اثرات غالبیت قرار دارد (Usman et al., 2018). ولی مطالعات چندانی از طریق تجزیه دی‌آلل برای صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک در ذرت انجام نشده است و در گیاهان دیگر هم برای این صفات خیلی کم انجام شده است که به‌عنوان مثال می‌توان به موارد زیر اشاره نمود.

کنترل ژنتیکی صفات بیوشیمیایی در مطالعه‌ای بر روی گوجه‌فرنگی به روش هیمن نشان داد که نقش اثرات افزایشی در کنترل کلروفیل a مهم‌تر بود و کلروفیل b بیشتر توسط اثرات غالبیت کنترل شد (Greish et al., 2005). در مطالعه دیگر بر روی گوجه‌فرنگی به روش گرافیکی هیمن در شرایط تنش گرما نشان داده شد که صفات محتوای پرولین و کلروفیل کل توسط اثرات فوق‌غالبیت کنترل شدند (Bhattarai et al., 2016). در مطالعه‌ای دیگر بر روی گندم به روش گرافیکی هیمن نشان داده شد که پرولین در شرایط نرمال توسط غالبیت ناقص و در شرایط تنش خشکی توسط اثرات فوق‌غالبیت

لاین‌ها فاصله ژنتیکی زیادی باهم داشتند) تا در مطالعات بعدی مورد استفاده قرار گیرند. پنج لاین S7 ذرت به نام‌های KSC704-S7-2، KSC704-S7-3، KSC704-S7-5، KSC704-S7-7 و KSC704-S7-9 مواد گیاهی مورد استفاده در این تحقیق بودند (که از بین ۱۵ لاین ذرت ارزیابی شده انتخاب شده بودند) و در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ تلاقی‌های مستقیم بین والدین در قالب یک طرح نیمه‌دی‌آل در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته در کرمان (با موقعیت طول جغرافیایی ۵۷ درجه و ۱۷ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۱ دقیقه شمالی با ارتفاع ۲۰۲۰ متر بالاتر از سطح دریای آزاد) انجام شد.

نتایج حاصل از تلاقی بین والدین (هیبریدها) در سال زراعی بعد (۹۶-۱۳۹۵) خودگشن شدند و نتایج F₂ حاصل از آنها تولید شدند و والدین و نتایج F₂ حاصل از آنها در مزرعه در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در سال زراعی بعد (۹۷-۱۳۹۶) کشت شدند و صفات بیوشیمیایی و انواع کلروفیل در آنها اندازه‌گیری و مورد ارزیابی قرار گرفتند تا نوع اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات بیوشیمیایی در ذرت بررسی شوند. هر تیمار در دو خط کشت گردید و طول هر خط ۲ متر، فاصله بین کپه‌ها ۳۰ سانتی‌متر و فاصله بین ردیف‌ها ۷۵ سانتیمتر منظور شد و در هر کپه ۲ عدد بذر قرار داده و بعد از مرحله ۴ برگگی بوته اضافی حذف و در هر کپه یک بوته نگهداری گردید. کلیه مراحل کاشت و داشت طبق عرف منطقه صورت پذیرفت و مبارزه با علف‌های هرز توسط وجین دستی در دو مرحله صورت پذیرفت. مقدار کود فسفر بر مبنای مصرف ۹۰ کیلوگرم فسفر (P₂O₅) در هر هکتار از منبع سوپرفسفات تریپل محاسبه و مصرف شد و ۲۰۰ کیلوگرم کود اوره به همراه ۳۵۰ کیلوگرم فسفات آمونیوم در هکتار قبل از کاشت و ۲۰۰ کیلوگرم کود اوره به صورت سرک در ۳ نوبت به مقدار مساوی به فاصله هر یک‌ماه مصرف گردید.

سنجش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی کلروفیل a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها در برگ گیاهان لاین‌ها و

کنترل شد (Farshadfar et al., 2014). همچنین در مطالعه گندم به روش دی‌آل در شرایط تنش خشکی به روش گرافیکی هیمن نشان داده شد که صفات کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئید، محتوای پروتئین و پرولین تحت کنترل اثرات فوق‌غالبیت قرار داشتند (Eftekhari et al., 2016).

با توجه به اینکه تاکنون مطالعه‌ای چندانی در مورد نحوه کنترل ژنتیکی صفات بیوشیمیایی مثل محتوای پروتئین، پرولین، کاروتنوئید، قندها و انواع کلروفیل در ذرت انجام نشده است؛ بنابراین هدف از این تحقیق، بررسی اثر ژن‌ها، وراثت‌پذیری و نحوه کنترل صفات بیوشیمیایی و انواع کلروفیل در قالب یک طرح نیمه‌دی‌آل ۵ × ۵ در نسل F₂ ذرت بود تا از آن طریق بتوان روش‌های مناسب به‌نژادی را انتخاب کرده و در راه تولید ارقام متحمل به تنش‌ها با توجه به این‌که این صفات در تنش‌ها نقش دارند، اقدام نمود و همچنین در تولید ارقام پرمحصول ذرت در منطقه ماهان کرمان با توجه به این صفات و ارتباط آن با عملکرد گام مؤثری برداشت.

مواد و روش‌ها

ابتدا بیست جمعیت ذرت با والد KSC704 تلاقی داده شدند و در سال اول ارزیابی تک بوته‌های انتخابی با ظاهری مناسب مانند ریشه‌های قوی، ضخامت ساقه بهتر، وضعیت و زاویه مناسب برگ با ساقه، عدم تظاهر علائم آفات و بیماری‌ها انتخاب شدند. عملیات خودگشنی در زمان مناسب و با دقت انجام گردید. در ابتدا بیش از ۷۰۰ تک بوته تا مرحله S₃ گزینش و گشوده شدند. در مرحله S₃ با یک آزمایش آزمون زود هنگام با دو تستر B73 و MO17 عملیات غربال لاین‌ها صورت گرفت و تعداد ۱۹۸ لاین انتخاب گردید و در مرحله S₆ نیز دوباره با دو تستر B73 و MO17 عملیات غربال لاین‌ها صورت گرفت و در نهایت ۱۵ لاین انتخاب شدند. این لاین‌ها در مرحله S₆ در مزرعه ارزیابی و با تجزیه خوشه‌ای در سه گروه و در ۵ زیرگروه تقسیم شدند. در نهایت از هر زیرگروه یک لاین انتخاب و در سه دسته پنج‌تایی تقسیم شدند (در هر دسته

غیرافزایشی، F: کوواریانس اثرات افزایشی با غالبیت و E: واریانس محیطی بودند.

