شناسه دیجیتال (DOI): 10.22092/idaj.2021.342566.299

تجزیه ژنتیکی ویژگی‌های زراعی - فیزیولوژیکی سه تلاقی کلزا با استفاده از تجزیه میانگین نسل در منطقهٔ معتدل سرد تحت شرایط تنش خشکی

مهدی جمشیدمقدم *[۱]، عزت‌اله فرشادفر[۲]، عبداله نجفی[۲]

۱- مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، معاونت سرارود، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرمانشاه، ایران

۲- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران

چکیده

انتخاب یک روش اصلاحی مؤثر برای بهبود صفات کمی تا حد زیادی بستگی به وراثت‌پذیری و چگونگی عمل ژن دارد. به‌منظور برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مهم زراعی و فیزیولوژیکی کلزا، نسل‌های دوطرفه هیبرید (F_1 و RF_1) و در حال تفکیک (F_2، RF_2، BC_1، RBC_1، BC_2 و RBC_2) حاصل از تلاقی ارقام دلگان×اوپرا (تلاقی اول)، دلگان×پاراد (تلاقی دوم) و آر جی‌اس ۰۰۳×لیکورد (تلاقی سوم) تهیه و همراه با والدین در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم (سرارود) در سال زراعی ۱۳۹۶-۱۳۹۵ در شرایط تنش خشکی مورد ارزیابی قرار گرفتند. بر اساس نتایج تجزیه واریانس تلاقی‌ها اختلاف معنی‌داری بین ده نسل برای صفات روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، خورجین در بوته، طول خورجین، دانه در خورجین، وزن هزاردانه، محتوای آب برگ، میزان کلروفیل، نشت یونی، دمای برگ، عملکرد بوته، میزان روغن دانه و شاخص برداشت وجود داشت که نشان‌دهنده تفاوت ژنتیکی بین والدین بود. بیشترین میزان هتروزیس والد برتر و میانگین والدین مربوط به عملکرد بوته نسل‌های F_1 (به‌ترتیب ۲۲۹ و ۳۰۰٪) و RF_1 (به‌ترتیب ۲۵۵ و ۳۲۲٪) تلاقی سوم بود. تجزیه میانگین نسل و آزمون مقیاس مشترک تلاقی‌ها نشان داد که برای همه ویژگی‌ها به‌جز طول خورجین علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات اپیستازی نیز نقش دارد. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات در تلاقی‌ها به‌ترتیب از ۰/۲۶ تا ۰/۹۸ و از ۰/۰۸ تا ۰/۶۷ برآورد شد. این تحقیق نشان داد که واریانس غالبیت بیشترین نقش را در تمامی صفات مورد مطالعه به جز روز تا رسیدگی و طول خورجین در هر سه تلاقی، ارتفاع بوته در تلاقی اول و دوم و میزان روغن دانه در تلاقی دوم و سوم داشت.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، عمل ژن، کلزا، مدل ژنتیکی، هتروزیس

* نگارنده مسئول: m_jmoghaddam@yahoo.com تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۱/۲۲ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱۲/۲۴

مقدمه

در بین دانه‌های روغنی، کلزا[1] (*Brassica napus* L.) به‌عنوان دومین گیاه عمده روغنی جهان پس از سویا[2] (FAO, 2018)، به‌دلیل ویژگی‌های زراعی خاص نظیر سازگاری آن با شرایط مختلف آب و هوایی، ارزش تناوبی بالا و کنترل علف‌های هرز (Assefa *et al.,* 2014)، قابلیت کشت پاییزه و بهاره (به‌صورت دیم و آبی)، عملکرد قابل توجه روغن در واحد سطح و سایر مزایای دیگر به‌عنوان نقطه امیدی جهت تأمین روغن خوراکی مورد نیاز کشور به‌شمار می‌آید. اغلب صفات مهم زراعی کلزا کمی هستند که به وسیله تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند و به‌شدت تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرند، از این رو درک ماهیت ژنتیکی آن‌ها دشوار است (Fu *et al.,* 2015, Jiang *et al.,* 2014, Quijada *et al.,* 2006).

در یک برنامه اصلاحی اطلاعات درباره نحوه عمل ژن مهم می‌باشد، چرا که دانش در این زمینه محقق را در انجام برنامه‌های اصلاحی کمک می‌کند. آثار ژنی به دو گروه قابل تثبیت و غیرقابل تثبیت تفکیک می‌شوند. آثار قابل تثبیت ژنی، آثاری هستند که از والدین به نتاج انتقال می‌یابند و شامل اثر افزایشی و اپیستازی مبتنی بر اثر افزایشی (افزایشی×افزایشی) می‌باشد (Sharma *et al.,* 2003). این نوع اپیستازی جز خطی، جهت‌دار و قابل تثبیت تنوع ژنتیکی می‌باشد (Khattak *et al.,* 2001). نوع دیگر آثار اپیستازی افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت هستند که از طریق انتخاب قابل تثبیت نیستند و امکان دارد برای تولید هیبرید مناسب باشند (Ketata *et al.,* 1976). یکی از بهترین روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی، روش تجزیه میانگین نسل‌ها است (Kearsey and Pooni, 1996; Singh and Singh, 1992). در اغلب روش‌ها ارزیابی تغییرات ژنتیکی بر مبنای بررسی یک نسل صورت می‌گیرد. اما در تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها برای محاسبه اثرات ژنتیکی از میانگین نسل‌های متفاوت استفاده می‌شود. در روش میانگین نسل‌ها، اثرات افزایشی و غالبیت، اثر ژنی اپیستازی شامل افزایشی×افزایشی، غالبیت×غالبیت و افزایشی×غالبیت و درجه غالبیت در هر فامیل برمبنای میانگین‌ها برآورد می‌گردد، همچنین قابلیت توراث صفات با استفاده از واریانس درون نسل‌های مختلف و ارتباط بین آنها محاسبه می‌شود (Hallauer and Miranda,1985; Miller and Pikett, 1964). به‌طورکلی اگر سهم واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت و اپیستازی باشد می‌توان انتخاب را برای صفت مورد نظر به‌طور مستقیم انجام داد اما در صورتی که واریانس‌های غالبیت و اپیستازی بیشتر باشند دیگر انتخاب برای صفت مورد نظر را نمی‌توان بر اساس فنوتیپ انجام داد، زیرا در صورت انتخاب صفت مورد نظر در نسل بعدی ظهور کاملی ندارد و وراثت‌پذیری صفت مورد نظر کم خواهد بود. در تحقیقی از تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از شش نسل برای تعیین توارث صفات کیفی کلزا شامل ترکیبات گلوکوزینولات، اسیدهای چرب اروسیک و اولئیک استفاده شد. نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی A، B و C حاکی

[1]. Rapeseed

[2]. Soybean

از آن بود که در مورد خصوصیات مورد بررسی حداقل یکی از کمیت‌ها معنی‌دار است که بیان‌کننده عدم کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت بود. بنابراین علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثر متقابل غیرآللی ژن‌ها به‌خصوص اثر افزایشی×افزایشی [i] حائز اهمیت بود (Ze-su *et al.,* 2012). در تحقیقی دیگری با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون مقیاس مشترک در سه تلاقی از گونه‌ای از خانواده براسیکاسه (*Brassica rapa*) مشخص شد که توارث صفات فنولوژیکی، عملکرد و اجزای عملکرد و میزان روغن دانه علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت تحت کنترل اثرات اپیستازی قرار دارد. با توجه به نوع تلاقی و صفت مورد مطالعه ماهیت اپیستازی متفاوت بود (Singh *et al.*, 2017). با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در سه تلاقی کلزا در دو مکان مشاهده شد که اثر اپیستازی شامل اثر افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت نقش مهمی در کنترل صفت میزان روغن دانه داشته است (Habiba Rahab *et al.,* 2016). به‌منظور مطالعه اثرات ژن برای صفت میزان توکوفرول در خردل اتیوپیایی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها و آزمون‌های مقیاس انفرادی، مدل افزایشی-غالبیت برای میزان گاماتوکوفرول کفایت نمود، هرچند برای کل میزان توکوفرول اجزای اپیستازی نیز نقش بسیار مهمی داشتند (García-Navarro *et al.,* 2016). در یک طرح دی‌آلل کامل ۸ × ۸ در ارقامی با میزان متفاوت روغن کلزا، یک مدل افزایشی- غالبیت- اپیستازی برای صفت روغن دانه گزارش شد. همچنین وارثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت به‌ترتیب ۸۴ و ۳۷ درصد تخمین زده شد (Wang *et al.,* 2010). در تجزیه میانگین نسل صفات مختلف خردل هندی برای شش تلاقی در دو شرایط کشت به‌موقع و دیرهنگام مشخص شد که هر دو نوع اثر ژنتیکی افزایشی و غالبیت به‌همراه اثر غیرآللی افزایشی×افزایشی نقش مهمی را در کنترل وراثت صفات شامل میزان روغن و عملکرد دانه دارند (Kant and Gulati, 2001). از مقایسه میانگین نسل برای تجزیه ژنتیکی در اکثر محصولات زراعی نظیر گندم نان (Rebetzke *et al.,* 2006, Farshadfar *et al.,* 2001)، ذرت (Chen *et al.,* 2015; Hauck *et al.,* 2014)، پنبه (Ng *et al.,* 2014)، نخود (Sharma *et al.,* 2013)، لوبیا (Checa *et al.,* 2006)، کلم (Verma and Singh, 2018) در بیماری‌های ویروس موزاییک رگه‌ای گندم (Hakizimana *et al.,* 2004)، *کپک دانه‌ای سورگوم* (Rodriguez-Herrera *et al.,* 2000)، سیاهک سر ذرت (Bernardo *et al.,* 1992) و همچنین گیاهان روغنی کنجد (Sharmila *et al.,* 2007)، کتان روغنی (Yadav *et al.,* 2018)، بادام زمینی (Wilson *et al.*, 2013) و کلزا (Hill *et al.,* 2003, Engqvist and Becker, 1991) استفاده شده است. پورداد و ساچان (۱۳۸۱) نیز به‌منظور تعیین تعداد ژن‌های کنترل کننده اسید اروسیک و درک نحوه اثر این ژن‌ها در کلزا دو رقم فاقد اسید اروسیک با چهار رقم دارای سطوح مختلف اسید اروسیک از ۴/۵ ٪ تا ۴۶/۵ ٪ تلاقی دادند. بذر نسل‌های در حال تفکیک از نظر ترکیبات اسیدهای

چرب به وسیله روش تک دانه[1] تجزیه و استخراج روغن شد. الگوی تفکیک در نسل‌های F_2 (۱:۴:۶:۴:۱) و BC_1 (۱:۲:۱) نشان داد که میزان اسید اروسیک با دو ژن مستقل کنترل می‌شود که دارای اثرات افزایشی هستند. در نهایت اصلاح ارقام کلزا برای اسید اروسیک از روش انتقال ژن‌های مسئول اسید اروسیک کم به ارقام پرمحصول از طریق انجام دورگ‌گیری و تلاقی‌های برگشتی و گزینش در جوامع در حال تفکیک با استفاده از تکنیک نصف بذر[2] امکان‌پذیر شد.

