

تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و مقاومت به ریزش دانه در سویا (*Glycine max*)

Genetic Analysis of Agronomic Traits and Seed Shattering Resistance in Soybean (*Glycine max*)

حمیدرضا بابائی^۱، حسن زینالی خانقاه^۲ و علیرضا طالعی^۲

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی سابق دکتری اصلاح نباتات و استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۹/۳۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۱/۲/۱۴

چکیده

بابائی، ح. ر.، زینالی خانقاه، ح. و طالعی، ع. ۱۳۹۱. تجزیه ژنتیکی صفات زراعی و مقاومت به ریزش دانه در سویا (*Glycine max*). مجله به‌نژادی نهال و بذر ۱-۲۸: ۶۰۹-۵۹۳.

سویا (*Glycine max*) به دلیل برخورداری از روغن و پروتئین خوراکی به عنوان یک گیاه زراعی مهم در دنیا محسوب می‌شود. به منظور تعیین نحوه وراثت صفات زراعی و مقاومت به ریزش دانه در سویا از تلاقی T215 × تار، نسل‌های F₁، F₂، BC₁ و BC₂ تهیه و به همراه والدین P₁ و P₂ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج این بررسی نشان داد به ترتیب اثرهای غالبیت و پس از آن اثرهای افزایشی بیشترین تاثیر را در کنترل ژنتیکی صفات مورد بررسی داشتند. نحوه توارث صفات مراحل زایشی شامل شروع گلدهی با شروع پرشدن دانه و پرشدن کامل دانه با رسیدن کامل، و عملکرد دانه و اجزاء مرتبط با آن، به ویژه عملکرد دانه با تعداد غلاف در بوته و ارتفاع بوته با تعداد گره در ساقه شباهت زیادی داشتند. در مقاومت به ریزش دانه سهم اثر غالبیت بیش از اثر افزایشی بود. اما اثر متقابل اپیتازی نیز در بروز این صفت تاثیرگذار بود.

واژه‌های کلیدی: سویا، وراثت صفات، اثر غالبیت، اثر افزایشی، اپیتازی.

مقدمه

سویا (*Glycine max*) به دلیل بر خورداری از روغن و پروتئین خوراکی به عنوان یک گیاه زراعی مهم در دنیا محسوب می‌شود. اصلاح ژنتیکی ارقام زراعی در درجه نخست بر این شرط استوار است که اطلاعات و داده‌های لازم در مورد پارامترهای ژنتیکی توده‌های گیاهی مورد نظر به طور کامل و دقیق در اختیار باشند. این پارامترها، معیارهای کاملاً ثابتی نیستند که بتوان از آنها در کلیه گیاهان استفاده کرد. از آنجا که هر توده گیاهی دارای پارامترهای ژنتیکی و به تبع آن ارزش اصلاحی خاص خویش هستند، ضروری است به‌نژادگر در ابتدا این پارامترها را برآورد و سپس برنامه اصلاحی مناسب آنرا طراحی کند.

بیریم و کوکرهام (Brim and Cockerham, 1961) مواد ژنتیکی حاصل از دو تلاقی Lee × 4860-48 N48 و Lee × Roanoke که از روش بالک و تلاقی جفتی گیاهان F₃ به دست آمده بودند را مورد ارزیابی قرار دادند. در هر دو تلاقی برآوردهائی از واریانس غالبیت و اپیستازی با مدل کامل به دست آمد که برای کلیه صفات معنی‌دار بود. با مدل مشابه واریانس غالبیت فقط برای دوره پرشدن دانه و وزن خشک بوته معنی‌دار بود. مدل کاملاً افزایشی ۹۷٪ از مجموع مربعات رگرسیون (بسته به صفت) را توجیه کرد و اثرهای غالبیت و افزایشی × افزایشی درصد ناچیزی از واریانس را توجیه کردند.

کرووی سنت و توری (Croissant and Torrie, 1971) با استفاده از مدل‌های ژنتیکی تعدیل یافته، اجزا واریانس افزایشی، غالبیت و پیوستگی را در دو جمعیت F₂ از تلاقی Clark × Norchief و Norchief × Harasoy برآورد کردند. اثر افزایشی برای تمام صفات و اثر غالبیت و پیوستگی فقط برای صفات وزن هزار دانه، ارتفاع بوته و خوابیدگی بوته معنی‌دار بود.

هانسون و همکاران (Hanson et al., 1967) لینه‌های هموزیگوت تصادفی دو نسل حاصل از یک طرح دای آلل هشت والدی را به عنوان جمعیت مبدا مورد ارزیابی قرار دادند. در این بررسی واریانس افزایشی و افزایشی × افزایشی برای عملکرد دانه و زمان رسیدن در سطح احتمال ۱٪ و برای خوابیدگی و ارتفاع بوته در سطح احتمال ۵٪ معنی‌دار بود. اثر متقابل افزایشی × افزایشی به ترتیب: ۵۵٪ و ۶۱٪ برای عملکرد و زمان رسیدن از کل تنوع موجود به دست آمد.

تولدو و همکاران (Toledo et al., 1991) در بررسی نحوه توارث برخی خصوصیات زراعی سویا از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها نتیجه‌گیری کردند که وقتی پارامترهای ژنتیکی نظیر [d] غیر معنی‌دار و اثر متقابل دو گانه [i] معنی‌دار و تفکیک متجاوز در F₂ یا F₃ مشاهده می‌شود، ژن‌ها به صورت پراکنده در دو والد توزیع شده‌اند. در این بررسی برای وزن صد دانه اثرهای [d]، [h]، [i] و [l] و برای ارتفاع

ژنتیکی خصوصیات زراعی سویا از طریق تجزیه میانگین نسل‌های F_1 ، P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 و F_3 در سه تلاقی مختلف برای کنترل ژنتیکی شروع گلدهی اثرهای $[i]$ ، $[h]$ و $[j]$ ، برای ارتفاع بوته اثرهای $[d]$ ، $[I]$ و $[i]$ ، و برای رسیدن کامل اثرهای $[d]$ ، $[i]$ و اپیستازی مضاعف، برای تعداد غلاف در بوته اثرهای $[d]$ ، $[i]$ و اپیستازی تکمیلی و برای عملکرد دانه اثرهای $[h]$ ، $[i]$ و اپیستازی مضاعف را گزارش کردند.

چوکان (Choukan, 1994) در بررسی ژنتیکی روی پنجاه خانواده F_1 ، F_3 و والدین در دو تلاقی $Hill \times G.3$ و $Williams \times Pershing$ اثر افزایشی را برای طول دوره زایشی گیاه و اثر غالبیت را برای صفات روزتا گل‌دهی، تعداد غلاف در بوته و وزن صد دانه و وراثت‌پذیری خصوصی برای طول دوره زایشی 0.91 گزارش کرد. در این بررسی برای تلاقی $Hill \times G.3$ نیز برای طول دوره رویشی اثر افزایشی، برای وزن صد دانه اثر غالبیت و افزایشی و برای دوره پرشدن دانه اثر افزایشی و وراثت‌پذیری خصوصی برای وزن دانه 0.92 گزارش شد.

