بررسی نحوه توارث و عمل ژن بر عملکرد و برخی از صفات زراعی نسل‌های ژنتیکی ذرت زودرس دهقان (KSC400)

پریا دری[۱]، سعید خاوری خراسانی[۲،*]، محمود ولی‌زاده[۳] و پریسا طاهری[٤]

۱- دانش آموخته کارشناسی ارشد، گروه اصلاح نباتات دانشگاه پیام نور، خراسان رضوی، مشهد

۲- استادیار، مرکز تحقیقات منابع طبیعی و کشاورزی خراسان رضوی، مشهد

۳- استادیار، گروه اصلاح نباتات، دانشگاه پیام نور، خراسان رضوی، مشهد

٤- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه فردوسی مشهد، استان خراسان رضوی، مشهد

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۰۱/۲٦ – تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۰٦/۱۲)

چکیده

انتخاب روش اصلاحی در برنامه‌های به‌نژادی گیاهان زراعی بستگی به نظام ژنتیکی کنترل کننده صفت گزینش شده دارد. این پژوهش به‌منظور مطالعه پارامترهای ژنتیکی برخی صفات فنولوژیک، مورفولوژیک، عملکرد دانه و اجزای عملکرد با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌های حاصل از تلاقی اینبردلاین‌های KE72012 (P_1) × K1263/1(P_2) ذرت در ایستگاه طرق مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی در سال زراعی ۱۳۹۱ انجام شد. شش نسل P_1، P_2، F_1، F_2، BC_1 و BC_2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار مورد مطالعه قرار گرفتند. نتایج تجزیه واریانس نسل‌ها نشان داد در کلیه صفات مورد بررسی، جزء غالبیت (H) بیشتر از جزء افزایشی (D) بود، البته در بعضی صفات تفاوت بین دو جزء غالبیت و افزایشی بسیار زیاد بود که این موضوع بیانگر اهمیت اثرات غالبیت در کنترل ژنتیکی صفات می‌باشد. متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در کلیه صفات، نشان دهنده غالبیت کامل به سمت فوق غالبیت بود که بیان کننده اهمیت اثرات غالبیت می‌باشد. براساس تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از آزمون مقیاس وزنی، برازش مدل ساده افزایشی-غالبیت صورت گرفت و عدم کفایت آن در صفات، حاکی از اهمیت اثرات اپیستازی در توجیه تغییرات ژنتیکی این صفات بود. متوسط وراثت‌پذیری عمومی برای صفات مورد مطالعه در تلاقی KE72012 (P_1) × KE1263/1 (P_2) بین ۰/۱۰ تا ۰/۸۸ و دامنه وراثت‌پذیری خصوصی در این تلاقی بین ۰/۰۲ تا ۰/۵۹ برآورد گردید. همچنین تخمین تعداد ژن کنترل کننده صفت عملکرد دانه نشان داد که در تلاقی KE 72012 (P_1) × K1263/1 (P_2)، یک تا ۵ ژن دخالت دارند.

واژگان کلیدی: افزایشی، غالبیت، واریانس وزنی، وراثت‌پذیری خصوصی، وراثت‌پذیری عمومی

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: **s.khavari@areo.ir**

مقدمه

انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌برداری بهتر از پتانسیل ژنتیکی صفات مختلف زراعی در یک گیاه بستگی به نوع عمل ژن‌های کنترل کننده یک صفت و نحوه توارث آن‌ها دارد (Akhtar and Chowdhry, 2006). نوع عمل و اثر ژن در بسیاری از گیاهان زراعی مطالعه شده است (Lamkey and Lee, 2005). یکی از بهترین روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی، روش تجزیه میانگین نسل‌ها است (Singh and Singh, 1992; Kearsey and Pooni 1998). این روش علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت، قادر به برآورد اثر ژنی اپیستازی از قبیل افزایشی × افزایشی، غالبیت × غالبیت و غالبیت × افزایشی نیز هست (Singh and Singh, 1992). بسیاری از شواهد حاکی از آن است که همیشه نمی‌توان اثر اپیستازی را ناچیز در نظر گرفت (Ghannadha, 1998). با نتایج تجزیه میانگین نسل‌های P_1، P_2، F_1، F_2 و F_3 در جو نشان دادند که برای سه صفت تعداد سنبله، عملکرد دانه در بوته و عملکرد بیولوژیکی بوته، عمدتاً اثر غالبیت به همراه اثر متقابل افزایشی × افزایشی نقش عمده‌ای در کنترل توارث ایفاء می‌کند (Baghizadeh *et al.*, 2004). اکثر نتایج به‌دست‌آمده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها در ذرت نشان دهنده این است که اثر افزایشی ژن‌ها اهمیت بیشتری نسبت به اثر غالبیت در کنترل عملکرد دانه دارند. در تحقیق دیگری گزارش گردید که برای صفت عملکرد دانه ذرت، آثار افزایشی، غالبیت و اپیستازی معنی‌دار بودند. در مورد وزن هزار دانه و تعداد ردیف دانه در بلال هر چند بیشترین نقش به آثار غالبیت تعلق داشت ولی اثر افزایشی نیز وجود داشت. برای تعداد دانه در ردیف، بیشترین سهم مربوط به اثر غالبیت بود ولی اثر افزایشی منفی قابل توجهی نیز مشاهده شد. درجه غالبیت بالا نیز برای عملکرد دانه و عمق دانه حاکی از نقش اثر غالبیت و فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل این صفات می‌باشد (Choukan, 2002). اثر غیر افزایشی ژن‌ها نیز برای صفات قطر بلال و تعداد ردیف دانه در بلال به‌صورت غالبیت جزئی نسبی گزارش شد. میهالجویچ و همکاران (Mihaljevic *et al.*, 2005) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در ذرت دریافتند که برای صفت عملکرد دانه اثر اپیستازی ناچیز بود. رضایی و هوشمند (Rezaie and Hushmand, 1997) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در سورگوم دریافتند که اثر اپیستازی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی صفات دخالت دارند. اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها به‌صورت مشترک در توارث عملکرد دانه دخالت داشتند. متوسط وراثت‌پذیری عمومی برای تعداد برگ در ساقه و تعداد پنجه در بوته پائین و برای سایر صفات متوسط تا بالا بود. تفاوت بین برآوردهای قابلیت توارث خصوصی و عمومی برای اغلب صفات ناچیز بود. ولف و پترنلی (Wolf and Peternelli, 2000) اظهار داشتند که برای عملکرد دانه ذرت، واریانس غالبیت مهم‌تر از واریانس افزایشی است، در حالی که برای صفات دیگر مرتبط با عملکرد، واریانس افزایشی مهم‌تر از واریانس غالبیت بود و اثر اپیستازی اهمیت کمتری داشت. ویدال-مارتینز و همکاران (Vidal-Martinez *et al.*, 2001) گزارش کردند که برای صفات وزن بلال، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف در بلال، تعداد دانه در بلال، طول بلال و عملکرد دانه ذرت، بیشترین سهم به اثر غالبیت تعلق داشت. با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در ذرت گزارش شد که اثر غالبیت اهمیت بیشتری نسبت به اثر اپیستازی دارد (Azizi *et al.*, 2006). در تحقیق دیگری مشخص شد که برای صفت عملکرد دانه در ذرت، اثر غالبیت نقش بیشتری نسبت به اثر افزایشی دارد. در حالی که برای صفت تعداد بلال در بوته اثر افزایشی مهم‌تر از اثر غالبیت بود (Butruille *et al.*, 2004). میهایلو و چرنو (Mihailov and Chernov, 2006) اظهار داشتند که در ذرت، اثر اپیستازی ژن‌ها در کنترل صفات عملکرد دانه، قطر بلال، تعداد دانه، تعداد بلال، تعداد روز تا گلدهی و تعداد روز تا رسیدگی دارای اهمیت هستند؛ اما برای صفات وزن چوب بلال، وزن صد دانه، تعداد روز از گرده دهی تا ظهور کاکل و طول تاسل اثر افزایشی و غالبیت