پژوهشگران گزارش کرده‌اند که ژرم‌پلاسم تیپ رشد زمستانه کلزا از نظر ژنتیکی خیلی متفاوت از تیپ رشد بهاره است و به‌عنوان یک منبع ارزشمند برای اصلاح هیبریدهای بهاره می‌باشد، هرچند به‌دلیل غیر همزمان بودن گلدهی کاربرد مستقیم این ارقام به‌عنوان والد تلاقی مشکل است و انتقال از مواد ژنتیکی پاییزه به بهاره از طریق فرایند اینتروگرسیون مناسب است (Rahman and Kebede, 2012; Quijada *et al.,* 2004; Butruille *et al.,* 1999). هدف از تحقیق حاضر اطلاع از نحوه توارث، نوع عمل ژن و برآورد اثرات متقابل غیرآللی (اپیستازی) در کنترل خصوصیات زراعی و فیزیولوژیکی کلزا در سه تلاقی حاصل از ارقام تیپ رشدی پاییزه با بهاره (دو خزانه ژنی متفاوت) در منطقه معتدل سرد تحت شرایط تنش خشکی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق طی سه سال زراعی ۱۳۹۶-۱۳۹۳ در مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم (ایستگاه سرارود) اجرا شد. از چهار رقم خالص کلزا شامل لیکورد[3] (تیپ رشد پاییزه و خیلی دیررس)، اوپرا[4] (تیپ رشد پاییزه و دیررس)، پاراد[5] (تیپ رشد پاییزه و دیررس)، آرجی اس ۰۰۳[6] (تیپ رشد بهاره و خیلی زودرس) و رقم معرفی شده داخلی دلگان (تیپ رشد بهاره و زودرس) به‌عنوان والدین تلاقی استفاده شد. در ابتدا سه تلاقی تیپ رشد بهاره × پاییزه شامل دلگان × اوپرا، دلگان × پاراد و آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد به‌صورت دوطرفه برای تهیه نتاج هیبرید در سال ۹۴-۱۳۹۳ در گلخانه ایستگاه سرارود انجام شد. در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ مجدداً در گلخانه با کاشت بذر نسل‌های هیبرید با پوشاندن گل‌آذین ساقه اصلی بوته برای تهیه نسل دوم و از شاخه‌های فرعی برای انجام تلاقی برگشتی با والدین استفاده شد. برای به دست آوردن نسل‌های تلاقی برگشتی برای هر تلاقی، نسل والدینی به‌عنوان والد گرده‌دهنده با هیبرید مربوطه بر روی یک بوته تلاقی داده شدند. بدین ترتیب بذور ده نسل حاصل از سه تلاقی تهیه شد. این نسل‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو ردیف دو متری برای هر نسل والدینی (P_1 و P_2) یا هیبرید (F_1 و RF_1) و سه ردیف برای هر نسل در حال تفکیک (F_2، RF_2، BC_1، RBC_1، BC_2 و RBC_2) در ۱۲ مهرماه سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵ در مزرعه تحقیقاتی ایستگاه

[1] Single Seed Technique
[2] Half Seed Technique
[3] Licord
[4] Opera
[5] Parade
[6] RGS003

سرارود کشت شدند و تنها سه بار آبیاری اولیه جهت استقرار گیاهچه‌ها انجام شد. آمار هواشناسی فصل زراعی فوق در جدول ۱ ارائه شده است.

جدول ۱. آمار هواشناسی ایستگاه تحقیقات کشاورزی دیم سرارود طی سال زراعی ۹۶-۱۳۹۵

	بارندگی	درجه حرارت (درجه سانتی‌گراد)		تعداد روز زیر	رطوبت نسبی	تبخیر
	(میلی‌متر)	حداقل	حداکثر	صفر	(٪)	(میلی‌متر)
مهر	۰/۸	۷/۸	۲۷/۷	۰	۲۹	۱۷۶
آبان	۰/۱	۵/۱	۲۲/۳	۲	۳۷	۱۱۵
آذر	۲۲/۳	-۱/۸	۱۱/۳	۲۱	۴۷	۶
دی	۹۲/۹	-۱/۴	۱۰/۷	۲۰	۶۴	۰
بهمن	۸۸/۴	-۴	۶/۴	۲۳	۷۱	۰
اسفند	۸۷	-۰/۶	۱۴/۳	۱۴	۵۷	۰
فروردین	۱۴۹	۵/۵	۱۷/۸	۰	۶۳	۵۹
اردیبهشت	۵۲/۴	۹/۵	۲۶/۲	۰	۵۱	۱۶۳
خرداد	۰	۱۰/۵	۳۲/۵	۰	۳۲	۳۱۳

اندازه‌گیری صفات برای نسل‌های بدون تفرق شامل ارقام والدی و نسل F_1 بر روی ۱۵ بوته در هر تکرار، برای نسل F_2 در هر تکرار بر روی ۳۰ بوته و برای نسل‌های تلاقی برگشتی BC_1 و BC_2 در هر تکرار بر روی ۲۰ بوته به‌صورت تصادفی انجام گرفت. سپس کل بوته‌های انتخابی از هر سه تکرار شامل نسل‌های دوطرفه F_1 (در مجموع ۹۰ بوته)، نسل‌های دوطرفه F_2 (در مجموع ۱۸۰ بوته)، نسل‌های دوطرفه تلاقی‌های برگشتی BC_1 و BC_2 (در مجموع ۱۲۰ بوته) و هر نسل رقم والدی (در مجموع ۴۵ بوته) برای تجزیه ژنتیکی استفاده شد. در طول دوره رشد گیاه ویژگی‌های زراعی و فیزیولوژیکی شامل تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع گیاه، تعداد خورجین در بوته، طول خورجین، تعداد دانه در خورجین، وزن هزار دانه، محتوای آب نسبی برگ، میزان کلروفیل، نشت یونی، دمای برگ، عملکرد بوته، میزان روغن دانه با استفاده از دستگاه تشدید مغناطیسی هسته‌ای[1] و شاخص برداشت اندازه‌گیری شدند.

خصوصیات فیزیولوژیکی محتوای نسبی آب برگ (Smart and Bingham, 1974) و نشت یونی (Valentovic *et al.*, 2006) با استفاده از روابط زیر محاسبه شد:

$$RWC=\frac{(FW-DW)}{(TW-DW)}\times 100 \quad , \quad EL=\frac{C_1}{C_2}\times 100$$

FW : وزن تر نمونه برگی، TW : وزن آماس کامل نمونه (۲۴ ساعت داخل آب مقطر)، DW: وزن خشک نمونه (۲۴ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد)، C_1: هدایت الکتریکی دیسک‌های برگی بعد از ۲۴ ساعت قرار گرفتن داخل لوله حاوی ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، C_2: هدایت الکتریکی دیسک‌های

[1] Nuclear Magnetic Resonance (NMR)

برگی بعد از ۱ ساعت اتوکلاو شدن میزان کلروفیل با استفاده از کلروفیل‌سنج، نشت یونی با استفاده از EC سنج دیجیتالی اندازه‌گیری شد. برای شاخص برداشت، عملکرد زیست توده براساس وزن خشک ساقه به‌علاوه عملکرد دانه محاسبه شد.

در ابتدا تجزیه واریانس و میانگین صفات مذکور در نسل‌های مختلف محاسبه شدند. سپس هتروزیس نسبی نسبت به متوسط والدین و والد برتر بر روی میانگین داده‌ها و آزمون t مربوط به متوسط والدین (Wynne *et al.*, 1970) و والد برتر (Roy 2000) بر اساس روابط زیر برآورد شد:

$$H_{et(MP)} = \frac{(F_1 - MP)}{MP} \times 100 \quad ,$$

$$H_{et(HP)} = \frac{(F_1 - HP)}{HP} \times 100$$

$$t_{(MP)} = \frac{(F_1 - MP)}{\sqrt{\frac{3}{8}\sigma_e^2}} \quad , \quad t_{(HP)} = \frac{(F_1 - HP)}{\sqrt{\frac{1}{2}\sigma_e^2}}$$

σ_e^2 برآورد واریانس اشتباه، F_1 نتاج هیبرید، MP ارزش متوسط والدین در تلاقی و HP ارزش والد برتر در تلاقی می‌باشد.

در صورت وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها، تجزیه ژنتیکی میانگین نسل‌ها با استفاده از مدل ۳ و ۶ پارامتری انجام شد (Mather and Jinks, 1982). برای صحت مدل افزایشی-غالبیت از آزمون‌های مقیاس انفرادی A، B، C و D بر اساس فرمول‌های زیر مورد استفاده قرار گرفت:

$$A = \overline{P}_2 + \overline{F}_1 - 2\overline{BC}_2, \quad B = \overline{P}_1 + \overline{F}_1 - 2\overline{BC}_1 \quad ,$$

$$C = \overline{P}_1 + \overline{P}_2 + 2\overline{F}_1 - 4\overline{F}_2 \quad ,$$

$$D = 2\overline{F}_2 - \overline{BC}_1 - \overline{BC}_2$$

در مواردی که برازش داده‌ها با مدل سه پارامتری میسر نگردید مدل شش پارامتری انجام شد. در این مدل اجزاء ژنتیکی با روش حداقل توان‌های دوم وزنی برای مدل‌های دو، سه، چهار، پنج و در نهایت شش پارامتری (آزمون مقیاس مشترک) تخمین زده شدند. از آزمون نیکویی برازش برمبنای توزیع کای‌اسکوور برای تعیین بهترین مدل برای هر یک از صفات در هر تلاقی استفاده شد (Kearsey and Pooni, 1996).

اجزای واریانس براساس روش متر و جینکز (۱۹۸۲) به‌صورت زیر برآورد گردید:

$$\hat{E} = 1/4\left(V\overline{P}_1 + V\overline{P}_1 + 2V\overline{F}_1\right) \quad ,$$

$$\hat{D} = 4V\overline{F}_2 - 2\left(V\overline{BC}_1 + V\overline{BC}_2\right);$$

$$\hat{H} = 4\left(V\overline{BC}_1 + V\overline{BC}_2 - V\overline{F}_2 - \hat{E}\right) \quad ,$$

$$F = V\overline{BC}_1 - V\overline{BC}_2$$

در فرمول‌های فوق $\hat{E}$ جزء غیر ژنتیکی تنوع، $\hat{D}$ جزء افزایشی تنوع، $\hat{H}$ جزء غالبیت تنوع، $\hat{F}$ سهم غیرمستقل d و h روی تمام محل‌های ژنی می‌باشند. سپس با استفاده از اجزاء فوق پارامتر متوسط درجه غالبیت $\sqrt{\hat{H}/\hat{D}}$ و همچنین پارامتر $\hat{F}/\sqrt{\hat{H}\hat{D}}$ برای نشان دادن وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده صفات محاسبه شد. همچنین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برآورد شد. داده‌های جمع‌آوری شده به‌صورت جداگانه برای هر صفت با استفاده از نرم‌افزار MSTAT-C مورد تجزیه واریانس و مقایسه میانگین قرار گرفت. تجزیه میانگین نسل از طریق بسته آماری

Method1 با استفاده از نرم‌افزار MINITAB برای ۶ نسل (والدین، F_1 و F_2 و تلاقی‌های برگشتی) انجام شد و مجموع نسل‌های دوطرفه در نظر گرفته شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس: نتایج تجزیه واریانس وزنی صفات مورد بررسی نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار بین ده نسل (تیمارها) از نظر کلیه ۱۳ صفت زراعی-فیزیولوژیکی در سه تلاقی در سطح احتمال ۱٪ بود (جدول۲). این اختلاف معنی‌دار بین تیمارها حاکی از وجود تنوع ژنتیکی در مواد مورد بررسی از نظر صفات مورد مطالعه بود و امکان تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات را فراهم می‌کرد.

جدول۲. تجزیه واریانس (میانگین مربعات) صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی‌های دلگان × اوپرا، دلگان × پاراد و آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد

منابع تغییرات	میانگین مربعات											
	روز تا رسیدگی	ارتفاع بوته	تعداد خورجین در بوته	طول خورجین	تعداد دانه در خورجین	وزن هزار دانه	محتوای آب برگ	میزان کلروفیل	نشت یونی	دمای برگ	عملکرد بوته	میزان روغن	شاخص برداشت
دلگان × اوپرا تلاقی اول													
نسل‌ها	۷۶**	۹۹۵**	۳۲۸۱**	۰/۴**	۳۹**	۰/۵**	۱۵۵**	۸**	۵۴**	۴**	۱۳**	۹**	۵۶**
خطا	۰/۵	۱۷	۷۷	۰/۰۳	۲	۰/۰۱	۱۴	۰/۹	۰/۶	۰/۱	۰/۳	۰/۳	۲
دلگان × پاراد تلاقی دوم													
نسل‌ها	۳۰**	۱۹۱۹**	۹۶۱**	۰/۲**	۲۳**	۰/۸**	۱۰۹**	۸۵**	۱۵**	۴**	۷**	۸**	۴۲**
خطا	۰/۳	۳۶	۹	۰/۰۴	۰/۶	۰/۰۴	۸/۹	۲/۸	۱/۷	۰/۲	۰/۲	۰/۰۲	۲/۲
آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد تلاقی سوم													
نسل‌ها	۲۳**	۱۳۵۷**	۸۷۸۴**	۱**	۲۴**	۰/۵**	۵۶**	۲۷**	۱۵۳**	۴**	۵۲**	۷**	۴۴**
خطا	۰/۳	۳۴	۹۱	۰/۱	۰/۵	۰/۰۳	۸	۰/۶	۱	۰/۱	۱	۰/۶	۱

