

Estimation of combining ability and gene action of selected rice (*Oryza sativa* L.) cultivars from Central and West Asia

Tarang, A.R.¹ and Haghghi Hasanalideh, A.R.²

ABSTRACT

Tarang, A.R. and Haghghi Hasanalideh, A.R. 2024. Estimation of combining ability and gene action of selected rice (*Oryza sativa* L.) cultivars from Central and West Asia. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 25(3): 391-404. (In Persian).

Introduction: Increasing rice production is one of the demands of the world market and one of the goals of many countries that produce this staple crop. Development of high yielding cultivars is one approach and perhaps the only one to supply the country's rice demand. Knowledge of the genetic parameters that control different traits, including heritability, the average degree of dominance, and gene action is very important in choosing a breeding scheme that leads to the development of improved high yielding cultivars. The diallel designs proposed by Griffing, Jinks, and Hayman provide information about the genetic suitability of parents to be used in breeding programs. This experiment was carried out to estimate the combining ability and the type of gene action of eight Central and Western Asian rice varieties using diallel crossing design.

Materials and Methods: In this experiment, eight rice varieties from Central and West Asia were used as the parents of the crosses. The progenies obtained from the diallel crossing design along with their parents were grown using randomized complete block design with three replications in the experimental field of Rice Research Institute of Iran, Rasht, Iran. During the growth duration, according to the standard evaluation method of the International Rice Research Institute (IRRI), the necessary evaluations for agro-morphological characteristics were carried out. Diallel analysis was performed using the second Griffing method under the first model (with fixed effect). Baker's ratio was used to determine the contribution of additive variance in the genetic control of studied traits. Also, diallel analysis proposed by Morley Jones method done to estimate gene actions and genetic variance components (additive and dominant). SAS 9.4 and DIAL98 softwares were used to perform preliminary variance and diallel analysis.

Results: The results of diallel analysis by Griffing method to estimate combining ability showed that general and specific combining ability were significant for all studied traits which indicated the importance of additive and non-additive effects in the genetic control of these traits. Baker's ratio for grain yield, number of fertile tiller number per plant and number of filled grains per panicle showed that non-additive gene effects had a significant contribution in the genetic control of these traits. The value of Baker's ratio in plant height, panicle length and number of days to 50% of flowering indicated the presence of additive and non-additive gene effects in the genetic control of the aforementioned traits. Evaluation of general combining ability showed that the highest combining ability was observed in D3, Ghadeer, Atai-1 and Hashemi cultivars for grain yield, fertile tiller number per plant, filled grains per panicle and panicle length, respectively. Also, D3 and Marjan cultivars had the lowest general combining ability for plant height and days to 50% of flowering. The estimation of specific combining ability showed that for grain yield, Atai-1×Marjan cross, for fertile tiller number per plant, Ghadeer×Atai-1 cross, for filled grains per panicle, Marjan×Atai-1 cross and for panicle length, Ghadeer×Marjan cross had the highest specific combining ability. The estimation of genetic parameters of diallel genetic analysis showed that the contribution of non-additive gene effect in the genetic control of grain yield, fertile tillers per plant, plant height, filled gains per panicle and panicle length was higher than additive gene effect.

Conclusion: considering the results of this experiment, it can be suggested that D3 cultivar is suitable parent for increasing grain yield as well as reducing plant height, and Marjan cultivar is suitable parent for shortening growth duration, in targeted crosses. The results also showed that Atai-1×Marjan cross had the highest specific combining ability for grain yield. Therefore, this combination is suggested for the development of high yield potential hybrid rice cultivars. The best combination for shorter plant height was Jalal×Atai-1 cross. The estimation of genetic parameters of diallel analysis showed that designing breeding schemes for development of hybrid rice cultivars to improve grain yield and reduce plant height will be promising. The results also indicated that the use of selection method to reduce the length of growth duration will be possible.

Key words: Additive effect, Dominance effect, General combining ability, Rice and Specific combining ability

Received: December, 2023

Accepted: March, 2024

1. Associate Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Rasht, Iran (Corresponding author) (Email: a_tarang@hotmail.com)

2. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Rasht, Iran

مقدمه

با توجه به روند رو به افزایش جمعیت جهان و محدود بودن امکانات تولید مواد غذایی، موضوع تأمین نیازهای غذایی افراد جامعه روز به روز ابعادی گسترده‌تر می‌گیرد. در این میان، عرضه غلات در سبد مصرفی خانوارها یک معیار اساسی در تأمین امنیت غذایی جامعه محسوب می‌شود (Fallahi and Gholinezhad, 2018). افزایش تولید برنج به‌عنوان دومین غله مهم، از خواسته‌های بازار جهانی و از اهداف بسیاری از کشورهای تولیدکننده این محصول راهبردی است که هنوز فاصله زیادی بین ظرفیت‌ها و امکانات در تولید آن وجود دارد. افزایش تولید همواره یک راهبرد مهم برای کمک به افزایش امنیت غذایی بوده است (Keramat et al., 2021). طبق آخرین آمار منتشر شده توسط وزارت جهاد کشاورزی، سطح زیر کشت برنج در ایران ۷۹۱ هزار هکتار و میزان تولید ۳/۶ میلیون تن و میانگین عملکرد آن ۴/۶ تن در هکتار است. از کل سطح زیر کشت برنج کشور، ۵۷۷ هزار هکتار، معادل ۷۳ درصد، مربوط به دو استان گیلان و مازندران و میزان تولید ۲/۶ میلیون تن است. میانگین عملکرد در این دو استان نیز ۴/۴ تن در هکتار است (Anonymous, 2023).