نسبت ژنهای غالب و مغلوب و نسبت ژنهای دارای اثرات مثبت و منفی در والدین بر مبنای روش هیمن (Hayman, 1954b) برآورد شد. همچنین برای آزمون اثرات اپیستازی و صادق بودن مفروضات روش هیمن از ضریب رگرسیون Wr روی Vr استفاده شد و برای آزمون تفاوت معنی دار این ضریب از شیب واحد و صفر، آزمون t مورد استفاده قرار گرفت (Hayman, 1958). برای ارزیابی جهت غالبیت ژنها نیز از ضریب همبستگی بین $Wr + Vr$ و میانگین والدین استفاده شد (Hayman, 1954b). برای انجام تجزیه واریانس مقدماتی و روش هیمن از دستور SAS (Makumbi et al., 2018) استفاده گردید.

نتایج و بحث

در جدول ۱ ضرایب همبستگی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی و عملکرد در والدین و نتاج F_2 ذرت نشان داده شده است. بررسی ضرایب همبستگی نشان داد که عملکرد تک بوته با محتوای پروتئین همبستگی منفی و معنی داری در سطح احتمال ۱ درصد داشت. همچنین همبستگی عملکرد تک بوته با کلروفیل b مثبت و معنی دار بود و دلیل این همبستگی می تواند به خاطر این باشد که وقتی کلروفیل افزایش پیدا می کند، در نتیجه فتوسنتز افزایش پیدا کرده و مواد پرورده بیشتری به هر دانه رسیده و دانه ها پرت تر می شوند و بنابراین عملکرد نهایی افزایش می یابد. از این رو؛ با اعمال گزینش مثبت برای این صفت، می توان عملکرد تک بوته را افزایش داد. کلروفیل کل نیز با کلروفیل a و b و همچنین کاروتنوئید همبستگی مثبت و معنی داری داشت. در مطالعاتی که در تنش ها انجام شده است، نشان داده اند که این صفات در تحمل به تنش ها نقش دارند (Abdelaal et al., 2017; Nasrollahzade Asl et al., 2017).

هیبریدهای F_2 ذرت در طول موج ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر اندازه گیری شد (Sudhakar et al., 2016) و غلظت آن ها برحسب میکروگرم بر گرم وزن تر محاسبه شد. قند احیاء با روش سوموگی (Somogyi, 1952) اندازه گیری و برحسب میلی گرم بر گرم وزن تر محاسبه و ارائه گردید. غلظت پروتئین با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۹۵ نانومتر و براساس روش برادفورد انجام گرفت (Bradford, 1976). همچنین برای اندازه گیری محتوای پرولین از روش بیز و همکاران (Bates et al., 1973) استفاده شد و عملکرد تک بوته نیز برحسب گرم اندازه گیری گردید.

نتایج والدین و نسل F_2 براساس روش هیمن مورد تجزیه واریانس قرار گرفتند و تجزیه و تحلیل گرافیکی به روش هیمن (Hayman, 1954b) انجام شد و پارامترهای ژنتیکی شامل واریانس افزایشی (D)، واریانس غیرافزایشی (H_1) و H_2 و کوواریانس اثرات افزایشی با غالبیت (F) نیز از روش رگرسیون پیشنهادی هیمن (Hayman, 1954b, 1958) برآورد شد و سپس شاخص های آماری مورد نظر به صورت زیر محاسبه شدند. لازم به ذکر است در چنین حالتی به علت یک نسل خودگشتی (F_1 به F_2) مقدار h و در نتیجه پارامتر F به نصف کاهش می یابد (Jinks, 1956; Jinks and Perkins, 1970).

متوسط درجه غالبیت مکان های ژنی کنترل کننده هر صفت (Hayman, 1954b, 1958) توسط نسبت زیر برآورد شد:

$$\sqrt{\frac{H_1}{D}} \quad \text{رابطه (۱)}$$

وراثت پذیری خصوصی (h_n^2) صفات مورد مطالعه نیز از رابطه زیر محاسبه شد (Hayman, 1954b, 1958):

$$h_n^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{2}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E} \quad \text{رابطه (۲)}$$

در این فرمول D: واریانس افزایشی، H_1 و H_2 : واریانس

جدول ۱- همبستگی صفات مورد مطالعه در لاین‌های ذرت

Table 1. Correlation of studied traits in maize lines

صفات Traits	محتوای پروتئین Protein content (mg/gfw)	محتوای پرولین Proline content (mg/gfw)	محتوای قند Sugar content (mg/gfw)	کلروفیل a Chl a (mg/gfw)	کلروفیل b Chl b (mg/gfw)	کلروفیل کل Total Chl (mg/gfw)	کاروتنوئید Carotenoids (mg/gfw)	عملکرد تک بوته Grain yield per plant (gr)
محتوای پروتئین Protein content (mg/gfw)	1	0.109	0.083	0.388**	0.350*	0.448**	0.144	-0.297*
محتوای پرولین Proline content (mg/gfw)	0.109	1	0.066	0.051	0.196	0.120	-0.075	0.078
محتوای قند Sugar content (mg/gfw)	0.083	0.066	1	-0.240	-0.340*	-0.327*	-0.119	-0.172
کلروفیل a Chl a (mg/gfw)	0.388**	0.051	-0.240	1	0.333*	0.925**	0.533**	0.144
کلروفیل b Chl b (mg/gfw)	0.350*	0.196	-0.340*	0.333*	1	0.667**	0.263	0.411**
کلروفیل کل Total Chl (mg/gfw)	0.448**	0.120	-0.327*	0.925**	0.667**	1	0.527**	0.280
کاروتنوئید Carotenoids (mg/gfw)	0.144	-0.075	-0.119	0.533**	0.263	0.527**	1	0.057
عملکرد تک بوته Grain yield per plant (gr)	-0.297*	0.078	-0.172	0.144	0.411**	0.280	0.057	1

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

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

تکرار قابل آزمون هستند که در این مطالعه هر دو آزمون نیز انجام شد (جدول ۲).

