

برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم زراعی در برنج (*Oryza sativa* L.)
Estimation of gene action and heritability of important agronomic traits in rice
(*Oryza sativa* L.)

مهدی رحیمی^۱ و بابک ربیعی^۲

چکیده

رحیمی، م. و ب. ربیعی. ۱۳۸۷. برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم زراعی در برنج (*Oryza sativa* L.). مجله علوم زراعی ایران. ۱۰ (۴): ۳۷۶-۳۶۲.

به منظور برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری ۸ صفت مهم زراعی، شش ژنوتیپ برنج در یک طرح تلاقی نیمه دی‌آلل 6×6 مطالعه گردیدند. در سال ۱۳۸۵ والدین و هیبریدهای F1 حاصل از آنها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان کشت شد و صفات مرحله قبل از گلدهی، مرحله پس از گلدهی، سطح برگ پرچم، طول خوشه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه مورد ارزیابی قرار گرفتند. تجزیه واریانس داده‌ها، اختلاف معنی‌داری را بین ژنوتیپ‌ها برای صفات مورد مطالعه در سطح احتمال یک درصد نشان داد. نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل گرافیکی به روش هیمن نشان داد که سهم اثر غیرافزایشی در کنترل اکثر صفات، به استثنای صفات مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه، مهمتر از اثر افزایشی بود. صفات مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها (با سهم بیشتر اثر افزایشی) و سایر صفات مورد مطالعه تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها در ژنوتیپ‌های انتخابی قرار داشتند. برای طول خوشه، والدین آلل‌های مغلوب بیشتری داشتند، درحالی که برای بقیه صفات فراوانی آلل‌های غالب بیشتر بود. وراثت‌پذیری خصوصی صفات نیز بین حداقل ۰/۱۶۵ برای مرحله پس از گلدهی تا حداکثر ۰/۷۹۴ برای طول خوشه متغیر بود. نتایج این تحقیق نشان داد که برای بهبود صفات مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه می‌توان از هر دو روش گزینش و تولید هیبرید استفاده نمود. اما برای بهبود سایر صفات مورد مطالعه از جمله عملکرد دانه استفاده از پدیده هتروزیس و تولید ارقام هیبرید پیشنهاد می‌شود.

واژه‌های کلیدی: برنج، تجزیه و تحلیل گرافیکی هیمن، تلاقی دی‌آلل، عمل ژن و وراثت‌پذیری

۰/۲۱ برای تعداد دانه در خوشه تا حداکثر ۰/۸۱ برای طول دانه متغیر بود. هنرنژاد (Honarnejad, 1999) برای مطالعه عمل ژن در ۷ رقم برنج ایرانی و خارجی و نتایج حاصل از آنها از یک تلاقی نیمه دی آلل استفاده نمود. نتایج وی نشان داد که صفات تعداد روز تا ظهور خوشه، تعداد روز تا رسیدگی دانه، ارتفاع بوته، وزن هزار دانه و تعداد دانه پر و پوک در خوشه تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها بودند و تنها روش تولید هیبرید را برای بهبود این صفات توصیه نمودند. در مقابل تعداد پنجه در بوته تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار داشت و بنابراین هر دو روش گزینش و تولید هیبرید را برای افزایش این صفت توصیه کرد. در آزمایشی که حسینی چالشتری (Hosseini Chaleshtari, 2001) بر روی ۸ رقم برنج ایرانی و خارجی به صورت یک طرح نیمه دی آلل انجام داد، به این نتیجه رسید که صفات ارتفاع بوته، زمان ظهور ۵۰ درصد خوشه‌ها، مقدار آمیلوز، غلظت ژل، درجه حرارت ژلاتینی شدن، طول دانه و نسبت طول به عرض دانه تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارند و بنابراین هر دو روش گزینش و تولید هیبرید را برای بهبود این صفات مناسب دانست. همچنین حسینی چالشتری و همکاران (Hosseini Chaleshtari et al., 2005) نشان دادند که تعداد پنجه در بوته تحت کنترل اثر غالبیت کامل ژن‌ها قرار دارد، در حالی که ارتفاع بوته و زمان نشاء کاری تا ۵۰ درصد خوشه‌ها توسط اثرات غالبیت ناقص ژن‌ها و شاخص برداشت، وزن شلتوک در بوته، طول دوره رشد و زمان نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه‌ها توسط اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند. رنجبر و آهانگر (Ranjbar and Ahangar, 2008) با استفاده از یک طرح نیمه دی آلل یک طرفه در برنج نشان دادند که بین ژنوتیپ‌ها از لحاظ صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌داری وجود دارد. میانگین درجه غالبیت بیشتر از واحد برای تمامی صفات بجز طول و عرض برگ پرچم حاکی از دخالت اثر غیرافزایشی در کنترل صفات مورد مطالعه بود. نتایج آنها حاکی از

برای اصلاح صفات مهم در گیاهان زراعی مانند برنج، اطلاع از ساختار ژنتیکی این دسته از صفات از قبیل شناخت نوع عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری موجب تسهیل در گزینش نتایج مطلوب و موفقیت برنامه‌های به‌نژادی خواهد شد. از بین روش‌های مختلف تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات کمی، روش تجزیه دی آلل به عنوان روشی مناسب و کارا به منظور برآورد ساختار ژنتیکی جمعیت‌های مربوطه در زمان نسبتاً کوتاه مورد توجه به‌نژادگران گیاهی بوده است (Moumeni, 1995). از بین روش‌های مختلف تجزیه دی آلل نیز روش گرافیکی هیمن که بر پایه برآورد اجزاء واریانس می‌باشد، اطلاعات مفیدی در مورد پارامترهای ژنتیکی صفات کمی و وضعیت ژنتیکی والدین مورد مطالعه ارائه می‌دهد. این روش در ابتدا به وسیله جینکز و هیمن (Jinks and Hayman, 1953) پیشنهاد گردید و متعاقب آن به وسیله جینکز (Jinks, 1954) و هیمن (Hayman, 1954a; Hayman, 1954b; Hayman, 1957;) (Hayman, 1958) به طور مستقل توسعه یافت.