**: معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد

میانگین نسل‌ها: میزان برتری میانگین نتاج F_1 و RF_1 نسبت به میانگین والدین در برخی از صفات نظیر خورجین در بوته و عملکرد بوته، در سه تلاقی می‌تواند مؤید وجود آثارغالبیت و هتروزیس در کنترل این صفات باشد (جدول ۳). همچنین قرار گرفتن میانگین نتاج F_1 و RF_1 در نزدیکی حدواسط والدین در بعضی صفات نظیر رسیدگی، طول خورجین و میزان روغن دانه در بعضی از این سه تلاقی نشان‌دهنده وجود آثار افزایشی در کنترل این صفات می‌باشد. با توجه به میانگین تمامی نسل‌ها برای صفات مختلف، در هر ۳ تلاقی نسل هفتم (تلاقی برگشتی اول معکوس RBC_1)، زودگل‌ترین، زودرس‌ترین نسل بود. این نسل همچنین بالاترین وزن هزار دانه (به‌جز تلاقی دوم که هیبریدهای F_1 و RF_1 برتر بود) را دارا بود. نسل هفتم از تلاقی برگشتی ارقام تیپ رشدی بهاره زودرس (دلگان یا ارجی اس۰۰۳) با هیبرید RF_1 تیپ رشدی پاییزه دیررس (لیکورد یا اوپرا-والد

گرده‌دهنده) ×تیپ بهاره زودرس (پایه مادری) بدست آمد. برای صفت خورجین در بوته نسل‌های هیبرید مقادیر بالایی داشت. در بین این سه تلاقی عملکرد هیبریدهای F_1 و RF_1 تلاقی سوم به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای از جمعیت‌های F_2 و RF_2 مربوطه بیشتر بود که دلیل آنرا می‌توان وجود هتروزیس معنی‌دار دانست. هیبریدهای سه تلاقی به‌خصوص تلاقی سوم از لحاظ صفات طول خورجین و تعداد دانه در خورجین مقادیر بیشتری داشتند. رقم والدی آرجی اس ۰۰۳ در تلاقی سوم برای این دو صفت مقادیر پایینی داشت ولی در تلاقی با رقم والدی اوپرا هتروزیس بالایی نشان داد. بالاترین محتوی آب برگ (RWC) و کلروفیل برگ (SPAD) به رقم والدی اوپرا در تلاقی اول تعلق داشت. این تلاقی جمعیت‌های مطلوبی برای بهبود محتوی آب برگ و کلروفیل تهیه نموده است (جدول ۳). جمعیت‌های حاصل از تلاقی دوم و همچنین رقم والدی دلگان برای اصلاح مقادیر کمتر از لحاظ صفات دمای برگ و نشت یونی مناسب‌تر بودند. مقادیر بالایی از دو صفت در تلاقی سوم مشاهده شد. بالاترین مقادیر میزان روغن دانه از تلاقی رقم والدی دلگان با ارقام والدی تیپ رشدی پاییزه در دو تلاقی اول و دوم مشاهده شد. در این دو تلاقی هیبرید F_1 تلاقی دوم (۴۶/۶ درصد) و نسل RBC_2 تلاقی اول (۴۵/۹ درصد) مقادیر روغن دانه بیشتری داشتند. بالاترین عملکرد دانه برای بوته در هیبریدهای F_1، RF_1 و نسل هفتم RBC_1 حاصل از تلاقی سوم (به‌ترتیب ۱۲/۹، ۱۳/۹ و ۱۲/۷ گرم در بوته) مشاهده شد. در هر سه تلاقی نسل‌های هیبرید F_1، RF_1 نسبت به سایر نسل‌ها از لحاظ عملکرد دانه برتر بودند که نشان‌دهنده هتروزیس مثبت معنی‌دار حاصل از تلاقی عادت‌های رشدی پاییزه و بهاره را دارد. این هیبریدها برتری قابل ملاحظه‌ای به‌خصوص در تلاقی دوم (به‌ترتیب ۴/۵ و ۵/۸ گرم در بوته) و سوم(به‌ترتیب ۱۲/۹ و ۱۳/۹ گرم در بوته) نسبت به نسل‌های در حال تفکیک F_2، RF_2 (به‌ترتیب۱/۴ و ۱/۱ گرم در بوته در تلاقی دوم و ۳/۳ و ۷/۰ گرم در بوته در تلاقی سوم) داشتند.

میزان هتروزیس: در جدول ۴ نتایج مربوط به بررسی هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین و والد برتر بر اساس میانگین نتاج F_1 و RF_1 ارائه شده است. در تلاقی دلگان×اوپرا بیشترین میزان هتروزیس مثبت بر اساس میانگین والدین و والد برتر مربوط به صفت عملکرد دانه برای نتاج F_1 (به‌ترتیب ۱۲۲ و ۷۸٪)و RF_1 (۵۹ و ۲۷٪) بود. در این تلاقی پس از عملکرد دانه بیشترین میزان هتروزیس برای نتاج F_1 در صفت خورجین در بوته (۹۶ و ۶۲٪) و نتاج RF_1 برای نشت یونی (۴۴ و ۳۶٪) اختصاص یافت. تلاقی دوم دلگان×پاراد بیشترین میزان هتروزیس نسبی مثبت و معنی‌دار بر اساس میانگین والدین و والد برتر مربوط به صفت عملکرد دانه برای نتاج F_1 (به‌ترتیب ۶۲ و ۲۶٪) و RF_1 (۱۰۴ و ۵۹٪) بود. بیشترین میزان هتروزیس بعدی برای نتاج F_1 در صفت شاخص برداشت (۳۹ و ۳۴٪) و نتاج RF_1 صفت تعداد خورجین در بوته (۳۴ و ۱۵٪) حاصل شد. تلاقی آرجی اس ۰۰۳×لیکورد نیز بیشترین میزان هتروزیس نسبی مثبت و معنی‌دار بر اساس میانگین والدین و والد برتر مربوط به صفت عملکرد دانه برای نتاج F_1

(به‌ترتیب ۳۰۰ و ۲۲۹٪) و RF_1 (۳۲۲ و ۲۵۵٪) بود. بنابراین این تلاقی در مقایسه با دو تلاقی قبلی میزان هتروزیس قابل‌ملاحظه‌ای داشت. در این تلاقی بیشترین میزان هتروزیس بعدی برای نتاج F_1 در صفات تعداد خورجین در بوته (۱۳۱ و ۷۸٪) و تعداد دانه در خورجین (۴۹ و ۳۸٪) و نتاج RF_1 تعداد خورجین در بوته (۱۰۷ و ۵۹٪)، نشت یونی (۵۵ و ۴۴٪) و شاخص برداشت (۵۰ و ۳۳٪) مشاهده شد. میزان بهبود هتروزیس برای میزان روغن در این سه تلاقی ناچیز بود و حدود ۱۱ درصد در تلاقی دوم برای نتاج F_1 مشاهده شد.

جدول۳. میانگین صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی‌های دلگان (P_2) × اوپرا (P_1) ، دلگان (P_2) × پاراد (P_1) و آرجی اس ۰۰۳ (P_2) × لیکورد (P_1) در نسل‌های مختلف

۱،۱،۱	صفات مورد بررسی											
	روز تا رسیدگی	ارتفاع بوته (cm)	خورجین در بوته	طول خورجین (cm)	دانه در خورجین	وزن هزار دانه (g)	محتوای آب برگ (٪)	میزان کلروفیل (٪)	نشت یونی (٪)	دمای برگ (°c)	عملکرد بوته (g)	میزان روغن(٪)	شاخص برداشت (٪)
دلگان (P_2) × اوپرا (P_1) تلاقی اول													
P_1	۲۷۱^{a}	۲۰۹^{b}	۹۸^{e}	۵/۵^{ab}	۱۶^{ef}	۳/۸^{g}	۹۲^{a}	۵۵^{a}	۲۵^{f}	۲۵^{d}	۵/۱^{ef}	۴۰/۶^{f}	۳۳^{a}
P_2	۲۵۴^{f}	۱۵۸^{f}	۶۴^{f}	۴/۷^{de}	۲۰^{cd}	۴/۶^{bc}	۷۹^{bc}	۵۱^{cd}	۲۸^{e}	۲۴^{e}	۳/۱^{g}	۴۱/۴^{ef}	۲۳^{cd}
F_1	۲۶۰^{cd}	۲۱۰^{b}	۱۵۸^{a}	۵/۵^{ab}	۲۲^{b}	۴/۷^{b}	۸۲^{bc}	۵۳^{b}	۳۶^{b}	۲۷^{ab}	۹/۰^{a}	۴۳/۶^{b}	۲۹^{b}
RF_1	۲۵۸^{e}	۱۹۷^{cd}	۱۲۰^{d}	۵/۶^{a}	۲۵^{a}	۴/۲^{e}	۸۴^{b}	۵۳^{b}	۳۹^{a}	۲۷^{ab}	۶/۴^{cd}	۴۳/۳^{bc}	۲۴^{cd}
BC_1	۲۶۱^{c}	۱۹۱^{d}	۹۸^{e}	۵/۲^{bc}	۱۶^{ef}	۴/۰^{f}	۷۷^{cd}	۵۲^{bc}	۳۸^{a}	۲۷^{ab}	۴/۷^{f}	۴۱/۷^{de}	۲۴^{c}
BC_2	۲۵۹^{de}	۱۷۹^{e}	۶۶^{f}	۵/۰^{cd}	۱۸^{de}	۴/۲^{e}	۷۶^{cd}	۵۲^{b}	۳۲^{d}	۲۸^{a}	۲/۹^{g}	۴۱/۰^{ef}	۱۹^{e}
RBC_1	۲۵۴^{f}	۱۹۷^{cd}	۷۶^{f}	۴/۹^{de}	۲۱^{bc}	۵/۱^{a}	۷۷^{cd}	۵۰^{d}	۳۵^{b}	۲۷^{ab}	۵/۹^{de}	۴۳/۶^{b}	۲۵^{c}
RBC_2	۲۶۴^{b}	۱۹۹^{c}	۱۴۴^{ab}	۵/۰^{cd}	۱۴^{f}	۴/۰^{f}	۷۲^{d}	۵۰^{d}	۳۱^{d}	۲۸^{a}	۷/۸^{b}	۴۵/۹^{a}	۳۲^{a}
F_2	۲۶۳^{b}	۲۲۱^{a}	۱۲۴^{cd}	۵/۵^{ab}	۱۶^{ef}	۴/۵^{cd}	۷۲^{d}	۵۰^{d}	۳۳^{c}	۲۷^{b}	۷/۲^{bc}	۴۲/۵^{cd}	۲۵^{c}
RF_2	۲۶۰^{cd}	۲۱۳^{b}	۱۳۵^{bc}	۴/۶^{e}	۱۴^{f}	۴/۳^{de}	۹۱^{a}	۵۱^{cd}	۳۱^{d}	۲۶^{c}	۷/۸^{b}	۴۰/۶^{f}	۲۱^{de}
دلگان (P_2) × پاراد (P_1) تلاقی دوم													
P_1	۲۶۳^{a}	۱۸۳^{b}	۶۵^{b}	۵/۳^{ab}	۱۵^{b}	۳/۱^{d}	۷۹^{bc}	۴۷^{b}	۳۰^{abc}	۲۶^{ab}	۳/۶^{c}	۴۲/۰^{g}	۲۱^{cde}
P_2	۲۵۴^{g}	۱۴۳^{c}	۴۶^{d}	۴/۸^{cde}	۱۹^{a}	۳/۸^{b}	۸۱^{b}	۴۶^{a}	۲۶^{de}	۲۵^{e}	۲/۰^{de}	۴۱/۵^{h}	۲۳^{c}
F_1	۲۶۰^{b}	۱۷۹^{b}	۶۰^{bc}	۵/۴^{a}	۲۰^{a}	۴/۶^{a}	۷۲^{ef}	۳۸^{c}	۲۴^{e}	۲۷^{a}	۴/۵^{b}	۴۶/۶^{a}	۳۱^{a}
RF_1	۲۵۶^{e}	۲۰۰^{a}	۷۴^{a}	۴/۸^{cde}	۱۹^{a}	۴/۶^{a}	۷۵^{cde}	۴۴^{ab}	۳۰^{ab}	۲۶^{bcd}	۵/۸^{a}	۴۴/۳^{f}	۲۸^{ab}
BC_1	۲۶۳^{a}	۱۷۹^{b}	۴۳^{d}	۴/۷^{de}	۱۸^{a}	۳/۲^{d}	۸۱^{b}	۴۱^{bc}	۲۹^{bc}	۲۵^{e}	۱/۸^{def}	۴۶/۳^{b}	۱۹^{e}
BC_2	۲۵۹^{c}	۱۸۸^{b}	۵۶^{c}	۵/۰^{bcd}	۱۴^{c}	۳/۸^{bc}	۷۸^{bcd}	۳۴^{d}	۲۹^{bc}	۲۳^{f}	۲/۳^{d}	۴۵/۴^{c}	۲۱^{cde}
RBC_1	۲۵۵^{f}	۱۳۸^{c}	۲۲^{g}	۴/۸^{cde}	۱۸^{a}	۴/۱^{b}	۸۹^{a}	۳۲^{d}	۳۰^{abc}	۲۳^{f}	۱/۲^{fg}	۴۴/۳^{f}	۲۶^{b}
RBC_2	۲۵۸^{d}	۱۸۲^{b}	۳۸^{e}	۵/۱^{abc}	۱۶^{b}	۳/۴^{d}	۷۴^{cde}	۳۳^{d}	۲۹^{bc}	۲۶^{ab}	۱/۹^{def}	۴۴/۸^{d}	۲۲^{cd}
F_2	۲۶۰^{b}	۱۲۷^{d}	۲۲^{g}	۴/۹^{cd}	۱۳^{cd}	۳/۵^{cd}	۷۲^{def}	۳۲^{d}	۳۲^{a}	۲۵^{e}	۱/۴^{efg}	۴۵/۵^{c}	۲۳^{c}
RF_2	۲۵۶^{e}	۱۴۷^{c}	۳۲^{f}	۴/۵^{e}	۱۲^{d}	۳/۴^{cd}	۶۸^{f}	۳۴^{d}	۲۸^{cd}	۲۵^{e}	۱/۱^{g}	۴۴/۶^{e}	۲۰^{de}
آرجی اس ۰۰۳ (P_2) × لیکورد (P_1) تلاقی سوم													
P_1	۲۶۲^{a}	۲۱۴^{b}	۱۴۰^{d}	۵/۵^{c}	۱۵^{cd}	۳/۴^{e}	۷۱^{cd}	۴۹^{b}	۲۸^{g}	۲۶^{f}	۳/۹^{d}	۴۱/۴^{bcd}	۱۴^{f}
P_2	۲۵۵^{f}	۱۶۲^{f}	۷۶^{f}	۴/۲^{e}	۱۳^{e}	۳/۵^{de}	۷۷^{b}	۴۷^{d}	۳۲^{e}	۲۶^{f}	۲/۵^{d}	۴۲/۴^{b}	۱۸^{de}
F_1	۲۶۱^{b}	۲۲۸^{a}	۲۴۹^{a}	۶/۳^{a}	۲۱^{a}	۳/۶^{de}	۷۴^{bc}	۴۶^{d}	۳۰^{f}	۲۸^{cd}	۱۲/۹^{a}	۴۰/۷^{d}	۱۹^{cd}
RF_1	۲۵۹^{d}	۲۱۶^{b}	۲۲۳^{b}	۵/۹^{ab}	۲۰^{ab}	۴/۲^{b}	۶۷^{d}	۴۷^{cd}	۴۷^{a}	۲۸^{cd}	۱۳/۹^{a}	۴۱/۶^{bcd}	۲۴^{b}
BC_1	۲۶۱^{b}	۲۲۲^{ab}	۱۰۵^{e}	۴/۶^{e}	۱۴^{d}	۳/۴^{e}	۷۱^{cd}	۴۹^{b}	۳۵^{d}	۲۹^{a}	۵/۸^{c}	۴۱/۵^{bcd}	۲۰^{c}
BC_2	۲۵۸^{e}	۲۲۳^{ab}	۱۵۵^{cd}	۵/۳^{cd}	۲۰^{ab}	۴/۰^{bc}	۷۹^{ab}	۵۵^{a}	۴۲^{b}	۳۰^{a}	۸/۱^{b}	۴۴/۴^{a}	۲۰^{c}
RBC_1	۲۵۴^{g}	۱۹۲^{d}	۱۶۳^{c}	۵/۹^{ab}	۱۹^{b}	۴/۵^{a}	۷۵^{bc}	۴۹^{b}	۴۵^{a}	۲۸^{b}	۱۲/۷^{a}	۴۴/۸^{a}	۲۶^{a}
RBC_2	۲۶۰^{c}	۲۰۳^{c}	۱۱۴^{e}	۵/۰^{d}	۱۶^{c}	۳/۵^{de}	۸۲^{a}	۴۹^{b}	۲۶^{g}	۲۷^{e}	۶/۹^{bc}	۴۲/۳^{bc}	۱۷^{e}
F_2	۲۶۲^{a}	۱۹۸^{cd}	۱۰۴^{e}	۵/۶^{bc}	۱۶^{c}	۳/۸^{cd}	۷۶^{bc}	۴۸^{bc}	۳۸^{c}	۲۸^{cd}	۳/۳^{d}	۴۰/۹^{cd}	۱۴^{f}
RF_2	۲۶۰^{c}	۱۸۰^{e}	۱۴۹^{cd}	۵/۲^{cd}	۱۵^{cd}	۴/۱^{b}	۷۴^{bc}	۴۳^{e}	۳۲^{e}	۲۸^{cd}	۷/۰^{bc}	۴۰/۲^{d}	۱۷^{e}