اثر ساده a برای همه صفات معنی‌دار بود (جدول ۲) که نشان داد اثرات افزایشی در کنترل این صفات نقش دارند. جزء ساده b که در برگرنده اثرات غیرافزایشی است برای همه صفات معنی‌دار بود (جدول ۲). جزء ساده b_1 که بیانگر غالبیت جهت‌دار برای صفات است، برای همه صفات به‌جز صفت کلروفیل a معنی‌دار بود که نشان دهنده تفاوت بین والدین و نتاج است. اثر ساده b_2 برای همه صفات معنی‌دار بود و معنی‌داری این جزء عدم یکسان بودن فروانی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین را نشان داد. اثر ساده b_3 نیز برای همه صفات معنی‌دار بود که حاکی از اثر معنی‌داری ترکیب‌پذیری خصوصی ژنوتیپ‌ها است (جدول ۲).

از میان اجزای جدول تجزیه واریانس هیمن، دو جزء a و b_3 که بیان‌کننده اثرات افزایشی و غیرافزایشی هستند، از

در جدول ۲ نتایج تجزیه واریانس هیمن برای صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک نشان داده شده است. میانگین مربعات ژنوتیپ‌ها برای کلیه صفات در سطح احتمال یک درصد از نظر آماری معنی‌دار و حاکی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین لاین‌ها و نتاج F_2 ذرت از نظر صفات مورد ارزیابی بود. نتایج آزمون مقدماتی روش جینکز-هیمن نشان داد که شیب‌خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات مورد مطالعه اختلاف معنی‌داری از یک نداشته و در مقابل اختلاف آن از صفر معنی‌دار بود. علاوه بر آن آزمون $W_r - V_r$ نیز برای این صفات معنی‌دار نبود (جدول ۳). به این ترتیب، اثرات ایستازی ژن‌ها در کنترل این صفات وجود نداشته و می‌توان تجزیه و تحلیل گرافیکی دی‌آلل را به‌طور کامل برای آن‌ها انجام داد (جدول ۳). اثر ساده ژنوتیپ به اجزای a، b_1 ، b_2 و b_3 تفکیک شدند (جدول ۲). هر یک از اجزای ساده هم توسط اشتباه آزمایشی و هم توسط اثر متقابل هر جزء در

همه مهم‌تر بوده و در صفات مختلف متفاوت بودند، بنابراین پارامترهای ژنتیکی و نمودار گرافیکی هر یک از صفات به صورت مجزا بررسی شدند (جدول ۳ و شکل‌های ۱ تا ۴).

برآورد شاخص‌های آماری و اجزاء ژنتیکی برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ ارائه شده است. پارامتر D برای صفات محتوای پروتئین، انواع کلروفیل و قند احیاء معنی‌دار بود و نشان دهنده نقش اثرات افزایشی در کنترل این صفات بود و پارامترهای H₁ و H₂ برای همه صفات معنی‌دار بود که نقش اثرات غیرافزایشی را در کنترل این صفات نشان داد. با توجه به معنی‌دار بودن پارامترهای D، H₁ و H₂ برای صفات عملکرد دانه، محتوای پروتئین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل، نقش اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفات مشخص گردید و بقیه

صفات (پرولین و کاروتنوئید) فقط تحت کنترل اثرات غیرافزایشی ژن‌ها قرار داشتند. در مطالعه‌ای دیگر بر روی ۵ لاین ذرت به روش گریفینگ، نتایج نیز نشان داد که اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل صفات بیوشیمیایی نقش دارند و صفات پروتئین، پرولین، کلروفیل a و کلروفیل کل بیشتر تحت کنترل اثرات افزایشی قرار داشتند در حالی که صفت کاروتنوئید بیشتر تحت کنترل اثرات غیرافزایشی بود و نقش اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل بقیه صفات تقریباً برابر بود و با نتایج این تحقیق در یک راستا بود (Rahimi and AbdoliNasab, 2020). محققین دیگر (Bhattarai et al., 2016; Eftekhari et al., 2016; Farshadfar et al., 2014; Greish et al., 2005) نیز کنترل ژنتیکی این صفات توسط اثرات فوق‌غالبیت و غالبیت ناقص را در گیاهان دیگر گزارش نموده‌اند.

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات مختلف ذرت با روش هیمن

Table 2. Variance analysis of different traits of maize by Hayman's method

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی DF	میانگین مربعات صفات Mean Square of studied traits							
		محتوای پروتئین Protein content (mg/gfw)	محتوای پرولین Proline content (mg/gfw)	محتوای قند Sugar content (mg/gfw)	کلروفیل a Chl a (mg/gfw)	کلروفیل b Chl b (mg/gfw)	کلروفیل کل Total Chl (mg/gfw)	کاروتنوئید Carotenoids (mg/gfw)	عملکرد تک بوته Grain yield per plant (gr)
تکرار Rep.	2	0.0000017 ^{ns}	0.000033 ^{**}	0.0000053 ^{ns}	0.006 ^{ns}	0.0000031 ^{ns}	0.00064 ^{ns}	0.00015 ^{ns}	15855 ^{ns}
ژنوتیپ Genotype	14	0.000468 ^{***}	0.001118 ^{***}	0.000197 ^{***}	1.63 ^{***}	0.425 ^{***}	2.6072 ^{***}	0.181 ^{***}	75817.08 ^{***}
A	4	0.0003 ^{***}	0.0011 ^{***}	0.0003 ^{***}	2.15 ^{***}	0.907 ^{***}	4.7937 ^{***}	0.0893 ^{***}	106821.8 ^{**}
B	10	0.0006 ^{***}	0.0011 ^{***}	0.0002 ^{***}	1.42 ^{***}	0.233 ^{***}	1.7326 ^{***}	0.217 ^{***}	63415.19 ^{**}
b1	1	0.0001 ^{***s}	0.0012 ^{***}	0.0002 ^{***}	0.0001 ^{ns}	0.343 ^{***}	0.3340 ^{***}	0.9338 ^{***}	14648.89 ^{ns}
b2	4	0.0005 ^{***}	0.0022 ^{***}	0.0002 ^{***}	1.76 ^{***}	0.146 ^{***}	1.6877 ^{***}	0.1906 ^{***}	99613.37 [*]
b3	5	0.0007 ^{***}	0.0002 ^{***}	0.0002 ^{***}	1.43 ^{***}	0.280 ^{***}	2.0483 ^{***}	0.0948 ^{***}	44209.92 ^{**}
اشتباه Error	28	0.00000086	0.00000214	0.0000016	0.0011	0.0000096	0.001097	0.0001	11015.88

^{ns} و ^{*}: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد (هر کدام از اجزا با اثر متقابل همان جز با تکرار تست شد)؛ [#] و ^{##}:

به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد (همه اجزا با اشتباه آزمایشی تست شدند)

^{ns}, * and **: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels (each of the terms was tested against the interaction of each term with replication), respectively; [#] and ^{##}: Significant at 5% and 1% probability levels (all terms were tested against the experimental error), respectively

جدول ۳- پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف در لاین‌های ذرت بر اساس روش همین

Table 3. Genetic parameters of different traits in maize lines based on Hayman's method

پارامترهای ژنتیکی	محتوای پروتئین	محتوای پرولین	محتوای قند	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتنوئید	عملکرد تک بوته
Genetic parameter#	Protein content (mg/gfw)	Proline content (mg/gfw)	Sugar content (mg/gfw)	Chl a (mg/gfw)	Chl b (mg/gfw)	Total Chl (mg/gfw)	Carotenoids (mg/gfw)	Grain yield per plant (gr)
E	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0.00036 ^{ns}	0 ^{ns}	0.00036 ^{ns}	0.00004 ^{ns}	3779.50 ^{ns}
D	0.00012*	0.0004 ^{ns}	0.00004*	1.012**	0.207**	1.938**	0.06085 ^{ns}	27850.68*
F	0.00007 ^{ns}	0.00098*	0 ^{ns}	1.65*	0.249*	2.918**	0.08752 ^{ns}	24999.69 ^{ns}
H ₁	0.00052**	0.00221**	0.0002**	2.62*	0.538**	3.789**	0.27706**	77856.86**
H ₂	0.00041*	0.00151**	0.00019**	1.74*	0.415**	2.319**	0.23116*	62880.05*
h	0.00015 ^{ns}	0 ^{ns}	0.00001 ^{ns}	0.05009 ^{ns}	0.244*	0.0724 ^{ns}	0.08915 ^{ns}	31674.62*
$\sqrt{H_1/D}$	2.05	2.34	2.22	1.61	1.61	1.40	2.13	1.67
$H_2/4H_1$	0.19	0.17	0.23	0.17	0.19	0.15	0.21	0.20
$\sqrt{4DH_1+F}$	1.31	3.17	1.00	3.06	2.19	3.33	2.02	1.73
$\sqrt{4DH_1-F}$	0.85	0.21	-0.54	0.60	0.89	0.84	0.89	-0.05
r	0.37	0.00	0.07	0.03	0.59	0.03	0.39	0.50
h/H_2	0.44	0.14	0.37	0.21	0.28	0.30	0.14	0.31
h_b^2	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.87
h_a^2	0.00002	-0.0001	-0.00001	-0.06	-0.03	-0.84	-0.01	9179.67
t ²	0.714 ^{ns}	0.159 ^{ns}	0.693 ^{ns}	0.61 ^{ns}	0.684 ^{ns}	2.38 ^{ns}	0.002 ^{ns}	2.23 ^{ns}
Wr-Vr	0.143 ^{ns}	0.224 ^{ns}	0.173 ^{ns}	0.315 ^{ns}	0.0084 ^{ns}	0.238 ^{ns}	0.0042 ^{ns}	360971569.42 ^{ns}

E: اشتباه آزمایشی؛ D: واریانس ناشی از اثر افزایشی ژن‌ها؛ F: کوواریانس بین اثرات افزایشی و غالبیت، H₁ و H₂: واریانس ناشی از اثر غیرافزایشی ژن‌ها؛ h: مجموع اثر غالبیت مکان‌های ژنی در حالت هتروزیگوسی؛ $\sqrt{H_1/D}$: میانگین درجه غالبیت؛ H₂/4H₁: نسبت ژن‌های غالب با اثرات افزایشی و کاهنده؛ $(\sqrt{4DH_1+F})/(\sqrt{4DH_1-F})$: نسبت تمامی ژن‌های غالب و مغلوب در والدین؛ r: همبستگی بین میانگین والدین (Yr) و پارامتر h/H_2 ؛ Wr+Vr: تعداد بلوک‌های ژنی کنترل کننده صفت و نشان‌دهنده غالبیت؛ h_b^2 : وراثت‌پذیری خصوصی؛ h_a^2 : وراثت‌پذیری عمومی؛ a: عرض از مبدا خط رگرسیون؛ t²: آزمون اختلاف معنی‌داری ضریب رگرسیون از یک؛ $W_r - V_r$: تجزیه واریانس $W_r - V_r$ براساس تکرارها. ns: * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

E: Environmental variance; D: Additive variance; F: Covariance of additive with dominance effect; H₁ and H₂: Dominance variances; h: Dominance effect over all loci in heterozygous phase; $\sqrt{H_1/D}$: Mean degree of dominance; H₂/4H₁: Proportion of dominance genes with increasing and decreasing effects; $(\sqrt{4DH_1+F})/(\sqrt{4DH_1-F})$: Proportion of all genes with positive and negative effects in the parents; r: Correlation between parent means (Yr) with Wr+Vr; h/H₂: Number of gene blocks controlling the trait and exhibit dominance; h_b^2 : Narrow sense heritability; h_a^2 : Broad sense heritability; a: Intercept of regression line; t²: Significant test of regression coefficient from one; Wr-Vr: Analysis of variance for Wr-Vr over replications. ns, * and **: Non-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

نسبت $H_2/4H_1$ که تخمین ارزش $u_i v_i$ یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزایشی و کاهنده را نشان می‌دهد، در صورت تقارن فراوانی ژنی در بهترین حالت ۰/۲۵ می‌باشد و در غیر این صورت بیانگر عدم تقارن ژنی برای آلل‌ها غالب است. این نسبت برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۱۹، ۰/۱۷، ۰/۲۳، ۰/۱۷، ۰/۱۹، ۰/۱۵ و ۰/۲۱ بود که نشان‌دهنده متفاوت بودن ژن‌های غالب افزایشی و کاهنده در والدین برای همه صفات است. میانگین درجه غالبیت $(\sqrt{H_1/D})$ نیز برای همه صفات بالاتر از یک بود که همانند نتایج تجزیه گرافیکی نشان‌دهنده وجود اثرات فوق‌غالبیت در کنترل این صفات بود. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی بر اساس مدل همین-جینکز برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹ و ۰/۹۹ بود. وراثت‌پذیری خصوصی برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰ و ۰/۰۰ بود. تجزیه واریانس $W_r - V_r$ برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۱۴، ۰/۳۷، ۰/۲۱، ۰/۲۸، ۰/۳۰ و ۰/۱۴ بود که نشان‌دهنده وراثت‌پذیری پایین این صفات است، لذا با توجه به سهم زیاد اثرات غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات، پتانسیل انتخاب برای این صفات بالا نخواهد بود و بنابراین روش‌های اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری و انتخاب در نسل‌های پیشرفته می‌تواند مفید باشد (Zare et al., 2011). پارامتر r که همبستگی بین والدین و $W_r + V_r$ را نشان می‌دهد، بیانگر نحوه رفتار آلل‌های غالب است که در صورت منفی بودن یعنی آلل‌های غالب کاهنده بوده و باعث کاهش صفت می‌شوند و در صورت مثبت بودن، آلل‌های غالب افزایشی بوده و باعث افزایش صفت می‌شوند. در این مطالعه پارامتر r یا ضریب همبستگی (جدول ۳) برای صفت قند احیاء منفی بود و نشان داد که آلل‌های غالب برای این صفت کاهنده بوده و باعث