مومنی (Moumeni, 1995) وراثت‌پذیری و عمل ژن برای صفات مختلف برنج را در قالب یک طرح دی آلل ۷×۷ مورد مطالعه قرار داد. تجزیه داده‌ها به روش هیمن نشان داد که برای صفات روز تا ۵۰ درصد گلدهی، طول خوشه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در بوته عمل غیرافزایشی ژن‌ها بیشتر از عمل افزایشی ژن‌ها بود. در مقابل، برای صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه بارور در بوته، طول دانه و نسبت طول به عرض دانه، عمل افزایشی ژن‌ها بیشتر از عمل غیرافزایشی آنها بود. وجود اثر اپیستازی برای صفات تعداد پنجه بارور در بوته، طول خوشه، تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه نیز گزارش گردید. نتایج وی همچنین نشان داد که وراثت‌پذیری عمومی صفات بین ۰/۸۸ برای صفت تعداد دانه در خوشه تا ۰/۹۹۶ برای صفت روز تا ۵۰ درصد گلدهی و وراثت‌پذیری خصوصی بین حداقل

بنابراین هر دو روش گزینش و تولید هیبرید را برای بهبود این صفات مناسب دانستند. در مقابل، برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، عملکرد بیولوژیک بوته، عملکرد دانه بوته، شاخص برداشت و عرض دانه اثرات فوق‌غالبیت ژن‌ها محرز گردید و به این ترتیب تنها روش تولید هیبرید را برای بهبود ارزش این صفات در جمعیت مورد مطالعه خود توصیه نمودند. اکرم و همکاران (Akram et al., 2007) با انجام یک طرح نیمه‌دی‌آلل در برنج نشان دادند که مقدار $H1$ ، D و $H2$ برای تمامی صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود. بنابراین، این محققین هر دو اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات در برنج مهم دانستند و هر دو روش گزینش و تولید هیبرید را برای اصلاح ارقام برنج توصیه نمودند. تجزیه‌گرافیکی به روش هیمن هم‌نشان داد که صفت وزن هزار دانه محور W_T را در قسمت منفی قطع نموده و بنابراین اثرات فوق‌غالبیت در کنترل آن نقش مهمتری دارد، در حالی که در صفات تعداد پنجه در بوته، طول خوشه و عملکرد دانه در بوته نقش اثر غالبیت ناقص ژن‌ها بیشتر است. هدف از این تحقیق، برآورد عمل ژن‌ها، وراثت-پذیری و نحوه کنترل صفات مهم زراعی به منظور استفاده از آن‌ها در برنامه به‌نژادی برنج بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده در این تحقیق شامل شش رقم برنج به‌نام‌های دم‌سفید، هاشمی، بینام، درفک، کادوس و IR30 بودند که در قالب یک طرح تلاقی دی‌آلل یک‌طرفه تلاقی داده شدند. مشخصات مهم زراعی والدین مورد مطالعه در جدول ۱ ارائه شده است. والدین و نتاج F_1 حاصل از تلاقی بین آنها که جمعاً ۲۱ ژنوتیپ بودند، در سال ۱۳۸۵ در قالب یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد بررسی قرار گرفتند. فاصله کرت‌ها از یکدیگر ۴۰ سانتی‌متر و فاصله تکرارها از یکدیگر یک متر بود. کرت‌ها شامل ۴ ردیف

توزیع نامتقارن آلل‌های مثبت و منفی در مکان‌های ژنی مورد مطالعه در والدین بود. کیم و همکاران (Kim et al., 1981) از یک تلاقی دی‌آلل 6×6 به منظور تجزیه ژنتیکی صفات مختلف در برنج استفاده کردند. نتایج نشان داد که صفات تعداد روز تا رسیدگی و تعداد خوشه در بوته، تحت کنترل غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارند، در حالی که طول خوشه، اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها را نشان داد و صفت دیررسی بر زودرسی غالب بود. کیو و لی (Kuo and Li, 1994) وراثت‌پذیری و اثرات ژنی صفات طول و عرض برگ پرچم برنج را در قالب یک طرح دی‌آلل مورد مطالعه قرار دادند. نتایج حاکی از عدم وجود اثرات اپیستازی بود. تجزیه داده‌ها به روش هیمن نیز نشان داد که برای این صفات عمل غیرافزایشی ژن‌ها مهمتر از عمل افزایشی ژن‌ها است. تجزیه‌گرافیکی نشان داد که صفت عرض برگ پرچم خط رگرسیون W_T روی V_T در قسمت مثبت محور W_T را قطع نموده، و بنابراین تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارد در حالی که صفت طول برگ پرچم این محور را در قسمت منفی قطع نمود و تحت کنترل اثرات فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار داشت. نتایج و بررسی‌های سورک و کورکیوت (Surek and Korkut, 1998) برای بررسی عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات کمی برنج با استفاده از نتاج F_1 و F_2 حاصل از یک تلاقی دی‌آلل کامل 8×8 نشان دادند که اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها برای صفات تعداد روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه‌چه در خوشه و طول و عرض دانه معنی‌دار بود، در حالی که فقط اثر غیرافزایشی ژن‌ها برای عملکرد بیولوژیک بوته، عملکرد دانه در بوته و شاخص برداشت معنی‌دار بود. همچنین میانگین درجه غالبیت ژن‌ها برای صفت تعداد روز تا رسیدگی برابر با یک و نشان‌دهنده اثر غالبیت کامل ژن‌ها بود، در حالی که برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد دانه پوک در خوشه، وزن هزار دانه و طول دانه، میانگین درجه غالبیت ژن‌ها کمتر از یک بود و اثر غالبیت ناقص ژن‌ها را برای این صفات نشان داد و

جدول ۱- خصوصیات مورفولوژیک و زراعی ارقام برنج
Table 1- Agronomic and morphological characteristics of rice cultivars