توکاموه‌ابوا و همکاران (Tukamuhabwa *et al.*, 2002) وراثت‌ریزش دانه را در یک طرح ژنتیکی دای‌آلل ناقص با ده والد مقاوم، حساس و نیمه‌حساس مورد بررسی قرار دادند. نتایج بررسی نشان داد که این صفت در برخی تلاقی‌ها به صورت غالبیت جزئی و در برخی دیگر به صورت غالبیت کامل، مثبت و افزایشی کنترل می‌شود. h^2_{ns} و h^2_{bs} نیز به ترتیب

بوته اثرهای $[d]$ ، $[i]$ ، $[h]$ ، $[I]$ ، $[j]$ و اپیستازی سه‌گانه گزارش شد.

تولدو و همکاران (Toledo *et al.*, 1994) در بررسی نحوه توارث حساسیت به طول روز با ارزیابی تک بوته‌های F_2 ، F_3 و لینه‌های خالص تصادفی F_7 اثرهای ساده $[d]$ ، $[h]$ و اثرهای متقابل $[i]$ و $[I]$ را در کنترل ژنتیکی شروع گلدهی گزارش کردند.

سوآر و دنسکیس (Soare and Dencescu, 1995) در یک بررسی ژنتیکی از طریق تجزیه میانگین نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 پارامترهای ژنتیکی صفات اصلی سویا را برآورد کردند. نتایج این بررسی نشان داد اثر افزایشی بیش از اثر غالبیت و اپیستازی در کنترل صفاتی نظیر تعداد گره در ساقه اصلی، تعداد غلاف در بوته، تعداد غلاف در گره و تعداد دانه در بوته نقش دارند. همچنین اثر متقابل غالبیت \times غالبیت برای تعداد غلاف در گره نیز مثبت و معنی‌دار بود.

گاوپولی و همکاران (Gavioli *et al.*, 2008) در یک طرح تلاقی دای‌آلل هشت‌والدی، اجزاء ژنتیکی صفات زراعی سویا را برآورد کردند. براساس نتایج حاصل اثرهای افزایشی و غالبیت و اپیستازی، هتروزیس مثبت و منفی (بسته به تلاقی‌ها) برای روز تا گلدهی، روز تا رسیدن کامل، ارتفاع بوته و تعداد گره در ساقه معنی‌دار بود.

سینگ و بهاردواج (Singh and Bhardwaj, 2010) در بررسی

۹۷٪ و ۷۰٪ به دست آمد.

وجود هتروزیس و پس‌روی ژنتیکی ناشی از خویش‌آمیزی در سویا توسط برخی از محققین تأیید شده است که بیانگر وجود واریانس غالبیت است. بورتون و براونی (Burton and Brownie, 2006) در یک تحقیق وجود هتروزیس و پس‌روی ژنتیکی را با اندازه‌گیری عملکرد دانه نسل‌های F_1 ، F_2 ، F_3 و F_4 حاصل از سه تلاقی مورد بررسی قرار داد. در مدل ژنتیکی به دست آمده اثر [h] غیرمعنی‌دار و اثر [i] معنی‌دار شده بود. آن‌ها برای توجیه وجود اثر [h] در این مدل توضیح دادند که وجود مکان‌های ژنی دارای اثر دوگانه و چندگانه غالبیت و پیوستگی ژنی در برخی موارد به صورت اثر [i] ظاهر می‌شود.

به‌منظور تعیین نحوه توارث برخی صفات زراعی مهم در سویا، بین دو رقم تلار و T215 تلاقی و پس از تهیه نسل‌های لازم پارامترهای ژنتیکی لازم برآورد شد.

مواد و روش‌ها

به‌منظور بررسی نحوه توارث صفات زراعی سویا، در سال زراعی ۱۳۸۸ از تلاقی دو رقم تلار و T215 نسل‌های F_1 ، F_3 ، BC_1 و BC_2 تهیه و به‌همراه والدین در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار به‌گونه‌ای که در هر تکرار نسل‌های F_1 ، BC_1 و BC_2 و هر خانواده F_3 در یک ردیف و والدین P_1 و P_2 هر کدام در دو ردیف سه‌متری کاشته و صفات زراعی

شامل سطح برگ، وزن صد دانه، تعداد غلاف در بوته، تعداد دانه در بوته، ارتفاع بوته، تعداد گره در ساقه، شروع گلدهی، شروع پرشدن دانه، پرشدن کامل دانه، رسیدن کامل، طول دوره زایشی، تعداد شاخه فرعی، عملکرد دانه و ریزش دانه، در طول دوره رشد و پس از برداشت ارزیابی و ثبت شد. والد تلار یک رقم زراعی از گروه رسیدن پنج با عملکرد دانه ۳۵۰۰ کیلوگرم در هکتار، مقاوم به خوابیدگی بوته و ریزش دانه و مناسب کشت در استان مازندران است. ژنوتیپ T215 یک ایزولاین پاکوتاه، زودرس و حساس به ریزش دانه است. اندازه‌گیری‌ها بسته به صفت بر روی ده تا بیست بوته تصادفی و در صورت بدسبزی فقط بوته‌های با رشد مناسب و تراکم مناسب (کمتر از ده بوته) اندازه‌گیری شد.

مراحل زایشی، براساس تعداد روز از اولین آبیاری تا مرحله خاص (در ۹۰ درصد بوته‌های کرت)، عملکرد و وزن صد دانه برحسب گرم، ارتفاع بوته برحسب سانتی‌متر محاسبه شدند. برای اندازه‌گیری سطح برگ ابتدا طول و عرض برگ‌های توسعه یافته اندازه‌گیری و از رابطه $S = 0.748523(L \times W) + 0.000767(L \times W)^2$ که W ، عرض و L ، طول برگ است، سطح برگ برحسب سانتی‌متر مربع محاسبه شد (Sobhani et al., 2002). برای برآورد درصد ریزش دانه، پس از پرشدن کامل دانه بوته‌ها با توری مخصوص پوشانیده و تعداد غلاف‌های سالم و باز شده شمارش و ثبت شد.

میانگین خانواده‌های F_3 (V_{F_3})، میانگین واریانس‌های خانواده‌های F_3 (V_{F_3})، واریانس میانگین تلاقی‌های برگشتی V_{BC_1} و V_{BC_2} و ضرایب مربوطه مقادیر واریانس افزایشی (D)، واریانس غالبیت (H) و واریانس اثرهای محیطی (E_1, E_2) محاسبه و برآورد شد:

$$\bar{V}_{F_3} = \frac{1}{2}D + \frac{1}{8}H + E_1$$

$$V_{F_3} = \frac{1}{2}D + \frac{1}{16}H + E_2$$

$$V_{BC_2} = \frac{1}{4}D + \frac{1}{4}H + \frac{1}{2}DH + E_1$$

$$V_{BC_1} = \frac{1}{4}D + \frac{1}{4}H - \frac{1}{2}DH + E_1$$

برای محاسبه وراثت‌پذیری عمومی (h_{bs}^2) از روش محمود و کرامر و وراثت‌پذیری خصوصی از روش مدر و جینکز به ترتیب ذیل استفاده شد:

$$h_{bs}^2 = \frac{(v_{p_1} + v_{p_2} + v_{F_1})}{3V_{F_2}}$$

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{2}D}{V_{F_2}}$$

در این بررسی دو پارامتر F و D/\sqrt{H} به‌عنوان معیارهایی برای بزرگی و جهت غلبه برای صفات محاسبه شد. پارامتر F نشان‌دهنده همبستگی d و h در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفت است. در صورتی که مقدار F نزدیک واحد باشد، نشان‌دهنده ثبات درجه غالبیت H/D در تمام مکان‌های ژنی موثر و صورتی که F