حروف متفاوت در هر ستون نشان‌دهنده معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد است

هتروزیس برای عملکرد دانه توسط پژوهشگران در هر دو تیپ رشدی بهاره (Engqvist and Becker, 1991; Starmer *et al.,* 1998) و زمستانه (Lefort- Buson *et al.,* 1987) کلزا گزارش شده است. در تحقیقی میزان هتروزیس والد برتر تا ۱۲۰ درصد برای عملکرد دانه کلزا گزارش شد (Brandle and McVetty, 1989). در تحقیق دیگری نیز از بین صفات مورد بررسی در کلزا بیشترین هتروزیس برای عملکرد دانه گزارش شد (Diers *et al.,* 1996). پورداد و ساچان (۱۳۸۲) نشان دادند که محیط بر روی میزان هتروزیس تلاقی‌های کلزا اثر معنی‌داری دارد به‌طوری‌که حتی در برخی از تلاقی‌ها علامت هتروزیس از محیطی به محیط دیگر تغییر کرد. در این تحقیق اصلاح از طریق هتروزیس روش مناسبی برای ایجاد گیاهان زودرس و با عملکرد دانه بالا بود اما این روش برای تولید گیاهان پاکوتاه و نیز افزایش درصد روغن و کاهش اسید اروسیک مناسب نبود و برای این صفات گزینش روش کاراتری بود. پژوهشگران مدل‌های مختلفی شامل غالبیت (Xiao *et al.,* 1995)، فوق غالبیت (Shull, 1946)، اپیستازی (Yu *et al.,* 1997, Hua *et al.,* 2003)، اپی‌ژنومیک و RNAهای کوچک (Chen, 2013) را برای توضیح اساس ژنتیکی پدیده هتروزیس گزارش نموده‌اند، هر چند هیچکدام از این مدل‌های ژنتیکی به‌ویژه برای گیاهان پلی‌پلوئید مانند کلزا نتوانستند پدیده هتروزیس را به‌طور واضحی توضیح دهند (Luo *et al.,* 2016).

جدول۴. هتروزیس نسبی براساس متوسط والدین (H_{tMP}) و والد برتر (H_{tHP}) برای صفات اندازه‌گیری‌شده در سه تلاقی کلزا

پارامتر	صفات مورد بررسی													
	روز تا رسیدگی	ارتفاع بوته (cm)	تعداد خورجین در بوته	طول خورجین (cm)	تعداد دانه در خورجین	وزن هزار دانه (g)	محتوای آب برگ (٪)	میزان کلروفیل (٪)	نشت یونی (٪)	دمای برگ (°c)	عملکرد بوته (g)	میزان روغن (٪)	شاخص برداشت (٪)
دلگان (P_2) × اوپرا (P_1) تلاقی اول													
MP	۲۶۳	۱۸۳	۸۱	۵	۱۸	۴	۸۵	۵۳	۲۷	۲۵	۴	۴۱	۲۸
F_1H_{tMP}	−۱**	۱۵*	۹۶**	۷	۲۵*	۱۲*	−۴	−۰/۳	۳۳**	۱۰	۱۲۲*	۶	۳
RF_1H_{tMP}	−۲**	۷	۴۸**	۱۱	۳۹*	۱	−۰/۸	−۰/۱	۴۴**	۱۱	۵۹*	۶	−۱۵**
F_1H_{tHP}	−۴**	۰/۵	۶۲**	−۰/۹	۱۳	۲	−۱۰	−۴	۲۵*	۸	۷۸*	۵	−۱۲*
RF_1H_{tHP}	−۵**	−۶	۲۳	۲	۲۵	−۸	−۷	−۴*	۳۶**	۹	۲۷	۵	−۲۷**
دلگان (P_2) × پاراد (P_1) تلاقی دوم													
MP	۲۵۸	۱۶۳	۵۵	۵	۱۷	۴	۸۰	۴۴	۲۸	۲۶	۳	۴۲	۲۲
F_1H_{tMP}	۰/۶	۱۰*	۸**	۸*	۱۲**	۳۱	−۱۱	−۱۳	−۱۳	۴	۶۲**	۱۲**	۳۹
RF_1H_{tMP}	−۱**	۲۳*	۳۴**	−۴	۸*	۳۲	−۷	۰/۱	۸**	−۰/۲	۱۰۴**	۶	۲۸
F_1H_{tHP}	−۱	−۲	−۸**	۲	۰/۴	۱۹	−۱۲	−۱۶	−۱۹	۲	۲۶**	۱۱**	۳۴
RF_1H_{tHP}	−۳**	۹	۱۵**	−۸	−۳	۲۰	−۷	−۴	۰/۹	−۲	۵۹**	۵	۲۳
آرجی اس ۰۰۳ (P_2) × لیکورد (P_1) تلاقی سوم													
MP	۲۵۸	۱۸۸	۱۰۸	۵	۱۴	۳	۷۴	۴۸	۳۰	۲۶	۳	۴۲	۱۶
F_1H_{tMP}	۱*	۲۱*	۱۳۱**	۳۱*	۴۹*	۵	۰/۲	−۵	−۰/۵	۷**	۳۰۰**	−۳**	۲۲
RF_1H_{tMP}	۰/۲	۱۵*	۱۰۷*	۲۲	۴۲*	۲۲**	−۱۰	−۲	۵۵**	۶*	۳۲۲**	−۰/۹	۵۰**
F_1H_{tHP}	۰/۴	۷	۷۸*	۱۶	۳۸*	۳	−۳	−۷	−۷	۷*	۲۲۹**	−۴**	۹
RF_1H_{tHP}	−۱*	۰/۷	۵۹*	۸	۳۱*	۲۰**	−۱۳	−۴	۴۴**	۶*	۲۵۵**	−۲	۳۳*

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

آزمون‌های مقیاس و مدل سه پارامتری: نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی A، B، C و D حاکی از آن بود که در مورد کلیه صفات مورد بررسی در هر سه تلاقی به‌جز طول خورجین در سه تلاقی و دانه در خورجین در تلاقی سوم حداقل یکی از کمیت‌ها معنی‌دار هستند که بیان‌کننده عدم کفایت مدل ساده افزایشی-غالبیت بود (جدول ۵). نتایج مربوط به برآورد پارامترها در مدل سه پارامتری به‌روش وزنی در جدول ۶ ارائه شده است. در هر سه تلاقی شامل دلگان×اوپرا، دلگان×پاراد و آرجی اس ۰۰۳×لیکورد پارامتر m برای کلیه صفات معنی‌دار بود. پارامتر [d] سه تلاقی برای کلیه صفات به‌جز دانه در خورجین در هر سه تلاقی، صفات طول خورجین، محتوای آب برگ، میزان روغن و شاخص برداشت تلاقی دوم و وزن هزار دانه در تلاقی سوم معنی‌دار شد. پارامتر [h] سه تلاقی برای کلیه صفات به‌جزء میزان کلروفیل برگ دو تلاقی اول و سوم، طول خورجین دو تلاقی اول و دوم، ارتفاع بوته و وزن هزار دانه تلاقی اول، دانه در خورجین تلاقی دوم و محتوای آب برگ تلاقی سوم معنی‌دار گردید. آماره کای‌اسکور مدل سه پارامتری مشتمل بر [m-d-h] در آزمون مقیاس مشترک وزنی برای تمامی صفات به‌جز طول خورجین در هر سه تلاقی و دانه در خورجین تلاقی سوم معنی‌دار شد. بنابراین نتایج هر دو آزمون نشان داد که برازش مدل ساده افزایشی-غالبیت قادر به توجیه تمامی اثرهای ژنتیکی صفات بررسی‌شده نبوده و به‌عبارتی بیانگر عدم‌کفایت مدل و لزوم افزودن اثرات متقابل غیرآللی و بررسی مدل شش پارامتری بود. از این‌رو مدل شش پارامتری برازش گردید و بهترین مدل با توجه به تعداد پارامترهای معنی‌دار انتخاب گردید.

