مجله به‌نژادی نهال و بذر
جلد ۱-۳۱، شماره ۴، سال ۱۳۹۴

تجزیه ژنتیکی صفات مورفولوژیک مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد دانه برنج در نسل‌های F_2 حاصل از تلاقی‌های دای‌آلل

Genetic Dissection of Morphological Traits Related to Rrice Grain Yield and Yield Components in F_2 Generations Derived from Diallel Crosses

سمیه علی حسین طایفه[۱] و بابک ربیعی[۲]

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان، رشت

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۲/۱۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۶/۱۹

چکیده

علی حسین طایفه، س. و ربیعی، ب. ۱۳۹۴. تجزیه ژنتیکی صفات مورفولوژیک مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد دانه برنج در نسل‌های F_2 حاصل از تلاقی‌های دای‌آلل. **مجله به‌نژادی نهال و بذر ۱-۳۱:** ۶۱۲- ۵۹۵. **10.22092/spij.2017.111278**

به‌منظور تجزیه ژنتیکی صفات مورفولوژیک مرتبط با عملکرد دانه در برنج، شش رقم، حسنی، شاه‌پسند، کادوس، واندانا، هاشمی و IR36 به‌همراه نسل‌های F_2 حاصل از تلاقی‌های کامل دای‌آلل، در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان در سال ۱۳۹۱ کاشته و صفات مختلف مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد در آن‌ها اندازه‌گیری شد. تجزیه واریانس داده‌ها اختلاف معنی‌داری را در بین ژنوتیپ‌ها در سطح احتمال یک درصد برای کلیه صفات مربوطه نشان داد. تجزیه ژنتیکی به‌روش هیمن نشان داد که به‌غیر از صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه، سایر صفات تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار داشتند و وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالا برای آن‌ها مبین سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل آن‌ها بود. در مقابل، صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه توسط اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها کنترل شدند و وراثت‌پذیری خصوصی پایین آن‌ها نیز نشان‌دهنده نقش اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل آن‌ها بود. نتایج این پژوهش نشان داد که تنوع قابل ملاحظه و قابل انتقال به نتاج برای بیشتر صفات مرتبط با عملکرد دانه، در جمعیت مورد نظر وجود دارد و از این‌رو با انتخاب ژنوتیپ‌های برتر و افزایش ژن‌های با اثر افزایشی در طی نسل‌های مختلف می‌توان عملکرد دانه و صفات وابسته به آن را تا حدود زیادی در جمعیت مورد مطالعه اصلاح کرد.

واژه‌های کلیدی: اثر ژن، برنج، تلاقی دای‌آلل، عملکرد، اجزای عملکرد.

نویسنده مسئول: rabiei@guilan.ac.ir تلفن: ۰۱۳۱۶۶۹۰۲۸۲

مقدمه

برنج غذای اصلی بیش از نیمی از مردم جهان را تشکیل می‌دهد و بعد از گندم، رتبه دوم سطح زیر کشت را در بین غلات داراست. با توجه به افزایش رشد جمعیت و محدودیت سطح زیر کشت، تولید و معرفی ارقام پرمحصول و با کیفیت بالا حائز اهمیت است (Rabiei and Ghorbanipour, 2011).

برای افزایش عملکرد دانه در برنج، استفاده از ارقام جدید و اصلاح شده که حاصل گزینش و یا دورگ‌گیری باشند، ضروری است. برای این منظور، تجزیه ژنتیکی صفات مورد نظر برای تعیین وراثت‌پذیری و اثر ژن‌ها جهت انتخاب بهترین روش اصلاحی، یکی از مهم‌ترین مراحل برنامه‌های به‌نژادی است. دانستن اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات و وراثت‌پذیری آن‌ها در استفاده مطلوب از جمعیت مورد مطالعه برای اتخاذ روش اصلاحی حائز اهمیت است. در صورتی‌که اثر ژن‌ها افزایشی باشد و یا سهم واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت باشد و وراثت‌پذیری خصوصی صفات مورد نظر نیز بالا باشد، روش انتخاب می‌تواند روش مناسبی برای اصلاح جمعیت مربوطه باشد، اما اگر واریانس غالبیت سهم بیشتری داشته و یا وراثت‌پذیری خصوصی صفات کم باشد، در این صورت انتخاب موفقیت‌آمیز نبوده و باید از اثر غیرافزایشی ژن‌ها استفاده و با انجام دورگ‌گیری، از پدیده هتروزیس و یا تفکیک متجاوز برای اصلاح جمعیت استفاده کرد (Rahimi *et al*., 2009).

رحیمی و همکاران (Rahimi *et al*., 2009) سهم اثر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات دوره رشد رویشی، ارتفاع بوته، طول خوشه در بوته و طول دانه قهوه‌ای بیشتر از اثر غیرافزایشی گزارش کردند و روش گزینش را روش مناسبی برای اصلاح این صفات عنوان کردند، اما برای عملکرد دانه به دلیل سهم بیشتر واریانس غالبیت، روش تولید هیبرید را توصیه کردند. آتانو و سابسان (Atanu and Sabesan, 2010) در پژوهش خود برای صفات وزن هزار دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه‌های بارور در هر متر، کل پنجه‌های بارور در هر متر، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی بیشترین مقدار وراثت‌پذیری را به‌دست آوردند. احمدی‌خواه (Ahmadikhah, 2010) بیان کرد که صفاتی مانند وزن خوشه، وزن صد دانه، وزن دانه پر در خوشه و ارتفاع بوته تحت کنترل اثر افزایشی و در مقابل، عملکرد دانه تحت کنترل اثر غیرافزایشی ژن‌ها بود. در تحقیق دیگری باقری و بابائیان جلودار (Bagheri and Babaeian Jelodar, 2010) عنوان کردند که صفت ارتفاع بوته تحت کنترل آثار افزایشی و سایر صفات نظیر عملکرد و اجزای عملکرد دانه توسط آثار غیرافزایشی کنترل می‌شوند. ربیعی و قربانی‌پور (Rabiei and Ghorbanipour, 2011) عنوان کردند که برای صفاتی چون روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی دانه، اثر افزایشی ژن‌ها مهم‌تر از اثر غالبیت و برای

صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، درصد باروری خوشه و وزن هزار دانه، اثر غالبیت نقش بیشتری از اثر افزایشی ژن‌ها دارند. صادقی و همکاران (Sadeghi *et al*., 2011) اثر غیرافزایشی ژن‌ها را برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در خوشه، ارتفاع بوته، طول خوشه و طول دوره رشد بیان کردند و روش تولید هیبریدها را برای اصلاح جمعیت پیشنهاد دادند. میرعرب و همکاران (Mirarab *et al*., 2011) وراثت‌پذیری خصوصی کمی را برای صفات عملکرد و اجزای عملکرد دانه گزارش کردند که بیانگر غیرافزایشی بودن اثر ژن‌ها روی آن صفات بود. در مقابل، در تحقیقی که ادریس و همکاران (Idris *et al*., 2012) انجام دادند، وراثت‌پذیری بالایی برای عملکرد دانه، طول دانه و تعداد دانه پر در خوشه گزارش کردند که نشان‌دهنده نقش بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات در جمعیت مورد مطالعه آن‌ها بود. سیوم و همکاران (Seyoum *et al*., 2012) وراثت‌پذیری بالا را برای ارتفاع بوته، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی، روز تا ۸۵٪ رسیدگی، طول خوشه، تعداد خوشه‌چه در خوشه و وزن هزار دانه به‌دست آوردند و بیان کردند که تعداد دانه در خوشه همبستگی ژنوتیپی مثبت معنی‌داری با عملکرد دانه دارد. صبوری و همکاران (Sabouri *et al*., 2012) بیان کردند که برای صفات تعداد خوشه‌چه در خوشه، روز تا گلدهی، عرض برگ پرچم و وزن دانه عمل ژن‌ها به‌صورت فوق غالبیت است و در نتیجه دورگ‌گیری لاین‌های خالص را به‌عنوان تنها روش اصلاح جمعیت مورد مطالعه خود عنوان کردند. سانقرا و حسین (Sanghera and Hussain, 2013) بیان کردند که کلیه صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج توسط آثار غیرافزایشی ژن‌ها کنترل می‌شوند و نقش فوق غالبیت را برای کلیه صفات به‌جز عملکرد دانه که توسط غالبیت ناقص کنترل شد، گزارش کردند. در تحقیق دیگری، لاتا و همکاران (Latha *et al*., 2013) وجود ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌دار برای صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه و تعداد خوشه‌چه بارور را دلیلی بر نقش هر دو نوع اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها گزارش کردند.

نتایج پژوهش‌های مختلف نقش نوع جمعیت‌ها و زمینه‌های ژنتیکی مورد مطالعه را در حصول نتایج تجزیه‌های ژنتیکی تأیید می‌کنند، به‌طوری‌که نتایج حاصل از جمعیت‌های مختلف می‌تواند کاملاً متفاوت باشد. بنابراین، لازم است به‌نژادگر ساختار ژنتیکی جمعیت‌های مورد نظر را مطالعه کند تا بتواند روش اصلاحی مناسبی را برای اصلاح جمعیت مورد استفاده قرار دهد. بر این اساس، پژوهش حاضر به منظور بررسی ساختار ژنتیکی ارقام مختلف برنج در نسل F_2 حاصل از تلاقی‌های دای‌آلل کامل صورت انجام شد و

هدف از انجام آن، تجزیه ژنتیکی صفات مهم مرتبط با عملکرد دانه به منظور انتخاب یک روش اصلاحی مناسب برای اصلاح جمعیت مورد مطالعه بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی استفاده شده در این پژوهش، شش رقم حسنی، شاه‌پسند، کادوس، واندانا، هاشمی و IR36 و نسل F_2 حاصل از تلاقی دای‌آلل کامل آن‌ها بود که در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان در سال ۱۳۹۱ کاشته شدند. دلیل انتخاب این ارقام به‌خاطر نتایج پژوهش‌های قبلی (Tabkhkar *et al*., 2011؛ Zarbafi *et al*., 2013) بود که به منظور گروه‌بندی ارقام برنج با استفاده از صفات مورفولوژیک و نشانگرهای مولکولی انجام شد. رقم حسنی یک رقم بومی ایرانی، زودرس، دارای عملکرد و کیفیت دانه پایین و متحمل به شوری و خشکی است. رقم شاه‌پسند یک رقم بومی ایرانی با کیفیت خوب و میان‌رس، اما با عملکرد کم است. رقم کادوس یک رقم اصلاح شده ایرانی، پرمحصول و با کیفیت خوب محسوب می‌شود. واندانا از ارقام آپلند است که دارای عملکرد متوسط، کیفیت پایین و مقاوم به خشکی است. رقم هاشمی با منشأ بومی ایرانی، متوسط‌رس، دارای عملکرد کم، کیفیت خوب و حساس به خشکی است. رقم IR36 نیز یک رقم اصلاح شده با منشأ (International Rice Research Institute) IRRI، دیررس، عملکرد متوسط و کیفیت دانه پایین است. کلیه مراقبت‌های لازم در طول رشد و نمو بوته‌ها شامل آبیاری بصورت غرقابی، کوددهی، وجین علف‌های هرز، استفاده از علف‌کش و مبارزه با کرم ساقه‌خوار برنج انجام شد.