در این پژوهش تجزیه واریانس وزنی نسل‌ها برای کلیه صفات انجام شد که در آن، میانگین واریانس نسل‌های تفرق‌ناپذیر F_1 ، P_1 و P_2 به‌عنوان خطای درون کرتی (E_1)، واریانس میانگین‌های تفرق‌ناپذیر به‌عنوان خطای بین کرتی یا اثرمتقابل ژنوتیپ \times محیط (E_2) با انجام تجزیه واریانس نسل‌ها توسط نرم‌افزار SAS مدل GLM محاسبه و برآورد شد. میانگین و اشتباه معیار در هر نسل برای صفات مورد بررسی تعیین و با استفاده از مقادیر میانگین، انحراف استاندارد و تعداد بونه اندازه‌گیری شده در هر نسل اجزاء ژنتیکی میانگین نسل‌ها بر مبنای مدل مدر و جینکز برآورد شد. در این مدل میانگین کلی هر صفت به صورت $Y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l]$ است که اجزاء آن عبارتند از: Y میانگین یک نسل، m میانگین تمام نسل‌ها، $[d]$ مجموع اثرهای افزایشی، $[h]$ مجموع اثرهای غالبیت، $[i]$ مجموع اثرهای متقابل افزایشی، $[l]$ مجموع اثرهای متقابل غالبیت، $[j]$ مجموع اثرهای متقابل افزایشی در غالبیت و α ، β ، α^2 ، β^2 و $2\alpha\beta$ ضرایب هر یک از اجزاء مدل می‌باشند. اجزاء مختلف ژنتیکی ابتدا به روش کمترین توان‌های دوم وزنی برای مدل ساده افزایشی-غلبه محاسبه و سپس به وسیله آزمون نیکوئی برازاندن صحت آن آزمون شد.

با استفاده از روش کمترین توان‌های دوم معادلات نرمال و به کمک مقادیر واریانس

به سمت صفر میل کند جهت و درجه غالبیت در بین مکان‌های کنترل‌کننده صفت متفاوت خواهد بود. مقادیر منفی F بیانگر غالبیت آلل‌های کاهنده و علامت مثبت بیانگر غالبیت آلل‌های افزایشنده است. پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ معیاری برای همسانی جهت و بزرگی غالبیت در مکان‌های ژنی است. اگر مقدار این پارامتر بیشتر از یک باشد، نشان‌دهنده همسانی غالبیت در مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی و اگر کمتر از یک باشد، بیانگر تفاوت غالبیت در مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی است.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات به جز صفت شروع پرشدن دانه تفاوت معنی‌دار آماری دارند (جدول ۱). تفاوت میانگین صفات در والدین و نسل‌های F_1 ، F_3 ، BC_1 و BC_2 کاملاً مشهود بود. به‌عنوان مثال تفاوت در رسیدن کامل و طول دوره زایشی بین دو والد و عملکرد دانه و اجزاء عملکرد بین دو والد و نسل F_1 کاملاً مشهود بود (جدول ۲).

نتایج حاصل از برآورد اجزاء ژنتیکی صفات نشان داد که برای شروع گلدهی و شروع پرشدن دانه مدل سه پارامتری: am [h] و [j] برای کنترل ژنتیکی کفایت کرد (جدول ۳). وجود دو جزء: [h] و [j] در مدل ژنتیکی نشان می‌دهد که اثرهای غالبیت نقش مهمی در کنترل ژنتیکی این دو صفت دارند. در این مدل اثر افزایشی

به دلیل غیرمعنی‌دار شدن از مدل حذف شد. اما اثر [j] معنی‌دار و دارای علامت منفی بود که با توجه به مثبت بودن اثر [h] بیانگر اثر کاهش‌دهی [d] است. همچنین با توجه به اجزاء ژنتیکی مشابه در هر دو صفت می‌توان گفت این دو صفت احتمالاً توسط ژن‌های مشترکی کنترل می‌شوند. گاوپولی (Gavioli *et al.*, 2008) اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی و هتروزیس مثبت، تولدو و همکاران (Toledo *et al.*, 1994) اثر [d]، [h]، [i] و [l] و سینگ و بهاردواج (Singh and Bhardwaj, 2010) اثرهای [d]، [h] و [j] را برای روز تا گلدهی گزارش کرده‌اند. گیستس و همکاران (Gates *et al.*, 1960)، هانسون و وبر (Hanson and Weber, 1961)، بریم و کوکرهام (Brim and Cockerham, 1961)، کوروی‌سنت و توری (Croissant and Torrie, 1971)، ما و همکاران (Ma *et al.*, 1987)، هانسون و همکاران (Hanson *et al.*, 1967) نیز اثر [d] را برای شروع گلدهی گزارش کرده‌اند. مقدار F_1 برای دو صفت شروع گلدهی و شروع پرشدن دانه بیشتر از والد برتر بود که نشان‌دهنده هتروزیس مثبت نسبت به والد برتر است. برای هر دو صفت، واریانس غالبیت بیشتر از افزایشی و درجه غلبه بیشتر از یک بود که نشان‌دهنده سهم بیشتر اثر غالبیت نسبت به افزایشی است (جدول ۴). پارامتر F برای هر دو صفت مثبت و بیشتر از یک بود که نشان می‌دهد برآیند

جدول ۱- میانگین مربعات صفات زراعی مختلف در سویا
Table 1. Mean squares of different agronomic traits of soybean

S.O.V.	منابع تغییرات	df.	R ₃	R ₅	R ₆	R ₈	R ₃	SY	SW	NS	NP	PH	NN	NB	SL	SP
Replication	تکرار	1	206.3**	152.60	255.2**	893.6**	158.0 ^{ns}	3580.6**	317.7**	5245 ^{ns}	21875.6**	1134.2**	29.0 ^{ns}	17.2*	14021.7**	0.98*
Genotype	ژنوتیپ	74	381.7**	868.30**	331.0**	503.8**	205.6**	445.2**	18.7**	40266**	8583.4**	1168.4**	54.3**	9.2**	1569.6**	4.83**
Generation (between)	بین نسل‌ها	5	312.9**	142.60	274.1**	590.3**	484.6**	2726.9**	89.9**	179692**	402731.2**	2109.6**	109.5**	36.3**	1486.3**	4.29**
F ₃ Families (between)	بین F ₃ ها	69	386.7**	920.8**	335.2**	497.6**	185.4**	279.9	13.5**	30163*	3368.7**	1100.2**	50.3**	7.3**	1575.6**	4.89**
E ₂ (G × R)	خطای بین کرنی	74	74.5	205.0	84.9	86.9	99.4	327.9	7.1	27348	2653.2	286.2	20.0	6.1	1138.3	0.75
Within generation deviations	تنوع درون نسلی	616	30.8	69.2	35.8	39.4	55.5	244.7	4.0	21083	2779.4	149.7	12.1	4.9	157.1	0.2
Within generations :P ₁ ,P ₂ ,F ₁	درون نسل‌های F ₁ و P ₂ ، P ₁	44	13.1	31.69	4.91	15.9	23.4	298.8	3.2	23019	130.8	118.0	8.9	4.3	65.0	0.02
F ₃ Families (W)	درون F ₃	560	32.5	73.38	38.2	41.6	58.7	236.4	4.0	20796	2013.3	154.2	12.4	4.9	154.1	0.20
Within BC ₁	درون BC ₁	5	3.93	2.93	35.9	9.9	12.7	410.7	2.9	18416	2431.1	55.5	9.5	4.7	83.8	0.03
Within BC ₂	درون BC ₂	7	28.3	14.85	29.1	37.4	32.7	408.9	3.5	33252	10173.2	53.9	5.1	7.8	207.7	0.05