جدول۵. آزمون‌های مقیاس A، B، C و D برای صفات مورد مطالعه در سه تلاقی کلزا

صفات	تلاقی											
	دلگان × اوپرا تلاقی اول				دلگان × پاراد تلاقی دوم				آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد تلاقی سوم			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
روز تا رسیدگی	۱۶**	-۱۰**	-۲	۴	۳	-۵**	۱	-۲	۷*	-۳*	-۷**	۶**
ارتفاع بوته (cm)	۲۴**	-۱۷	-۹۲**	۵۰**	۵۶**	-۳۷**	۱۵۷**	-۶۹**	۲۳	-۴۲**	۶۵**	-۴۲**
تعداد خورجین در بوته	۶۲**	-۸	-۸۰*	۶۷**	۶۷**	۲۰*	۱۳۸**	-۲۶**	۱۰۸**	۴۳	۱۸۱**	-۱۵
طول خورجین (cm)	۱	۰/۲	۱	۰/۱	۰/۹	-۰/۳	۲	-۰/۶	۰/۸	-۰/۲	-۰/۵	۰/۶
تعداد دانه در خورجین	۳	۱۱**	۲۳**	-۴*	-۲**	۹**	۲۴**	-۹**	۲	-۴	۶	-۴
وزن هزار دانه (g)	-۰/۹	۰/۷**	-۰/۴	۰/۱	۰/۴	۱**	۲**	-۰/۳	-۰/۶	-۰/۱	-۱*	۰/۲
محتوای آب برگ (٪)	۲۰**	۱۵*	۹	۱۳	-۱۸**	۲	۲۶**	-۲۱**	-۳	-۱۴**	-۱۱	-۳
میزان کلروفیل(٪)	۶**	۱	۱۰**	-۲	۱۰*	۲۰**	۳۹**	-۴	-۲**	-۱۱**	۶	-۹**
نشت یونی (٪)	-۱۱**	۳**	-۰/۹	-۳*	-۲	-۵*	-۹	۱	-۱۴*	۲	-۳	-۴
دمای برگ (°c)	-۲**	-۴**	-۱	-۲**	۵**	۲	۴**	۲*	-۴**	-۳**	-۳**	-۲*
عملکرد بوته (g)	۲*	۰/۱	-۷**	۴**	۶**	۳**	۱۱**	-۱**	-۱	۱	۱۲**	-۶*
میزان روغن (٪)	-۱	-۲	۳	-۳*	-۳**	-۳**	-۶**	-۰/۴	-۴*	-۳*	۴*	-۵**
شاخص برداشت (٪)	۱۰**	-۱	۱۷**	-۴	۹**	۱۸**	-۲	-۱۱**	۳	۱۳**	-۱۱**	

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

جدول۶. برآورد پارامترهای مختلف در برازش سه پارامتری برای صفات مورد مطالعه در سه تلاقی کلزا

صفات	دلگان × اوپرا تلاقی اول				دلگان × پاراد تلاقی دوم			
	میانگین نسل [m]	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	χ^2	میانگین نسل [m]	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	χ^2
روز تا رسیدگی	۲۶۳±۰/۳**	۸±۰/۳**	-۴±۰/۴**	۹۶**	۲۵۸±۰/۲**	۴±۰/۲**	۲±۰/۴**	۶۹**
ارتفاع بوته (cm)	۲۰۳±۱/۸**	۴±۱/۷*	-۵±۲/۸ ns	۳۰۸**	۱۶۸±۱/۴**	۱۱±۱/۳**	۲۳±۳/۳ **	۴۳۱**
خورجین در بوته	۷۸±۱/۲**	۱۵±۱/۲**	۵۴±۴/۳**	۱۱۶**	۴۹±۰/۹**	۳±۰/۹**	-۱۵±۲/۳**	۳۳۰**
طول خورجین (cm)	۵±۰/۱**	۰/۴±۰/۱**	۰/۳±۰/۲ns	۷ ns	۵±۰/۲**	۰/۰۲±۰/۱ ns	۰/۱±۰/۳ns	۸ ns
دانه در خورجین	۱۵±۱/۱**	-۰/۰۲±۱/۱ns	۵±۲/۰*	۱۶**	۱۵±۱/۱**	-۰/۵±۱/۰ns	۱±۱/۷ ns	۲۹**
وزن هزار دانه (g)	۴±۰/۰**	-۰/۲±۰/۰**	۰/۰۳±۰/۱ns	۱۳۹**	۲±۰/۰**	۰/۳±۰/۰**	۲±۰/۱**	۱۶۹**
محتوای آب برگ (٪)	۷۴±۱/۱**	۵±۱/۱**	۹±۱/۴**	۷۱**	۷۸±۰/۷**	۰/۹±۰/۸ns	-۶±۱/۲**	۹۵**
میزان کلروفیل(٪)	۵۲±۰/۱**	۲±۰/۲**	۰/۳±۰/۲ns	۱۰۸**	۳۹±۰/۶**	-۲±۰/۶*	-۷±۱/۰**	۲۸۸**
نشت یونی (٪)	۲۸±۰/۲**	-۰/۵±۰/۲*	۹±۰/۴**	۱۶۰**	۲۸±۰/۳**	۱±۰/۲**	۱±۰/۶*	۱۹**
دمای برگ (°c)	۲۷±۰/۱**	-۰/۴±۰/۱**	۰/۳±۰/۱*	۲۱۷**	۲۵±۰/۱**	۰/۸±۰/۱**	-۰/۶±۰/۲**	۱۵۳**
عملکرد بوته (g)	۴±۰/۱**	۰/۷±۰/۱**	۶±۰/۳**	۱۸۳**	۲±۰/۱**	۰/۶±۰/۱**	-۱/۴±۰/۲**	۴۸۲**
میزان روغن (٪)	۴۲±۰/۱**	-۰/۳±۰/۱**	-۱±۰/۱**	۲۶۳**	۴۲±۰/۱**	۰/۲±۰/۱ns	۶±۰/۲**	۷۱**
شاخص برداشت (٪)	۲۶±۰/۴**	۳±۰/۳**	-۴±۰/۸**	۶۲**	۱۹±۰/۵**	-۰/۸±۰/۵ns	۸±۰/۷**	۱۵۸**

صفات	آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد تلاقی سوم			
	میانگین نسل [m]	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	χ^2
روز تا رسیدگی	۲۵۸±۰/۱**	۳±۰/۱۳**	۳±۰/۲۲**	۳۸**
ارتفاع بوته (cm)	۱۸۵±۱/۷**	۲۲±۱/۸۰**	۳۵±۲/۷۰**	۸۴**
خورجین در بوته	۹۱±۳/۹**	۱۹±۴/۰۰**	۱۲۷±۶/۴۵**	۶۵**
طول خورجین (cm)	۵±۰/۲**	۰/۵±۰/۱۴**	۱±۰/۲۹**	۳ns
دانه در خورجین	۱۴±۱/۱**	۰/۳±۱/۰۰ns	۶±۲/۰۶**	۴ns
وزن هزار دانه (gr)	۳±۰/۰**	-۰/۰۲±۰/۰۳ns	۰/۶±۰/۰۹**	۱۱*
محتوای آب برگ (٪)	۷۶±۰/۸**	-۵±۰/۷۱**	-۲±۱/۵۹ns	۳۰**
میزان کلروفیل(٪)	۴۸±۰/۰**	۱±۰/۰۴**	-۰/۳±۰/۲۴ns	۶۴**
نشت یونی (٪)	۳۰±۰/۳**	-۲±۰/۲۵**	۱۱±۱/۱۵**	۱۷**
دمای برگ (°c)	۲۷±۰/۱**	-۰/۴±۰/۰۹**	۱±۰/۱۰**	۱۹۳**
عملکرد بوته (gr)	۳±۰/۲**	۰/۷±۰/۱۷**	۱۰±۰/۳۶**	۳۷**
میزان روغن (٪)	۴۲±۰/۰**	-۰/۵±۰/۳۳**	-۱±۰/۰۴**	۱۴۴**
شاخص برداشت (٪)	۱۵±۰/۳**	-۲±۰/۳۲**	۴±۰/۶۳**	۱۱۳**

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

مدل شش پارامتری: نتایج حاصل از مدل شش پارامتری [m-d-h-i-j-l] شامل اثرات متقابل غیرآللی در جدول ۷ ارائه شده است. با توجه به سه تلاقی دلگان×اوپرا، دلگان×پاراد و لیکورد×آرجی اس ۰۰۳، به‌ترتیب در صفت رسیدگی مدل کامل ۶ [m-d-h-i-j-l]، و مدل‌های ۵ [m-d-h-i-j] و [m-d-h-i-l] پارامتری، ارتفاع بوته سه مدل کامل ۶ پارامتری، خورجین در بوته مدل‌های کامل ، ۵ [m-d-h-i-j] و [m-d-h-j-l] پارامتری، دانه در خورجین تلاقی اول و دوم هر دو مدل ۴ پارامتری [m-d-h-i]، وزن هزار دانه مدل‌های ۵ [m-d-h-i-j]، [m-d-h-i- l] و ۳ [m-

[d-i] پارامتری، محتوای آب برگ به‌ترتیب مدل‌های ۴ [m-d-h-l]، کامل و ۵ [m-d-h-j-l] پارامتری، میزان کلروفیل دو مدل ۵ [m-d-h-j-l] پارامتری و مدل کامل، نشت یونی مدل کامل، ۵ [m-d-h-j-l] و ۴ [m-d-h-j] پارامتری، دمای برگ دو مدل کامل و مدل ۵ [m-d-h-i-l] پارامتری، میزان روغن دو مدل کامل ۶ پارامتری برای تلاقی اول و سوم و مدل ۴ [m-d-h-l] پارامتری و در نهایت عملکرد بوته مدل مشابه ۵ پارامتری [m-d-h-i-l] برای تلاقی اول و سوم و مدل کامل برای تلاقی دوم و شاخص برداشت مدل‌های ۴ پارامتری [m-d-h-l] برای تلاقی اول و دوم و کامل برای تلاقی سوم به‌دلیل معنی‌دار نشدن کای‌اسکوور مربوطه بهترین مدل برای توجیه توارث صفات شناخته شد. در این مدل‌های برازش شده، پارامتر میانگین نسل [m] برای اکثر صفات در هر سه تلاقی در سطح یک درصد معنی‌دار بود. پارامتر [d] سه تلاقی برای کلیه صفات به‌جز دمای برگ در تلاقی اول و سوم، دانه در خورجین تلاقی اول و دوم، محتوای آب برگ و شاخص برداشت تلاقی دوم و وزن هزار دانه در تلاقی سوم معنی‌دار شد. پارامتر [h] سه تلاقی برای کلیه صفات به‌جز وزن هزاردانه تلاقی اول و دوم و روز تا رسیدگی و عملکرد بوته تلاقی دوم معنی‌دار گردید. هر یک از اثرات متقابل غیرآللی برازش شده در مدل صفات شامل افزایشی×افزایشی [i] به‌جز وزن هزاردانه تلاقی دوم، افزایشی×غالبیت [j] و غالبیت×غالبیت [l] برای هر سه تلاقی در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود. این نتایج نشان می‌دهد اثرات اپیستازی برای اغلب صفات مورد بررسی در سه تلاقی حائز اهمیت بودند، هر چند ممکن است اثرات اپیستازی با توجه به نوع تلاقی برای برخی صفات متفاوت باشند. این موضوع بیانگر اهمیت انتخاب والدین در بررسی صفات مورد مطالعه می‌باشد.

در حالت کلی اثرات متقابل در دو گروه تکمیلی و مضاعف قرار می‌گیرند، اگر [i] و [l] مشابه و هم‌جهت با [h] باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع تکمیلی و ضمناً علامت [j] نیز وقتی این نوع اثر متقابل وجود دارد مثبت می‌باشد و اگر [l] و [h] دارای علامت مخالف هم باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع مضاعف می‌باشد (Kearsy and Pooni, 1996). اثرات [h] و [l] در تلاقی‌ها، برای کلیه صفاتی که این دو جزء در مدل قرار گرفتند، دارای علامت‌های مخالف بودند از این‌رو احتمال وجود اپیستازی از نوع دوگانه وجود داشت. این نتایج با نتایج تحقیق دیگری برای صفات عملکرد دانه، شاخص کلروفیل (SPAD) و پتانسیل آب برگ در برخی از تلاقی‌های خردل هندی، که اپیستازی از نوع مضاعف گزارش شد، هماهنگی داشت (Singh *et al*., 2014).