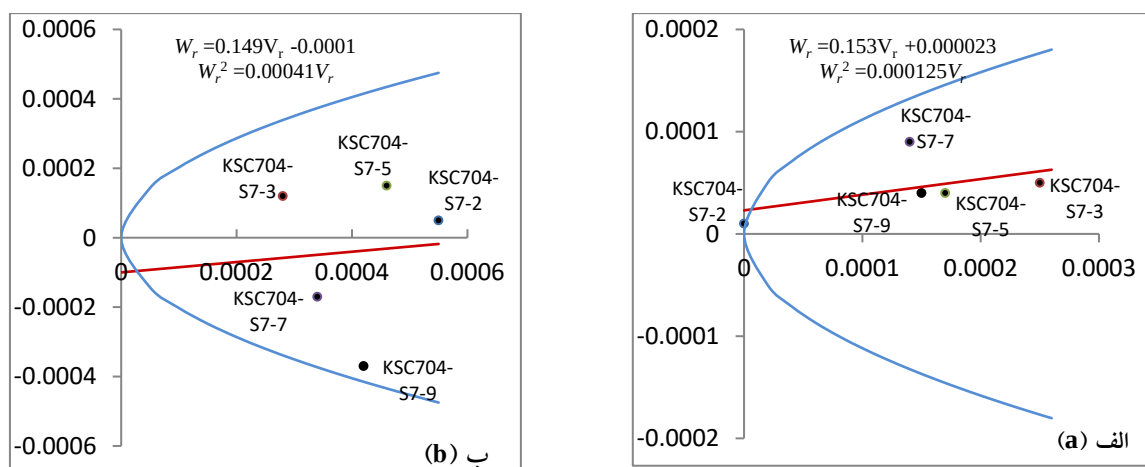
نسبت $H_2/4H_1$ که تخمین ارزش $u_i v_i$ یا نسبت ژن‌های غالب با آثار افزایشی و کاهنده را نشان می‌دهد، در صورت تقارن فراوانی ژنی در بهترین حالت ۰/۲۵ می‌باشد و در غیر این صورت بیانگر عدم تقارن ژنی برای آلل‌ها غالب است. این نسبت برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۱۹، ۰/۱۷، ۰/۲۳، ۰/۱۷، ۰/۱۹، ۰/۱۵ و ۰/۲۱ بود که نشان‌دهنده متفاوت بودن ژن‌های غالب افزایشی و کاهنده در والدین برای همه صفات است. میانگین درجه غالبیت $(\sqrt{H_1/D})$ نیز برای همه صفات بالاتر از یک بود که همانند نتایج تجزیه گرافیکی نشان‌دهنده وجود اثرات فوق‌غالبیت در کنترل این صفات بود. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی بر اساس مدل همین-جینکز برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹، ۰/۹۹ و ۰/۹۹ بود. وراثت‌پذیری خصوصی برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰، ۰/۰۰ و ۰/۰۰ بود. تجزیه واریانس $W_r - V_r$ برای صفات محتوای پروتئین، محتوای پرولین، قند احیاء، کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئید به ترتیب برابر با ۰/۱۴، ۰/۳۷، ۰/۲۱، ۰/۲۸، ۰/۳۰ و ۰/۱۴ بود که نشان‌دهنده وراثت‌پذیری پایین این صفات است، لذا با توجه به سهم زیاد اثرات غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات، پتانسیل انتخاب برای این صفات بالا نخواهد بود و بنابراین روش‌های اصلاحی مبتنی بر دورگ‌گیری و انتخاب در نسل‌های پیشرفته می‌تواند مفید باشد (Zare et al., 2011). پارامتر r که همبستگی بین والدین و $W_r + V_r$ را نشان می‌دهد، بیانگر نحوه رفتار آلل‌های غالب است که در صورت منفی بودن یعنی آلل‌های غالب کاهنده بوده و باعث کاهش صفت می‌شوند و در صورت مثبت بودن، آلل‌های غالب افزایشی بوده و باعث افزایش صفت می‌شوند. در این مطالعه پارامتر r یا ضریب همبستگی (جدول ۳) برای صفت قند احیاء منفی بود و نشان داد که آلل‌های غالب برای این صفت کاهنده بوده و باعث

والدین برای صفت عملکرد دانه نشان داد که خط رگرسیون قسمت مثبت محور Wr را برای این صفت قطع نموده است (شکل ۴-ب) لذا صفت عملکرد دانه تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارد و بنابراین برای اصلاح این صفت از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر تلاقی و انتخاب در نسل‌های در حال پیشرفت برای بهبود آن باید استفاده نمود.

برای صفات قند احیاء و کلروفیل a (شکل ۲-الف و ب)، صفات کلروفیل b و کلروفیل کل (شکل ۳-الف و ب) و همچنین صفت کاروتنوئید (شکل ۴-الف) خط رگرسیون Wr روی Vr در قسمت منفی محور Wr را قطع نموده است، به این معنی که این صفات تحت تأثیر اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار دارند. پراکنش والد‌ها در طول خط رگرسیون نشان داد که لاین KSC704-S7-2 برای صفت محتوای پروتئین، لاین KSC704-S7-3 برای صفت محتوای پرولین، لاین‌های KSC704-S7-7، KSC704-S7-3 و KSC704-S7-5 به‌ترتیب برای صفات کاروتنوئید، کلروفیل a ، کلروفیل b و کلروفیل کل نزدیک‌ترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr هستند، لذا این ارقام دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب می‌باشند؛ بنابراین با توجه به افزایش بودن آلل‌های غالب برای این صفات، می‌توان از این والد‌ها برای افزایش این صفات در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود. از آنجایی که این صفات به‌وسیله اثرات فوق‌غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند، بنابراین برای افزایش و بهبود این صفات می‌توان از پدیده هتروزیس بهره برد.