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

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و یک درصد.

R₃: Initiation of flowering; R₅: Initiation of seed filling; R₆: Compelet seed filling; R₈: Compelet maturity; RP: Reproductive period; SY: Seed yield; SW: 100seed weight; NS: No. of seed per plant; NP: No. pod per plant; PH: Plant height; NN: No. of nods; NB: No. of branches; SL: Square of leaf; SP: Shattering percent.

جدول ۲- میانگین و انحراف معیار صفات زراعی مختلف در نسل‌های مورد بررسی سویا
Table 2. Mean and standard deviation of different agronomic traits in generations of soybean

Trait	صفت	P1	P2	F1	F3	BC1	BC2
R3	شروع گلدهی	70.2±0.62	68.2±0.92	79.2±1.68	71.8±0.32	64.4±0.51	77.4±1.62
R5	شروع پرشدن دانه	91.0±1.28	88.3±1.16	96.7±1.8	90.4±0.50	91.4±0.65	95.8±1.21
R6	پرشدن کامل دانه	116.6±0.95	113.1±0.50	120.8±1.75	117.4±0.32	119.7±1.90	126.8±1.79
R8	رسیدن کامل	146.3±0.65	131±0.79	146.4±1.93	129.7±0.26	137.4±1.23	139.8±2.13
RP	طول دوره زایشی	76.1±0.83	62.7±0.92	67.2±2.41	67.4±0.33	71.7±1.23	61.3±2.25
SY	عملکرد تک بوته	22.9±2.84	21.1±4.47	53.3±5.67	18.8±0.60	31.3±6.64	34.5±6.52
NP	تعداد غلاف در بوته	77.5±15.33	64.2±9.05	142.9±21.90	72.3±1.77	128.8±25.13	190.4±39.60
SW	وزن صد دانه	77.5±15.33	64.2±9.05	142.9±21.90	72.3±1.77	128.8±25.13	190.4±39.60
NS	تعداد دانه در بوته	189.1±18.8	220.0±49.70	436.3±50.30	193.5±5.70	241.8±44.50	366.9±57.80
PH	ارتفاع بوته	60.0±1.37	55.3±2.85	79.5±3.82	53±0.61	63.2±2.90	64.3±2.80
NN	تعداد گره در ساقه	16.0±0.64	16.1±0.75	21.4±1.04	16.1±0.16	19.4±0.93	20.1±0.83
NB	تعداد شاخه فرعی	2.92±0.72	5.3±.46	6.9±0.74	4.5±0.09	4.8±0.73	7.7±0.96
SL	سطح برگ	41.0±1.48	42.5±2.05	55.7±5.67	47.8±0.57	47.0±3.60	51.6±6.01
SP	ریزش دانه	0.08±0.02	3.1±0.07	3.1±0.19	2.0±0.02	2.24±0.15	2.9±0.19

R₃: Initiation of flowering; R₅: Initiation of seed filling; R₆: Compelet seed filling; R₈: Compelet maturity;
RP: Reproductive period; SY: Seed yield (g/plot); SW: 100seed weight (g); NS: No. of seed per plant;
NP: No. pod per plant; PH: Plant height (cm); NN: No. of nods; NB: No. of branches; SL: Square of leaf (cm);
SP: Shattering percent.

افزایشی و کاهش‌ی است، به گونه‌ای که برآیند آن‌ها منجر به منفی شدن [j] شده است. همچنین با توجه به وجود پارامترهای مشابه در هر دو صفت می‌توان گفت وراثت دو صفت را تا حدود زیادی مشابه یکدیگر است (جدول ۳). در ارتباط با نوع اپیستازی لازم به ذکر است، اجزاء ژنتیکی [h]، [d]، [i] و [j] تحت تاثیر نحوه توزیع ژن‌ها (پراکنندگی) در والدین قرار گرفته و در صورت معنی دار شدن نمی‌توان نوع اپیستازی را تعیین کرد، اما دو اثر [h] و [i] تحت تاثیر نحوه توزیع ژن‌ها قرار نگرفته و می‌توان با توجه به علامت اثر مذکور، نوع اپیستازی را تعیین کرد

آل‌های غالب در جهت آل‌های افزایشنده است. پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ کمتر از یک ولی مثبت بود و نشان می‌دهد که آل‌های غالب از نظر جهت و بزرگی تا حدودی با یکدیگر تفاوت دارند. پارامترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 برای روز تا شروع گلدهی به ترتیب ۸۰٪ و ۳۵٪ و برای شروع پرشدن دانه به ترتیب ۸۲٪ و ۴۶٪ بودند. برای صفات مرحله پرشدن کامل دانه و رسیدن کامل مدل پنج پارامتری [h]، [d]، [i] و [j] به دست آمد، که میزان اثر [h] در هر دو صفت بیشتر از اثر [d] بود. با توجه به این که دو اثر [d] و [i] مثبت و اثر [j] منفی بود، می‌توان گفت غالبیت ژن‌ها در دو جهت

جدول ۳- اجزای ژنتیکی میانگین نسل‌های صفات زراعی مختلف در سویا
Table 3. Genetic components of generation means of different agronomic traits of soybean