بیشترین تأثیر را داشتند. نتایج به دست آمده از تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها در ذرت نشان داد که اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی در کنترل عملکرد دانه ذرت نقش بسزایی داشته است (Melchinger *et al.*, 1990).

هدف از این تحقیق برآورد پارامترهای ژنتیکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات مختلف زراعی در ترکیب زودرس ذرت دهقان و تعیین تعداد ژن کنترل کننده صفات مورد بررسی بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال زراعی ۱۳۹۱ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی طرق مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی واقع در ٦ کیلومتری جنوب شرقی مشهد انجام شد. والدین و نتاج هیبرید تجاری دهقان (KSC400) شامل نسل‌های P_1، P_2، F_1، F_2، BC_1 و BC_2 از طریق ایزولاسیون و تلاقی دستی در سال زراعی ۱۳۹۰ تولید شدند و سپس نسل‌های مذکور در سال زراعی ۱۳۹۱ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در نیمه اول خرداد ماه کشت گردیدند. هر نسل در هر تکرار در ۲ خط ٥/٦ متری با ۳۰ کپه کشت و در هر کپه برای اطمینان از سبز شدن کافی، دو تا سه بذر کاشته شد و در زمان سه برگی یک بوته در هر کپه باقیمانده و بوته‌های اضافی تنک شدند. فاصله بین ردیف‌های کاشت ۷۵ سانتی‌متر و فاصله بین بوته‌ها در روی خط کاشت ۱۷/۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. کلیه مراقبت‌های زراعی شامل تنک و وجین علف‌های هرز در زمان مقتضی انجام شد و تغذیه گیاه براساس توصیه کودی موسسه تحقیقات آب و خاک کشور صورت گرفت. در طول فصل رشد یادداشت‌برداری‌های صفات فنولوژیک شامل تعداد روز از سبز شدن تا ظهور گل تاجی و رشته‌های ابریشمی و نیز تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی بر مبنای بروز ۵۰ درصد صفت در هر کرت ثبت شد. یادداشت‌برداری صفات زراعی بر اساس تک بوته و پس از حذف اثرات حاشیه‌ای انجام شد. تعداد ۱۰ بوته برای هریک از والدین، ۱۵ بوته برای نسل F_1، ۲۰ بوته برای نسل‌های BC_1 و BC_2 و ۳۰ بوته برای نسل F_2 علامت‌گذاری و اندازه‌گیری شدند. صفات مورد بررسی شامل ارتفاع بوته و بلال زمان رسیدگی فیزیولوژیکی، عملکرد دانه براساس رطوبت ١٤ درصد در هر کرت بود. همچنین اجزای عملکرد شامل طول بلال، قطر بلال، تعداد دانه در ردیف، تعداد ردیف دانه، قطر چوب بلال، عمق دانه و وزن ۳۰۰ دانه نیز اندازه‌گیری و ثبت گردید.

تجزیه واریانس آماری صفات مورد بررسی بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی به کمک نرم‌افزار SAS 9. 1 انجام شد. پس از تجزیه واریانس برای کلیه صفات و مشاهده تفاوت معنی‌دار میان نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها برای هر یک از صفات مورد مطالعه با روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) انجام گرفت و برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به دلیل تفاوت واریانس‌ها در هر نسل، از روش حداقل مربعات وزنی (Weighted least square) استفاده شد. در این روش میانگین کلی هر صفت به‌صورت زیر نشان داده می‌شود:

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

اجزای فرمول عبارت‌اند از y: میانگین یک نسل، m: میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، [d]: مجموع اثر افزایشی، [h]: مجموع اثر غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل بین اثر افزایشی × افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل افزایشی×غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل غالبیت × غالبیت، α، β، α^2، $2\alpha\beta$ و β^2: به‌ترتیب ضرایب هریک از پارامترهای مدل هستند.