تولید ارقام پرمحصول، یکی از رویکردها و شاید تنها راهکار تأمین برنج کشور است. طی سال‌ها، به‌نژاد گران گیاهی روش‌هایی مانند انتخاب والدین مناسب جهت تلاقی، انتخاب در جمعیت‌های در حال تفرق و پیش‌بینی پاسخ به انتخاب را جهت تسهیل به‌نژادی گیاهان زراعی مورد استفاده قرار داده‌اند. در یک روش که ارزیابی ترکیب‌پذیری نامیده می‌شود، مجموعه‌ای از تلاقی‌ها در میان والدین منتخب ارزیابی شده و تلاقی هر لاین با چندین لاین دیگر، میانگین عملکرد هر لاین در تلاقی‌ها را آشکار می‌سازد. مقایسه میانگین عملکرد یک لاین با میانگین کل تلاقی‌ها توانایی ترکیب‌پذیری عمومی

(General Combining Ability) نامیده می‌شود. ترکیب‌پذیری عمومی به‌عنوان میانگین کلیه نتایج که از یک لاین در تلاقی‌ها تولید شده‌اند، محاسبه می‌شود ممکن است هر تلاقی نسبت به ارزش مورد انتظار انحراف داشته باشد که مقدار انحراف به‌عنوان ترکیب‌پذیری خصوصی (Specific Combining Ability) دو لاین در ترکیب بیان می‌شود. اختلاف بین ترکیب‌پذیری عمومی، ناشی از اثرات افزایشی ژن‌ها در جمعیت پایه است. اختلاف بین ترکیب‌پذیری خصوصی به اجزای غیرافزایشی واریانس ژنتیکی نسبت داده می‌شود. ترکیب‌پذیری عمومی، میانگین عملکرد یک لاین در تلاقی با تسترهای مختلف است، در حالی که ترکیب‌پذیری خصوصی، عملکرد یک گیاه در یک تلاقی مشخص را در مقایسه با سایر تلاقی‌ها نشان می‌دهد (Acquaah, 2012).

آگاهی از پارامترهای ژنتیکی کنترل‌کننده صفات از جمله وراثت‌پذیری، میانگین درجه غالبیت و نوع عمل ژن‌ها در انتخاب روش به‌نژادی بسیار مهم است. تلاقی دای‌آلل روش مفیدی جهت آگاهی از نوع عمل ژن در تبیین صفات و پیش‌بینی پیشرفت ژنتیکی است. تجزیه دای‌آلل ضمن بهره‌گیری از اصول آماری همچون واریانس و کوواریانس، از طریق برآورد پارامترهای ژنتیکی، اطلاعات لازم را برای به‌نژادگر فراهم می‌کند تا مناسب‌ترین لاین‌های خویش‌آمیخته را جهت بهبود صفات مورد نظر انتخاب کند (Griffing, 1956a). اولین مورد استفاده از تلاقی دای‌آلل در گیاهان در سال ۱۹۵۳ توسط جینکز و هیمن انجام شد. منظور از تلاقی‌های دای‌آلل، آمیزش والدین انتخاب شده در کلیه ترکیبات ممکن است (Christie and Shattuk, 1992). روش‌های دای‌آلل پیشنهاد شده توسط گریفینگ (Griffing, 1956a; Griffing, 1956b)، جینکز (Jinks, 1954) و هیمن (Hayman, 1954) اطلاعاتی را درباره ارزش اصلاحی و توانایی ژنتیکی والدین در

در برخی صفات مورفولوژیک در برنج گزارش کردند که در صفت عملکرد دانه، والد‌های IR50 و RI18447-2 دارای بیشترین مقادیر مثبت و معنی‌دار ترکیب‌پذیری عمومی بوده و بیشترین مقدار ترکیب‌پذیری خصوصی در تلاقی IR50×RI18430-46 بدست آمد. الملکی و الدایج (El-Malky and Al-Daej, 2018) با ارزیابی صفات زراعی برنج در یک تلاقی دای‌آلل ۶×۶ گزارش دادند که ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود که نشان‌دهنده اهمیت اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات است. هیبرید Sakha101×Fuknishiki بهترین ترکیب برای صفت عملکرد دانه بود و واریانس غالبیت نقش بیشتری در وراثت‌پذیری صفات مورد مطالعه داشت. دوی و همکاران (Devi et al., 2018) با ارزیابی هشت لاین برنج با استفاده از طرح تلاقی دای‌آلل مستقیم گزارش دادند که عملکرد دانه و اجزای آن تحت کنترل اثرات غیرافزایشی ژن‌ها هستند. براساس نتایج یک پژوهش با هدف بررسی تنوع مولکولی در ارقام برنج کشورهای آسیای غربی و مرکزی با استفاده از ۶۰ نشانگر ریزماهواره و تجزیه خوشه‌ای، ارقام برنج به پنج گروه تقسیم‌بندی شدند. نتایج نشان داد که از تلاقی ژنوتیپ‌های موجود ارزیابی می‌توان برای ایجاد دورگ و افزایش عملکرد استفاده کرد (Tarang et al., 2020; Tarang et al., 2021).