Trait	صفت	میانگین نسل‌ها m	افزایشی [d]	غالبیت [h]	افزایشی × افزایشی [i]	غالبیت × افزایشی [j]	غالبیت × غالبیت [l]	χ^2
R ₃	شروع گلدهی	70.3±0.63**	-	5.8±0.8**	-	-34.5±2.8**	-	8.94 ^{ns}
R ₅	شروع پرشدن دانه	88.9±1.60**	-	8.1±1.7**	-	-10±5.1**	-	2.8 ^{ns}
R ₆	پرشدن کامل دانه	115.3±0.54**	2.7±0.1**	7.5±1.3**	2.6±0.6**	-20.4±5.2**	-	5.89 ^{ns}
R ₈	رسیدن کامل	124.1±1.70**	7.7±0.5**	22.1±2.9**	14.5±1.8**	-20.6±4.6**	-	0.3 ^{ns}
RP	طول دوره زایشی	68.6±0.50**	7.1±0.9**	03.6±0.8**	-	-	-	5.58 ^{ns}
SY	عملکرد تک بوته	8.6±1.90**	-	40.8±6.8**	13.5±3.2**	-	-	0.2 ^{ns}
NP	تعداد غلاف در بوته	43.6±7.43**	-	116.3±28.2**	29.4±11.7*	-	-	3.4 ^{ns}
SW	وزن صد دانه	8.7±0.20**	2.7±0.9**	2.8±0.6**	1.6±0.3**	-	-	0.99 ^{ns}
NS	تعداد دانه در بوته	109.7±13.8**	-	336.1±46.4**	95.8±20.8**	-335±14.1**	-	0.38 ^{ns}
PH	ارتفاع بوته	44.6±1.30**	-	33.6±4.2**	13.1±0.8**	-	-	0.97 ^{ns}
NN	تعداد گره	12.5±0.70**	-	12.3±3.7**	3.6±0.8**	-	-7.4±4*	0.33 ^{ns}
NB	تعداد شاخه فرعی	3.7±0.20**	1.4±0.4**	-	-	-	-	4.04 ^{ns}
SL	سطح برگ	45.3±1.20**	-	9.0±3.9**	-3.7±1.6*	-	-	1.39 ^{ns}
ST	ریزش دانه	1.64±0.04**	-1.0±0.0**	1.5±0.0**	0.3±0.04**	0.5±0.22*	-	1.13 ^{ns}

ns, * و **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و یک درصد.

ns, * and **: Not significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

R₃: Initiation of flowering; R₅: Initiation of seed filling; R₆: Complete seed filling; R₈: Complete maturity; RP: Reproductive period; SY: Seed yield; SW: 100seed weight; NS: No. of seed per plant; NP: No. pod per plant; PH: Plant height; NN: No. of nodes; NB: No. of branches; SL: Square of leaf; SP: Shattering percent.

این مطلب بوده و در واقع به دلیل توزیع پراکنده یا ناجور ژن‌های افزایشنده و کاهشنده در والدین، ژن‌ها اثر یکدیگر را خنثی و باعث کاهش اثر شده‌اند اما واریانس از آن‌جا که میانگین معذور اثر تک‌تک ژن‌ها (مثبت یا منفی) است، تحت تاثیر جهت اثر ژن‌ها قرار نمی‌گیرد و لذا مقدار واریانس افزایشی بیش از غالبیت شده است. مقدار F نشان می‌دهد که غلبه برای پرشدن کامل دانه در جهت کاهش و برای رسیدن کامل در جهت افزایشی عمل می‌کند. مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ برای این دو صفت

(Kearsey and Pooni, 1996). در این‌جا با توجه به غیرمعنی دار شدن اثر [I] نمی‌توان در مورد نوع اثر اپیستازی قضاوت کرد. مقدار F₁ برای روز تا پرشدن کامل بیشتر از والد بزرگ‌تر بود که بیانگر هتروزیس نسبت به والد برتر و برای روز تا رسیدن کامل F₁ برابر والد بزرگ‌تر است. این هتروزیس با مقادیر جزئی و کامل غالبیت نیز به دست می‌آید (Kearsey and Pooni, 1996). برای هر دو صفت مقادیر واریانس افزایشی بیش از غالبیت بود، درحالی‌که مقادیر اجزاء ژنتیکی نسل‌ها عکس

جدول ۴- اجزای واریانس ژنتیکی صفات زراعی مختلف در سویا

Table 4. Components of genetic variance, broad-sense and Naro-sense heritability of different agronomic traits of soybean

Trait	صفت	Genetic variance components				H/D	F	F/ $\sqrt{H \times D}$	h^2_{bs}	h^2_{ns}
		D	H	E_1	E_2					
R3	شروع گلدهی	55.0	138.0	7.6	1.46	2.5	24.5	0.3	0.80	0.35
R5	شروع پرشدن دانه	149.0	231.6	14.4	3.13	1.6	11.0	0.1	0.82	0.46
R6	پرشدن کامل دانه	76.6	9.1	10.4	0.00	0.1	-3.8	-0.1	0.93	0.74
R8	رسیدن کامل	94.3	34.6	15.7	0.49	0.4	27.4	0.5	-	-
RP	طول دوره زایشی	5.8	234.6	15.2	2.40	40.0	34.9	0.9	0.88	0.14
SY	عملکرد تک بوته	370.1	52.7	240.1	62.20	0.1	29.8	0.2	0.88	0.66
NP	تعداد غلاف در بوته	329.0	9662.6	130.0	12.50	29.4	670.3	0.4	0.96	0.49
SW	وزن صد دانه	3.5	1.2	2.0	0.12	0.3	0.8	0.4	0.98	0.52
NS	تعداد دانه در بوته	783.7	14300.2	21489.9	28112.90	18.3	6888.0	2.1	0.43	0.13
PH	ارتفاع بوته	20.0	1120.0	117.0	30.00	56.0	-21.4	-0.1	0.73	0.10
NN	تعداد گره	1.7	47.0	3.9	0.80	27.1	1.3	0.1	0.84	0.17
NB	تعداد شاخه فرعی	1.0	7.6	4.1	6.20	7.5	2.1	0.7	0.16	0.07
SL	سطح برگ	54.4	536.0	113.3	10.00	9.8	47.1	0.3	0.85	0.38
SP	ریزش دانه	0.0	2.19	0.0	0.32	21866.7	0.02	1.7	0.93	0.0002

R₃: Initiation of flowering; R₅: Initiation of seed filling; R₆: Compelet seed filling; R₈: Compelet maturity; RP: Reproductive period; SY: Seed yield; SW: 100seed weight; NS: No. of seed per plant; NP: No. pod per plant; PH: Plant height; NN: No. of nods; NB: No. of branches; SL: Square of leaf; SP: Shattering percent.

دو گانه غیرمعنی دار شدند (جدول ۳). ارزش F_1 کمتر از متوسط دو والد (۶۹/۵) بود که بیانگر هتروزیس منفی است (جدول ۲). در غیاب ایستازی و پراکندگی ژنی با مقادیر متوسط غالبیت نیز حالت هتروزیس به دست آمد. واریانس غالبیت در این صفت بیش از واریانس افزایشی بوده و نسبت غلبه نیز مقدار بالائی را نشان داد. مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ برای این دو صفت کمتر از یک بوده و بنابراین می‌توان گفت انحرافات غلبه برای مکان‌های ژنی موثر از نظر جهت و بزرگی یکسان نیست (جدول ۴). پارامترهای h^2_{bs} و h^2_{ns} به ترتیب ۰.۸۸ و ۰.۱۴٪

کمتر از یک بوده و بنابراین انحرافات غلبه برای مکان‌های ژنی دو صفت از نظر جهت و بزرگی با یک دیگر متفاوت بودند (جدول ۴). سینگ و بهاردواج (۲۰۱۰) اثرهای [d]، [i] و ایستازی مضاعف و گاوپولی و همکاران (Gavioli, et al., 2008) اثرهای [d]، [h]، ایستازی و هتروزیس مثبت برای رسیدن کامل گزارش کرده‌اند. برای طول دوره زایشی، مدل سه پارامتری m ، [d] و [h] برای کنترل توارث صفت کفایت کرد که نشان می‌دهد درجه اثرافزایشی بیش از غالبیت است. برای این صفت اثرهای متقابل