Cultivar	رقم	Origin	Plant		ارتفاع گیاه	Maturity	رسیدگی	Grain Yield	عملکرد دانه
			منشا	Height					
Domsephid	دم سفید	Iran	ایران	Tall	پا بلند	Late	دیر رس	Low	کم محصول
Hashemi	هاشمی	Iran	ایران	Tall	پا بلند	Early	زود رس	Low	کم محصول
Binam	بینام	Iran	ایران	Tall	پا بلند	Early	زود رس	Low	کم محصول
Dorfak	درفک	Iran	ایران	Semi dwarf	نیمه پا کوتاه	Late	دیر رس	High	پر محصول
Kadous	کادوس	Iran	ایران	Semi dwarf	نیمه پا کوتاه	Late	دیر رس	High	پر محصول
IR30	آی آر ۳۰	IRRI	ایری	Dwarf	پا کوتاه	Late	دیر رس	High	پر محصول

سانتی متر و در مرحله خمیری شدن دانه)، تعداد دانه پر در خوشه (میانگین تعداد دانه‌های پر و سالم در ۱۰ خوشه تصادفی از هر کرت بعد از رسیدن کامل دانه‌ها)، وزن هزار دانه (وزن ۱۰۰۰ شلتوک کامل و رسیده از هر کرت) و عملکرد دانه (عملکرد شلتوک در هر کرت بر حسب تن در هکتار) بودند. داده‌های به دست آمده مورد تجزیه واریانس قرار گرفت و تجزیه و تحلیل گرافیکی به روش هیمن (Hayman, 1954b) انجام شد. پارامترهای ژنتیکی شامل واریانس افزایشی (D)، واریانس غیرافزایشی (H_1 و H_2) و کوواریانس اثر افزایشی با غالبیت (F) نیز از روش رگرسیون پیشنهادی هیمن (Hayman, 1954b; Hayman, 1958) برآورد شد و سپس شاخص‌های آماری مورد نظر به صورت زیر محاسبه شدند.

میانگین درجه غالبیت مکان‌های ژنی کنترل کننده هر صفت از رابطه ۱ برآورد شد (Hayman, 1954b; Hayman, 1958):

$$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$$

رابطه (۱)

وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) صفات مورد مطالعه نیز از رابطه ۲ محاسبه شد (Hayman, 1954b; Hayman, 1958):

$$h_n^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{2}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E}$$

رابطه (۲)

به طول ۲ متر بودند و در هر کرت ۲۸ بوته کشت شد. بعد از انتساب تصادفی تیمارها به واحدهای آزمایشی، نشاکاری به صورت تک بوته و به فاصله ۲۵ در ۲۵ سانتی متر انجام گرفت. کلیه عملیات زراعی از قبیل کود دادن، مبارزه با آفات، بیماری‌ها و علف‌های هرز مطابق با دستور العمل مؤسسه تحقیقات برنج انجام گرفت. ارزیابی تمامی صفات بر روی ۱۰ بوته از هر کرت که به طور تصادفی انتخاب و با اتیکت مشخص شده بودند، انجام شد. صفات مورد مطالعه مرحله قبل از گلدهی (تعداد روزهای از زمان کاشت بذر تا زمان ظهور اولین خوشه در ۵۰ درصد از بوته‌های هر کرت)، مرحله پس از گلدهی (تعداد روزهای از زمان ۵۰ درصد گلدهی تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک ۹۰ درصد از بوته‌های هر کرت)، سطح برگ پرچم (بر اساس طول و عرض برگ پرچم و از طریق رابطه "۰/۷۵ × عرض برگ پرچم × طول برگ پرچم = مساحت برگ پرچم" بر حسب سانتی متر مربع)، طول خوشه (فاصله ی گره خوشه تا نوک آن بدون در نظر گرفتن ریشک بر حسب

عدم وجود اپیستازی یا اثر متقابل ژن‌های کنترل کننده این صفات صادق نمی‌باشد، به عبارت دیگر ژن‌های کنترل کننده این صفات دارای اثر متقابل اپیستازی می‌باشند. بنابراین برای رفع این مشکل و صادق شدن این فرض، برخی از والدین حذف گردیدند و مجدداً شیب خط رگرسیون W_r روی V_r آزمون شد (جدول ۳). نتایج این مرحله نشان داد که برای صفات مرحله پس از گلدهی و عملکرد دانه، حذف والد درفک، برای طول خوشه حذف والد دم‌سفید و برای وزن هزار دانه حذف والد IR30 موجب غیرمعنی دار شدن شیب خط و عدم وجود اثر اپیستازی ژن‌ها می‌شود. همچنین آزمون $W_r - V_r$ نیز برای کلیه صفات غیرمعنی دار و حاکی از عدم وجود اثر اپیستازی بود (جدول ۳). به این ترتیب، تجزیه و تحلیل گرافیکی هیمن به طور کامل برای کلیه صفات انجام شد.

پراکنش والدین برای صفات مختلف در شکل‌های ۱ تا ۷ نشان داده شده است. برای صفات مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت مثبت محور W_r را قطع نموده است (شکل‌های ۱ و ۲)، به این معنی که این صفات تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارند. پراکنش والد‌ها در طول خط رگرسیون نشان داد که ارقام IR30 و درفک برای صفت مرحله قبل از گلدهی و IR30 و کادوس برای طول خوشه نزدیک‌ترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r هستند، بنابراین این ارقام دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب می‌باشند. در مقابل، ارقام هاشمی و بینام بیشترین فاصله را با محل مذکور داشتند و در نتیجه حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب را برای این صفات دارا بودند. با توجه به این که سهم اثر افزایشی در کنترل این صفات بیشتر است، بنابراین برای بهبود آنها می‌توان از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر گزینش و تولید هیبرید در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نمود. برخورد خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت منفی محور W_r برای صفات مرحله پس از گلدهی، وزن هزار دانه،

نسبت ژن‌های غالب و مغلوب و سبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی در والدین بر مبنای روش هیمن (Hayman, 1954b) برآورد شد. همچنین برای آزمون اثر اپیستازی و صادق بودن فرضیه‌های روش هیمن از ضریب رگرسیون W_r روی V_r استفاده شد و برای آزمون تفاوت معنی دار این ضریب از شیب واحد و صفر، آزمون t مورد استفاده قرار گرفت (Hayman, 1958). برای ارزیابی جهت غالبیت ژن‌ها نیز از ضریب همبستگی بین $W_r + V_r$ و میانگین والدین استفاده شد (Hayman, 1954b). برای انجام تجزیه واریانس مقدماتی از نرم افزار SAS نسخه ۶/۱۲ (SAS Institute, 2002) و برای انجام تجزیه و تحلیل دی‌آلل از نرم افزار Diall98 (Ukai, 2006) استفاده گردید.