صفات مورد مطالعه شامل ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول شلتوک، عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل بودند که بر اساس سیستم ارزیابی استاندارد برنج (Anonymous, 2002) اندازه‌گیری شدند. تجزیه واریانس صفات بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی با استفاده از نرم‌افزار SAS (Anonymous, 2002) انجام شد و برای صفاتی که تفاوت بین ژنوتیپ‌ها معنی‌دار بود، تجزیه دای‌آلل به روش هیمن (Hayman, 1954, 1957؛ Jinks, 1956) انجام شد. برای انجام تجزیه هیمن، ابتدا آزمون صحت مفروضات این روش انجام شد و در صورت برقراری مفروضات مربوطه، پارامترهای ژنتیکی صفات مورد مطالعه شامل واریانس‌های افزایشی، غالبیت، میانگین درجه غالبیت، نسبت ژن‌های غالب و مغلوب، نسبت ژن‌های دارای آثار مثبت و منفی در والدین و وراثت‌پذیری خصوصی برآورد شدند. از آن‌جایی که روابط

مربوط به برآورد پارامترهای ژنتیکی در روش هیمن (Hayman, 1957) بر اساس نسل F_1 ارایه شده است، اما در این مطالعه از نسل F_2 استفاده شد و میزان هتروزیگوسیتی در نسل F_2 نسبت به نسل F_1 نصف می‌شود، بنابراین در روابط ژنتیکی مربوطه به جای کل میزان هتروزیگوسیتی، نصف آن وارد شد و به این ترتیب روابط مربوطه به صورت زیر اصلاح شدند. کلیه محاسبات آماری و رسم نمودارهای مربوط به این روش با فرمول‌نویسی در محیط نرم‌افزار Excell انجام شد:

$$Vp = \frac{1}{2}D + \frac{1}{8}H1 + E$$

$$\overline{Vr} = \frac{1}{4}\ D + \frac{1}{16}H1 - \frac{1}{8}F + E$$

$$V_{\bar{F}} = \frac{1}{2}D + \frac{1}{16}H_1 - \frac{1}{16}H_2 - \frac{1}{8}F + \frac{1}{n}E$$

$$\overline{W_r} = \frac{1}{2}D - \frac{1}{8}F + \frac{1}{n}E$$

$$h_n^2 = \frac{\frac{1}{4}D}{\frac{1}{4}D + \frac{1}{16}H_1 - \frac{1}{8}F + E}$$

در این روابط، V_p واریانس والدین، $V_{\bar{F}}$ واریانس بین میانگین ردیف‌ها، $\overline{V_r}$ میانگین واریانس ردیف‌ها، $\overline{W_r}$ میانگین کوواریانس والدین و نتاج آن‌ها در ردیف‌ها و h_n^2 وراثت‌پذیری خصوصی هستند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مقدماتی داده‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها (والدین و نتاج F_2) تفاوت معنی‌داری برای تمامی صفات مورد مطالعه وجود دارد (نتایج ارایه نشدند) که مبین وجود تنوع ژنتیکی معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها بوده و در نتیجه امکان انجام تجزیه دای‌آلل برای بررسی نوع عمل ژن‌های کنترل کننده صفات فراهم شد. نتایج آزمون مقدماتی روش هیمن نشان داد که شیب خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه اختلاف معنی‌داری از یک نداشتند (جدول ۱)، که به معنی برازش مدل افزایشی- غالبیت در کنترل این صفات بود. شیب خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، مساحت برگ پرچم، طول شلتوک، عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل اختلاف معنی‌داری از یک داشت که به‌معنای عدم برازش مدل افزایشی- غالبیت در کنترل این صفات بود، بنابراین برای صادق بودن مفروضات روش هیمن، برخی از والدین حذف شدند و دوباره شیب خط رگرسیون W_r روی V_r آزمون شد تا مدل افزایشی- غالبیت برازش و امکان انجام تجزیه هیمن فراهم شود. به این ترتیب، والد حسنی برای صفات ارتفاع بوته و عرض شلتوک، والد هاشمی برای صفت طول خوشه، والد IR36 برای صفات مساحت برگ پرچم، طول شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه و روز تا رسیدگی کامل، والد کادوس برای صفت تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و والد شاه‌پسند

جدول ۱- نتایج آزمون مقدماتی هیمن، آزمون t (H_0:B=1) برای ضریب رگرسیون W_r روی V_r و آزمون اثر اپی‌ستازی (W_r-V_r) و اثر غالبیت ژن‌ها (W_r+V_r) در صفات مورد مطالعه

Table 1. Results of preliminary test of Hayman, t test (H_0:B=1) for regression coefficients of W_r to V_r and test of epistasi effects (W_r-V_r) and dominance of gene effects (W_r+V_r) in studied traits

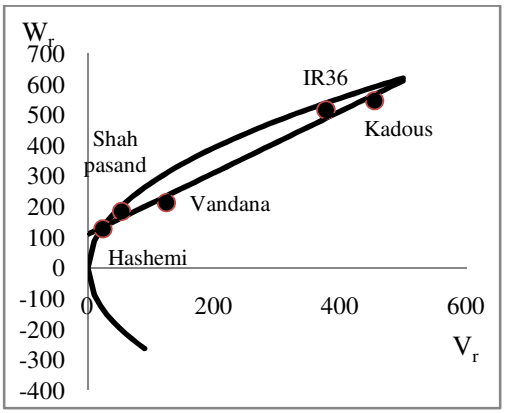
Trait	صفت	وضعیت Situation	b	H_0:β=1, t value	$MS(W_r-V_r)$	$MS(W_r+V_r)$
Plant height	ارتفاع	Del Hassani	1.00	-0.02^{ns}	1836.40^{ns}	460213.00^{**}
Panicle length	طول خوشه	Del Hashemi	1.06	-0.20^{ns}	1.97^{ns}	15.45^{*}
Panicle plant^{-1}	تعداد خوشه	-	0.25	1.67^{ns}	27.63^{ns}	56.94^{*}
Flag leaf length	طول برگ پرچم	-	0.64	0.93^{ns}	21.51^{ns}	102.77^{*}
Flag leaf width	عرض برگ پرچم	-	1.15	-0.61^{ns}	2×10^{-3ns}	$4\times10^{-4*}$
Flag leaf area	مساحت برگ پرچم	Del IR36	1.13	-0.83^{ns}	18.82^{ns}	1112.80^{*}
Grain length	طول شلتوک	Del IR36	1.12	-1.66^{ns}	3.9×10^{-1ns}	$3.5\times10^{-2*}$
Grain width	عرض شلتوک	Del Hassani	0.91	0.71^{ns}	1.9×10^{-3ns}	$1.01\times10^{-1**}$
Spikelets panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه	Del IR36	0.99	0.15^{ns}	9418.8^{ns}	830881.00^{*}
Filled spikelets panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه پر در خوشه	-	0.73	1.82^{ns}	10838.42^{ns}	687582.60^{**}
Unfilled spikelets panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه	Del Kadous	0.98	0.14^{ns}	5748.10^{ns}	385049.00^{*}
1000-grain weight	وزن هزار دانه	-	0.27	2.26^{ns}	65.19^{ns}	151.71^{*}
Grain yield	عملکرد دانه	-	0.53	0.99^{ns}	2.07^{ns}	4.10^{*}
Days of 50% flowering	روز تا ۵۰٪ گل‌دهی	Del Shahpasand	0.98	0.07^{ns}	$89/00^{ns}$	2546.44^{**}
Days of maturity	روز تا رسیدگی	Del IR36	1.05	-0.20^{ns}	68.53^{ns}	1459.60^{**}