بیانگر هتروزیس برای هر دو صفت است (جدول ۲). در سویا آزمایش‌های زیادی به وضوح هتروزیس نسبت به والد برتر را نشان می‌دهند، اما مشخص نیست چه میزان از اثرهای هتروژیک مربوط به اثر ساده غالبیت و انواع اثرهای متقابل غالبیت و چه میزان مربوط به اثر متقابل دوگانه افزایشی است (Burton, 2006). مثبت بودن پارامتر F برای هر دو صفت نشان می‌دهد که برآیند غالبیت مکان‌های ژنی مورد نظر در جهت آلل‌های افزایشنده و مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ نیز بیانگر تفاوت مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی اثر غالبیت است. پارامترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 برای عملکرد دانه به ترتیب ۸۸٪ و ۶۶٪ و برای تعداد غلاف در بوته به ترتیب ۹۶٪ و ۴۹٪ بود. سهم بالای واریانس افزایشی برای عملکرد دانه نشان می‌دهد که سودمندی گزینش برای این صفت بالا است (جدول ۴).

برای تعداد دانه در بوته، اجزاء m ، $[h]$ ، $[i]$ و $[j]$ معنی‌دار بود (جدول ۳). ارزش F_1 بیش از والد برتر بود که بیانگر هتروزیس مثبت است (جدول ۲) و واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود. پارامتر F مثبت بود که بیانگر جهت غلبه در مکان‌های ژنی به طرف آلل‌های افزایشنده است. مقدار $F/\sqrt{H \times D}$ بیش از یک بود و نشان می‌دهد که انحرافات غلبه در مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی تا حد زیادی یکسان است. پارامترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 به ترتیب: ۴۳٪ و ۱۳٪ بودند، که نشان می‌دهد این صفت تا حد

بودند که بیانگر سهم اندک واریانس افزایشی برای این صفت بود (جدول ۴).

برای عملکرد دانه و تعداد غلاف در بوته، سه جزء ژنتیکی m ، $[h]$ و $[i]$ در مدل قرار گرفتند که نشان می‌دهد اثر $[h]$ بیشتر از $[i]$ است. سینگ و بهاردواج (۲۰۱۰) برای عملکرد دانه سویا اثرهای $[h]$ ، $[d]$ و ایستازی مضاعف و برای تعداد غلاف در بوته، اثرهای $[d]$ و $[i]$ و ایستازی تکمیلی را گزارش کرده‌اند. آزمایش‌های مختلف دای آلل معنی‌دار بودن SCA را برای عملکرد و وزن دانه نشان داده‌اند که بیانگر اهمیت اثر غالبیت است (Kaw *et al.*, 1980؛ Weber *et al.*, 1970). تولدو و همکاران (Toledo *et al.*, 1991) در بررسی نحوه توارث برخی خصوصیات زراعی سویا نتیجه‌گیری کردند که وقتی پارامترهای ژنتیکی نظیر $[d]$ غیرمعنی‌دار و اثر متقابل دوگانه $[i]$ معنی‌دار و تفکیک متجاوز در F_2 یا F_3 مشاهده شود، ژن‌ها به صورت پراکنده در دو والد توزیع شده‌اند. وجود اثرهای دوگانه و چندگانه غالبیت و پیوستگی ژنی در برخی موارد باعث معنی‌دار شدن اثر دوگانه افزایشی می‌شود (Burton and Brownie, 2006). واریانس افزایشی برای عملکرد دانه و تعداد غلاف در بوته بیش از واریانس غالبیت و درجه غلبه نیز کمتر از یک بود، که نشان‌دهنده سهم بالای واریانس افزایشی در کنترل ژنتیکی این دو صفت است. مقدار F_1 برای عملکرد دانه و تعداد غلاف در بوته بیشتر از والد برتر بود که

زیادی تحت تاثیر محیط است (جدول ۴).

برای وزن صد دانه، چهار جزء m ، $[d]$ ، $[h]$ و $[i]$ معنی دار شد. سهم اثرهای افزایشی اصلی و دوگانه بیش از اثرهای غالبیت بود (جدول ۳). ارزش F_1 برای این صفت از میانگین دو والد بیشتر بود که بیانگر هتروزیس مثبت و برتر از میانگین والدین است (جدول ۲). این میزان هتروزیس در صورت پراکندگی ژن‌ها با تجمع آلل‌های افزایشنده در F_1 و مقادیر جزئی غالبیت نیز تحقق‌پذیر است. واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت و درجه غلبه کمتر از یک بود. تولدو و همکاران (Toledo *et al.*, 1991) برای وزن صد دانه اثرهای $[d]$ ، $[h]$ ، $[i]$ و $[l]$ ، کروی‌سنت و توری (Croissant and Torrie, 1971) اثرهای $[d]$ ، $[h]$ و پیوستگی ژنتیکی گزارش کرده‌اند. پارامتر F مثبت بود و نشان می‌دهد که غالبیت در جهت آلل‌های افزایشنده است. پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ کمتر از یک بود و نشان می‌دهد که انحرافات غلبه برای مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی با یک‌دیگر تفاوت دارند (جدول ۴). پارامترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 وزن صد دانه به ترتیب ۹۸٪ و ۵۲٪ بودند که نشان می‌دهد بیش از ۵۰٪ وراثت صفت توسط واریانس افزایشی کنترل می‌شود و بنابراین بهبود صفت از طریق گزینش امکان‌پذیر است.

برای ارتفاع بوته، مدل سه پارامتری: am ، $[h]$ و $[i]$ برای کنترل توارث صفت کفایت کرد. اگرچه اثر $[d]$ غیرمعنی دار و از مدل حذف شد، اما اثر $[i]$ معنی دار بود. با این وجود اثر غالبیت

بیش از اثر افزایشی بود (جدول ۳). واریانس غالبیت نیز بیشتر از واریانس افزایشی و به تبع آن متوسط درجه غلبه ژن‌ها بیش از یک است (جدول ۴). پارامتر F منفی بود و نشان می‌دهد که برآیند غلبه ژن‌ها در جهت آلل‌های کاهشنده است. مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ نیز منفی بود و نشان می‌دهد انحرافات غلبه برای مکان‌های ژنی از نظر جهت و بزرگی یکسان نیست (جدول ۴). ارزش F_1 بیش از والد برتر بود که بیانگر هتروزیس بوده و با توجه به درجه بالای غالبیت دور از انتظار نخواهد بود (جدول ۲). گاوویولی و همکاران (۲۰۰۸) وجود واریانس افزایشی، غالبیت و اپیستازی و هتروزیس مثبت را برای ارتفاع بوته گزارش کرده‌اند. سینگ و بهاردواج (۲۰۱۰) اثرهای $[d]$ ، $[l]$ ، $[i]$ ، تولدو و همکاران (۱۹۹۱) اثرهای $[d]$ ، $[i]$ ، $[h]$ ، $[l]$ ، $[j]$ و اپیستازی سه‌گانه، گیت و همکاران (۱۹۶۱) اثرهای $[d]$ ، $[h]$ و پیوستگی ژنتیکی، هانسون و وبر (۱۹۶۱) اثر $[d]$ و $[i]$ ، کروی‌سنت و توری (۱۹۷۱) اثرهای $[d]$ ، $[h]$ و پیوستگی ژنتیکی، ما و همکاران (۱۹۶۷) و هانسون و همکاران (۱۹۶۷) معنی دار بودن اثر $[i]$ را برای ارتفاع بوته گزارش کرده‌اند. پاراکترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 ارتفاع بوته به ترتیب ۷۳٪ و ۱۰٪ بود، که بیانگر سهم اندک واریانس افزایشی برای ارتفاع بوته بوده و نشان می‌دهد سودمندی گزینش برای این صفت پائین است.