از مدل‌های دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری، در تبیین میانگین‌های مشاهده شده استفاده شد. این مدل‌ها به کمک آزمون x^2 (کای اسکوئر) با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی مورد بررسی قرار گرفته و بهترین مدل برای هر یک از صفات مشخص شد (Mather and Jinks, 1982).

به‌منظور داشتن اطلاعات تکمیلی، علاوه بر تجزیه میانگین نسل‌ها، واریانس نسل‌ها نیز مورد بررسی قرار می‌گیرد. برای این منظور از روش کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) و از فرمول‌های زیر استفاده می‌شود:

غالبیت × افزایشی $V_{AD}=1/2(V_{BC2}-V_{BC1})$

واریانس محیطی $V_E= ¼ (V_{P1}+V_{P2}+2V_{F1})$

واریانس افزایشی $V_A= (2F_2-V_{BC1}-V_{BC2})$

واریانس غالبیت $V_D= V_{BC1}+V_{BC2}-V_{F2}-V_E$

کفایت مدل افزایشی- غالبیت از طریق آزمون‌های A، B و C و برای تعیین کفایت مدل افزایشی- غالبیت از آزمون کای اسکور استفاده می‌شود. برای محاسبه A، B و C نیز از فرمول‌های زیر استفاده می‌شود (Mather and Jinks, 1982):

$A=2\ BC_1-P_1-F_1$
$B=2BC_2-P_2-F_1$
$C=4F_2-2F_1-P_1-P_2$

بر اساس روش ماتر و جینکز، اجزای تنوع از طریق فرمول‌های زیر محاسبه شدند:

$D = 4VF_2 - 2(VBC_1 + VBC_2)$
$H = 4(VBC_1 + VBC_2 - VF_2 - EW)$
$F = (VBC_1 - VBC_2)$
$EW =(VP_1 + VP_2 + 2VF_1)\ ¼$

که اجزای فرمول فوق عبارتند از: Ew: جز غیر قابل توارث (محیطی) تنوع، D: جز افزایشی تنوع، H: جز غالبیت تنوع و F: همبستگی d وh روی تمام مکان‌های ژنی.

جهت مشاهده انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی متفاوت، میانگین درجه غالبیت یعنی $(H/D)^{1/2}$ و $F/(D\times H)^{1/2}$ برآورد شد. درجه غالبیت از نسبت اثر غالبیت به اثر افزایشی به دست آمد.

برای محاسبه وراثت‌پذیری عمومی (H_b) از فرمول‌های مختلف زیر استفاده شد:

$h^2bs=\{[VF_2-(VP_1\times VP_2)1/2]/VF_2\}$ (Mahmud and Kramer, 1951)
$h^2bs=\{[VF_2-(VP_1\times VP_2+VF_1)/3]/VF_2\}$ (Allard, 1960)
$h^2bs=\{[VF_2-(VP_1\times VP_2\times VF_1)^{0.33}]\ /VF_2\}$ (Warnner, 1952)
$h^2bs=\{[VF_2-(VP_1+VP_2)/2]/VF_2\}$ (Allard, 1960)
$h^2bs=\{[VF_2-(VP_1+VP_2+\ 2VF_1)/4)]/VF_2\}$ (Mather and Jinks, 1982)

وراثت‌پذیری خصوصی (H_n) از طریق فرمول وارنر (Waerner, 1952) برآورد گردید:

$h^2ns = \{[2VF_2 – (VBC_1 + VBC_2)]/VF_2\}$

در مورد تعداد ژن کنترل کننده هر صفت (n) از فرمول‌های زیر استفاده شد (Ghannadha. 1998):

1: $n= (\mu P2-\mu P1)^2/\{8([\sigma^2F2-(0.5\sigma^2F1+0.25\sigma^2P1+0.25\sigma^2P2)]\}$

2: $n= (\mu P2-\mu P1)^2/\{8([\sigma^2BC1+ \sigma^2BC2) -(\sigma^2F1+0.5\sigma^2P1+0.5\sigma^2P2)]\}$

3: $n= (\mu F1-\mu P1)^2/\{4[\sigma^2BC1-0.5(\sigma^2F1+ \sigma^2P1)]\}$

نتایج و بحث

به‌منظور بررسی وجود اختلاف بین میانگین نسل‌ها، تجزیه واریانس انجام پذیرفت. به علت وجود اختلاف واریانس در نسل‌های متفاوت به‌عنوان تیمارهای آزمایش، از تجزیه واریانس وزنی استفاده شد تا یکنواختی واریانس تیمارها تأمین شود. نتایج نشان داد در نسل‌ها و صفات مورد مطالعه تفاوت ژنتیکی وجود داشت. نتایج حاصل از مقایسه میانگین نسل‌های مختلف به روش دانکن برای صفات مورد بررسی مبین وجود اختلاف معنی‌دار بین آن‌ها بود. میانگین نسل‌ها و خطای معیار صفات مورد مطالعه در نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی، $KE72012(P_1) \times KE\ 1263/1(P_2)$ به‌همراه هتروزیس نسبت به میانگین والدین تلاقی، در جدول ۱ آمده است. در تلاقی $KE72012(P_1) \times KE\ 1263/1(P_2)$ هتروزیس نسبت به میانگین والدین در صفاتی همچون تعداد روز تا ظهور دانه گرده و رشته‌های ابریشمی و تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک به‌صورت منفی به‌دست آمد و در نهایت صفت عملکرد دانه (۳۱/۶۳) بیشترین و صفت تعداد روز تا ظهور گرده (۱۰/۲۲-) کمترین مقدار را دارا بود. از این‌رو چنین استنباط می شود که در این تلاقی، روش اصلاحی مبتنی بر دو رگ گیری می تواند جهت بهبود صفات و در نهایت عملکرد دانه موثر واقع شود