با توجه به نتایج حاصل از آزمایش‌های انجام شده روی ژنوتیپ‌های برنج ارسالی از کشورهای مختلف و نتایج حاصل از فواصل ژنتیکی آنها، این پژوهش با هدف برآورد اثرات ژنی و ترکیب‌پذیری ارقام منتخب برنج آسیای مرکزی و غربی با استفاده از روش تلاقی دای‌آلل انجام شد.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق از هشت رقم برنج شامل رقم هاشمی

استفاده از برنامه‌های به‌نژادی فراهم می‌کند. ربیعی و علی‌حسین طایفه (Rabiei and Ali-Hossein, 2015) با ارزیابی نسل‌های F₂ حاصل از تلاقی‌های کامل دای‌آلل شش رقم برنج حسنی، شاه‌پسند، کادوس، وان‌دانا، هاشمی، IR36 و والدین آنها گزارش کردند که آثار رقم و هتروزیس برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود که نشان‌دهنده واریانس افزایشی و غالبیت برای این صفات بود. برآورد نسبت بیکر، سهم بیشتر آثار غیرافزایشی ژن‌ها را برای مقدار آمیلوز، سهم تقریباً یکسان آثار افزایشی و غیرافزایشی را برای قوام ژل و سهم بیشتر آثار افزایشی را برای دمای ژلاتینی شدن نشان داد. زربافی و همکاران (Zarbafti et al., 2015) برای تعیین عمل ژن‌ها و برآورد وراثت‌پذیری صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج براساس نتایج تجزیه گرافیکی هیمن گزارش کردند که وزن هزار دانه تحت کنترل اثرات غالبیت ناقص و سایر صفات تحت تأثیر غالبیت کامل تا فوق غالبیت ژن‌ها بودند. آنها گزارش کردند که برای اصلاح جمعیت برنج مورد مطالعه از نظر وزن هزاردانه می‌توان از اثر افزایشی ژن‌ها استفاده کرد، اما برای سایر صفات استفاده از پدیده هتروزیس و روش تولید هیبرید روش مناسبی خواهد بود. حیدری و همکاران (Heydari et al., 2018) با استفاده از شش رقم برنج سپیدرود، آمل ۲، دانش، آبجی-بوجی، موسی طارم و صدری به عنوان پایه مادری (لاین) و چهار رقم غریب، اونداء، فجر و IR64724R به عنوان پایه پدری (تستر) و تلاقی به روش لاین تستر گزارش دادند که سهم واریانس غیرافزایشی بیشتر از واریانس افزایشی برای صفات مورد بررسی بود. آنها گزارش کردند که از نظر عملکرد دانه، تستر فجر و غریب به ترتیب بهترین ترکیب‌شونده و هیبرید غریب × موسی طارم بودند. حقیقی حسنعلیده و همکاران (Haghighi Hasanalideh et al., 2017) در یک آزمایش با هدف بررسی ترکیب‌پذیری ارقام و نوع عمل ژن‌ها

دورگ‌گیری از اواخر تیر شروع و تا اواسط شهریور انجام شد. به منظور اطمینان از تولید بذر هیبرید کافی، هر فقره تلاقی در چند تکرار انجام شد تا حداقل ۵۰۰ بذر حاصل شود. ارقام برنج مورد نظر به روش نیمه‌دای‌آلل که فقط شامل تلاقی‌های مستقیم بود، دورگ‌گیری شدند.

(محلی) و ارقام وارداتی به‌عنوان والدین تلاقی‌ها استفاده شد (جدول ۱). در سال اول (۱۳۹۹) ارقام والد جهت انجام تلاقی‌های مورد نیاز کشت شدند. به منظور تضمین هم‌زمانی در گلدهی و گرده‌افشانی ارقام، والدین در پنج تاریخ به فاصله هفت روز، کاشته شدند. با شروع مرحله گلدهی، عملیات

جدول ۱- مشخصات ارقام برنج مورد استفاده در تلاقی دای‌آلل

Table 1. Characteristics of rice cultivars used for diallel crossing

ارقام برنج Rice cultivars	Origin	منشأ	ارتفاع بوته Plant height (cm)	طول دوره رشد Growth duration (days)	عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)
IR64	IRRI	موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج	100-110	110-120	5000-6000
Hashemi	Iran	ایران	130-140	110-120	4000-4500
Atai-1	Afghanistan	افغانستان	90-100	110-120	7000-8000
Jalal Abad Indica-2014	Afghanistan	افغانستان	100-110	100-110	5000-6000
Ghadeer	Iraq	عراق	90-100	135-140	5500-6500
D3	Iraq	عراق	85-95	100-110	6000-7000
Marjan	Kazakhstan	قزاقستان	80-90	90-100	3000-4000
Кара-кылтырык	Kyrgyzstan	قرقیزستان	100-120	100-110	4000-5000

حذف حاشیه‌ها، برداشت شد.

پس از تجزیه واریانس داده‌ها، در صورت وجود اختلاف معنی‌دار بین ژنوتیپ‌های، تجزیه دای‌آلل با استفاده از روش دوم گریفینگ (Griffing, 1956b) و مدل اول (با اثر ثابت) انجام شد تا ترکیب‌پذیری عمومی والدین و خصوصی تلاقی‌ها سنجیده شوند. در این مدل والدین و نتایج حاصل از تلاقی‌های مستقیم مورد بررسی قرار گرفتند. تجزیه واریانس مقدماتی و تجزیه دای‌آلل با استفاده از نرم افزارهای SAS 9.4 (SAS, 2016) و DIAL98 (Ukai, 2006) انجام شد. برای تعیین سهم واریانس افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات مورد مطالعه از نسبت بیکر (Baker, 1978) استفاده شد (رابطه ۱). اگر نسبت بیکر، نزدیک یا مساوی یک باشد، ترکیب‌پذیری عمومی نقش بیشتری داشته و صفت مورد نظر تحت کنترل آثار افزایشی ژن‌ها خواهد بود. اگر این نسبت نزدیک یا مساوی صفر باشد، نقش ترکیب‌پذیری خصوصی بیشتر بوده و صفت مورد نظر