برای تعداد گره در ساقه اصلی، نیز مدل چهار پارامتری am ، $[h]$ ، $[i]$ و $[l]$ برای کنترل

باشد مطلوب خواهد بود. معمولاً توصیه می‌شود در مناطق با حاصلخیز کم برای جلوگیری از خوابیدگی بوته از ارقام پاکوتاه و رشد محدود با فاصله میان‌گره کمتر و در مناطق کمتر حاصلخیز از ارقام رشد نامحدود با ارتفاع بیشتر استفاده شود.

برای تعداد شاخه فرعی، مدل ساده m ، $[d]$ کفایت کرد (جدول ۳). واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی و درجه غلبه بزرگ‌تر از یک بود که با هتروزیس مثبت F_1 نسبت به والد برتر همخوانی دارد (جدول‌های ۲ و ۴). مثبت بودن پارامترهای F و $F/\sqrt{H \times D}$ بیانگر هم‌جهت بودن غالبیت با آلل‌های افزایشی و ناهمگنی غالبیت از نظر بزرگی و جهت در مکان‌های ژنی است (جدول ۴). مقادیر h^2_{bs} و h^2_{ns} به ترتیب ۱۶٪ و ۷٪ بود و بیانگر سهم بالای محیط در تظاهر این صفت است. در واقع این صفت تا حد زیادی تحت تاثیر تراکم کاشت قرار می‌گیرد. به دلیل وراثت‌پذیری پائین، این صفت کمتر به گزینش در نسل‌های درحال تفکیک یا در جمعیت‌های ناهمگن پاسخ می‌دهد.

برای سطح برگ، مدل سه پارامتری m ، $[h]$ و $[i]$ برای کنترل ژنتیکی صفت کفایت کرد. در این مدل اثر $[d]$ به دلیل غیرمعنی دار بودن از مدل حذف شد و اثر $[i]$ معنی دار شد و در مدل قرار گرفت و اثر $[h]$ نیز بزرگ‌تر از اثر $[i]$ بود (جدول ۳). واریانس غالبیت بزرگ‌تر از واریانس افزایشی بود که بیانگر هتروزیس و با

توارث صفت کفایت کرد. در این مدل همانند ارتفاع بوته به جای اثر اصلی $[d]$ ، اثر متقابل $[i]$ معنی دار و اثر متقابل دوگانه $[I]$ نیز به مدل اضافه شد. در این حالت با توجه به علامت منفی $[h]$ و مثبت $[I]$ احتمال وجود ایستازی مضاعف بین آلل‌های افزایشی وجود دارد (جدول ۲). واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی و درجه غلبه نیز بیش از یک بود. گاوپولی و همکاران (۲۰۰۸) واریانس افزایشی، غالبیت و ایستازی و تولدو و همکاران (۱۹۹۱) اثرهای $[d]$ و $[h]$ را برای تعداد گره در ساقه گزارش کرده‌اند. مقدار مثبت پارامتر F نشان می‌دهد که غالبیت در جهت آلل‌های افزایشی و مقدار کمتر از یک پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ نشان می‌دهد که انحرافات غلبه از نظر جهت و بزرگی برای مکان‌های ژنی یکسان بود (جدول ۴). پارامترهای h^2_{bs} و h^2_{ns} تعداد گره در بوته به ترتیب ۸۴٪ و ۱۷٪ بودند که همانند ارتفاع بوته سهم واریانس افزایشی در کل واریانس ژنتیکی کوچک بوده و گزینش دوره‌ای برای افزایش تعداد گره در ساقه سودمند نخواهد بود (جدول ۴). به طور کلی ارتفاع بوته با تعداد گره در ساقه همبستگی بالایی دارند و با افزایش ارتفاع بوته، تعداد گره در ساقه نیز افزایش می‌یابد و گزینش برای یکی از آن‌ها منجر به بهبود صفت دیگر می‌شود. از جنبه کاربردی افزایش ارتفاع همیشه مطلوب نیست، بلکه افزایش ارتفاع در صورتی که همراه با افزایش تعداد گره در ساقه و کاهش فواصل میان‌گره

(Christie *et al.*, 1988) اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی را گزارش کرده‌اند. مقدار F نزدیک صفر بود که بیانگر غالبیت جزئی در جهت آلل‌های افزایشی است. مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D}$ ، $1/7$ بود که نشان می‌دهد غالبیت در مکان‌های ژنی تا حد زیادی از نظر بزرگی و جهت یکسان است (جدول ۴). پارامترهای h_{ns}^2 و h_{bs}^2 ریزش دانه به ترتیب $0/93$ و $0/0002$ بود که نشان می‌دهد این صفت عمدتاً ژنتیکی و به طور غالبیت کنترل می‌شود.

به طور کلی در این بررسی اثرهای غالبیت و افزایشی در مدل‌های ژنتیکی اغلب صفات معنی‌دار بود و سهم اثرهای غالبیت در کنترل ژنتیکی صفات بیشتر از اثرهای افزایشی بود.

نحوه توارث برخی صفات نظیر شروع گلدهی با شروع پرشدن دانه، پرشدن کامل دانه با رسیدن کامل، عملکرد دانه و اجزاء مرتبط با آن، ارتفاع بوته با تعداد گره در ساقه مشابه یک‌دیگر بود.

در مقاومت به ریزش دانه سهم اثر غالبیت بیش از اثر افزایشی بود. اما اثر متقابل اپیستازی نیز در بروز این صفت تاثیرگذار بود.

با توجه به وراثت‌پذیری بالا و اهمیت اثر غالبیت در کنترل ژنتیکی صفات: ریزش دانه، طول دوره رویشی، ارتفاع بوته، تعداد گره در ساقه اصلی و سطح برگ گیاه، از جنبه کاربردی وقتی به‌نژادگر تصمیم می‌گیرد چندین صفت زراعی را همزمان اصلاح کند، باید در نسل‌های اولیه لاین‌های مناسب برای گزینش لاین‌های

مقدار بیشتر F_1 نسبت به والد بزرگ‌تر مطابقت دارد (جدول‌های ۲ و ۴). مقدار پارامتر $F (>1)$ نشان می‌دهد که درجه غلبه به سمت آلل‌های افزایشی و مقدار پارامتر $F/\sqrt{H \times D} (<1)$ نشان دهنده تفاوت در مکان‌های ژنی از نظر بزرگی و جهت غالبیت است (جدول ۴). مقادیر h_{bs}^2 و h_{ns}^2 به ترتیب: 85% و 38% بود که نشان می‌دهد ژن‌های کنترل‌کننده برگ اغلب به شکل غالبیت عمل می‌کنند (جدول ۴).