ns،* و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

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

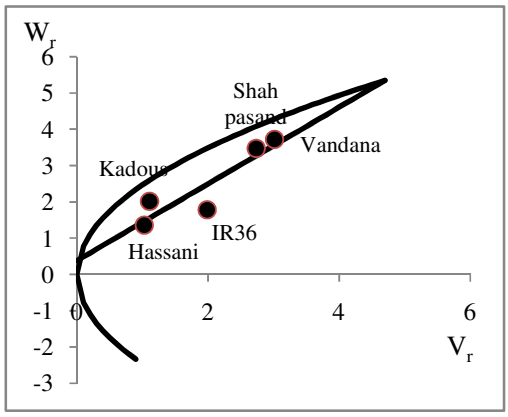
برای صفت روز تا ۵۰٪ گل‌دهی حذف شدند تا فرض هیمن برای انجام تجزیه کامل دای‌آلل صادق شود.

برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول شلتوک، عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل خط رگرسیون W_r روی V_r، محور W_r را در قسمت مثبت قطع کرد (شکل‌های ۱ تا ۱۲). هم‌چنین، عرض از مبدأ خط رگرسیون فوق از صفر معنی‌دار بود، به این مفهوم که این صفات تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها بودند. معنی‌دار بودن میانگین مربعات W_r+V_r نیز برای همه صفات (جدول ۱) به معنی وجود آثار غالبیت در کنترل این صفات بود. برای صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه، خط رگرسیون W_r روی V_r، محور W_r را در قسمت منفی قطع کرد و معنی‌دار بود (شکل‌های ۱۳ تا ۱۵)، که وجود فوق غالبیت را در کنترل این صفات نشان می‌داد. ربیعی و قربانی‌پور (Rabiei and Ghorbanipour, 2011)، میرعرب و همکاران (Mirarab *et al*., 2011) و سانقرا و حسین (Sanghera and Hussain, 2013) نیز گزارش کردند که صفات عملکرد و اجزای عملکرد توسط عمل غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند و سهم آثار غیرافزایشی بیشتر از آثار افزایشی ژن‌ها است.



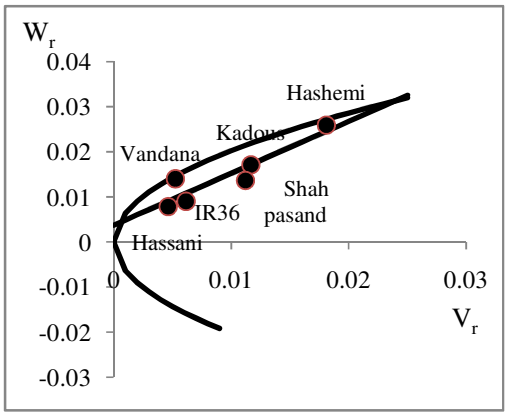
شکل ۱- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای ارتفاع بوته

Fig. 1. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for plant height



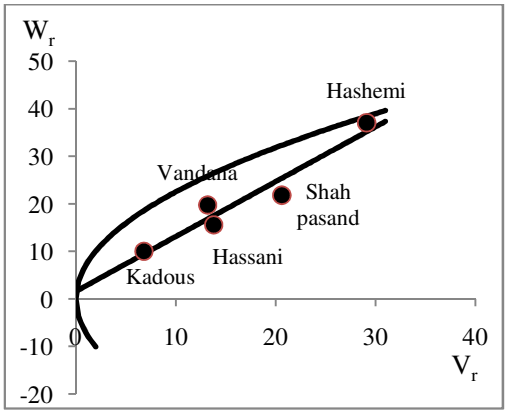
شکل ۲- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای طول خوشه

Fig. 2. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for panicle length



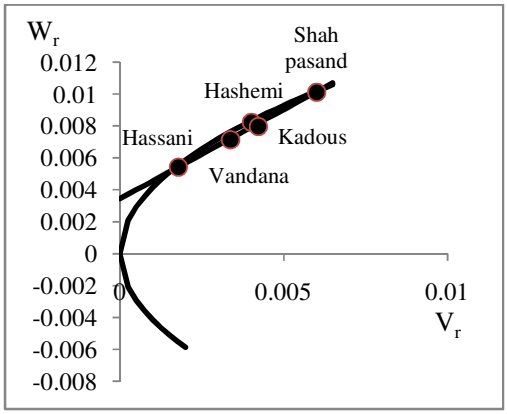
شکل ۳- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای عرض برگ پرچم

Fig. 3. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for flag leaf width



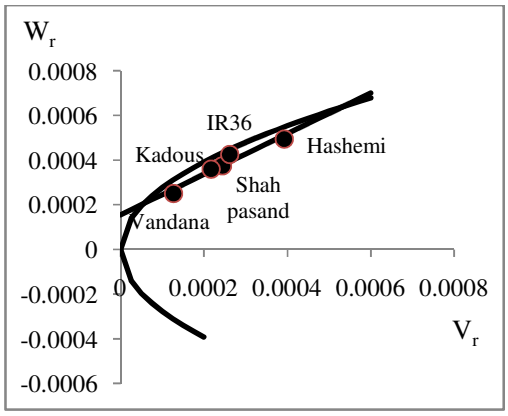
شکل ۴- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای مساحت برگ پرچم