کاهش صفت می‌شوند. نسبت $\frac{\sqrt{4DH_I+F}}{\sqrt{4DH_I-F}}$ نیز نشان‌دهنده بیشتر یا کمتر بودن آلل‌های غالب و مغلوب در والدین است، به‌طوری‌که وقتی این نسبت برابر با یک باشد، ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مساوی است، وقتی این نسبت کمتر از یک باشد، نشان‌دهنده فراوانی بیشتر ژن‌های مغلوب در والدین است و وقتی این نسبت از یک بیشتر باشد نسبت ژن‌های غالب در والدین بیشتر است. نسبت $\frac{\sqrt{4DH_I+F}}{\sqrt{4DH_I-F}}$ نیز نشان داد که در مجموع لاین‌های مورد مطالعه برای همه صفات مورد مطالعه دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب هستند.

پراکنش والدین برای صفات مورد مطالعه در شکل‌های ۱ تا ۴ نشان داده شده است. با توجه به خط رگرسیون Wr روی Vr والدینی که نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr هستند، دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب و والدینی که دورترین فاصله را با محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr دارند دارای بیشترین آلل‌های مغلوب می‌باشند. پراکنش والدین برای صفت محتوای پروتئین (شکل ۱-الف) و محتوای پرولین (شکل ۱-ب) نشان داد که صفت محتوای پروتئین توسط اثر غالبیت ناقص ژن‌ها کنترل شده و بنابراین روش اصلاحی این صفت تولید هیبرید و گزینش در نسل‌های پیشرفته است. در حالی که صفت محتوای پرولین توسط اثرات فوق‌غالبیت ژن‌ها کنترل شده و بنابراین برای افزایش و بهبود این صفت می‌توان از پدیده هتروزیس بهره برد. همچنین پراکنش

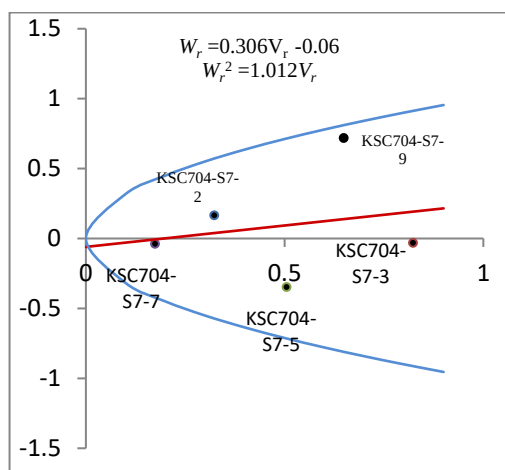


شکل ۱- خط رگرسیون، سهمی محدودکننده و نمودار Wr/Vr برای صفت محتوای پروتئین (الف) و پرولین (ب)

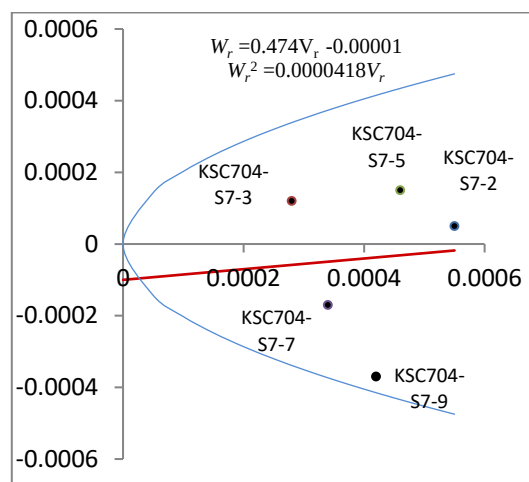
Figure 1. The regression line, limiting parabola and Wr/Vr graph for protein content (a) and proline content (b) traits.

محور افقی و محور عمودی به‌ترتیب واریانس ردیف‌ها (Vr) و کوواریانس ردیف‌ها (Wr) را نشان می‌دهند.

The horizontal axis and the vertical axis show the variance of the rows (Vr) and the covariance of the rows (Wr), respectively.



ب (ب)



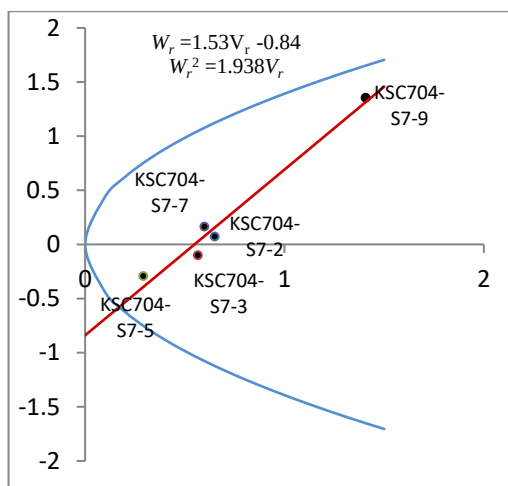
الف (ا)

شکل ۲- خط رگرسیون، سهمی محدودکننده و نمودار Wr/Vr برای صفت محتوای قند (الف) و کلروفیل (ب)

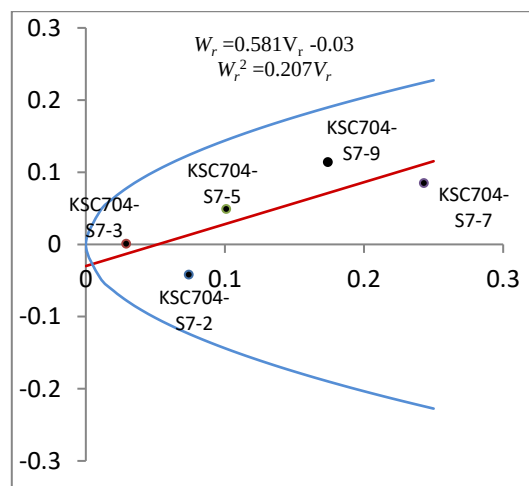
Figure 2. The regression line, limiting parabola and Wr/Vr graph for sugars content (a) and Chl. a (b) traits.