نتایج و بحث

خلاصه تجزیه واریانس برای ۸ صفت اندازه‌گیری شده در جدول ۲ ارائه شده است. اثر ژنوتیپ برای کلیه صفات در سطح احتمال یک درصد از نظر آماری معنی دار و حاکی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین ارقام و هیبریدهای برنج از نظر صفات مورد ارزیابی بود. نتایج آزمون مقدماتی روش جینکز-هیمن (Jinks and Hayman, 1953) نشان داد که شیب خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات مورد مطالعه (بجز مرحله پس از گلدهی، طول خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه) اختلاف معنی داری از یک نداشت و در مقابل اختلاف آن از صفر معنی دار بود. علاوه بر آن آزمون $W_r - V_r$ نیز برای این صفات معنی دار نبود (جدول ۳). به این ترتیب، اثر اپیستازی ژن‌ها در کنترل این صفات وجود نداشت و می‌توان تجزیه و تحلیل گرافیکی دی‌آلل را به طور کامل برای آنها انجام داد (جدول ۳). اما تفاوت معنی دار شیب خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات مرحله پس از گلدهی، طول خوشه، وزن هزار دانه و عملکرد دانه نشان داد که فرض

جدول ۲- تجزیه واریانس صفات مختلف در شش ژنوتیپ والدینی برنج در طرح تلاقی دی آلل بر اساس مدل آماری طرح بلوک‌های کامل تصادفی

Table 2- Analysis of variance for different traits in 6 rice genotypes in diallel cross based on randomized complete block design

S.O.V.	منابع تغییر	df	میانگین مربعات MS						عملکرد دانه Grain yield
			درجه آزادی	مرحله پس از گلدهی		طول خوشه Panicle length	دانه پر در خوشه Grains. panicle	وزن هزار دانه 1000-grain weight	
				مرحله قبل از گلدهی Pre-Anthesis phase	Post-Anthesis phase				
Block	تکرار	2	3.39 ^{ns}	0.11 ^{ns}	3.46 ^{ns}	0.61 ^{ns}	8.13 ^{ns}	0.22 ^{ns}	0.089*
Genotype	تیمار	20	268.55**	181.79**	281.9**	13.14**	1154.8**	6.7**	9.84**
Error	خطا	40	2.12	0.86	5.97	0.41	5.89	0.15	0.025
C.V.%	ضریب تغییرات (درصد)		1.82	3.03	6.05	2.09	1.35	1.53	1.95

ns: غیر معنی‌دار

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

ns: Non-significant

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

"برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات..."

جدول ۳- آزمون ضریب رگرسیون W_r روی V_r (آزمون‌های $H_0: b=0$ و $H_0: b=1$) و آزمون اثر اپیستازی (W_r-V_r)

Table 3- Test of regression coefficient for W_r/V_r ($H_0: b=1$ and $H_0: b=0$) and epistatic effect (W_r-V_r)

Parameters	Traits			صفات				
	پارامترها	مرحله قبل از گلدهی Pre-Anthesis phase	مرحله پس از گلدهی Post-Anthesis phase	سطح برگ پرچم Flag leaf area	طول خوشه Panicle length	تعداد دانه پر در خوشه Grains/ panicle	وزن هزار دانه 1000-grain weight	عملکرد دانه Grain yield
ضریب رگرسیون Reg. coefficient (b)		0.58	0.71	0.64	0.90	0.72	1.06	1.21
$H_0: b=1$		1.28 ^{ns}	0.48 ^{ns}	0.49 ^{ns}	0.73 ^{ns}	0.76 ^{ns}	0.56 ^{ns}	1.59 ^{ns}
$H_0: b=0$		2.80*	3.16*	2.88*	6.56**	3.95**	10.40**	9.22**
میانگین مربعات MS of W_r-V_r		281.10 ^{ns}	421.80 ^{ns}	1146.40 ^{ns}	285.40 ^{ns}	14.80 ^{ns}	4.65 ^{ns}	9.46 ^{ns}

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

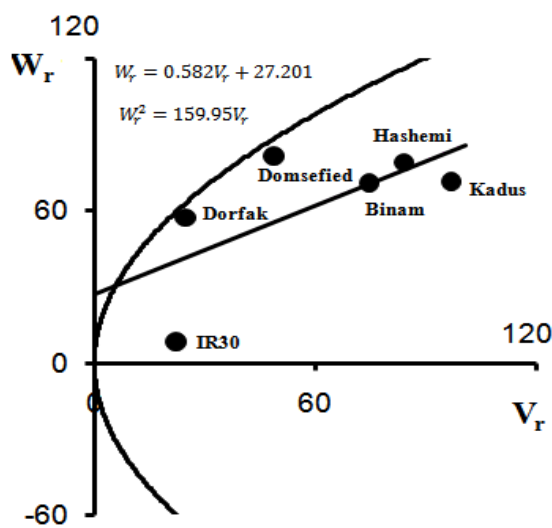
ns: غیر معنی‌دار

ns: Non-significant

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

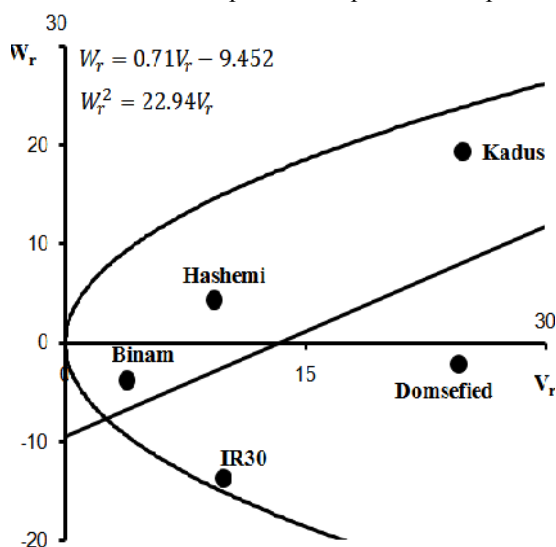
هتروزیس بهره برد. پراکنش والدین در اطراف خط رگرسیون نشان داد که برای اکثر این صفات ارقام کادوس و هاشمی دارای ژن‌های مغلوب بیشتری نسبت به سایر ارقام هستند، در حالی که ارقام بینام و هاشمی