بررسی وراثت‌پذیری محتوای کلروفیل برگ در کلزا از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از شش نسل نشان داد که آزمون‌های مقیاس و تمامی اجزای مدل شش پارامتری شامل اثرات افزایشی- غالبیت و اثرات اپیستازی افزایشی×افزایشی [i]، افزایشی×غالبیت [j] و غالبیت×غالبیت [l] در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار است (Dai *et al*., 2016)

جدول۷. برآورد بهترین مدل ژنتیکی (میانگین، اجزاء ژنتیکی و خطای استاندارد) در برازش شش پارامتری برای صفات اندازه‌گیری‌شده در سه تلاقی کلزا

صفات	میانگین نسل [m]	اثر افزایشی [d]	اثر غالبیت [h]	اپیستازی افزایشی در افزایشی [i]	اپیستازی غالبیت در افزایشی [j]	اپیستازی غالبیت در غالبیت [l]	$\chi^2_{(df)}$
دلگان × اوپرا تلاقی اول							
روز تا رسیدگی	۲۷۵±۱/۹**	۹±۰/۳**	−۳۳±۴/۴**	−۱۲±۱/۸**	−۱۳±۱/۲**	۱۸±۲/۶**	–
ارتفاع بوته (cm)	۲۸۲±۸/۷**	۲۶±۲/۵**	−۱۸۵±۲۳/۲**	−۹۹±۸/۳**	−۴۲±۸/۱**	۱۰۶±۱۵/۴**	–
تعداد خورجین دربوته	۲۱۴±۲۷/۰**	۱۷±۱/۲**	−۲۶۴±۷۵/۰**	−۱۳۴±۲۶/۹**	−۷۰±۲۳/۳**	۱۸۸±۴۹/۸**	–
تعداد دانه در خورجین	۶±۲/۷**	−۰/۶±۱/۱ns	۱۷±۳/۹**	۱۱±۳/۱**	–	–	۳(۲)
وزن هزاردانه (g)	۴±۰/۱**	−۰/۴±۰/۰**	۰/۱±۰/۱ns	−۰/۲±۰/۱**	۲±۰/۲**	–	۰/۰(۱)
محتوای آب برگ (٪)	۸۶±۱/۹**	۳/۸±۱/۱**	−۳۹±۶/۱**	–	–	۳۶±۴/۵**	۷(۲)
میزان کلروفیل(٪)	۵۳±۰/۲**	۲/۲±۰/۲**	−۸±۰/۹**	–	−۴±۱/۱**	۸±۰/۹**	۳(۱)
نشت یونی (٪)	۲۰±۱/۶**	−۱/۶±۰/۲**	۳۲±۴/۱**	۷±۱/۶**	۱۴±۱/۱**	−۱۵±۲/۶**	–
دمای برگ (°c)	۲۰±۰/۶**	۰/۳±۰/۲ns	۱۸±۱/۴**	۷۵±۰/۶**	−۱±۰/۵**	−۱۱±۰/۸**	–
عملکرد بوته (g)	۱۵±۰/۹**	۰/۹±۰/۱**	−۲۱±۲/۴**	−۱۱±۰/۸**	–	۱۵±۱/۸**	۲(۱)
میزان روغن (٪)	۴۶±۰/۸**	−۰/۴±۰/۱**	−۱۰±۱/۸**	−۵±۰/۸**	۲±۰/۳**	۸±۱/۱**	–
شاخص برداشت (٪)	۲۸±۰/۴**	۴/۵±۰/۴**	−۱۸±۲/۱**	–	–	۱۷±۲/۳**	۸(۲)
دلگان × پاراد تلاقی دوم							
روز تا رسیدگی	۲۵۵±۰/۵**	−۵±۰/۲**	۰/۳±۰/۶ns	۳±۰/۵**	۳±۰/۵**	–	۰/۳(۱)
ارتفاع بوته (cm)	−۶۲±۸/۵**	۲۰±۱/۵**	۵۱۵±۲۱/۹**	۲۲۵±۸/۴**	−۵۸±۶/۶**	۲۷۴±۱۴/۶۶**	–
تعداد خورجین دربوته	−۱۴±۳/۸**	۹±۱/۰**	۷۹±۵/۹**	۶۹±۳/۹**	−۴۶±۸/۵**	–	۴(۱)
تعداد دانه در خورجین	۶±۲/۳**	۰/۴±۱/۰ns	۱۳±۳/۱**	۱۳±۲/۷**	–	–	۷(۲)
وزن هزاردانه (g)	۳±۰/۳**	−۰/۲±۰/۱**	−۰/۳±۰/۸ns	۰/۲±۰/۲ns	–	۲±۰/۶**	۵(۱)
محتوای آب برگ (٪)	۳۸±۴/۷**	−۰/۸±۰/۹ns	۹۳±۱۲/۳**	۴۲±۴/۶**	۲۰±۳/۹**	−۵۸±۷/۹**	–
میزان کلروفیل(٪)	۴۴±۰/۷**	−۱/۸±۰/۷*	−۴۰±۲/۴**	–	۵±۲/۵*	۳۷±۲/۴**	۷(۱)
نشت یونی (٪)	۲۸±۰/۳**	۲/۱±۰/۳**	۶±۱/۴**	–	−۳±۰/۹**	−۶±۲/۰**	۰/۷(۱)
دمای برگ (°c)	۲۹±۰/۹**	۰/۶±۰/۱**	−۱۳±۲/۸**	−۳±۰/۹**	−۳±۰/۹**	۱۰±۱/۹**	–
عملکرد بوته (g)	۰/۴±۰/۴ns	۰/۸±۰/۲**	−۲±۱/۱ns	۲±۰/۳**	−۳±۰/۴**	۶±۰/۹**	–
میزان روغن (٪)	۴۲±۰/۱**	۰/۳±۰/۱**	۱۰±۰/۵**	–	–	−۶±۰/۷**	۲(۲)
شاخص برداشت (٪)	۲۲±۰/۶**	−۰/۶±۰/۵ns	−۱۱±۱/۶**	–	–	۱۸±۱/۴**	۲(۲)
آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد تلاقی سوم							
روز تا رسیدگی	۲۶۸±۱/۶**	۳±۰/۱**	−۱۸±۳/۵**	−۱۰±۱/۶**	–	۱۰±۱/۹**	۲(۱)
ارتفاع بوته (cm)	۱۰۴±۱۵/۰**	۲۶±۱/۹**	۲۲۲±۳۹/۸**	۸۴±۱۴/۹**	−۶۵±۱۲/۱**	−۱۰۳±۲۵/۵**	–
تعداد خورجین دربوته	۱۰۸±۴/۵**	۳۲±۴/۵**	−۳۶±۲۱/۳**	–	−۶۹±۲۲/۷**	۱۶۴±۲۰/۶**	۰/۹(۱)
وزن هزاردانه (g)	۴±۰/۱**	−۰/۱±۰/۰ns	–	−۰/۵±۰/۱**	–	–	۳(۳)
محتوای آب برگ (٪)	۷۴±۱/۱**	−۳±۱/۰*	۱۱±۳/۷**	–	−۹±۲/۹**	−۱۵±۳/۶**	۳(۱)
میزان کلروفیل(٪)	۲۹±۳/۲**	۱±۰/۰**	۴۹±۷/۴**	۱۹±۳/۲**	−۹±۱/۷**	−۳۲±۴/۴**	–
نشت یونی (٪)	۳۰±۰/۳**	−۲±۰/۳**	۱۰±۱/۲**	–	۱۹±۵/۰**	–	۳(۲)
دمای برگ (°c)	۲۳±۰/۷**	۰/۱±۰/۱ns	۱۵±۱/۹**	۳±۰/۷**	–	−۱۰±۱/۲**	۱(۱)
عملکرد بوته (g)	−۸±۲/۱**	۰/۷±۰/۲**	۳۰±۴/۷**	۱۱±۲/۱**	–	−۹±۲/۷**	۱(۱)
میزان روغن (٪)	۳۴±۱/۲**	−۰/۵±۰/۰**	۲۲±۲/۷**	۸±۱/۹**	−۵±۰/۵**	−۱۵±۱/۵**	–
شاخص برداشت (٪)	−۵±۲/۴*	−۲±۰/۴**	۵۶±۶/۷**	۲۱±۲/۴**	۱۴±۲/۷**	−۲۹±۴/۵**	–

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

پژوهشگران دیگری با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها روی سه تلاقی کلزا برای صفت ارتفاع بوته اثر متقابل غیر همردیف ژنی را گزارش و همچنین بیان کردند که مدل ساده افزایشی و غالبیت برای توجیه این صفت در تلاقی‌ها کافی نیست (Marjanovic Jeromela *et al.,* 2014). در تجزیه ژنتیکی ارقام کلزا با میزان متفاوت روغن نیز مدل افزایشی-غالبیت-اپیستازی برای این صفت گزارش شد. با توجه به اختلاف معنی‌دار بین تلاقی‌های متقابل برای نتاج مشابه در نسل F_1 و F_2 این پژوهشگران نتیجه گرفتند که اثرات سیتوپلاسمی روی میزان روغن تاثیرگذار است (Wang *et al.,* 2010). در تحقیق دیگری علاوه بر اثرات افزایشی غالبیت، اثر متقابل غیر هم‌ردیف ژنی در کنترل صفات فنولوژیکی گلدهی و رسیدگی در گونه خردل هندی (*Brassica junces*) مؤثر بود (Sachan and Singh, 1987).

اجزای تنوع: نتایج حاصل از برآورد اجزای واریانس در جدول ۸ آورده شده است. برای صفات خورجین در بوته، وزن هزاردانه، محتوای آب برگ، نشت یونی، دمای برگ، عملکرد بوته و شاخص برداشت در هر سه تلاقی، ارتفاع بوته تلاقی سوم، میزان کلروفیل تلاقی اول و دوم، دانه در خورجین تلاقی اول و سوم و روغن دانه تلاقی اول مقادیر D (واریانس ژنتیکی افزایشی) کمتر از مقادیر H (واریانس غالبیت) بود (D<H). بنابراین متوسط غالبیت ژنی صفات $\sqrt{H/D}$ بزرگتر از ۱ بود که نشان‌دهنده فوق غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفات در تلاقی‌های مذکور است. مقدار درجه غالبیت برای صفات روز تا رسیدگی و طول خورجین سه تلاقی، ارتفاع بوته تلاقی دوم، روغن دانه تلاقی دوم و سوم، دانه در خورجین تلاقی دوم و میزان کلروفیل تلاقی سوم کمتر از ۱ بود (D>H) که نشان‌دهنده غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی برای این صفات در تلاقی‌ها است که سهم بیشتر واریانس افزایشی را در این صفات مجدداً مورد تاکید قرار می‌دهد. برای صفت ارتفاع بوته در تلاقی اول درجه غالبیت تقریباً ۱ بود (D≈H) که نشان‌دهنده غالبیت کامل در کنترل ژنتیکی برای این صفت در تلاقی مذکور است.

مقادیر منفی F بیانگر غالبیت آلل‌های کاهنده و علامت مثبت بیانگر غالبیت آلل‌های افزاینده است. مقدار مثبت پارامتر F در تلاقی دلگان × اوپرا برای روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، خورجین در بوته، طول خورجین، محتوای آب برگ، میزان کلروفیل، دمای برگ، عملکرد بوته وشاخص برداشت مبین این مطلب بود که برآیند ژن‌های غالب که در والد پاییزه اوپرا که مقدار بیشتری از صفات مذکور را در مقایسه با والد دیگر داشتند، در جهت آلل‌های افزاینده است. در عین حال علامت منفی پارامتر F برای دانه در خورجین، وزن هزاردانه، نشت یونی و میزان روغن که مقدار بیشتر صفت مربوط به والد بهاره دلگان بود، نشان از برآیند غلبه ژن‌ها در جهت آلل‌های کاهنده است.

برای تلاقی دلگان×پاراد مقدار مثبت پارامتر F تنها برای دو صفت روز تا رسیدگی و دمای برگ بدست آمد، بنابراین ژن‌های غالب عمدتاً در والد پاییزه پاراد که مقدار بیشتری از صفات مذکور را در مقایسه با والد دیگر داشت، افزاینده است. برای

سایر صفات علامت F منفی بود؛ بنابراین آلل‌های مربوط به والد با میانگین بزرگتر برای صفات ارتفاع بوته، خورجین در بوته، طول خورجین، نشت یونی، عملکرد بوته و میزان روغن یعنی والد پاراد و صفات دانه در خورجین، وزن هزار دانه، محتوای آب برگ، میزان کلروفیل و شاخص برداشت یعنی والد دلگان کاهنده بود.