محور افقی و محور عمودی به ترتیب واریانس ردیف‌ها (Vr) و کوواریانس ردیف‌ها (Wr) را نشان می‌دهند.

The horizontal axis and the vertical axis show the variance of the rows (Vr) and the covariance of the rows (Wr), respectively.



ب (ب)



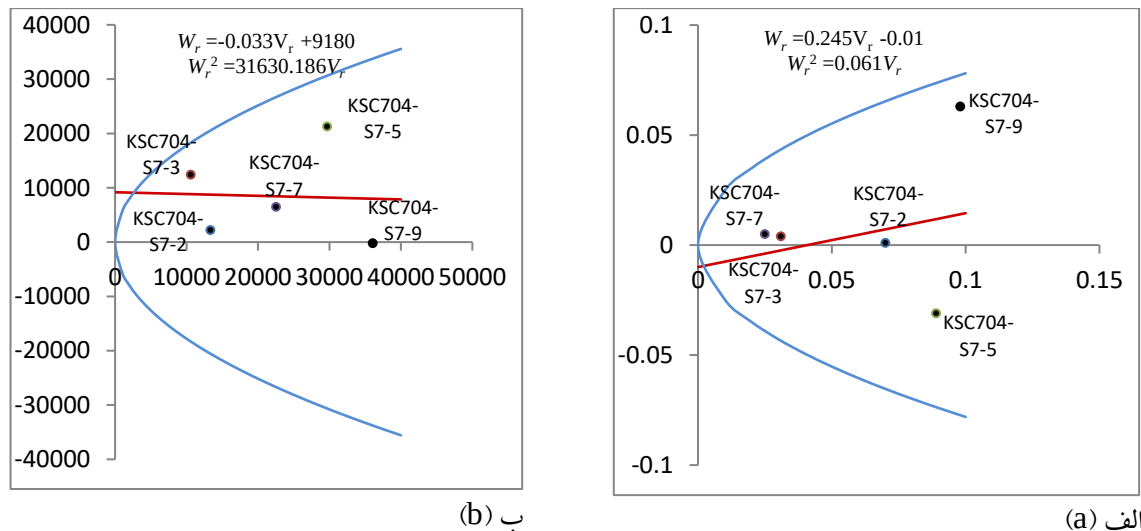
الف (ا)

شکل ۳- خط رگرسیون، سهمی محدودکننده و نمودار Wr/Vr برای کلروفیل b (الف) و کلروفیل کل (ب)

Figure 3. The regression line, limiting parabola and Wr/Vr graph for Chl. b (a) and total Chl. (b) traits.

محور افقی و محور عمودی به ترتیب واریانس ردیف‌ها (Vr) و کوواریانس ردیف‌ها (Wr) را نشان می‌دهند.

The horizontal axis and the vertical axis show the variance of the rows (Vr) and the covariance of the rows (Wr), respectively.



شکل ۴- خط رگرسیون، سهمی محدودکننده و نمودار Wr/Vr برای کاروتنوئید (الف) و عملکرد تک بوته (ب)
 Figure 4. The regression line, limiting parabola and Wr/Vr graph for carotenoids (a) and grain yield per plant traits
 محور افقی و محور عمودی به ترتیب واریانس ردیفها (Vr) و کوواریانس ردیفها (Wr) را نشان می‌دهند.
 The horizontal axis and the vertical axis show the variance of the rows (Vr) and the covariance of the rows (Wr), respectively

برای اصلاح و بهبود ارزش ژنتیکی جمعیت برای این صفات روش گزینش چندان موفقیت‌آمیز نخواهد بود، بلکه می‌بایست از پدیده هتروزیس استفاده نمود و والدین مورد نظر را جهت تولید هیبریدها تلاقی داد یا از انتخاب در نسل‌های آخر برای بهبود صفات استفاده نمود.

سپاسگزاری

این پژوهش در قالب طرح پژوهشی شماره ۹۷/۲۸۰۳ با استفاده از اعتبارات پژوهشی پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان انجام شده است.

نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که نحوه کنترل ژنتیکی بعضی صفات مورد مطالعه توسط اثرات فوق‌غالبیت و بعضی صفات دیگر توسط اثرات غالبیت ناقص بود. همان‌طور که در نتایج مشاهده گردید نحوه کنترل ژنتیکی صفات متفاوت بود و بنابراین برای هر صفت باید استراتژی و برنامه اصلاحی خاص آن صفت را به‌کار برد. در اکثر صفات مورد مطالعه، ژن‌های با اثرات فوق‌غالبیت سهم بیشتری در کنترل صفات داشتند. علاوه بر آن، برآورد وراثت‌پذیری خصوصی صفات نیز نشان‌دهنده این مطلب بود که اکثر صفات مورد مطالعه وراثت‌پذیری خصوصی پایین داشته و بیشتر تحت کنترل اثرات غیرافزایشی ژن‌ها بودند؛ بنابراین می‌توان گفت که

References

- Abdelaal, K.A., Hafez, Y.M., El Sabagh, A. and Saneoka, H. (2017). Ameliorative effects of Absciscic acid and yeast on morpho-physiological and yield characteristics of maize plant (*Zea mays* L.) under water deficit conditions. *Fresenius Environmental Bulletin*, **26**: 7372-7383.
- Ahmad, P. and Prasad, M.N.V. (2012). *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*. Springer Science & Business Media, LLC, New York, USA.
- Ahmadi, K., Ebadzadeh, H.R., Abd-Shah, H., Kazimian, A. and Rafiei, M. (2018). *Agricultural Statistics of Crop Years 2016-17, Volume One: Crop Production*, Ministry of Agriculture-Jahad, Planning and Economics Affairs, Information and Communication Technology Center, Tehran, IR (In Persian).
- Bates, L., Waldren, R. and Teare, I. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, **39**: 205-207.