در تلاقی $KE72012(P_1) \times KE\ 1263/1(P_2)$ در تمامی صفات به‌جز تعداد روز تا ظهور کاکل، پارامتر [d] معنی‌دار گردید که نشان‌دهنده‌ی سهم مؤثر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفات است که موافق با نتایج به دست آمده از بررسی‌های رضایی و روحی (Rezaei and Roohi, 2004) و بتران و همکاران (Betran *et al.*, 2003)، پال و دبنات (Paul and Debnath, 1999) می‌باشد. علاوه بر اثرات افزایشی در این تلاقی غالبیت نیز سهم بسزایی را دارا بود. معنی‌دار شدن [m] در برخی صفات مانند طول گیاه، تعداد برگ، طول بلال، عمق دانه نشان دهنده اختلاف معنی‌دار بین دو والد می‌باشد.

جدول ۱- میانگین نسل‌ها و خطای معیار صفات مختلف در تلاقی KE72012 (P_1) × K1263/1(P_2) در ذرت

Table 1. Generation mean and standard error (S.E.) of various traits of the cross KE72012 (P_1) × K1263/1 (P_2) of maize

نسل Generation	ارتفاع بوته Plant height	ارتفاع بلال Ear height	طول بلال Ear length	عمق دانه Depth grain	وزن 1000 دانه 1000- Grain weight	تعداد برگ Leaves No.	تعداد برگ بالای بلال Up ear leaves No.	تعداد ردیف دانه در بلال No. of rows per ear	تعداد دانه در ردیف بلال No. of kernels per row	عملکرد دانه Grain yield	روز تا ظهور گرده Days to anthesis	روز تا ظهور کاکل Days to silking	روز تا رسیدگی فیزیولوژیک Days to phisiological maturity
P_1	147.16±11.59	56.7±9.46	16.18±2.23	7.07±3.19	28. 66±0.97	11.63±1.15	5±0.64	14.2±2.42	27.7±5.83	130.47±7.11	45±1.1	50±1.1	78±1.00
P_2	110.13±11.61	50.96±7.32	13.3±2.24	6.33±1.96	23.14±0.88	12.83±1.05	5.8±0.84	16.53±4.89	32.73±5.46	147.82±8.39	49.3±1.22	53.66±1.22	81.66±1.14
F_1	169. 8±11.97	76.51±11.19	17.34±2.62	10.94±1.98	32.32±1.58	13.06±1.13	6.13±0.58	19.66±6.80	39.82±6.08	220.77±10.2	42.33±1.61	47±1.73	75±1.58
F_2	142.97±12.25	59. 46±10.18	15.72±2.58	9.49±3.15	32.6±2.24	12.38±0.95	6.07±0.79	15.26±2.02	34.03±6.70	178.16±24.0	52±2.26	56.66±2.45	84.66±2.24
BC_1	161.36±15.31	74.26±11.00	16.61±2.46	9.58±2.06	33.05±1.87	12.61±1.05	6.06±0.95	25.51±7.20	35.2±5.73	179.08±23.4	45.33±2.02	50.33±2.24	78.33±1.97
BC_2	155.43±12.22	73.68±9.03	16.5±1.86	8.97±1.93	27.86±2.53	13.33±1.12	6.21±0.94	14.73±1.72	36.61±7.69	186.99±22.8	54±2.45	58.33±2.35	86.33±2.45
Heterosis %	31.99	42.13	17.66	63.31	24.78	6.81	13.58	27.98	31.79	58.66	-10.22	-9.32	-6.05

جدول ۲- برآورد اجزای ژنتیکی میانگین برای صفات مختلف در تلاقی KE 72012 (P_1) × K1263/1(P_2) ذرت

Table 2. Estimate of genetic components of mean for various traits of the cross KE72012 (P_1) × K1263/1(P_2) of maize

صفات	Traits	Mean / میانگین	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	$\chi 2$
ارتفاع کل	Total height	80.75 ± 7.99	23.73 ± 1.61	230.9 ± 20.87	72.14 ± 7.82	-26.52 ± 6.56	-113.2 ± 13.6	0.00
ارتفاع تا تاسل	Plant height	66.94 ± 7.38	18.51 ± 1.49	201.24 ± 18.98	61.7 ± 7.22	-25.17 ± 5.87	-98.39 ± 12.27	0.00
ارتفاع بلال	Ear height	-5.25 ± 5.7	2.27 ± 0.93	176.86 ± 14.26	58.93 ± 5.61	-	-95.09 ± 9.27	0.00
مساحت برگ	Leaf area	-2.03 ± 4.77	1.79 ± 0.79	167.44 ± 10.74	55.6 ± 4.57	-	-88.89 ± 6.84	2.05
تعداد برگ	Leaves No.	9.87 ± 0.58	-0.6 ± 0.14	6.85 ± 1.5	2.36 ± 0.56	-0.24 ± 0.48	-3.66 ± 0.99	0.00
تعداد برگ بالای بلال	Leaves No. above ear	5.38 ± 0.09	-0.34 ± 0.08	2.12 ± 0.38	-	-	-1.37 ± 0.35	1.88
طول بلال	Ear length	11.4 ± 1.37	1.44 ± 0.28	11.34 ± 3.36	3.34 ± 1.34	-2.66 ± 0.98	-5.4 ± 2.15	0.00
تعداد ردیف دانه در بلال	Rows No. per ear	-4.07 ± 2.15	-1.16 ± 0.49	53.6 ± 6.24	19.44 ± 2.09	23.89 ± 2.15	-29.87 ± 4.52	0.00
تعداد دانه در ردیف	Kernels No. per row	22.26 ± 3.78	-2.23 ± 0.62	29.5 ± 9.46	7.96 ± 3.7	-	-11.95 ± 6.04	0.59
عمق دانه	Kernel depth	7.09 ± 0.26	0.566 ± 0.24	4.13 ± 0.43	-	-	-	3.66
وزن ۱۰۰۰ دانه	1000 kernel weight	200.13 ± 1.26	28.25 ± 1.32	59.32 ± 1.77	-	-58.23 ± 7.93	-	2.40
عملکرد دانه	Grain yield	-1.84 ± 1.11	-0.40 ± 0.11	33.61 ± 2.62	7.44 ± 1.1	1.72 ± 0.64	-18.26 ± 1.64	0.00
روز تا ظهور گرده	Days to anthesis	69.8 ± 0.5	0.35 ± 0.1	-18.75 ± 1.4	-4.69 ± 0.37	-	11.61 ± 0.92	0.22
روز تا ظهور کاکل	Days to silk	65.23 ± 0.55	0.22 ± 0.12	-12.04 ± 1.38	-3.23 ± 0.5	-	7.13 ± 0.9	1.51
روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی	Days to physiological maturity	132.84 ± 0.1	-0.2 ± 0.08	-1.28 ± 0.44	-	-	1.43 ± 0.45	1.52