Fig. 4. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for flag leaf area



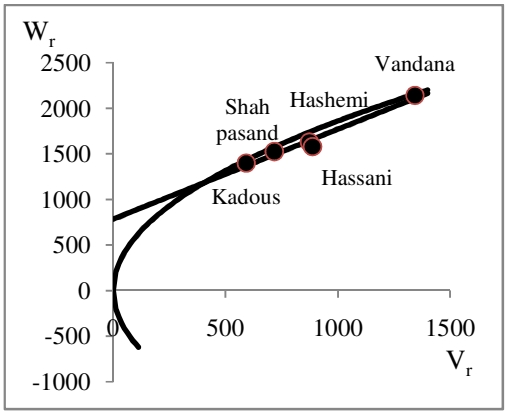
شکل ۵- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای طول شلتوک

Fig. 5. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for grain length



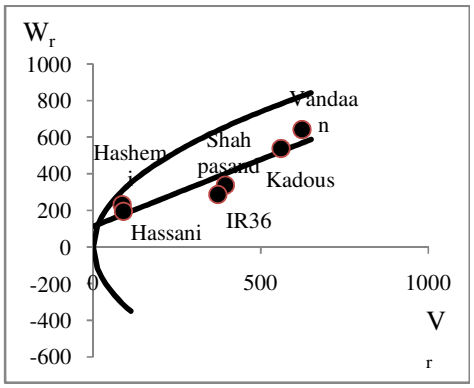
شکل ۶- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای عرض شلتوک

Fig. 6. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for grain width



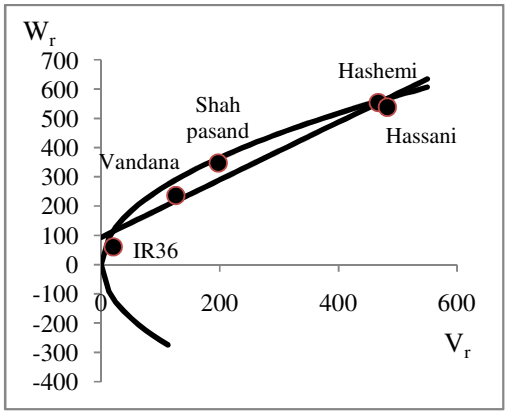
شکل ۷- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد خوشه‌چه در خوشه

Fig. 7. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for spikelets number per panicle



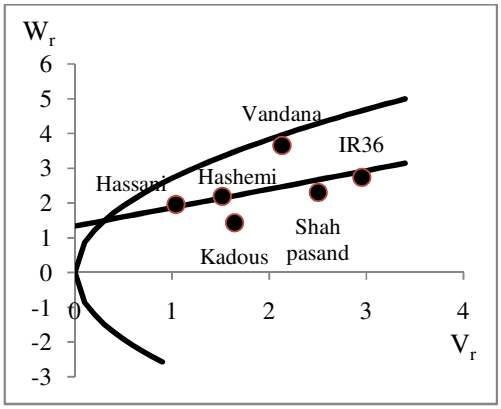
شکل ۸- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد خوشه‌چه پر در خوشه

Fig. 8. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for fiiled spikelets per panicle



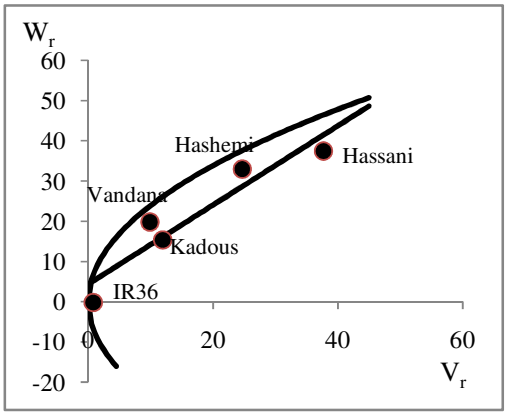
شکل ۹- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه

Fig. 9. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for unfilled spikelets number per panicle



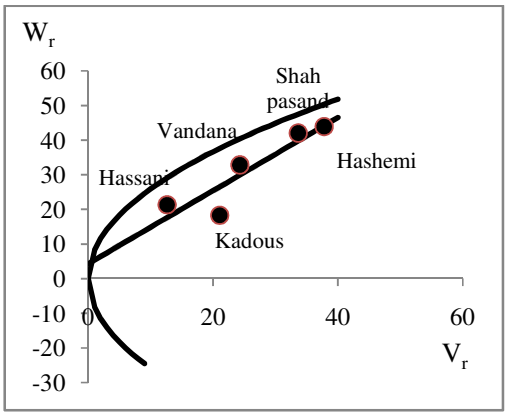
شکل ۱۰- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای عملکرد دانه

Fig. 10. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for grain yield



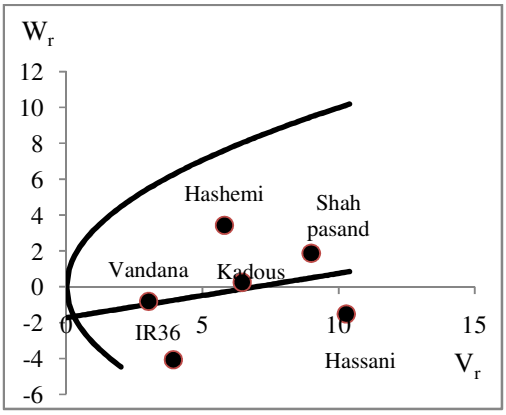
شکل ۱۱- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد روز تا ۵۰٪ گل‌دهی

Fig. 11. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for days to 50% flowering



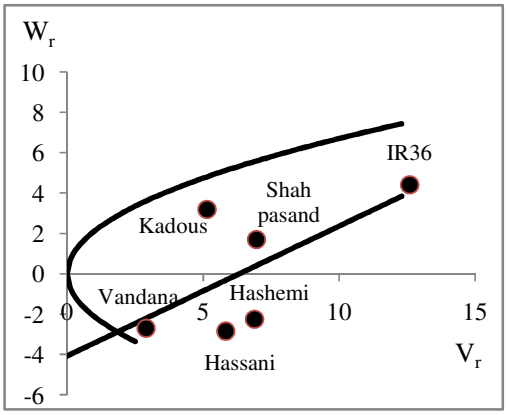
شکل ۱۲- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد روز تا رسیدگی کامل

Fig. 12. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for days to maturity