در سال دوم (۱۴۰۰) نتایج به‌دست آمده از طرح تلاقی دای‌آلل همراه با والدین آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه آزمایشی مؤسسه تحقیقات برنج کشور، رشت به‌صورت تک‌نشا کاشته شدند. ابعاد کرت‌های آزمایشی دو در سه متر بوده و گیاهچه‌های برنج با فواصل ۲۰×۲۰ سانتی‌متر نشاکاری شدند. کلیه مراقبت‌های زراعی از قبیل آبیاری، کوددهی، وجین علف‌های هرز، مبارزه با آفات و بیماری‌ها انجام شد. ضمن حذف بوته‌های خارج از تیپ، ارزیابی‌های لازم برای صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه پر در خوشه، ارتفاع بوته، تعداد روز از بذرپاشی در خزانه تا مرحله ۵۰ درصد گلدهی طبق دستورالعمل مؤسسه بین‌المللی تحقیقات برنج، انجام شدند. ارزیابی‌ها روی ۲۰ بوته تصادفی در هر کرت، از مرحله ظهور خوشه تا رسیدگی کامل انجام شد. برای اندازه‌گیری عملکرد دانه، محصول بوته‌های هر رقم از متن هر کرت، با

که نشان دهنده اهمیت آثار افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات است. نسبت بیکر برای عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور و تعداد دانه پر در خوشه نشان داد که آثار غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات سهم بالایی داشتند. مقدار نسبت بیکر در صفات ارتفاع بوته، طول خوشه و تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی نشان دهنده وجود آثار افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات یاد شده بود.

ارزیابی قابلیت ترکیب پذیری عمومی نشان داد که در عملکرد دانه، بیشترین میزان ترکیب پذیری عمومی مربوط به رقم D3 (یک) و کمترین مقدار آن نیز مربوط به رقم Ghadeer (۱/۷-) بود، بنابراین می توان انتظار داشت که استفاده از رقم D3 در تلاقی ها جهت افزایش عملکرد دانه امیدبخش باشد. برای تعداد پنجه بارور، بیشترین مقدار ترکیب پذیری عمومی مربوط به والد Ghadeer (۱/۹) و کمترین مقدار آن مربوط به والد Marjan (۱/۷-) بود، بنابراین استفاده از والد Ghadeer جهت افزایش تعداد پنجه بارور در برنامه های اصلاحی قابل پیشنهاد است. در ارتفاع بوته، بیشترین ترکیب پذیری عمومی مربوط به والد هاشمی (۱۷/۷) بود و والد D3 (۱۴-) کمترین میزان ترکیب پذیری عمومی را داشت، بنابراین می توان از والد D3 برای کاهش ارتفاع بوته در برنامه های اصلاحی استفاده کرد. ترکیب پذیری عمومی تعداد دانه پر در خوشه در والسدهای Jalal-1، Atai-1، D3 و IR64، مثبت و در والسدهای Ghadeer، Kapa، Marjan و هاشمی منفی بود. در این بین والد Atai-1 دارای بیشترین و والد Ghadeer دارای کمترین مقادیر برای این پارامتر بودند. ترکیب پذیری عمومی طول خوشه در والد هاشمی (۳/۷) بیشترین مقدار و در والد D3 (۴/۷-) کمترین مقدار بود. والسدین Jalal (۱/۳-)، Marjan (۷/۳-) و هاشمی (۱/۴-) مقادیر ترکیب پذیری عمومی منفی را برای تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی داشتند (جدول ۲).

تحت کنترل آثار غیرافزایشی ژن ها خواهد بود و اگر نسبت بیکر متعادل باشد، آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن ها در کنترل صفت نقش دارند (Baker, 1978).

$$\text{Baker ratio} = \frac{2MS_{GCA}}{2MS_{GCA} + MS_{SCA}} \quad (\text{رابطه ۱})$$

تجزیه دای آلل با استفاده از روش مورلی جونز (Morley Jones, 1965) به منظور برآورد نوع عمل ژن ها و اجزای واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) انجام شد. میانگین درجه غالبیت، میزان وراثت پذیری عمومی و خصوصی، نسبت و توزیع آلل ها در والدین و سایر پارامترهای ژنتیکی شامل واریانس افزایشی (D)، واریانس های غالبیت (H₁) و (H₂)، پارامتر F، برآورد شدند. برای محاسبه پارامترهای ژنتیکی از رابطه های زیر استفاده شد:

$$D = V_{OLO} - E \quad (\text{رابطه ۲})$$

$$F = 2V_{OLO} - 4W_{OLO1} - 2(n-2)E/n \quad (\text{رابطه ۳})$$

$$H_1 = V_{OLO} + 4V_{IL2} - (3n-2)E/n \quad (\text{رابطه ۴})$$

$$H_2 = 4V_{IL1} - 4V_{OL1} - 2E \quad (\text{رابطه ۵})$$

$$hh = 4(M_{L1} - M_{LO})^2 - 4(n-1)E/n \quad (\text{رابطه ۶})$$

V_{OLO} : واریانس والدین، W_{OLO1} : میانگین W_T ، W_T : کوواریانس آرایه بین نتاج و والدین، V_{OL1} : واریانس نتاج، M_{L1} : میانگین نتاج، M_{LO} : میانگین والدین، D : واریانس افزایشی، H_1 و H_2 : واریانس غالبیت، F : کوواریانس آثار افزایشی با غالبیت و hh : مجذور اختلافات والد مورد نظر با سایرین هستند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مقدماتی برای صفات مورد مطالعه نشان داد که میانگین مربعات برای ارقام برنج معنی دار بود و به دلیل تفاوت ژنتیکی معنی دار بین والدین و هیبریدهای مورد مطالعه، تجزیه دای آلل امکان پذیر شد. نتایج حاصل از تجزیه دای آلل به روش گریفینگ نشان داد که ترکیب پذیری عمومی و خصوصی برای کلیه صفات مورد بررسی معنی دار بود