[d]: مجموع اثرهای افزایشی؛ [h]: مجموع اثرهای غالبیت؛ [i]: مجموع اثر متقابل بین اثرهای افزایشی؛ [j]: مجموع اثر متقابل بین اثرهای افزایشی و غالبیت؛ [l]: مجموع اثر متقابل بین اثرهای غالبیت.

[d]: Sum of the additive genetic effects; [h]: Sum of the Dominance genetic effects; [i]: Sum of the interaction between additive genetic effects; [j]: Sum of the interaction between additive and dominance genetic effects; [l]: Sum of the interaction between dominance genetic effects.

برای صفات ارتفاع بلال، مساحت برگ، طول بلال، تعداد دانه در ردیف، عملکرد دانه، روز تا ظهور گرده و کاکل در این تلاقی علاوه بر اثر افزایشی، اثر افزایشی در افزایشی [i] نیز معنی‌دار بود و نقش مهمی در کنترل توارث ایفا می‌کند. در علامت مخالف اثرات افزایشی [d] و افزایشی در افزایشی [i] در صفات تعداد برگ و تعداد دانه در ردیف بلال و عملکرد دانه و روز تا ظهور کاکل نشان دهنده ماهیت متضاد (Oppositional nature) اثر متقابل برای این صفات است. معنی‌دار شدن اثر افزایشی در غالبیت [j] در صفاتی مثل ارتفاع بوته، طول بلال، تعداد ردیف دانه در بلال، عملکرد دانه، وزن ۱۰۰۰ در این تلاقی نشان دهنده این است که این نوع اپیستازی به‌وسیله گزینش تحت شرایط خودگشنی قابل تثبیت نیست. علامت منفی پارامتر [j] بستگی به جایگاه والدین دارد و با عوض شدن جای والدین، علامت آن نیز تغییر خواهد کرد. علامت مخالف اثرات غالبیت [h] و غالبیت در غالبیت [l] در صفات عملکرد دانه و تعداد روز تا ظهور دانه گرده در تلاقی دوم دلیلی بر وجود اپیستازی دوگانه (duplicate interaction) است که این نوع اپیستازی مشکلی را در جهت گزینش گیاهان مطلوب ایجاد نمی‌کند ولی روند اصلاحی را کند می‌کند. معنی‌دار نبودن اثرات اپیستازی j و i در صفات تعداد برگ بالای بلال، عمق دانه، تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک نشان‌دهنده‌ی عدم تأثیر اپیستازی و مخصوصاً اثرات غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات است. اجزاء تنوع صفات مختلف در تلاقی $KE72012(P_1) \times K1263/1(P_2$ در جدول ۳ ارائه شده است. در اکثر صفات، مقدار پارامترF مثبت بود که بیانگر غالبیت آلل‌های والد با میانگین بزرگ‌تر بر آلل‌های والد با میانگین کوچک‌تر می‌باشد. به عبارت دیگر ژن‌های مسئول این صفات در جهت افزایش این صفات برتری دارند. همچنین، مقدار میانگین درجه غالبیت در اکثر صفات بزرگ‌تر از یک بود که این امر نشانگر اهمیت غالبیت برای این صفات است و در توافق با وراثت‌پذیری خصوصی پایین برای آن صفات است. همچنین در اکثر صفات، پارامتر $F/(D\times H)^{1/2}$ کوچک‌تر از یک بود که بیانگر متفاوت بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌های کنترل کننده این صفات است. متوسط غالبیت ژنی $(H/D)^{1/2}$ در تمامی صفات به‌جز ارتفاع بلال، تعداد برگ بیشتر از یک می‌باشد که این نشان دهنده اثر فوق غالبیت و سهم بیشتر اثر غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات نسبت به اثر افزایشی می‌باشد. اهمیت بیشتر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی برای عملکرد دانه، در نتایج اوچینگ و کمپتون (Oching and Compton, 1994) و پتروویچ (Petrovic, 1998) نیز آمده است. درجه غالبیت در صفت تعداد روز تا رسیدگی فیزیولوژیک، نشان دهنده غالبیت نسبی به‌طرف والد بزرگ‌تر (1< H/D >0) بود. در باقی صفات مقدار درجه غالبیت بزرگ‌تر از ۱ بوده است.

برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی از طریق فرمول‌های مختلف و وراثت‌پذیری خصوصی در جدول ٤ آمده است. در صفت مساحت برگ با وراثت‌پذیری عمومی (۰/۱۰) می‌توان عنوان نمود که مقدار پایین برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی ناشی از اهمیت اثرات محیطی و اثر متقابل ژنوتیپ در محیط در بروز این صفت می‌باشد. تفاوت کم دو وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی از یکدیگر در بعضی از صفات بیانگر اهمیت نسبتاً بیشتر اثرات افزایشی ژن‌ها در این دسته از صفات می‌باشد و تفاوت زیاد برآورد وراثت‌پذیری در دسته دیگری از صفات نشان دهنده سهم بیشتر اثرات غیر افزایشی ژن‌ها و وجود فوق غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد که با نتیجه حاصل از درجه غالبیت مطابقت دارد. در این تلاقی صفت عملکرد دانه دارای بیشترین میانگین وراثت‌پذیری عمومی (۰/۸۸) بوده و صفت مساحت برگ بلال (۰/۱۰) دارای کمترین مقدار بود. وراثت‌پذیری خصوصی نیز بیشترین مقدار را در صفت عمق دانه (۰/۵۹) و کمترین مقدار را در صفات وزن ۱۰۰۰ دانه، روز تا ظهور گرده و کاکل (۰/۰۲) نشان داد. بالا بودن توارث پذیری نشان دهنده سهم بسیار بالای جزء افزایشی

جدول ۳- برآورد اجزای تنوع، میانگین درجه غالبیت، نسبت F/(D*H)1/2 و درجه غالبیت برای صفات مختلف در تلاقی KE 72012 (P_1) × K1263/1(P_2) ذرت

Table 3. Estimates of the components of variation, dominance ratio, F/(D*H)1/2 ratio and degree of dominance for various traits of the cross KE72012 (P_1) × K1263/1(P_2) of maize

صفات	Traits	جزء افزایشی D	جزء غالبیت H	همبستگی غالبیت–افزایشی F	جزءمحیط EW	نسبت غالبیت (H/D)1/2	انحراف از غالبیت F/(D*H)1/2	درجه غالبیت Degree of dominance
ارتفاع کل	Total height	9.78	86.20	-2.17	134.92	2.97	-0.07	1.92
ارتفاع بوته	Plant height	10.00	164.00	15.00	109.00	4.05	0.37	2.22
ارتفاع تا بلال	Ear height	9.15	2.45	-39.47	98.48	0.52	-8.33	7.91
تعداد برگ	Leaves No.	0.57	0.17	-0.10	1.47	0.55	-0.32	-1.39
مساحت برگ	leaf area	288.36	451.70	143.43	3948.4	1.25	0.40	4.61
تعداد برگ بالای بلال	Leaves No. above ear	0.11	0.21	0.09	0.48	1.40	0.63	-1.83
طول بلال	Ear length	0.31	4.62	-2.60	5.54	3.85	-2.16	1.81
تعداد ردیف در بلال	Rows No.	6.55	23.72	1.06	34.88	1.90	0.09	-3.69
تعداد دانه در ردیف بلال	Kernel No.	0.02	8.14	38.35	47.97	18.07	85.10	-3.82
عمق دانه	Kernel depth	11.87	1.25	1.49	3.73	0.33	0.39	11.42
وزن ۱۰۰۰ دانه	1000-grain weight	0.20	12.87	2.90	1.68	8.02	1.81	2.33
عملکرد دانه	Grain yield	181.15	1628.04	-30.27	82.94	3.00	-0.06	- 9.41
روز تا ظهور گرده	Days to anthesis	0.20	12.10	1.90	1.98	7.78	1.22	2.24
روز تا ظهور کاکل	Days to silking	3.00	9.30	0.050	2.18	1.76	0.09	2.64
روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی	Days to physiological maturity	0.20	12.30	2.10	1.83	7.84	1.34	0.20

جدول ٤– برآوردهای وراثت‌پذیری به وسیله روش های متفاوت برای صفات مختلف در تلاقی KE72012 (P_1) × K1263/1(P_2) ذرت

Table 4. Estimates of the heritability by different methods for various traits of the cross KE 72012 (P_1) × K1263/1(P_2) of maize

صفات	(Traits)	برآورد وراثت پذیری عمومی Broad sense heritability(Hb)					وراثت‌پذیری خصوصی
		Mahmud and Kramer, 1951	Allard, 1960	Allard, 1960	Mather and Jinks, 1982	میانگین Means	Narrow sense Heritability (Hn)
ارتفاع کل	Total height	0.41	0.41	0.25	0.16	0.30	0.03
ارتفاع بوته	Plant height	0.65	0.65	0.41	0.30	0.50	0.03
ارتفاع تا بلال	Ear height	0.31	0.33	0.14	0.05	0.20	0.04
تعداد برگ	Leaves No.	0.45	0.46	0.27	0.18	0.34	0.16
مساحت برگ	leaf area	0.14	0.14	0.09	0.06	0.10	0.03
تعداد برگ بالای بلال	Leaves No. above ear	0.50	0.50	0.29	0.18	0.73	0.09
طول بلال	Ear length	0.27	0.27	0.22	0.19	0.23	0.02
تعداد ردیف در بلال	Rows No.	0.47	0.47	0.30	0.21	0.36	0.07
تعداد دانه در ردیف بلال	Kernel No.	0.36	0.36	0.15	0.04	0.22	0.00
عمق دانه	Kernel depth	0.65	0.65	0.63	0.63	0.64	0.59
وزن ۱۰۰۰ دانه	1000-grain weight	0.83	0.83	0.72	0.66	0.76	0.02
عملکرد دانه	Grain yield	0.90	0.90	0.87	0.86	0.88	0.16
روز تا ظهور گرده	Days to anthesis	0.78	0.78	0.68	0.64	0.72	0.25
روز تا ظهور کاکل	Days to silking	0.74	0.74	0.65	0.61	0.62	0.02
روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی	Days to physiological maturity	0.77	0.77	0.68	0.64	0.71	0.02