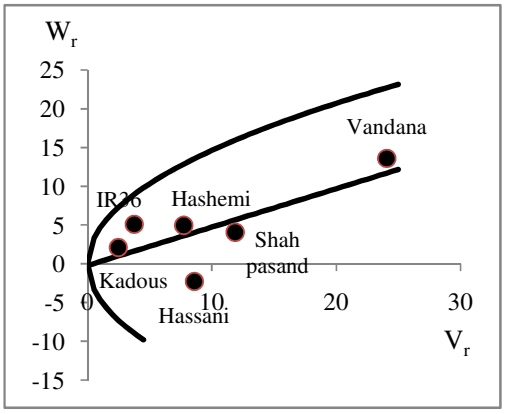
شکل ۱۳- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای تعداد خوشه در بوته

Fig. 13. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for panicle number per plant



شکل ۱۴- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای طول برگ پرچم

Fig. 14. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for flag leaf length



شکل ۱۵- خط رگرسیون W_r روی V_r و سهمی محدودکننده W_r^2 به‌همراه پراکنش والدین برای وزن هزار دانه

Fig. 15. Regression of W_r to V_r and limiting parabola of W_r^2 with the distribution of parents for 1000-grain weigth

اجزای ژنتیکی کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه در جدول ۲ ارایه شده است. نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ برای صفات تعداد خوشه در بوته، عرض برگ پرچم، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل نشان داد که فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف مساوی نیست، اما برای سایر صفات این فراوانی تقریباً یکسان بود. میانگین درجه غالبیت ($\frac{1}{4}\sqrt{\frac{H_1}{D}}$) نیز همانند تجزیه گرافیکی هیمن (شکل‌های ۱ تا ۱۲) وجود اثر غالبیت ناقص ژن‌ها را در کنترل کلیه صفات به‌جز تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه که با غالبیت کامل یا فوق غالبیت کنترل شدند، نشان داد (جدول ۲). علامت منفی ضریب همبستگی (جدول ۲) برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، طول و عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه پوک، وزن هزار دانه و روز تا ۵۰٪ گل‌دهی نشان داد که آلل‌های افزاینده غالب هستند. در مقابل برای صفات طول شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، عملکرد دانه و روز تا رسیدگی کامل علامت ضریب همبستگی مثبت بود که مبین غالب بودن آلل‌های کاهنده است.

برآورد نسبت $\frac{h^2}{H_2}$ نیز نشان داد که برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه و وزن هزار دانه هیچ گروه ژنی دارای آثار غالبیت وجود ندارد، در حالی‌که برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و عملکرد دانه، دو گروه ژنی دارای آثار غالبیت و برای سایر صفات مورد مطالعه یک گروه ژنی دارای آثار غالبیت وجود دارد (جدول ۲).

محاسبه نسبت $\frac{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}+\frac{1}{2}F}{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}-\frac{1}{2}F}$ نشان داد که فراوانی ژن‌های غالب نسبت به مغلوب در والدین در صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول شلتوک، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل بیشتر بود که برای بسیاری از صفات فوق با نتایج نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ مشابه بود. هم‌چنین برای صفات تعداد خوشه در بوته، عرض شلتوک و تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه نسبت $\frac{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}+\frac{1}{2}F}{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}-\frac{1}{2}F}$ نشان داد که فراوانی ژن‌های مغلوب نسبت به ژن‌های غالب در والدین بیشتر است (جدول ۲).

پراکنش والدین در امتداد خط رگرسیون نشان داد که ارقام هاشمی و شاه‌پسند برای صفت ارتفاع بوته، ارقام حسنی و کادوس برای طول خوشه، ارقام حسنی، واندانا و IR36 برای عرض برگ پرچم، رقم کادوس برای مساحت برگ پرچم، رقم حسنی برای طول شلتوک، رقم واندانا برای عرض شلتوک، رقم کادوس برای تعداد خوشه‌چه در خوشه، ارقام

جدول ۲- پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده صفات مورد مطالعه در برنج به روش هیمن

Table 2. Genetic parameters controlling studied traits in rice by Hayman method

		صفات Traits							
Parameters	پارامترها	ارتفاع بوته Plant height	طول خوشه Panicle length	تعداد خوشه در بوته Panicle. plant^{-1}	طول برگ پرچم Flag leaf length	عرض برگ پرچم Flag leaf width	مساحت برگ پرچم Flag leaf area	طول شلتوک Grain length	عرض شلتوک Grain width
D	واریانس افزایشی	753.34	5.67	6.38	2.96	0.04	47.73	0.020	6×10^{-4}
H_1	واریانس غالبیت	1160	12.26	106.34	104.97	0.06	105.95	0.005	8×10^{-4}
H_2	شکلی از واریانس غالبیت	1060.20	13.86	68.61	92.84	0.04	97.54	0.005	7×10^{-4}
F	کوواریانس اثر افزایشی و غالبیت	497.88	3.61	31.47	11.86	0.04	28.91	0.006	-7.9×10^{-6}
h^2	غالبیت ژن‌های با حرف بزرگ یا کوچک	1738.5	23.20	-2.25	82.11	0.02	53.67	0.002	1×10^{-3}
H_1-H_2	تفاضل واریانس غالبیت‌ها	99.80	-1.60	37.72	12.14	0.02	8.41	0.000	6.8×10^{-5}
$\frac{H_2}{4H_1}$	نسبت ژن‌های دارای اثر مثبت و منفی	0.23	0.28	0.16	0.22	0.17	0.23	0.230	0.23
$\frac{1}{4}\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	میانگین درجه غالبیت	0.31	0.37	1.02	1.49	0.31	0.37	0.140	0.26
$\frac{h^2}{H_2}$	تعداد گروه‌های ژنی دارای اثر غالبیت	1.64	1.67	-0.03	0.88	0.38	0.55	0.430	2.31
r(Pr,Wr+Vr)	همبستگی بین آرایش غالبیت و میانگین والد مشترک	-0.93	-0.84	-0.05	-0.89	-0.65	-0.99	0.800	-0.76
r^2	ضریب تشخیص	0.86	0.71	0.002	0.81	0.42	0.98	0.640	0.58
$\frac{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}+\frac{1}{2}F}{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}-\frac{1}{2}F}$	نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین	3.28	2.52	-10.59	5.11	13.35	2.37	5.380	0.98
h^2_n	وراثت‌پذیری خصوصی	0.88	0.66	0.20	0.10	0.94	0.67	0.940	0.74