برای ریزش دانه، مدل پنج پارامتری $[d]$ ، $[h]$ ، $[i]$ و $[j]$ برای کنترل ژنتیکی صفت کفایت کرد. اثر $[d]$ منفی و بقیه اثرهای اصلی و دوگانه مثبت بودند (جدول ۳). اثر $[h]$ بزرگ‌تر از اثرهای افزایشی $[d]$ و $[i]$ ، واریانس غالبیت بسیار بزرگ‌تر از واریانس افزایشی و ارزش F_1 نیز در حد والد بزرگ‌تر (حساس به ریزش) بود که بیانگر هتروزیس (نامطلوب) بوده و نشان می‌دهد که ریزش دانه به صورت غالبیت کنترل می‌شود، به گونه‌ای که آلل‌های غالب حساسیت به ریزش و آلل‌های مغلوب مقاومت را کنترل می‌کنند (جدول ۲). جانا (Jana, 1956) و کریستی و همکاران (Christie *et al.*, 1988) آلل‌های غالب را عامل حساسیت و آلل‌های مغلوب را عامل مقاومت یا ریزش دانه گزارش کرده‌اند. تی‌واری و بهاتنگر (Tiwari and Bhatnagar, 1991) برای ریزش دانه، غالبیت کامل و جزئی (بسته به ژنوتیپ)، بیلی و همکاران (Baily *et al.*, 1997) اثرهای اپیستازی و کریستی و همکاران

صفاتی نظیر عملکرد و برخی اجزاء آن نشود. همچنین برای افزایش سودمندی گزینش در جمعیت‌های در حال تفرق، بهتر است قبل از انجام برنامه دورگ‌گیری، ارزش اصلاحی ژنوتیپ‌ها برآورد و بر اساس نتایج حاصل تلاقی‌های مورد نظر انجام شود.

مقاوم به ریزش، تعداد گره بالا، زمان رسیدن مناسب و برگ‌های نیزه‌ای را گزینش کند (Brim, 1973; Yamagata, 1981) در این صورت بهتر است جمعیت F_2 تا حد امکان بزرگ باشد تا گزینش زود هنگام برخی صفات منجر به از دست رفتن تنوع ژنتیکی برای گزینش

References

- Bailey, M. A., Mian, M. A. R., Carter, T. E., Ashley, D. A., and Boerma, H. R. 1997.** Pod dehiscence of soybean: identification of quantitative trait loci. *Journal of Heredity* 88 (2): 152-154.
- Brim, C. A. 1973.** Quantitative genetics and breeding. pp.155-186. In: Caldwell, B.E. (ed.) *Soybean: Improvement, Production, and Uses*. American Society of Agronomy Inc. Publisher, Madison, Wisconsin, USA.
- Brim, C. A., and Cockerham, C. C. 1961.** Inheritance of quantitative characters in soybean. *Crop Science* 1: 187-190.
- Burton, J. W., and Brownie, C. 2006.** Heterosis and inbreeding depression in two soybean single crosses. *Crop Science* 46: 2643-2648.
- Choukan, R. 1994.** Genetic analysis on different agronomic traits in soybean segregating generation. *Seed and Plant* 12 (1): 7-11 (in Persian).
- Christie, B. R., Shattuck, V. I., and Dick, J. A. 1988.** *The Diallel Cross: Its Analysis and Interpretation*. Department of Horticulture, University of Guelph, Ontario, Canada.
- Croissant, G. L., and Torrie, J. H. 1971.** Evidence of non-additive effects and linkage in two hybrid populations of soybeans. *Crop Science* 11: 675-677.
- Gates, C. E., Weber, C. R., and Horner, T. W. 1960.** A linkage study of quantitative characters in a soybean cross. *Agronomy Journal* 52: 45-49.
- Gavioli, E. A., Perecin, D., and Di Mario, A. O. 2008.** Analysis of combining ability in soybean cultivars. *Crop Breeding and Biotechnology* 8: 11-25.

- Hanson, A., Probst, H., and Caldwell, B. E. 1967.** Evaluation of population of soybean genotypes with implications for improving self-pollinated crops. *Crop Science* 7: 99-103.
- Hanson, W. D., and Weber, C. R. 1961.** Resolution of genetic variability in self-pollinated species with an application to soybean. *Genetics* 46: 1425-1434.
- Jana, S. 1956.** Genetic analysis by mens of dialle graph. *Heredity* 35(1):1- 9.
- Kaw, R. N., and Menon, P. M. 1980.** Combining ability in soybean. *Indian Journal Genetic and Plant Breeding* 40: 305- 309.
- Kearsey, M. J., and Pooni, H. S. 1996.** *The Genetical Analysis of Quantitative Traits.* Chapman and Hall, London., 381pp.
- Ma, G. R., Gai, J. Y., and Ma, Y. H. 1987.** The performance of combining ability of two sets of parents in the advanced hybrid generations (F₅-F₈) of soybeans. *Soybean Science* 6: 373-381 (in Chinese).
- Singh, R. K., and Bhardwaj, P. M. 2010.** Gene effects for major quantitative traits in soybean (*Glycine max* L.). *Soybean Genetics Newsletter* 37: 1-5.
- Soare, T., and Dencescu, S. 1995.** Genetic study of the main components of soybean (*Glycine max*) prolificacy. *Romanian Agricultural Research* 3: 25-40.
- Sobhani, A., Nakhoda, B., and Shirani, A. H. 2002.** *Leaf Area Index in Crops.* Agricultural Research, Education and Extension Organization Press, Tehran, Iran (in Persian).
- Tiwari, S., and Bhatnagar, P. 1991.** Pod shattering as related to other agronomic attributes in soybean. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 69(1): 102-103.
- Toledo, J. F. F., Rossini, M. C., Souza, R. F., and Leao, F. F. 1991.** Genetical analysis of soybean biparental cross and comparative model fitting to mean and variances of two sets of generations. *Revista Brasileria de Genetika* 14 (4): 1041-1064.
- Toledo, J. F. F. D., Triller, C., Donato, L. T., Olyveira, M. F. D., and Tsutida, A. C. 1994.** Genetic contorol of flowering in determinate soybean genotypes under diverse photoperiods. *Brazilian Journal of Genetics* 17 (2): 187-195.
- Tukamuhabwa, P., Rubaihayo, P., and Dashiell, K. E. 2002.** Genetic components of pod shattering in soybean. *Euphitica* 125: 29-34.

- Yonezawa, K., and Yamagata, H. 1981.** Selection strategy in breeding of self-fertilizing crops. I. Theoretical considerations on the efficiency of single plant selection in early generations. Japanese Journal of Breeding 31: 35-48.
- Weber, C. R., Empig, L. T., and Thrne, J. C. 1970.** Heterotic performance and combining ability of two-way F1 soybean hybrids. Crop Science 10: 159-160.