جدول ۲- ترکیب‌پذیری عمومی صفات گیاهی در ارقام والدینی برنج

Table 2. General combining ability of plant traits in rice parent cultivars

ارقام والدینی برنج Rice parent cultivars	عملکرد دانه Grain yield	تعداد پنجه بارور No. of fertile tillers	ارتفاع بوته Plant height	تعداد دانه پر در خوشه Filled grain. panicle ⁻¹	طول خوشه Panicle length	تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی Days to 50% flowering
Jalal	0.1	-0.7	-4.4	2.5	-0.9	-1.3
Ghadeer	-1.7	1.9	6.0	-22.2	3.5	3.5
Atai1	0.9	-0.7	-8.5	25.3	-3.7	3.7
D3	1.0	0.3	-14.0	13.1	-4.7	0.5
Kapa	0.9	0.1	8.2	-0.9	1.4	1.2
Marjan	-0.9	-1.7	-7.8	-13.9	-0.6	-7.3
Hashemi	-1.0	0.1	17.7	-15.5	3.7	-1.4
IR64	0.8	0.7	2.8	11.7	1.3	0.9
SE (g _i)	0.02	0.09	0.16	0.8	0.08	0.11

(Kamboj *et al.*, 2017) و مادوری و همکاران (Madhuri *et al.*, 2017) نیز وجود آثار غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه گزارش کردند؛ درحالی‌که شیر و همکاران (Shabbir *et al.*, 2018) مقادیر بیشتر واریانس افزایشی را نسبت به واریانس غیرافزایشی برای این صفت گزارش کردند. کریشنا و همکاران (Krishna *et al.*, 2018) استفاده از روش‌های اصلاحی مبتنی بر تلاقی را جهت بهبود عملکرد پیشنهاد کردند. برآوردهای ترکیب‌پذیری خصوصی برای تعداد پنجه بارور در بوته نشان داد که ترکیب Atai-1 × Ghadeer بیشترین مقدار (۴/۵) و تلاقی Jalal × Ghadeer کمترین مقدار (۲/۵-) را دارا بود (جدول ۳). با توجه به مقادیر بالای ترکیب‌پذیری عمومی والد Ghadeer، می‌توان گفت که این والد در تلاقی با والد Atai-1 در انتقال آلل‌های مطلوب جهت افزایش تعداد پنجه بارور مناسب‌تر بوده، ولی در تلاقی با والد Jalal، آلل‌های مطلوب آن به نتایج انتقال داده نشد. منفی شدن برآورد ترکیب‌پذیری خصوصی در ترکیب Kapa × Ghadeer (۱/۳-) که والدین آن دارای ترکیب‌پذیری عمومی مثبت بودند، نشان می‌دهد که آثار غیرافزایشی نیز در کنترل ژنتیکی این صفت ایفای نقش می‌کنند. برآورد مقادیر ترکیب‌پذیری خصوصی برای ارتفاع بوته در تلاقی‌ها نشان داد که

ارزیابی ترکیب‌پذیری خصوصی برای صفت عملکرد دانه نشان داد که ترکیب Marjan × Atai-1 بیشترین ترکیب‌پذیری خصوصی را داشت و به عنوان بهترین ترکیب جهت افزایش عملکرد شناخته شد. ترکیب IR64 × Ghadeer کمترین مقدار ترکیب‌پذیری خصوصی را داشت (جدول ۳). وجود تلاقی‌هایی با ترکیب‌پذیری خصوصی بالا که والدین آن‌ها دارای ترکیب‌پذیری عمومی بالایی هستند، نشان‌دهنده برهمکنش مثبت × مثبت بین آلل‌های مطلوب والدین با اثر ژنتیکی افزایشی × افزایشی است (Raja *et al.*, 2018). نتایج برآورد ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نشان داد که ترکیب D3 × Atai-1 که والدین آن دارای ترکیب‌پذیری عمومی بالا بودند، باعث تولید هیبرید با ترکیب‌پذیری خصوصی بالا نشد. این موضوع نشان‌دهنده وجود آثار غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه است. بیشینه شدن ترکیب‌پذیری خصوصی در ترکیب Marjan × Atai-1 که در آن والد Marjan دارای ترکیب‌پذیری عمومی منفی بود نیز مؤید وجود آثار غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. نتایج نشان داد که بهترین ترکیب جهت افزایش عملکرد با زمینه رقم هاشمی، ترکیب Ghadeer × Hashemi بود. اله‌قلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2015)، کامبوج و همکاران

ارتفاع بوته مناسب تر از والد Marjan بوده و اثر کاهشی این والد خنثی شده است. نتایج نشان داد که بهترین ترکیب جهت کاهش ارتفاع بوته با زمینه رقم هاشمی، ترکیب Ghadeer × Hashemi بود. در صفت تعداد دانه پر در خوشه، برآوردهای ترکیب پذیری خصوصی نشان داد که ترکیب هاشمی × Jalal (۵۰/۲-) و ترکیب Atai-1 × Marjan (۵۱) به ترتیب کمترین بیشترین ترکیب پذیری خصوصی را داشتند، بنابراین والد Atai-1 و ترکیب Atai-1 × Marjan به ترتیب بهترین ترکیب شونده و بهترین ترکیب جهت بهبود این صفت بودند. برتری والد Atai-1 در تلاقی با والد Marjan و