Table 2. Continued

ادامه جدول ۲

Parameters	پارامترها	Traits صفات						
		تعداد خوشه‌چه در خوشه Spikelets. panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه پر در خوشه Filled spikelets. panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه Unfilled spikelets. panicle^{-1}	وزن هزار دانه 1000 grain weight	عملکرد دانه Grain yield	روز تا ۵۰ ٪ گلدهی Days of 50% flowering	روز تا رسیدگی کامل Days of maturity
D	واریانس افزایشی	3395.40	1019.16	615.31	3.69	6.84	55.88	65.54
H_1	واریانس غالبیت	1350.60	3304.50	686.56	66.69	17.54	149.68	160.71
H_2	شکلی از واریانس غالبیت	927.30	2021.30	636.32	31.19	14.06	119.56	122.38
F	کوواریانس اثر افزایشی و غالبیت	459.70	1196.31	-231.28	10.78	9.02	56.88	11.37
h^2	غالبیت ژن‌های با حرف بزرگ یا کوچک	1.35	60.52	1173.1	2.66	16.96	13.08	59.36
H_1-H_2	تفاضل واریانس غالبیت‌ها	423.27	1283.20	50.24	35.50	3.48	30.12	38.34
$\frac{H_2}{4H_1}$	نسبت ژن‌های دارای اثر مثبت و منفی	0.17	0.15	0.23	0.11	0.20	0.20	0.19
$\frac{1}{4}\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	میانگین درجه غالبیت	0.16	0.45	0.26	1.06	0.40	0.41	0.39
$\frac{h^2}{H_2}$	تعداد گروه‌های ژنی دارای اثر غالبیت	0.001	0.03	1.84	0.08	1.21	0.11	0.48
r(Pr,Wr+Vr)	همبستگی بین آرایش غالبیت و میانگین والد مشترک	0.44	0.62	-0.97	-0.65	0.24	-0.76	0.40
r^2	ضریب تشخیص	0.19	0.39	0.95	0.43	0.06	0.58	0.16
$\frac{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}+\frac{1}{2}F}{\frac{1}{4}\sqrt{4DH_1}-\frac{1}{2}F}$	نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین	1.55	4.74	0.47	5.39	10.35	4.29	1.25
h^2_n	وراثت‌پذیری خصوصی	0.91	0.66	0.55	0.10	0.79	0.80	0.62

حسنی و هاشمی برای تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، رقم IR36 برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، رقم حسنی برای عملکرد دانه، رقم IR36 برای روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و رقم حسنی برای صفت روز تا رسیدگی کامل نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط مذکور با محور W_r بودند و بنابراین بیشترین تعداد ژن‌های غالب را دارا داشتند. در مقابل، ارقام کادوس و IR36 برای ارتفاع بوته، ارقام واندانا و شاه‌پسند برای صفت طول خوشه، رقم هاشمی در صفات عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم و عرض شلتوک، رقم شاه‌پسند برای طول شلتوک، رقم واندانا برای تعداد خوشه‌چه در خوشه و تعداد خوشه‌چه پر در خوشه، ارقام حسنی و هاشمی برای صفت تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، رقم IR36 برای عملکرد دانه، رقم حسنی برای روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و ارقام هاشمی و شاه‌پسند برای روز تا رسیدگی کامل بیشترین فاصله را با محل مذکور داشتند و دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب بودند. برای صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه که خط رگرسیون قسمت منفی محور W_r را قطع کرد (شکل‌های ۱۳ تا ۱۵)، پراکنش والدین در اطراف این خط نشان داد که ارقام واندانا و IR36 برای صفت تعداد خوشه در بوته، رقم واندانا برای طول برگ پرچم و ارقام کادوس و IR36 برای وزن هزار دانه نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط مذکور با محور W_r بودند و بنابراین بیشترین تعداد ژن‌های غالب را دارا بودند، اما ارقام حسنی و شاه‌پسند برای تعداد خوشه در بوته، رقم IR36 برای طول برگ پرچم و رقم واندانا برای وزن هزار دانه بیشترین فاصله را با محل مذکور داشتند، لذا دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب بودند.

برآورد وراثت‌پذیری خصوصی صفات مورد نظر (جدول ۲) نشان داد که وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول و عرض شلتوک، تعداد خوشه‌چه اعم از کل، پر و پوک در خوشه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰٪ گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل مبین سهم زیاد آثار افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات بود، بنابراین پتانسیل انتخاب برای این صفات در جمعیت مورد مطالعه بالا بوده و می‌توان با انتخاب ژنوتیپ‌های برتر از نظر این صفات به اصلاح جمعیت پرداخت و میانگین جمعیت را بهبود بخشید. در حالی‌که وراثت‌پذیری پایین صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه نشان‌دهنده نقش آثار غیرافزایشی در کنترل صفات ذکرشده بود، لذا با وجود بالا نبودن پتانسیل انتخاب برای این صفات می‌توان از روش‌های هیبریداسیون استفاده کرد و از پدیده هتروزیس برای بهبود صفات بهره‌مند شد. ادریس و همکاران (Idris *et al.*, 2012) نیز عنوان کردند که صفات تعداد دانه پر در خوشه، طول دانه و عملکرد دانه تحت کنترل اثر افزایشی ژن‌ها