عملکرد دانه، سطح برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه (شکل‌های ۳ تا ۷) نشان داد که این صفات به وسیله اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند. بنابراین برای افزایش و بهبود این صفات می‌توان از پدیده



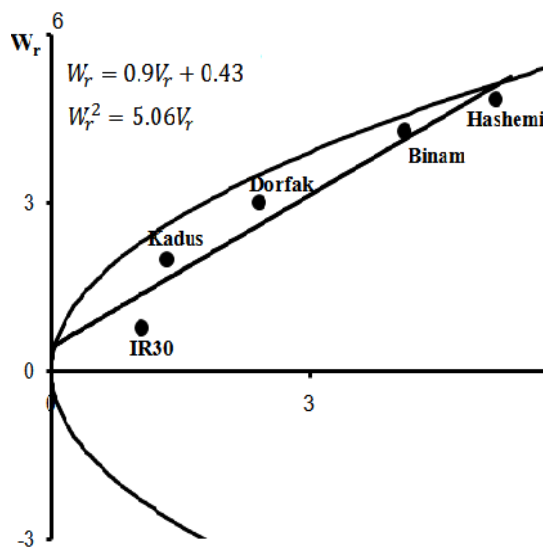
شکل ۱- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای مرحله قبل از گلدهی

Fig. 1. W_r^2 limiting parabola together with distribution of parents for pre-anthesis phase



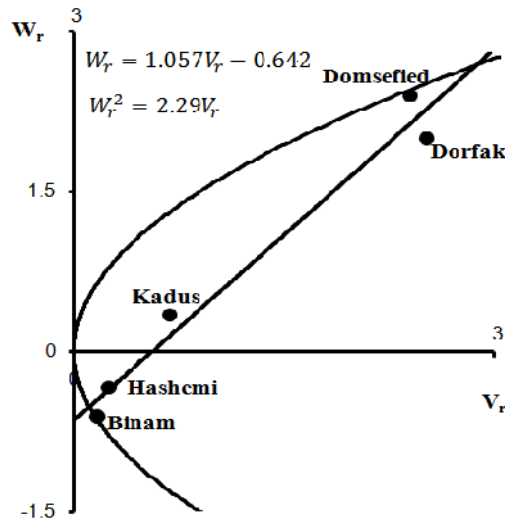
شکل ۳- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای مرحله پس از گلدهی

Fig. 3. W_r^2 limiting parabola together with



شکل ۲- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای طول خوشه

Fig. 2. W_r^2 limiting parabola together with distribution of parents for panicle length

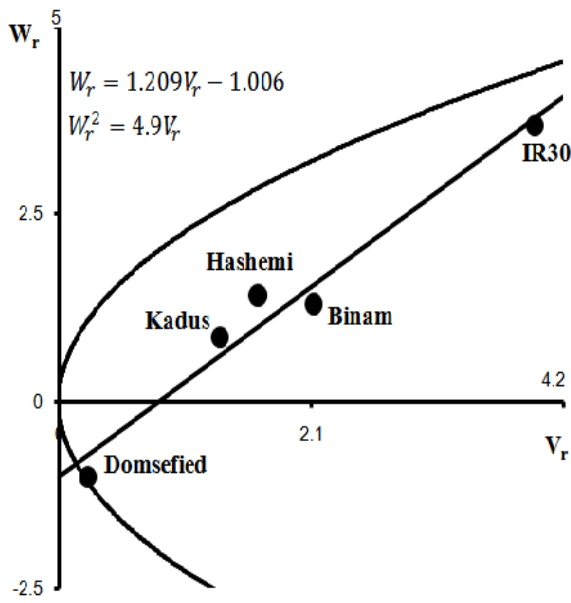


شکل ۴- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای وزن هزار دانه

Fig. 4. W_r^2 limiting parabola together with

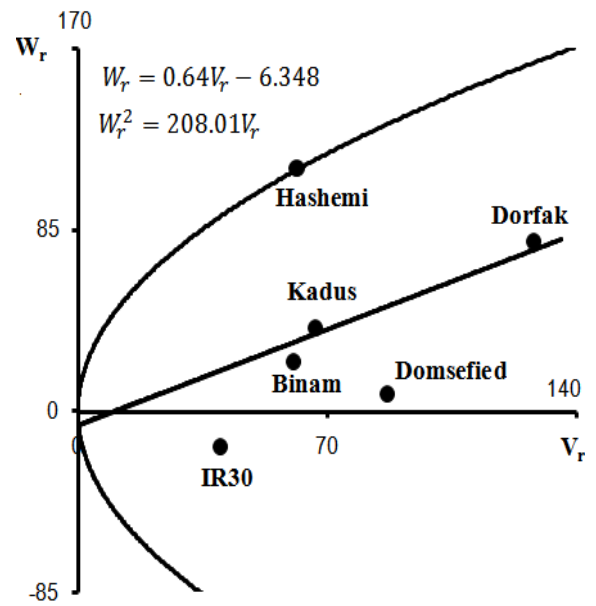
distribution of parents for post-anthesis phase

distribution of parents for 1000-grain weight



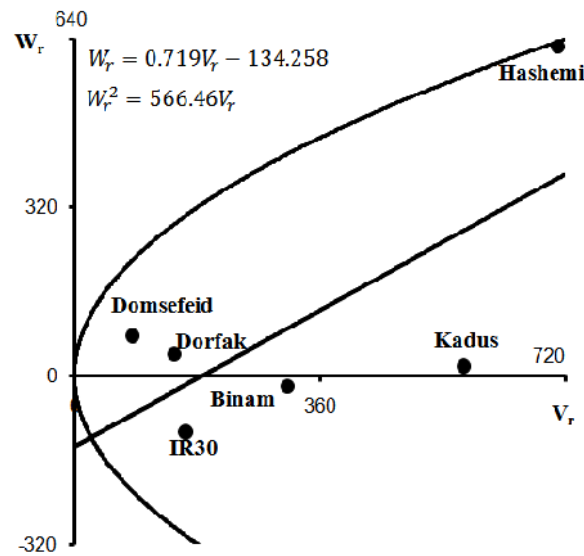
شکل ۵- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای عملکرد دانه