ترکیب Marjan × Ghadeer بیشترین (۲۲/۲) و ترکیب Atai-1 × Jalal کمترین (۱۳/۸-) مقدار را دارا بودند (جدول ۳). نتایج برآورد ترکیب پذیری عمومی و خصوصی برای ارتفاع بوته نشان داد که ترکیب Atai-1 × Ghadeer که والدین آن دارای ترکیب پذیری عمومی منفی جهت کاهش ارتفاع بوته بودند، باعث تولید هیبرید با ترکیب پذیری خصوصی منفی شد. این موضوع نشان دهنده وجود آثار افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. بیشینه شدن ترکیب پذیری خصوصی در ترکیب Marjan × Ghadeer (۲۲/۲) نشان می دهد که والد Ghadeer برای انتقال آلل های افزایش

جدول ۳- ترکیب پذیری خصوصی صفات گیاهی در ارقام والدینی برنج

Table 3. Specific combining ability of plant traits in rice parent cultivars

ارقام والدینی برنج Rice parent cultivars	عملکرد دانه Grain yield	تعداد پنجه بارور در بوته No. of fertile tillers	ارتفاع بوته Plant height	تعداد دانه پر در خوشه Filled grain. panicle ⁻¹	طول خوشه Panicle length	تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی Days to 50% flowering
2×1	1.2-	-2.5	18.3	-31.4	2.6	5.7
3×1	-0.3	-0.5	-13.8	6.1	-2.2	-6.5
4×1	1.4	0.5	-2.3	17.2	0.0	-7.3
5×1	2.1	1.7	9.5	7.8	-0.5	4.0
6×1	0.7	1.0	-10.5	-0.2	1.1	-2.5
7×1	-2.8	2.7	3.5	-50.2	4.8	-0.4
8×1	2.3	3.2	5.0	11.1	3.0	2.3
3×2	0.5	4.5	5.8	-22.7	-1.4	-0.3
4×2	-0.5	3.0	-0.7	-24.5	-1.8	2.9
5×2	-2.5	-1.3	16.7	-33.0	3.1	0.2
6×2	-1.1	3.0	22.2	-23.0	6.1	-2.3
7×2	3.6	0.2	-5.3	38.1	-1.7	-7.2
8×2	-3.1	1.2	10.1	-43.1	1.7	1.5
4×3	-1.0	-0.5	4.7	-5.0	0.4	-0.3
5×3	0.8	-0.3	1.6	8.5	1.1	-2.0
6×3	3.8	0.0	-6.9	51.0	1.1	9.5
7×3	-0.8	1.7	9.6	-38.9	2.0	1.6
8×3	1.7	2.2	-5.5	-0.6	0.8	1.3
5×4	1.2	0.8	-1.4	-3.8	-1.3	1.2
6×4	0.4	0.1	0.1	-3.8	1.9	-1.3
7×4	0.1	0.8	1.1	3.2	1.5	-4.2
8×4	2.2	2.2	-2.0	29.5	0.6	-2.5
6×5	2.5	1.8	-12.1	50.7	-1.7	1.0
7×5	1.5	1.0	7.9	7.3	5.5	5.1
8×5	2.4	1.4	1.9	11.1	-0.8	1.8
7×6	-1.7	1.3	9.9	-33.7	-2.0	4.6
8×6	-1.1	-2.3	4.4	-14.4	1.9	0.3
8×7	1.2	0.4	2.4	-7.4	-0.7	-2.6
SE (s _{ij})	0.07	0.3	0.4	2.1	0.2	0.3

1; Jalal, 2; Ghadeer, 3; Atai-1, 4; D3, 5; Kapa, 6; Marjan, 7; Hashemi and 8; IR64

(Liu et al., 2006).

نتایج آزمون شیب خط رگرسیون W_r روی V_r ، نشان دهنده عدم وجود اختلاف معنی دار از یک و عدم اختلاف معنی دار از صفر برای کلیه صفات مورد بررسی بود (جدول ۴). برآورد پارامترهای ژنتیکی تجزیه دای آلل (جدول ۵) نشان داد که در عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور، ارتفاع بوته، تعداد دانه پر در خوشه و طول خوشه، مقدار جزء افزایشی (D) نسبت به دو جزء واریانس غالبیت (H_1 و H_2) کمتر بود که نشان دهنده سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. بزرگ‌تر بودن پارامتر H_1 نسبت به پارامتر H_2 در صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور، ارتفاع بوته، تعداد دانه پر در خوشه، طول خوشه و تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، نشان می‌دهد که اکثر ژن‌های دخیل در بروز این صفت، دارای اثرات مثبت هستند. بزرگ‌تر بودن میانگین درجه غالبیت ژن‌ها از یک در صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور و تعداد دانه پر در خوشه، نشان داد که این صفات تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها هستند. برابر بودن میانگین درجه غالبیت با یک در صفات ارتفاع بوته، طول خوشه و تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، نشان می‌دهد که این صفات تحت تأثیر غالبیت کامل بودند.

نامناسب بودن در تلاقی با والد هاشمی برای انتقال آلل‌های مطلوب جهت افزایش تعداد دانه پر در خوشه، نشان می‌دهد که تنها آثار افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت دخیل نیستند، بلکه آثار غیرافزایشی و اپیستازی نیز در کنترل ژنتیکی تعداد دانه پر در خوشه نقش دارند. برای طول خوشه، ترکیب پذیری خصوصی در ترکیب $Marjan \times Ghadeer$ بیشترین مقدار (۶/۱) و در ترکیب $Jalal \times Atai-1$ کمترین مقدار (۲/۲-) را داشتند. در صفت تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، کمترین ترکیب پذیری خصوصی (۷/۳-) در ترکیب $Jalal \times D3$ مشاهده شد و به‌عنوان بهترین ترکیب برای کاهش تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی شناخته شد (جدول ۳). نتایج نشان داد که بهترین ترکیب جهت کاهش طول دوره رشد با زمینه رقم هاشمی ترکیب $Ghadeer \times Hashemi$ بود، بنابراین در جمعیت حاصل از این تلاقی می‌توان انتظار داشت که ژنوتیپ‌هایی با طول دوره رشد کوتاه و زمینه ارقام محلی یافت شود. زمان ظهور خوشه یک صفت پیچیده است که به‌وسیله عوامل محیطی، ژنتیکی و اپیژنیک کنترل می‌شود. تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت زیاد بوده و هر کدام اثر کمی در بروز این خصوصیت دارند که در تعامل نزدیک با عوامل محیطی مانند طول روز و دما بیان شده و یا سرکوب می‌شوند.