- Bhattarai, U., Talukdar, P., Sharma, A. and Das, R.** (2016). Combining ability and gene action studies for heat-tolerance physio-biochemical traits in tomato. *Asian Journal of Agricultural Research*, **10**: 99-106.
- Bradford, M.M.** (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, **72**: 248-254.
- Christie, B. and Shattuck, V.** (1992). The Diallel Cross: Design, Analysis, and Use for Plant Breeders. In: Janick, J., Ed., *Plant Breeding Reviews*, pp. 9-36, John Wiley & Sons, Inc, USA.
- Eftekhari, A., Baghizadeh, A., Abdolshahi, R. and Yaghoobi, M.M.** (2016). Genetic analysis of physiological traits and grain yield in bread wheat under drought stress conditions. *Biological Forum – An International Journal*, **8**: 305-317.
- Farshadfar, E., Ghaderi, A. and Yaghotipoor, A.** (2014). Diallel analysis of physiologic indicators of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agricultural Communications*, **2**: 1-7.
- Greish, S.M.A., Swidan, S.A., El-Fouly, A.H.M., Guirgis, A.A. and El-Raheem, A.A.A.** (2005). Evaluation of performance and gene action of quantitative characters in some local and exotic tomato genotypes. I. morphological and physiological traits. *Zagazig Journal of Agricultural Research*, **32**: 93-107.
- Hallauer, A.R., Carena, M.J. and Miranda Filho, J.B.** (2010). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*, Springer Science+Business Media, New York, USA.
- Hayman, B.** (1954a). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, **10**: 235-244.
- Hayman, B.** (1954b). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**: 789-809.
- Hayman, B.** (1957). Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, **42**: 336-355.
- Hayman, B.** (1958). The Theory and Analysis of Diallel Crosses. II. *Genetics*, **43**: 63-58.
- Hayman, B.** (1960). The Theory and Analysis of Diallel Crosses. III. *Genetics*, **45**: 155-172.
- Jalali, V.R. and Asadi Kapourchal, S.** (2020). The effects of salinity stress on maize yield based on macroscopic production functions at reproductive growth stage. *Cereal Research*, **10**: 45-59 (In Persian).
- Jinks, J.** (1954). The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics*, **39**: 767-788.
- Jinks, J.** (1956). The F₂ and backcross generations from a set of diallel crosses. *Heredity*, **10**: 1-30.
- Jinks, J. and Perkins, J.M.** (1970). A general method for the detection of additive, dominance and epistatic components of variation. III. F₂ and backcross populations. *Heredity*, **25**: 419-429.
- Jinks, J.L. and Hayman, B.** (1953). The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, **27**: 48-54.
- Makumbi, D., Alvarado, G., Crossa, J. and Burgueño, J.** (2018). SASHAYDIAL: A SAS Program for Hayman's Diallel Analysis. *Crop Science*, **58**: 1605-1615.
- Nasrollahzade Asl, V., Shiri, M.R., Moharramnejad, S., Yusefi, M. and Baghbani Mehmandar, F.** (2017). Effect of drought tension on agronomy and biochemical traits of three maize hybrids (*Zea mays* L.). *Crop Physiology Journal*, **8**: 45-60 (In Persian).
- Rahimi, M. and AbdoliNasab, M.** (2020). Combining ability study of biochemical and physiological traits of maize (*Zea mays* L.) using fourth diallel griffing's method. *Plant Genetic Researches*, **6(2)**: 69-78 (In Persian).
- Reddy Yerva, S., Sekhar, T.C., Allam, C.R. and Krishnan, V.** (2016). Combining ability studies in maize (*Zea mays* L.) for yield and its attributing traits using Griffing's diallel approach. *Electronic Journal of Plant Breeding*, **7**: 1046-1055.
- Shirinpour, M., Asghari, A., Aharizad, S., Rasoulzadeh, A. and Khorasani, S.K.** (2020). Genetic interaction and inheritance of biochemical traits can predict tolerance of hybrid maize cv. SC704 to drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, **42**: 1-13.
- Somogyi, M.** (1952). Notes on sugar determination. *Journal of Biological Chemistry*, **195**: 19-23.
- Sudhakar, P., Latha, P. and Reddy, P.** (2016). *Phenotyping Crop Plants for Physiological and Biochemical Traits*, Acharya N. G. Ranga Agricultural University, Academic Press, Tirupati, IND.
- Usman, B., Ahmad, M., Hussain, M., Niaz, M., Abbas, M., Khalid, U., Nawaz, G. and Neng, Z.** (2018). Gene action for various morphological and yield contributing traits in maize (*Zea mays* L.). *International Journal of Agronomy and Agricultural Research*, **12**: 9-18.
- Vats, S.** (2018). *Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., Singapore, SIN.
- Wani, S.H.** (2018). *Biochemical, Physiological and Molecular Avenuesfor Combating Abiotic Stress in Plants*. Academic Press, USA.
- Zare, M., Choukan, R., Bihamta, M.R., MajidiHeravan, E. and Kamelmanesh, M.M.** (2011). Gene action for some agronomic traits in maize (*Zea mays* L.). *Crop Breeding Journal*, **1**: 133-141

Genetic analysis of Biochemical and Physiological Traits using Haymen's Graphical Approach in Lines and F₂ Progenies of Maize (*Zea mays* L.)

Mehdi Rahimi*

Assistant Professor, Department of Biotechnology, Institute of Science and High Technology and Environmental Sciences, Graduate University of Advanced Technology, Kerman, Iran

(Received: May 13, 2020 – Accepted: January 23, 2021)

Abstract

The diallel mating design is an important tool used by plant breeding programs to obtain information on trait inheritance. Knowledge of gene action, heritability and genetic advance from selection is a prerequisite for starting a breeding program for developing varieties of maize. Five maize S₇ lines and their F₂ progenies were studied in a 5 × 5 half-diallel crossing design to evaluate the gene action and the heritability of biochemical and physiological traits. Parents and their F₂ hybrids were planted in a randomized complete block design with three replications at the Research Farm of Graduate University of Advanced Technology (Kerman, Iran) in 2017 cropping year, and chlorophyll (Chl), proline, protein, carotenoid and reducing sugars traits were evaluated. Analysis of variance showed significant differences among genotypes for the studied traits at 1% probability level. The graphical results of Hayman's analysis showed the role of over-dominance genes effects in controlling proline content, sugars content, Chl a, Chl b, total Chl and carotenoids traits while the protein content trait was controlled by the incomplete dominance of genes. The narrow-sense heritability for carotenoid and proline content traits were 0.14, for protein content was 0.44 and for other traits were varied in this range. The results of this study showed that the use of heterozygosity and the production of hybrid varieties can be used to breeding traits such as proline content, sugars content, Chl a, Chl b, total Chl and carotenoids. However, for breeding of protein content, use of both methods (selection and production of hybrid) are proposed.

Keywords: Gene action, Over-dominance, Chlorophyll, Heredity

* Corresponding Author, E-mail: me.rahimi@kgut.ac.ir