در تلاقی لیکورد×آرجی اس ۰۰۳ نیز علامت مثبت برای صفات دانه در خورجین، محتوای آب برگ، میزان کلروفیل، نشت یونی، دمای برگ و میزان روغن در ارتباط با این شاخص به‌دست آمد. لذا می‌توان استنتاج نمود درجه غلبه آلل‌های مربوط به والد با میانگین بزرگتر یعنی والد پاییزه لیکورد برای صفات دانه در خورجین و میزان کلروفیل و دمای برگ و سایر صفات والد بهاره دلگان افزاینده است. برای صفات روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، خورجین در بوته، طول خورجین، وزن هزار دانه، عملکرد بوته و شاخص برداشت علامت F منفی می‌باشد. با توجه به این‌که مقدار بیشتر این صفات به‌جزء وزن هزار دانه و شاخص برداشت در والد پاییزه لیکورد مشاهده شد، می‌توان گفت که آلل‌ها کاهنده است.

قدر مطلق پارامتر $F/\sqrt{H\times D}$ برای کلیه صفات به‌جز نشت یونی در تلاقی دلگان×اوپرا، ارتفاع بوته، طول خورجین، دانه در خورجین و شاخص برداشت تلاقی دلگان × پاراد و میزان کلروفیل در تلاقی لیکورد×آرجی اس ۰۰۳ کمتر از یک بود که نشان‌دهنده وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مذکور در مکان‌های مختلف بود که در این حالت پارامتر $\sqrt{H/D}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد.

قابلیت وراثت‌پذیری عمومی در تلاقی اول دارای دامنه‌ای از ۰/۲۶ برای صفت نشت یونی تا ۰/۹۷ برای صفت وزن هزاردانه و تلاقی دوم از ۰/۲۶ برای صفت ارتفاع بوته تا ۰/۹۶ برای صفت روز تا رسیدگی بود. برای تلاقی سوم وراثت‌پذیری عمومی برای صفات میزان روغن و دمای برگ (۰/۹۸) بیشترین میزان را نشان داد که معرف زیادتر بودن تنوع ژنتیکی نسبت به تنوع محیطی است و کمترین میزان مربوط به صفت محتوای آب برگ (۰/۳۵) بود. همچنین بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی اول و دوم به صفت روز تا رسیدگی (۰/۶۷) و کمترین وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی اول به صفت نشت یونی (۰/۱۰) و تلاقی دوم برای صفات ارتفاع بوته (۰/۲۲) و عملکرد بوته (۰/۲۳) بود. در حالی‌که در تلاقی سوم بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی به صفت میزان کلروفیل (۰/۸۸) و کمترین مقدار به صفت محتوای آب برگ (۰/۰۸) تعلق داشت. میزان وراثت‌پذیری خصوصی عملکرد بوته در هر سه تلاقی پایین بود. در مطالعه دیگری وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی میزان روغن دانه کلزا به‌ترتیب ۸۴ و ۳۷ درصد تخمین زده شد (Wang *et al*., 2010). محمدی و همکاران (۱۳۹۰) در دی‌آلل ارقام کلزا گزارش کردند که اثرات افزایشی و غیرافزایشی به‌طور مشترک در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه، وزن هزاردانه و تعداد شاخه فرعی نقش دارند، درحالی‌که درصد روغن و تعداد دانه در خورجین

جدول۸. برآورد اجزای تنوع برای صفات مختلف اندازه‌گیری شده در سه تلاقی کلزا

صفات	E	D	H	F	درجه غالبیت $\sqrt{H/D}$	انحراف غالبیت $F/\sqrt{HD}$	وراثت‌پذیری عمومی h_b^2	وراثت‌پذیری خصوصی h_n^2
دلگان × اوپرا تلاقی اول								
روز تا رسیدگی	۰/۶	۴	۲	۲	۰/۶	۰/۸	۰/۷۹	۰/۶۷
ارتفاع بوته (cm)	۷۵	۱۶۴	۱۶۳	۱۲۲	۰/۹۶	۰/۷	۰/۶۲	۰/۴۱
خورجین در بوته	۲۶۸	۳۰۹۹	۶۰۵۶	۱۶۹۴	۱/۴	۰/۴	۰/۹۲	۰/۴۷
طول خورجین (cm)	۰/۴	۰/۹	۰/۸	۰/۱	۰/۹	۰/۱	۰/۶۲	۰/۴۴
دانه در خورجین	۳۶	۷۳	۸۷	−۳۵	۱/۱	−۰/۴	۰/۶۲	۰/۳۹
وزن هزاردانه (g)	۱	۳۵	۷۷	−۸	۱/۵	−۰/۲	۰/۹۷	۰/۴۶
محتوای آب برگ (٪)	۲۵	۴۶۵	۵۱۶	۹	۱/۱	۰/۰۲	۰/۹۴	۰/۶۰
میزان کلروفیل(٪)	۰/۲	۳	۴	۱	۱/۲	۰/۴	۰/۹۱	۰/۵۲
نشت یونی (٪)	۲	۰/۵	۲	−۲۱	۱/۸	−۱/۸	۰/۲۶	۰/۱۰
دمای برگ (°c)	۰/۳	۱	۲	۰/۰۱	۱/۳	−۰/۰۱	۰/۸۳	۰/۴۵
عملکرد بوته (g)	۱	۱۵	۲۴	۷	۱/۳	۰/۴	۰/۹۰	۰/۴۹
میزان روغن (٪)	۰/۳	۲	۳	−۰/۱	۱/۲	−۰/۱	۰/۸۵	۰/۴۹
شاخص برداشت (٪)	۵	۸۵	۱۶۸	۴۷	۱/۴	۰/۴	۰/۹۴	۰/۴۸
دلگان × پاراد تلاقی دوم								
روز تا رسیدگی	۰/۳	۹	۸	۰/۲	۰/۹	۰/۰۲	۰/۹۶	۰/۶۷
ارتفاع بوته (cm)	۵۳	۳۱	۱۳	−۸۳	۰/۶	−۴/۲	۰/۲۶	۰/۲۲
خورجین در بوته	۵۹	۳۶۸	۶۴۰	−۲۱	۱/۳	−۰/۰۴	۰/۸۵	۰/۴۶
طول خورجین (cm)	۱/۱	۱/۱	۰/۲	−۰/۷	۰/۴	۳/۶	۰/۳۶	۰/۳۳
دانه در خورجین	۳۶	۳۷	۰/۲	−۱۰	۰/۱	−۴/۶	۰/۳۴	۰/۳۴
وزن هزاردانه (g)	۰/۱	۰/۷	۱/۲	−۰/۳	۱/۳	−۰/۳	۰/۹۳	۰/۵۰
محتوای آب برگ (٪)	۹	۴۰	۹۱	−۲۰	۱/۵	−۰/۳	۰/۸۲	۰/۳۹
میزان کلروفیل(٪)	۷	۵۳	۸۴	−۲۳	۱/۳	−۰/۳	۰/۸۷	۰/۴۸
نشت یونی (٪)	۶	۲۹	۵۰	−۰/۴	۱/۳	−۰/۰۱	۰/۸۱	۰/۴۳
دمای برگ (°c)	۰/۲	۶	۱۱	۱/۴	۱/۴	۰/۲	۰/۹۶	۰/۵۰
عملکرد بوته (g)	۰/۶	۰/۵	۱/۲	−۰/۰۲	۱/۵	−۰/۰۲	۰/۴۹	۰/۲۳
میزان روغن (٪)	۰/۸۵	۱/۷	۱/۰	−۱/۲	۰/۸	۰/۹	۰/۵۷	۰/۴۴
شاخص برداشت (٪)	۳	۷	۲۶	−۱۴	۱/۹	۱/۰	۰/۷۷	۰/۲۶
آرجی اس ۰۰۳ × لیکورد تلاقی سوم								
روز تا رسیدگی	۰/۲	۷/۵	۶/۷	−۰/۳	۰/۹	۰/۰۴	۰/۹۶	۰/۶۶
ارتفاع بوته (cm)	۴۶	۵۵۲	۱۳۶۴	−۱۵۴	۱/۶	−۰/۲	۰/۹۳	۰/۴۲
خورجین در بوته	۲۷۹	۶۷۰	۲۹۵۱	−۴۹۶	۲/۱	−۰/۴	۰/۷۹	۰/۲۵
طول خورجین (cm)	۰/۷	۰/۹	۰/۷	−۰/۶	۰/۹	−۰/۸	۰/۴۷	۰/۳۴
دانه در خورجین	۳۵	۳۳	۵۱/۵	۱۲	۱/۲	۰/۳	۰/۴۶	۰/۲۶
وزن هزاردانه (g)	۰/۱	۰/۶	۱/۳	−۰/۳	۱/۵	−۰/۳	۰/۹۰	۰/۴۴
محتوای آب برگ (٪)	۱۷	۱/۳	۳۳/۹	۶/۴	۵/۱	۰/۹	۰/۳۵	۰/۰۸
میزان کلروفیل(٪)	۰/۹	۱۶	۰/۸	۹/۶	۰/۲	۲/۷	۰/۹۰	۰/۸۸
نشت یونی (٪)	۴۳	۱۸۳	۲۳۲	۴۵	۱/۱	۰/۲	۰/۷۸	۰/۴۸
دمای برگ (°c)	۰/۱	۳/۳	۶/۹	۱/۱	۱/۴	۰/۲	۰/۹۸	۰/۴۸
عملکرد بوته (g)	۱/۱	۱۵/۰	۴۳/۸	−۱۵/۳	۱/۷	−۰/۶	۰/۹۴	۰/۳۸
میزان روغن (٪)	۰/۰۱	۲/۸	۱/۴	۰/۶	۰/۷	۰/۳	۰/۹۸	۰/۷۹
شاخص برداشت (٪)	۴	۲۳/۷	۴۰/۲	−۷/۱	۱/۳	−۰/۲	۰/۸۶	۰/۴۶

با اثر افزایشی و زمان رسیدن و تعداد خورجین در بوته با اثر غیرافزایشی کنترل می‌شوند. اثر غیرافزایشی عملکرد دانه از نوع فوق غالبیت بود و افزایش این صفت با آلل‌های غالب کنترل می‌شد. همچنین در تحقیق مذکور وراثت‌پذیری خصوصی تعداد دانه در خورجین و وزن هزاردانه نسبتاً بالا گزارش شد که نشانگر سودمندی گزینش در برنامه‌های اصلاح این خصوصیات است.

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی اگر سهم واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت و اپیستازی باشد می‌توان انتخاب را برای صفت مورد نظر به‌طور مستقیم انجام داد اما در صورتی که واریانس‌های غالبیت و اپیستازی بیشتر باشند، انتخاب برای صفت مورد نظر را نمی‌توان بر اساس فنوتیپ انجام داد، چرا که در صورت انتخاب صفت مورد نظر در نسل بعدی ظهور کاملی ندارد و وراثت‌پذیری صفت مورد نظر کم خواهد بود. نتایج این آزمایش نشان داد که در اکثر صفات مورد بررسی در هر سه تلاقی اجزای افزایشی-غالبیت به‌همراه اثرهای اپیستازی دارای اهمیت هستند. بر اساس نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها، برای اجزای عملکرد تعداد خورجین در بوته و وزن هزار دانه، دو صفت فیزیولوژیکی نشت یونی و دمای برگ و در نهایت عملکرد بوته و شاخص برداشت که هر سه تلاقی واریانس غالبیت [H] بزرگتر از واریانس افزایشی [D] دارند، برای اصلاح این صفات تولید واریته‌های هیبرید و استفاده از هتروزیس مهم است و برای صفات روز تا رسیدگی و طول خورجین در هر سه تلاقی [D] بیشتر از [H] است، کاربرد روش‌های مبتنی بر گزینش می‌تواند مفید باشد. قابلیت توارث خصوصی برای صفات روز تا رسیدگی در سه تلاقی، محتوای آب برگ تلاقی اول، میزان کلروفیل و میزان روغن تلاقی سوم بیشترین مقدار را نشان داد، به‌طوری که در دامنه‌ی ۶۰ تا ۸۸٪ قرار گرفته است و سایر صفات از جمله عملکرد بوته در هر سه تلاقی از وراثت‌پذیری خصوصی پایینی برخوردار بودند.

منابع

پورداد سید سعید، ساچان جی ان. ۱۳۸۱. توارث اسید اروسیک در کلزا (*Brassica napus* L.). مجله نهال و بذر، ۱۸ (۴): ۴۰۵-۴۱۶.

پورداد سید سعید، ساچان جی ان. ۱۳۸۲. بررسی هتروزیس و پسروی درون زادآوری در صفات زراعی و کیفیت روغن کلزا (*Brassiaca napus* L.). مجله نهال و بذر، ۱۹ : ۴۱۳-۴۲۷.

محمدی ولی اله، عرب‌نژاد اعظم، زینالی حسن ، حسین‌زاده عبدالهادی، امیری‌اوغان حسن. ۱۳۹۰. بررسی نوع عمل ژن و ترکیب‌پذیری صفات مهم زراعی در کلزا. نشریه مجله علوم گیاهان زراعی ایران، ۴۲ (۱): ۴۱-۵۱.