جدول ۴- نتایج آزمون مقدماتی هیمن برای ضریب رگرسیون W_r روی V_r در تلاقی دای آلل ارقام برنج

Table 4. Heyman's preliminary test for the regression coefficient of W_r on V_r in diallel crossing of rice cultivar

Plant traits	صفات گیاهی	ضریب رگرسیون (b)	t-test (Ho: b=0)	t-test (Ho: b=1)
Grain yield	عملکرد دانه	0.52	2.48 *	2.27 ^{ns}
N0. of fertile tillers	تعداد پنجه بارور	0.59	0.08 *	3.52 ^{ns}
Plant height	ارتفاع بوته	0.72	2.67 *	1.04 ^{ns}
Filled grain.panicle ⁻¹	تعداد دانه پر در خوشه	0.67	2.61 *	1.23 ^{ns}
Panicle length	طول خوشه	0.70	3.04 **	1.30 ^{ns}
Days to 50% flowering	تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی	0.94	2.18 *	0.14 ^{ns}

ns, * and **: به ترتیب غیرمعنی دار، معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

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

جدول ۵- برآورد پارامترهای ژنتیکی برای صفات گیاهی در تلاقی دای آلل ارقام برنج

Table 5. Estimation of genetic parameters for the plant traits in diallel crossing of rice cultivars

Statistic	آماره	تعداد		تعداد		تعداد	
		عملکرد دانه Grain yield	پنجه بارور در بوته No. of fertile tillers	ارتفاع بوته Plant height	دانه پر در خوشه Filled grain.panicle ⁻¹	طول خوشه Panicle length	روز تا ۵۰ درصد گلدهی Days to 50% flowering
D	وارپانس افزایشی	1.2	2.14	273.73	896.4	23.68	71.33
H ₁	وارپانس غالبیت	20.9	24.57	640.81	4668.3	25.87	89.45
H ₂	نوع دیگر وارپانس غالبیت	15.4	22.51	429.16	3117.5	22.25	68.57
F	میانگین کواریانس اثرات افزایشی و غالبیت	0.6	-1.72	-49.06	1207.8	-14.09	44.14
0.25sqr(H1/D)	میانگین درجه غالبیت	4.17	3.39	1.53	2.28	1.05	1.12
uv	توازن آلل‌های مثبت و منفی	0.18	0.23	0.17	0.17	0.22	0.19
kd/(kd+kr)	نسبت ژن‌های غالب	1.12	0.79	0.89	1.84	0.56	1.76
h ² _n	وراثت‌پذیری خصوصی	0.43	0.34	0.71	0.44	0.79	0.58
h ² _b	وراثت‌پذیری عمومی	0.95	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99

D; Additive variance, H₁; Dominance variance, H₂; proportion of positive and negative genes in the parents, F; Relative frequency of dominant and recessive alleles, 0.25sqr(H1/D); Average degree of dominance, (kd/kd+kr); Proportion of dominance genes, uv; Balance of positive and negative alleles, (h²_b); Broad-sense heritability, (h²_n); Narrow-sense heritability

ژنتیکی هستند تا محیطی، ولی اثرات افزایشی نقش چندانی در وراثت‌پذیری این صفت ندارند. برای تعداد دانه پر در هر خوشه بزرگتر بودن برآورد آماره نسبت ژن‌های غالب (۱/۸۴) از ۰/۵ و مقدار مثبت پارامتر F (۱۲۰۷/۸) نشان می‌دهد که اکثر ژن‌ها در والدین، ژن‌های دارای آلل‌های غالب هستند. انحراف برآورد آماره توازن آلل‌های مثبت و منفی (۰/۱۷) از ۰/۲۵ نشان داد که توزیع آلل‌های مثبت و منفی در والدین یکسان نیست. بالا بودن وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۹) در مقابل مقدار متوسط وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۴۴) نشان می‌دهد که با اینکه این صفات تحت کنترل اثرات ژنتیکی هستند تا محیطی، ولی اثرات غیرافزایشی نقش مهمی در وراثت‌پذیری این صفت ایفا می‌کنند. در صفت تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، برآورد پارامتر نسبت ژن‌های غالب (۱/۷۶) بزرگ‌تر از ۰/۵ بود، بنابراین نسبت ژن‌های غالب به مغلوب بیشتر است. مثبت بودن پارامتر F و انحراف پارامتر uv از ۰/۲۵ نیز این مطلب را تأیید نمود، گرچه این اختلاف اندک بود. بالا بودن مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۹) و مقدار متوسط وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۵۸) نشان داد که