جدول ۵- برآورد تعداد ژن برای صفات مختلف در تلاقی KE 72012/1(P_1) × KE1263/1(P_2)

Table 5. Estimates of the No. of segregation genes for various traits of the cross KE72012/1(P_1) × K1263/1(P_2)

صفات (Traits)		فرمول (Formula)		
		1	2	3
ارتفاع کل	Total height	10.7	5.9	5.3
ارتفاع بوته	Plant height	3.7	2.0	3.3
ارتفاع تا بلال	Ear height	0.8	0.7	7.2
تعداد برگ	Leaves No.	0.6	0.5	2.5
مساحت برگ	leaf area	2.1	1.5	22.8
تعداد برگ بالای بلال	Leaves No. above ear	0.8	0.5	14.9
طول بلال	Ear length	0.8	0.4	0.1
تعداد ردیف در بلال	Rows No.	0.1	0.0	1.0
تعداد دانه در ردیف بلال	Kernel No.	0.0	0.0	1.3
عمق دانه	Kernel depth	0.0	0.0	1.4
وزن ۱۰۰۰ دانه	grain weight	1.1	0.6	1.9
عملکرد دانه	Grain yield	0.1	0.0	4.3
روز تا ظهور گرده	Days to anthesis	0.7	0.4	0.8
روز تا ظهور کاکل	Days to silking	0.4	0.3	0.8
روز تا رسیدگی فیزیولوژیکی	Days to physiological maturity	0.5	0.3	1.0

در صفت عملکرد دانه می‌باشد که با مقادیر مربوط به D و H همخوانی دارد. سرعت پیشرفت اصلاحی صفت تحت گزینش بستگی به وراثت‌پذیری خصوصی دارد و وراثت‌پذیری خصوصی بالا می‌تواند گزینش برای مقاومت بالا را تسریع کند (Chen and line, 1995). البته وراثت‌پذیری خصوصی پایین در اکثر صفات این تحقیق نشان می‌دهد که گزینش در نسل‌های اولیه اصلاحی به‌منظور بهبود این صفات بازده ژنتیکی مطلوبی نداشته و بهتر است به نسل‌های پیشرفته‌تر موکول شود تا همراه با افزایش سهم اثرات افزایشی ژن‌ها، بازده ژنتیکی گزینش نیز بالا رود. برآورد حداقل تعداد ژن کنترل کننده هر صفت بر اساس سه فرمول مختلف در جدول ۵ ارائه شده است. نتایج روش‌های مختلف محاسبه حداقل تعداد ژن، نیاز به پیش‌فرض‌های خاصی همچون عدم وجود لینکاژ، اپیستازی، غالبیت یا اثرهای نامساوی در مکان‌های ژنی متفاوت دارد، لذا وجود احتمالی هر یک از موارد فوق باعث برآورد کمتر از حد واقع ژن‌های کنترل کننده صفت خواهد شد (Ghannadha, 1998). در تحقیق حاضر تعداد ژن در عملکرد دانه بین ۱ و ٤ برآورد شد. با توجه به تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات در این تلاقی، اثر غالبیت مقادیر معنی‌داری را در اکثر صفات به خود اختصاص داد و اثرات افزایشی به‌صورت معنی‌دار ولی در حد کمتر سهمی از تغییرات را به خود اختصاص داد. مجموع اثرات غالبیت یعنی [h]+ [l] و یا [l] به‌تنهایی بزرگ‌تر از مجموع اثرات افزایشی یعنی [d] + [i] و یا هرکدام از این اجزاء به‌تنهایی بود که این اهمیت اثرات غالبیت را در توجیه تغییرات ژنتیکی این صفات بیان می‌کند و مفهوم آن این است که گزینش بایستی در نسل‌های پیشرفته‌تر صورت گیرد (Mather and Jinks, 1982). در این تلاقی هم برای عملکرد دانه و هم برای اکثر اجزای عملکرد اثرهای اپیستازی دیده شد و بنابراین جهت اصلاح هیبریدهای پرمحصول ذرت، گزینش ترکیبات اپیستاتیک مطلوب می‌تواند مؤثر باشد.

سپاسگزاری

بدین‌وسیله از مدیریت مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی به خاطر ایجاد تسهیلات و مساعدت در انجام طرح تشکر و قدردانی می‌شود.

References

Ahmadi, J.S., Orang, F.A., Zali, A., Yazdi-Samadi, B., Ghannadha, M. and Taleei, A.R. (2007). Study of yield and its components inheritance in wheat under drought and irrigated conditions. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, **11**:201-214 (In Persian).

Akhtar, N., and Chowdhry, M.A. (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, **4**:523-527.

Allard, R. W. (1960). *Principles of Plant Breeding*, 2nd edn, John Wily and Sons, Inc. New York, USA.

Azizi, F., Rezai, A.M. and Saeidi, G. (2006). Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *Journal of Agricultural Science and Technology*, **8**: 153-169 (In Persian).

Baghizadeh, A., Taleei, A.R., Naghavi, M.R. and Zeinali Khanghah, H. (2004). An evaluation of inheritance for some quantitative traits in barley using generation mean analysis. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, **35**: 851-857 (In Persian).

Bartual, R., Lacasa, A,. Marsal, J.I. and Tello, J.C. (1994). Epistasis in the resistance of pepper to phytophtora stem blight (*Phytophtora capsici* L.) and its significance in the prediction of double cross performances. *Euphytica*, **72**:149-152.

Chen, X.M. and Line, R.F. (1995). Gene number and heritability of wheat cultivars with durable hightemperature, adult plant (HTAP) resistance interaction of HTAP and race specific seedling resistance to *Puccinia striiformis*. *Phytopathology*, **85**: 573-78.