هستند که مطابق با نتایج این پژوهش است. صبوری و همکاران (Sabouri *et al*., 2012) نیز همانند این پژوهش برای صفت وزن دانه، عمل فوق غالبیت ژن‌ها را در بیان این صفت عنوان کردند. آتانو و سابسان (Atanu and Sabesan, 2010)، اونیا (Onyia, 2011) و سیوم و همکاران (Seyoum *et al*., 2012) نیز مطابق با نتایج این پژوهش، وراثت‌پذیری بالایی را برای صفات مرتبط با عملکرد عنوان کردند که نشان‌دهنده نقش آثار افزایشی در تبیین صفات است. در مقابل، ربیعی و قربانی‌پور (Rabiei and Ghorbanipour, 2011) و سانقرا و حسین (Sanghera and Hussain, 2013) در جمعیت‌های مورد مطالعه خود عنوان کردند که سهم آثار غیرافزایشی در کنترل صفات مرتبط با عملکرد دانه بیشتر از آثار افزایشی ژن‌ها است، در حالی‌که نتایج پژوهش حاضر فقط در سه صفت تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و وزن هزار دانه که سهم آثار غیرافزایشی را بیشتر از آثار افزایشی برآورد کرد، با نتایج آن‌ها مطابقت داشت. اما در مورد بسیاری از صفات دیگر و از جمله عملکرد دانه، سهم آثار افزایشی بیشتر از آثار غیرافزایشی به‌دست آمد که با نتایج این محققین مغایرت داشت. از جمله دلایل تفاوت نتایج را می‌توان به زمینه ژنتیکی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه نسبت داد، به‌طوری‌که در پژوهش حاضر تلاقی‌های دای‌آلل بین شش رقم بسیار متنوع شامل ارقام بومی حسنی، شاه‌پسند و هاشمی، رقم اصلاح شده کادوس، رقم اصلاح شده با منشاء IRRI به نام IR36 و رقم آپلند واندانا انجام شد و در نتیجه تنوع زیاد بین ارقام از نظر ژن‌های مطلوب کنترل کننده صفات موجب شد که پتانسیل انتخاب برای اکثر صفات مورد نظر در جمعیت حاصل از تلاقی آن‌ها وجود داشته باشد.

در مجموع، نتایج حاصل از پژوهش حاضر نشان داد که عملکرد دانه و صفات مورفولوژیک و زراعی مرتبط با آن در جمعیت مورد مطالعه بیشتر تحت کنترل آثار غالبیت ناقص ژن‌ها بودند، به‌طوری‌که سهم آثار افزایشی در کنترل بیشتر صفات مورد نظر بیشتر از آثار غیرافزایشی بود و بنابراین می‌توان با انتخاب نتاج برتر در طی نسل‌های حاصل از خودباروری در جمعیت مورد مطالعه، به اصلاح عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن پرداخت. با توجه به نتایج حاصل، برای صفات عملکرد و اجزای عملکرد شامل تعداد خوشه‌چه در خوشه و تعداد خوشه‌چه پر در خوشه می‌توان ارقام واندانا و کادوس و برای صفت وزن هزار دانه، ارقام شاه‌پسند، حسنی و هاشمی و تلاقی‌های حاصل از والدین مذکور را پیشنهاد داد تا از آن‌ها برای اصلاح جمعیت بهره‌مند شد.

References

Ahmadikhah, A. 2010. Study on selection effect, genetic advance and genetic parameters in rice. Annals of Biological Research 1(4): 45-51.

Anonymous 2002a. SAS/STAT User's Guide. Version 9. SAS Institute, USA.

Anonymous 2002b. Standard Evaluation System for Rice. International Rice Research Institute (IRRI), Manila, Philippines.

Atanu, K. P., and Sabesan, T. 2010. Studies on genetic variability for lodging related traits in rice (*Oryza sativa* L.). Electronic Journal of Plant Breeding 1(3): 301-304.

Bagheri, N., and Babaeian Jelodar, N. 2010. Heterosis and combining ability analysis for yield and related-yield traits in hybrid rice. International Journal of Biology 2(2): 222-231.

Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.

Hayman, B. I. 1957. The theory and analysis of diallel crosses II. Genetics 42: 63-85.

Idris, A. E., Justin, F. J., Dagash, Y. M. I., and Abuali, A. I. 2012. Genetic variability and inter relationship between yield and yield components in some rice genotypes. American Journal of Experimental Agriculture 2(2): 233-239.

Jinks, J. L. 1956. The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses. Heredity 10(1): 1-30.

Latha, S., Sharma, D., and Sanghera, G. S. 2013. Combining ability and heterosis for grain yield and its component traits in rice (*Oryza sativa* L.). Notulae Scientia Biologicae 5(1): 90-97.

Mirarab, M., Ahmadikhah, A., and Pahlavani, M. H. 2011. Study on combining ability, heterosis and genetic parameters of yield traits in rice. African Journal of Biotechnology 10(59): 12512-12519.

Onyia, V. N. 2011. Combining ability analysis for yield and yield components in eight breeding lines of rice (*Oryza sativa* L.). Agro-Science Journal of Tropical Agriculture, Food, Environment and Extension 10(2): 7-15.

Rabiei, B., and Ghorbanipour, A. 2011. Assessment of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.) using generation mean analysis. Iranian Journal of Crop Sciences 13(2): 408-423 (in Persian).

Rahimi, M., Rabiei, B., Samizadeh Lahiji, H., and Kafi Ghasemi, A. 2009. Evalution of combining ability of rice cultivars by the second and forth Griffing

methods. Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources 12(43): 129-141 (in Persian).

Sabouri, H., Navabpour, M., and Mohammad Esmeili, M. 2012. Determination of genetic structure of agronomic rice traits using classical and molecular approach. Journal of Plant Production 18(8): 45-72 (in Persian).

Sadeghi, S. M., Samizadeh Lahiji, H., and Alah Gholipour, M. 2011. Combining ability of lines and rice varieties by using diallel analysis. Iranian Journal of Crop Sciences 41(1): 131-139 (in Persian).

Sanghera, G. S., and Hussain, W. 2013. Gene action and combining ability studies using CMS system for developments of hybrid rice under temperate conditions. American Journal of Agricultural Science and Technology 1: 27-44.

Seyoum, M., Alamerew, S., and Bantte, K. 2012. Genetic variability, heritability, correlation coefficient and path analysis for yield and yield related traits in upland rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Plant Sciences 20: 1-10.

Tabkhkar, N., Rabiei, B., and Sabouri, A. 2011. Assessing allele frequencies and polymorphic microsatellite markers associated with loci controlling grain quality in rice. Iranian Journal of Crop Sciences 42(3): 495-507 (in Persian).

Zarbafi, S. S., Rabiei, B., and Alah Gholipour, M. 2013. Genetic dissection of traits related to grain yield in rice. Journal of Crop Production and Processing (Accepted by Journal) (in Persian).