Assefa Y, Roozeboom K, Stamm M. 2014. Winter canola yield and survival as a function of environment, genetics, and management. Crop Science 54: 2303-2313.

Bernardo R, Bourrier M, Oliver JL. 1992. Generation means analysis of resistance to head smut in maize. Agronomie 12:303-306.

Brandle JE, McVetty PBE.1989. Heterosis and combining ability in hybrids derived from oilseed rape cultivars and inbred lines. Crop Science 29:1191-1195.

Butruille DV, Guries RP, Osborn TC. 1999. Increasing yield of spring oilseed rape Hybrids through introgression of winter germplasm. Crop Science 39:1491-1496.

Checa O, Ceballos H, Blair MW. 2006. Generation Means Analysis of Climbing Ability in Common Bean (Phaseolus vulgaris L.). *Journal of Heredity 97 (5):456-465.*

Chen HM, Zhang YD, Jiang FY, Huang YX, Yao WH. 2015. Genetic and heterosis analyses using Hayman's six-generation model for grain yield and yield components in maize. Crop Science 55:1006-1016.

Chen ZJ. 2013. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. Nature Reviews Genetics14(7):471-482

Dai W, Girdthai T, Huang Z, Ketudat-Cairns M, Tang R, Wang S. 2016. Genetic analysis for anthocyanin and chlorophyll contents in rapeseed. Ciência Rural, Santa Maria 46 (5): 790-795.

Diers BW, McVetty PBE, Osborn TC. 1996. Relationship between heterosis and genetic distance based on restriction fragment length polymorphism markers in oilseed rape (*Brassica napus* L.,). Crop Science 36: 79-83.

Engqvist GM, Becker HC. 1991. Heterosis and epistasis in rapeseed estimated from generation means. Euphytica 58 (1): 31-35

FAO. 2018. Food and agriculture organization of the United Nations. FAOSTAT statistics database. Available online at: *http://www.faostat.fao.org*

Farshadfar E, Ghanadha MR, Zahravi M, Sutka J. 2001. Generation mean analysis of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Agronomica Hungarica 46:59- 66.

2 Fu Y, Wei D, Dong H, He Y, Cui Y, Mei J, Wan H, Li J, Snowdon R, Friedt W, Li X, Qian W. 2015. Comparative quantitative trait loci for silique length and seed weight in *Brassica napus*. Scientific Reports 5:14407.

García-Navarro E, Fernández-Martínez JM, Pérez-Vich B, Velasco L. 2016. Genetic analysis of reduced γ-tocopherol content in ethiopian mustard seeds. The Scientific World Journal 1-7.

Habiba Rahab MM, Abd El-Aziz MH, Amein KA. 2016. Evaluation of gene action for several important traits in some crosses of canola (Brassica napus L.) using generation mean analysis. *Assiut Journal* of *Agricultural* Sciences 47 (3): 9-23

Hakizimana F, Ibrahim AMH, Langham MAC, Rudd C, Haley SD. 2004. Generation means analysis of wheat streak mosaic virus resistance in winter wheat. Euphytica 139:133-139.

Hallauer AR, Miranda FOJB. 1985. "Quantitative genetics in maize breeding." Iowa State University Press, Ames Iowa, pp. 275.

Hauck AL, Mikel MA, Mahone GS, Morales AJ, Rocheford TR, Bohn MO. 2014. Generation means analysis of elite ex-plant variety protection commercial inbreds: A new public maize genetics resource. Crop Science 54:174-189.

Hill J, Lethenborg P, Li PW, Rahman MH, Sørensen H, Sørensen JC. 2003. Inheritance of progoitrin and total aliphatic glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus* L). Euphytica 134: 179-187.

Hua J, Xing Y, Wu W, Xu C, Sun X, Yu S, Zhang Q. 2003. "Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid." Proceeding of the National Academy of Sciences100 (5):2574-2579.

Jiang C, Shi J, Li R, Long Y, Wang H, Li D, Zhao J, Meng J. 2014. Quantitative trait loci that control the oil content variation of rapeseed (*Brassica napus* L.). Theoretical and Applied Genetics 127(4):957-968

Kant L, Gulati SC. 2001. Genetic analysis for yield and its components and oil content in Indian mustard *[Brassica juncea* (L.) Zern & Coss]. Indian Journal Genetic 61 (1):37-40.

Kearsy MJ, Pooni HS. 1996. "The Genetical Analysis of Quantitative Traits." Chapman & Hall. London. pp.380.

Ketata H, Smith EL, Edwards LH, Mc New RW. 1976. Detection of epistasis, additive and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). Crop Science 16:1-4.

Khattak GSS, Haq MA, Ashraf M, Tahir GR, Marwat EUK. 2001. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components of genetic variation for synchrony in pod maturity in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). Field Crops Research 72: 211-219.

Lefort-Buson M, Guillot-Lemoine B, Datt´ee Y. 1987. Heterosis and genetic distance in rapeseed (*Brassica napus* L.): crosses between European and Asiatic selfed lines. Genome 29: 413-418.

Luo X, Ma C, Yi B, Tu J, Shen J, Fu T. 2016.Genetic distance revealed by genomic single nucleotide polymorphisms and their relationships with harvest index heterotic traits in rapeseed (*Brassica napus* L.). Euphytica 209:41-47.

Marjanovic Jeromela A, Marinkovic R, Jockovic M, Mitrovic P, Milovac Z, Hristov N, Savic J, Stamenkovic B. 2014. Evaluation of genetic variance components for some quantitative traits in rapeseed (*Brassica napus* L.).Genetika 46 (1):179-185.

Mather K, Jinks JL. 1982. "Biometrical Genetics." Chapman &Hall, London, pp.396.

Miller DA, Pickett RC. 1964. Inheritance of partial male-fertility in Sorghum vulgare Pers. Crop Science 4:1-4.

Ng EH, Smith CW, Hequet E, Hague S, Dever J. 2014. Generation means analysis for fiber elongation in upland cotton. Crop Science 54:1347-1353.

Quijada PA, Udall JA, Lambert B, Osborn TC. 2006. Quantitative trait analysis of seed yield and other complex traits in hybrid spring rapeseed (*Brassica napus* L.): 1. Identification of genomic regions from winter germplasm. Theoretical and Applied Genetics 113(3):549-61.

Quijada PA, Udall JA, Polewicz H, Vogelzang R, Osborn TC. 2004. Phenotypic effects of introgressing French winter germplasm into hybrid spring canola. Crop Science 44:1982-1989.

Rahman H, Kebede B. 2012. Improvement of spring canola *Brassica napus* (L.) by use of winter canola. Journal of Oilseed Brassica 3:1-17.

Rebetzke GJ, Rchards RA, Condonl AG, Farquhar GD. 2006. Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.*)*. Euphytica 150:97-106.

Rodriguez-Herrera R, Rooney WL, Rosenow DT, Frederiksen RA. 2000. Inheritance of grain mold resistance in grain sorghum without a pigmented testa. *Crop Science* 40: 1573-1578.

Roy D. 2000. "Plant breeding-The analysis and exploitation of variability." Narosa Publishing House, New Delhi, India, pp. 701.

Sachan JN, Singh B. 1987. Generation mean analyses for flowering and maturity in Indian mustard (*Brassica junces* (L.) Czern & Coss). Theoretical & Applied Genetics73: 571-574.

Sharma S, Sain RS, Sharma RK. 2003. Genetics of spike length in durum wheat. Euphytica 130: 155-161.

Sharma S, Upadhyaya HD, Gowda GLL, Kumar S, Singh S. 2013. Genetic analysis for seed size in three crosses of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Canadian Journal Plant Science 93: 387-395.

Sharmila V, Krishnamoorthy Ganesh S, Gunasekaran M. 2007. Generation mean analysis for quantitative traits in sesame (*Sesamum indicum* L.) crosses. Genetics & Molecular Biology 30 (1): 80-84.

Shull GH. 1946. Hybrid seed corn. Science 103:547-550.

Singh APK, Verma OP, Kumar K. 2017. Genetic analysis for seed yield and its related attributes in Yellow Sarson (*Brassica rapa* var. Yellow Sarson). Journal of Oilseed Brassica 8(1): 43-51.

Singh RP, Singh S. 1992. Estimation of genetic parameters through generation means analysis in bread wheat. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 52:369-375.

Singh VV, Rami B, Singh M, Meena ML, Chauhan JS. 2014. Generation mean analysis of water stress tolerance parameters in Indian mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern & Coss] crosses. SABRAO Journal of Breeding & Genetics 46 (1): 76-80.

Smart RE, Bingham GE. 1974. Rapid estimates of relative water content. Plant physiology 53: 258-260.

Starmer KP, Brown J, Davis JB. 1998. Heterosis in spring canola hybrids grown in northern Idaho. Crop Science 38: 376-380.

Valentovic P, Luxova M, Kolarovic L, Gasparikova O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. Plant Soil & Environment 52 (4): 186 - 191.

Verma A, Singh Y. 2018. Generation mean analysis of horticultural traits in mid-late cauliflower (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis*) under sub temperate conditions of Western Himalayas. Plant Breeding 137:97-108.

Wang X, Liu G, Yang Q, Hua W, Liu G, Wang H. 2010. Genetic analysis on oil content in rapeseed (*Brassica napus* L.). Euphytica 173:17-24.

Wilson JN, Baring MR, Burow MD, Rooney WL, Simpson CE. 2013. Generation means analysis of oil concentration in peanut. Journal of Crop Improvement 27:85-95.

Wynne JC, Enery DA, Rice PH. 1970. Combining ability estimation in *Arachis hypogaea* L. II. Field performance of F1 hybrids. Crop Science 10: 713-715.

Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley SD. 1995. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. Genetics 140(2):745-754.

Yadav V, Singh NP, Markam V, Sharma R, Singh A, Gupta A, Kumar A, Saini BL, Thorat G. 2018. Type of gene action and utilization of non-additive genetic variance. The Pharma Innovation Journal 7(7): 18-21.

Yu S, Li J, Xu C, Tan Y, Gao Y, Li X, Zhang Q, Maroof MS. 1997. "Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid." Proceeding of the National Academy of Sciences 94(17):9226-9231.

Ze-su H, Paisan L, Thitiporn M, Ze-hui C, Wen-dong D, Rong T, Dezhen L. 2012. Inheritance of erucic acid, glucosinolate, and oleic acid contents in rapeseed (*Brassica napus* L.). Journal of Northeast Agricultural University (English Edition) 9(2): 1-8.

DOI: 10.22092/idaj.2021.342566.299

Genetic analysis of agro-physiological characteristics in three crosses of rapeseed (*Brassica napus* L.) using generation mean analysis in semi-cold area under drought stress conditions

Mehdi Jamshidmoghaddam[1*], Ezatollah Farshadfar[2], Abdollah Najaphy[2]

1- Dryland Agricultural Research Institute (DARI), Sararood branch, AREEO, Kermanshah, Iran

2- Department of Agronomy and Plant Breeding, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran

Abstract

Using an appropriate breeding method for genetic improvement of quantitative traits mainly depends on the nature of gene action and heritablity. In order to estimate genetic parameters for agro-physiological traits in rapeseed, a generation mean analysis was counducted using the following three crosses; Opera×Dalgan (C1), Parade×Dalgan (C2) and Licord×RGS003 (C3). The parents, F1, F2 and BC1, BC2, RF1, RF2, RBC1, and RBC2 generations were studied for 13 traits. The parents and segregating populations cultivated under drought stress in a randomized complete block design with three replications at Dryland Agricultural Research Institute, Sararood, during 2016-2017 croping season. The results showed significant differences among ten generations for all traits including days to maturity (DM), plant height (PH), silique per plant, silique length (SL), seed per silique, 1000-seed weight, leaf water content, chlorophyll content, electrolyte leakage, leaf temperature, plant yield, seed oil content (SOC) and harvest index in three crosses, indicating genetic differences between the parental genotypes. The highest level of best- and mid-parent heterosis was observed in F1 (229 and 300%, respectively) and RF1 (255 and 322%, respectively) generations for plant yield in C3. In addition to the additive-dominance model, mean generation analysis and joint scale test showed that epistatic effects are important for all the traits except silique length. The broad- and narrow-sense heritability of the traits in the crosses ranged from 0.26 to 0.98 and from 0.08 to 0.67, respectively. This study revealed that dominance variance has the most important genetic effect in controlling of all the studied traits except for DM and SL in three crosses, PH in C1 and C2, and SOC in C2 and C3.

Key words: Drought stress, Gene action, Rapeseed (Brassica napus L.), Genetical model, Heterosis

* *Corresponding author: m_jmoghaddam@yahoo.com* *Submit date:2020/04/10 Accept date: 2021/03/14*