Fig. 5. W_r^2 limiting parabola together with distribution of parents for grain yield



شکل ۶- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای سطح برگ پرچم

Fig. 6. W_r^2 limiting parabola together with distribution of parents for flag leaf area



شکل ۷- سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین برای تعداد دانه پر در خوشه

Fig. 7. W_r^2 limiting parabola together with distribution of parents for grain number per panicle

آنجایی که برگ پرچم به عنوان یک عضو فعال فتوسنتز

ژن‌های غالب بیشتری را برای این صفات دارند. از

رانگاناتان و همکاران (Ranganathan *et al.*, 1973) همانند این آزمایش وجود غالبیت ناقص ژن‌ها را در کنترل آنها گزارش کردند در حالی که کالایمانی و ساندارام (Kalaimani and Sundaram, 1987) و هنرنژاد (Honarnejad, 1994) اثر فوق غالبیت ژن‌ها را در کنترل این صفات گزارش نموده‌اند که دلیل آن شاید به خاطر نوع والدین و نحوه توزیع آلل‌ها در والدین و همچنین اثر متقابل محیط \times ژن‌های کنترل کننده آنها باشد.

برآورد نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ برای صفات مرحله پس از گلدهی و وزن هزار دانه به ترتیب برابر با ۰/۱۶۹ و ۰/۲۳ بود که نشان دهنده عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات بود. همچنین میانگین درجه غالبیت ژن‌ها برای آنها بیشتر از یک و نشان دهنده اثر فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل هر دو صفت بود، که تایید کننده نتایج تجزیه گرافیکی می‌باشد. نسبت $\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$ نیز نشان داد که ارقام مورد مطالعه برای این صفات دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب می‌باشند. با توجه به منفی بودن علامت r برای این دو صفت مشخص گردید که آلل‌های افزایشده در کنترل این صفات غالب هستند (جدول ۴). کالایمانی و ساندارام (Kalaimani and Sundaram, 1987) اثر غالبیت ناقص ژن‌ها را برای وزن هزار دانه گزارش نمودند، در حالی که هنرنژاد (Honarnejad, 1999) اثر فوق غالبیت را برای این صفت گزارش کرد که با نتایج این تحقیق موافقت دارد.

برای صفت عملکرد دانه خط رگرسیون W_r روی V_r تفاوت معنی‌داری از شیب واحد داشت و نشان دهنده این بود که مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفت دارای اثر متقابل ایستازی می‌باشند. به این ترتیب، برای برقراری یکی از مهمترین فرضیه‌های روش هیمن

کننده در مرحله پر شدن دانه در برنج می‌باشد، بنابراین افزایش مساحت آن کارآیی استفاده از منابع و انرژی نورانی را افزایش داده و به طور غیرمستقیم می‌تواند موجب افزایش عملکرد دانه گردد (Kuo and Li, 1994). به این ترتیب و با توجه به نتایج این آزمایش، که سهم اثر غیرافزایشی در کنترل مساحت برگ پرچم بیشتر از اثر افزایشی ژن‌ها بود، بنابراین باید در برنامه‌های به‌نژادی از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر دورگ‌گیری و پدیده هتروزیس برای بهبود این صفت سود جست.

برآورد شاخص‌های آماری و اجزاء ژنتیکی برای مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه در جدول ۴ ارائه شده است. نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ به ترتیب برابر با ۰/۱۸۸ و ۰/۱۹۷ بود که نشان دهنده عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف هست.

میانگین درجه غالبیت $(\sqrt{\frac{H_1}{D}})$ نیز به ترتیب برابر ۰/۹۶ و ۰/۹۴ بود که همانند نتایج تجزیه گرافیکی نشان دهنده وجود اثر غالبیت ناقص در کنترل این صفات بود. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی بر اساس مدل هیمن-جینکز به ترتیب برابر ۰/۶۸ و ۰/۷۹۴ بود که نشان دهنده وراثت‌پذیری بالای این صفات است، لذا با توجه به سهم زیاد اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفات، پتانسیل انتخاب برای این صفات بالا خواهد بود. همچنین علامت منفی r یا ضریب همبستگی (جدول ۴) برای این صفات نیز نشان داد که آلل‌های افزایشده غالب هستند. محاسبه نسبت $\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$ نیز نشان داد که

در مجموع ارقام مورد مطالعه برای این صفت دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب هستند. در مطالعاتی که توسط محققین دیگر انجام شده است، نتایج مشابه و متفاوتی برای نوع عمل ژن‌های کنترل کننده این صفات گزارش شده است، به طوری که

"برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات..."