Choukan, R. (2002). Genetic analysis of grain yield and yield components in maize. *Seed and Plant Journal*, **18**: 170-178 (In Persian).

Choukan, R. (1999). Investigating on combining ability, additive variance and dominancy in maize lines applying Line × Tester method. *Seed and plant Journal*, **15**: 47-55 (In Persian).

Fazel Najafabadi, M., Ghannadha, M.R., Zali, A.A. and Yazdi Samadi, B. (2004). Genetic analysis of seedling characters in bread wheat. *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress*, Brisbane, Australia.

Ghannadha, M.R. (1998). Gene action for latent period of stripe rust in five cultivars of wheat. *Iranian Journal of Crop Sciences*, **1**: 53-71 (In Persian).

Hassan, S., Iqbal, M., Khn, K., Yasir, M. and Rahman, H.U. (2011). Genetic analysis of maturity and flowering characteristic in maize. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, **2**: 621-626

Jinks, J.L. and Pooni, H.S. (1979). Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. *Heredity*, **36**: 253-266.

Kearsey, M.J. and Pooni, H.S. (1998). *Genetical Analysis of Quantitative Traits*, Chapman and Hall Press, Michigan, USA.

Mather, K. and Jinks, J.L. (1982). Biometrical Genetics. Methuen, London, UK.

Melchinger, A.E., Lee, M., Lamkey, K.R., Hallauer, A.R. and Woodman, W.L. (1990). Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms and heterosis for two diallel sets of maize inbreds. *Theoretical and Applied Genetics*, **80**: 488-496.

Mihaljevic, R., Friedrich Utz, H. and Melchinger, E. (2005). No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means and QTL analyses. *Crop Science*, **45**: 2605-2613.

Ovoselovic, D., Baric, M., Drezner, G., Gunjaca, J. and Lalic, A. (2004). Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetic and Molecular Biology*, **27**:92-98.

Oching, J.A.W. and Compton, W.A. (1994). Genetic effects from full-sib selection in Krug maize. *Journal of Genetics and Breeding*, **48**:191-196.

Paul, K.K. and Debnath, S.C. (1999). Combining ability analysis in maize (*Zea mays* L.). *Pakistan-Journal of Scientific and Industrial Research*, **42**: 141-144.

Petrovic, Z. (1998). Combining abilities and mode of inheritance of yield and yield components in maize. Novi Sad. 85 P.

Rezaei, A.H. and Roohi, V. (2004). Estimate of genetic parameters in corn (*Zea mays* L.) based on diallel crossing system. New directions for a diverse planet: *Proceedings of the 4th International Crop Science Congress Brisbane*, Australia.

Rezaie, A. and Houshmand, S. (1997). Gene action and heritability of some agronomic traits in 17 grain sorghum crosses. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 28: 69- 78 (In Persian).

Singh, R.P. and Singh, S. (1992). Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics*, **52**: 369-375.

Vaezi, S.h., Abdmishani, S., Yazdi Samadi, B., Ghanadha, M.R. (1999). Genetic analysis of some quantitative characteristics of maize. *Iranian Journal of agricultural Science*, 30: 839-50 (In Persian).

Vidal-Martinez, V.A., Clegg, M., Johnson, B. and Valdivia-Bernal, R. (2001). Phenotypic and genotypic relationships between pollen and grain yield components in maize. *Agrociencia*, **35**: 503-511.

Wolf, D.P. and Peternelli, L.A. (2000). Estimate of genetic variance in F_2 maize population. *Journal of Heredity*, **95**: 384-391.

Investigation the Heritability and Gene Effects on Yield and Some Agronomic Traits of Maize (*Zea mays* L.)

Pariya Dorri[1], Saeed Khavari Khorasani[2,*], Mahmood Vali Zadeh[3] and Parisa Taheri[4]

1- Former M.Sc. Student, Department of Plant Breeding, Payam Noor University, Mashhad, Iran
2- Assistant Professor, Agricultural and Natural Resources Research Center, Seed and Plant Improvement Division (SPII), Khorasan Razavi, Mashhad, Iran
3- Assistant Professor, Payam Noor University, Mashhad, Iran
4- Associate Professor, Plant Pathology, Ferdousi University, Mashhad, Iran

(Received: April 15, 2014 – Accepted: September 3, 2014)

Abstract

Selection of breeding methods for plant genetic improvement largely depends on the genetic basis of selected traits. This research was carried out in order to study the genetic parameters of phenological and morphological traits , yield and yield components of maize using generation mean analysis of inbred lines derived from crosses KE72012 (P1) × K1263 / 1 (P2) inbred lines. This study was conducted at Torough Station of Khorasan Razavi Agriculture and Natural Resources Research Center, Mashhad, Iran, during 2012. Six maize generations include BC_2, BC_1, F_2, F_1, P_2 and P_1 was evaluated in a randomized complete block design (RCBD) with three replications. Analysis of variance showed higher dominance gene effects than additive effects. Average dominance gene effects (H / D) ½ in all measured traits, showed complete and over dominance gene effects indicating the importance of dominance effect in studied traits. A simple additive-dominance model performed using weighted least square analysis. Results showed not it's adequacy for traits, indicating the importance of epistatic effects in controlling genetic variations. Broad sense heritability for all measured traits in crosses KE72012 (P1) × KE1263 / 1 (P2) ranged between 0.10 to 0.88 and the range of narrow sense heritability in this cross was between 0.02 to 0.59. Estimation of number of genes controlling grain yield showed that the one to five genes are involved in KE72012 (P1) × K1263 / 1 (P2).

Keywords: Additive effect, Dominance effect, Weighted least square, Broad sense heritability, Narrow sense heritability

[*] **Corresponding Author, E-mail: s.khavari@areo.ir**