(Hayman, 1954a; Hayman, 1954b) یعنی عدم وجود
اثر متقابل بین مکانی، هر یک از والدین در مراحل

جدول ۴- برآورد اجزاء ژنتیکی صفات بر اساس روش همین (Hayman, 1954a; Hayman, 1954b)

Table 4- Assessment of genetic components of traits based on Hayman method (Hayman, 1954a; Hayman, 1954b)

پارامترها Parameters	Traits			صفات			
	مرحله قبل از گلدهی Pre-anthesis phase	مرحله پس از گلدهی Post-anthesis phase	سطح برگ پرچم Flag leaf area	طول خوشه Panicle length	تعداد دانه پر در خوشه Grains/ panicle	وزن هزار دانه 1000-grain weight	عملکرد دانه Grain yield
D	159.95**	22.94*	208.01**	5.07**	566.46*	2.29*	4.89*
H ₁	149.301*	77.57**	340.02**	4.48**	1475.7**	4.55**	7.37**
H ₂	112.249*	52.601**	237.7**	3.519*	1051.9**	4.217**	5.801**
F	74.685	42.567	251.49	-1.753	715.95	1.561	4.817
H ₂ /4H ₁	0.188	0.169	0.175	0.197	0.178	0.231	0.197
$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	0.96	1.838	1.279	0.94	1.614	1.411	1.226
r (Pr, Wr+Vr)	-0.84	-0.44	0.12	-0.37	-0.82	-0.94	0.56
$\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$	1.637	3.037	2.796	0.689	2.286	1.637	2.338
h_n^2	0.68	0.165	0.323	0.794	0.34	0.327	0.36

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

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

غالبیت ناقص ژن‌ها را در کنترل عملکرد دانه گزارش کردند که با نتایج این تحقیق متناقض بود. این محققین همچنین نشان دادند که مکان‌های ژنی کنترل‌کننده عملکرد دانه دارای اثر اپیستازی می‌باشند و از این نظر با نتایج تحقیق حاضر مشابه بود. کالایمانی و ساندارام (Kalaimani and Sundaram, 1987) نیز بر خلاف تحقیق حاضر، اثر غالبیت کامل ژن‌ها را با فراوانی بیشتر اثر افزایشی در کنترل عملکرد دانه گزارش کردند. در مقابل، سورک و کورکیوت (Surek and Korkut, 1998) همانند این تحقیق اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها را برای این صفت گزارش کردند.

نسبت $\frac{H_2}{4H_1}$ برای صفات سطح برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه به ترتیب برابر با ۰/۱۷۵ و ۰/۱۷۸ بود که نشان دهنده عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات بود. میانگین درجه غالبیت برای آنها بیشتر از یک بود و اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها در کنترل آنها محرز گردید که با نتایج تجزیه گرافیکی در یک راستا بود. محاسبه نسبت $\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$ برای صفات سطح برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه نشان داد که ارقام مورد مطالعه برای این صفات دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب هستند. همچنین علامت مثبت t (جدول ۴) برای صفت سطح برگ پرچم نشان داد که آلل‌های کاهنده غالب هستند، ولی برای صفت تعداد دانه پر در خوشه حاکی از غالب بودن آلل‌های افزایشنده بود. با توجه به این که تعداد دانه پر در خوشه و وزن هزار دانه از اجزای اصلی عملکرد دانه در برنج می‌باشند، بنابراین افزایش هر یک از این صفات به طور مستقیم می‌تواند موجب بهبود و افزایش عملکرد دانه گردند. بنابراین در برنامه‌های به-نژادی برای افزایش عملکرد دانه باید افزایش این صفات

مختلف تجزیه حذف شد و تجزیه با سایر والدین انجام شد و در نهایت، پس از حذف رقم درفک از تجزیه، شیب خط غیرمعنی دار و در حقیقت اثر اپیستازی ژن‌ها حذف شد. پراکنش والدین برای صفت عملکرد دانه در شکل ۵ نشان داده شده است. عبور خط رگرسیون از قسمت منفی نشان دهنده اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها در کنترل این صفت بود. پراکنش والد‌ها در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم دم‌سفید نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r است و بنابراین دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب می‌باشد. رقم IR30 نیز بیشترین فاصله را با محل مذکور داشت و در نتیجه حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب را دارا بود. نزدیکی ویژگی‌های ارقام هاشمی و بینام نیز حاکی از شباهت نزدیک آنها به یکدیگر از نظر عملکرد دانه بود. برآورد میانگین درجه غالبیت ($\sqrt{\frac{H_1}{D}} = ۱/۲۳$) برای این صفت نیز همانند نتایج تجزیه گرافیکی مبین وجود اثر فوق‌غالبیت ژن‌ها در کنترل آن بود (جدول ۴). نسبت $\frac{H_2}{4H_1} = ۰/۱۹۷$ نشان داد که فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفت مساوی نیست. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی برابر ۰/۳۶ بود و نشان دهنده‌ی وراثت‌پذیری پایین عملکرد دانه می‌باشد، بنابراین با توجه به سهم زیاد اثر غیرافزایشی ژن‌ها، پتانسیل انتخاب برای این صفت بالا نخواهد بود و روش دورگ‌گیری و استفاده از پدیده هتروزیس برای بهبود آن بهتر است. علامت مثبت t نیز حاکی از غالب بودن آلل‌های کاهنده بود. بیشتر بودن آلل‌های غالب ارقام مورد مطالعه نسبت به آلل‌های مغلوب نیز با محاسبه نسبت $\frac{\sqrt{4DH_1 + F}}{\sqrt{4DH_1 - F}}$ مشخص شد (جدول ۴). رانگاناتان و همکاران (Ranganathan et al., 1973) اثر

غیرافزایشی ژن‌ها بودند. بنابراین می‌توان گفت که برای بهبود ارزش ژنتیکی جمعیت از نظر طول مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه، روش گزینش تا حد زیادی می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد، اما برای سایر صفات مورد مطالعه از جمله عملکرد دانه و اجزای آن روش گزینش چندان موفقیت‌آمیز نخواهد بود، بلکه می‌بایست از پدیده هتروزیس استفاده شود و والدین مورد نظر را جهت تولید هیبریدها تلاقی داد.

سپاسگزاری

تحقیق حاضر با حمایت مالی دانشگاه گیلان انجام شده است. بدین وسیله از کلیه همکاران و کارکنان محترم دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان سپاسگزاری می‌شود.

را نیز مد نظر قرار داد و از طریق افزایش این صفات و به طور غیرمستقیم عملکرد دانه را افزایش داد.

نتایج این تحقیق نشان داد که اگرچه ژن‌های با هر دو نوع اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل صفات مورد مطالعه نقش داشتند، اما سهم هر یک از این اثرها در کنترل هر یک از صفات متفاوت بود. برای صفات مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه، ژن‌های با اثر غالبیت ناقص و برای سایر صفات مورد مطالعه، ژن‌های با اثر فوق غالبیت سهم بیشتری در کنترل صفت داشتند. علاوه بر آن، برآورد وراثت‌پذیری خصوصی صفات نیز نشان دهنده این مطلب بود که مرحله قبل از گلدهی و طول خوشه به ترتیب با وراثت‌پذیری خصوصی ۰/۶۸ و ۰/۷۹۴ بیشتر تحت کنترل اثر افزایشی ژن‌ها بودند، در حالی که سایر صفات مورد مطالعه وراثت‌پذیری خصوصی پایین داشتند و بیشتر تحت کنترل اثر

منابع مورد استفاده

References

- Akram, M., A. U. Saif and M. Munir. 2007. Inheritance of traits related to seedling vigor and grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). Pak. J. Bot. 39(1): 37-45.
- Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics. 10: 235-244.
- Hayman, B. I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics. 39: 789-809.
- Hayman, B. I. 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. Genetics. 42: 336-355.
- Hayman, B. I. 1958. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics. 43: 63-85.
- Honarnejad, R. 1994. Genetic characteristics and combining ability of six Iranian rice cultivars (*Oryza sativa* L.). Iranian J. Agric. Sci. 25 (4): 31-50.
- Honarnejad, R. 1999. Combining ability of characteristics and gene effects in segregating populations (F_2) of rice (*Oryza sativa* L.). J. Agric. Sci. Technol. 13 (1): 53-65.
- Hosseini Chaleshtari, M. 2001. Evaluation of gene effects and combining ability of quantitative and qualitative-related traits in rice. M.Sc. Thesis. Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan. pp. 80.
- Hosseini Chaleshtari, M., R. Honarnejad and A. R. Tarang. 2005. Evaluation of gene effects and combining ability of some quantitative characteristics of rice by diallel method. Iranian J. Agric. Sci. 36 (1): 21-32.
- Jinks, J. E. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics

39: 767-788.

- Jinks, J. L. and B. I. Hayman. 1953.** The analysis of diallel crosses. Maize Genetics Coop. Newsletter. 27: 48-54.
- Kalaimani, S. and M. K. Sundaram. 1987.** Genetic analysis in rice (*Oryza sativa* L.). Madras Agric. J. 74 (8-9): 369-372.
- Kim, H. Y., J. K. Sohn, S. K. Lee and R. K. Park. 1981.** Genetic studies on quantitative characters of rice plants by diallel crosses. II. Combining ability and gene analysis for days to heading, culm length, panicle length and panicle number in F₂ generation. Research Reports of the Office of Rural Development Crop. 23: 91-99
- Kuo, Y. C. and C. P. Li. 1994.** Genetic analysis of leaf length and width of flag leaf in rice. Gour. Agric. Res. China. 43 (2): 123-134.
- Moumeni, A. 1995.** Study of combining ability, gene effect and correlation of important agronomic traits in various rice cultivars. M.Sc. Thesis. Faculty of Agriculture and Animal Sciences, The University of Tehran. pp. 131.
- Ranganathan, T. B., S. R. S. Rangasamy and M. P. Madhava. 1973.** Genetic investigations on duration of flowering and yield in semidwarf varieties of rice. International Rice Commission Newsletter. 22 (4): 31-43.
- Ranjbar, G. and L. Ahangar. 2008.** Study of combining ability of rice (*Oryza sativa* L.) morphological characteristics using diallel methods. 10th Iranian Crop Sciences Congress. 18-20 Aug. 2008, Karaj, Iran.
- SAS Institute. 2002.** SAS/STAT 9 user's guide. Vol. 1, 2, and 3. SAS Inst., Cary, NC.
- Surek, H. and K. Z. Korkut. 1998.** Diallel analysis of some quantitative characters in F₁ and F₂ generations in rice (*Oryza sativa* L.). Egyptian J. Agric. Res. 76 (2): 651-662.
- Ukai, Y. 2006.** Analysis of full and half diallel tables (DIAL 98). Virtual Institute of Statistical Genetics. <http://lbm.ab.a.u-tokyo.ac.jp/~ukai>.

Estimation of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.)

Rahimi, M.¹ and B. Rabiei²

ABSTRACT

Rahimi, M. and B. Rabiei. 2009. Estimation of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). **Iranian Journal of Crop Sciences. 10 (40): 362-376 (in Persian).**

In order to estimate the gene action and heritability of 8 important agronomic traits, 6 genotypes of rice were studied in a 6×6 half-diallel cross. Parents and their progenies were grown in a randomized complete block design with three replications in Field Research Station of the University of Guilan, Rasht, Iran, in 2006 cropping season. Eight traits including pre-anthesis phase, post anthesis phase, flag leaf area, panicle length, number of grain per panicle, 1000 grain weight and grain yield were evaluated. Analysis of variance of data showed significant differences ($p < 0.01$) between genotypes for all studied traits. Results from graphical analysis based on Hayman method showed that non-additive effect for all traits, except pre-anthesis phase and panicle length, were important than the additive effect. Pre-anthesis phase and panicle length were controlled by partial dominance effect (with higher additive effect) and the other traits were controlled by over-dominance gene effect in selected genotypes. For panicle length, the parents had more recessive allele frequencies, while for other traits the frequencies of dominant alleles were greater in parents. Narrow-sense heritability varied from 0.165 to 0.794 for duration of post-anthesis phase and panicle length, respectively. It can be concluded that both hybridization and selection approaches can be used to improve panicle length and duration of pre-anthesis phase, however, for the other traits including grain yield heterosis and hybrid development are recommended.

Keywords: Diallel cross, Gene action, Hayman graphical analysis, Heritability and Rice.

Received: July, 2008.

1- Former M.Sc. Student, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran.

2- Assoc. Prof., Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran (Corresponding author).

E-mail: rabiei@guilan.ac.ir