در عملکرد دانه، مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۵) در مقابل وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۴۳) نشان داد که با اینکه عملکرد دانه بیشتر تحت کنترل اثرات ژنتیکی است تا محیطی، ولی اثرات افزایشی نقش چندانی در وراثت‌پذیری این صفت ندارند، بنابراین استفاده از روش‌های اصلاحی مبتنی بر تولید ارقام هیبرید، جهت بهبود عملکرد دانه امیدبخش خواهد بود. حیدری و همکاران (Heydari *et al.*, 2020) نیز مقادیر بالای وراثت‌پذیری عمومی را برای این صفت گزارش کردند. برای تعداد پنجه بارور، مقدار منفی پارامتر F و همچنین نسبت ژن‌های غالب kd/(kd+kr) (۰/۷۹) نشان داد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های مغلوب نسبت به آلل‌های غالب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی و یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای تعداد پنجه بارور در بوته ۰/۲۳ بود که نشان می‌دهد فراوانی ژن‌های مثبت و منفی در والدین متوازن است (جدول ۵). بالا بودن مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۹) در مقابل وراثت‌پذیری خصوصی (۰/۳۴) پایین، نشان داد که با اینکه این صفت تحت کنترل اثرات

ترکیب برای افزایش عملکرد دانه، کاهش ارتفاع بوته و طول دوره رشد در ترکیب‌هایی که یک طرف آن والد هاشمی بود، ترکیب Ghadeer × Hashemi بود، بنابراین می‌توان انتظار داشت که در جمعیت‌های خویش آمیخته نو ترکیب حاصل از این تلاقی، بتوان لاین‌هایی با عملکرد بالا، طول دوره رشد کوتاه و ارتفاع بوته کم و کیفیت دانه مطلوب را بدست آورد. برآورد پارامترهای ژنتیکی تجزیه ژنتیکی دای آلل نشان داد که سهم اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه و ارتفاع بوته، بیشتر از اثر افزایشی بود، بنابراین استفاده از روش‌های اصلاحی مبتنی بر پتانسیل هیبرید جهت بهبود عملکرد دانه و کاهش ارتفاع بوته در برنج امیدبخش خواهد بود. نتایج این تحقیق نشان داد که اثرات افزایشی در کنترل ژنتیکی صفت روز تا ۵۰ درصد گلدهی نقش دارد، بنابراین استفاده از روش‌های اصلاحی مبتنی بر انتخاب جهت کاهش طول دوره رشد و زودرسی، مفید خواهد بود.

در صورت تمایل بخش سپاسگزاری از افراد و یا موسسات در این بخش درج شود

سپاسگزاری

این مقاله نتایج پروژه تحقیقاتی شماره ۹۷۰۴۶۶-۰۴-۰۴-۰۲۰ مصوب مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی می‌باشد. از تمام افرادی که در اجرای این پروژه همکاری داشتند، سپاسگزاری می‌شود.

تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی بیشتر تحت کنترل اثرات ژنتیکی هستند تا محیطی و اثرات افزایشی نیز در وراثت پذیری این صفت نقش دارند.

نتیجه‌گیری

نتایج حاصل از تجزیه دای آلل به روش گریفینگ برای محاسبه قابلیت ترکیب پذیری ارقام برنج نشان داد که ترکیب پذیری عمومی و خصوصی در کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود که نشان دهنده اهمیت آثار افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات بود. ارزیابی قابلیت ترکیب پذیری عمومی نشان داد که در صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه پر در خوشه و طول خوشه، بیشترین مقدار ترکیب پذیری عمومی به ترتیب در رقم‌های D3 (با منشاء عراق)، Ghadeer (با منشاء عراق)، Atai-1 (با منشاء افغانستان) و هاشمی مشاهده شد. همچنین، ارقام D3 و Marjan (با منشاء قزاقستان) به ترتیب برای صفات ارتفاع بوته و تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، دارای کمترین مقادیر ترکیب پذیری عمومی بودند، بنابراین رقم D3 جهت افزایش عملکرد دانه و توسعه لاین‌های پرمحصول و نیز کاهش ارتفاع بوته و رقم Marjan جهت کاهش طول دوره رشد و زودرسی، جهت استفاده در تلاقی‌های هدفمند قابل توصیه هستند. قابلیت ترکیب پذیری خصوصی بالا در برخی از ترکیب‌ها از جمله Atai-1 × Marjan، پتانسیل تولید ارقام هیبرید با عملکرد بالا را نشان می‌دهد. بهترین ترکیب جهت کاهش ارتفاع بوته، ترکیب Atai-1 × Jalal بود. نتایج نشان داد که بهترین

References

- Acquaah, G. 2012. Principles of plant genetics and breeding, (2nd Ed). Wiley-Blackwell, Oxford.
<https://doi.org/10.1002/9781118313718>
- Allahgholipour, M., Farshdfar, E. and Rabiei, B. 2015. Combining ability and heritability of selected rice varieties for grain yield, its components and grain quality characters. *Genetika*, 47(2), pp.559-570.
<https://doi.org/10.2298/GENSR1502559A>

منابع مورد استفاده

- Anonymous. 2023.** Agricultural Statistics of the Cropping Year 2021-22, Crop and Horticulture Plants: Vol. I: Crop Plants. Information and Communication Technology Center, Department of Economy and Planning Publication, Ministry of Agriculture-jahad. [In Persian].
- Baker, R.J. 1978.** Issues in diallel analysis. *Crop Science*, 18, pp.533-536.
- Christie, B.R. and Shattuck, V.I. 1992.** The Diallel Cross: Design, Analysis, and Use for Plant Breeders. *In: Plant Breeding Reviews*, Volume 9 (Ed J. Janick), John Wiley and Sons, Incorporation, Oxford, UK. <https://doi.org/10.1002/9780470650363.ch2>
- Devi, K.R., Venkanna, V., Chandra, B.S. and Hari, Y. 2018.** Gene action and combining ability for yield and quality traits in rice (*Oryza sativa* L.) using diallel analysis. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(1), pp.2834-2843. <http://dx.doi.org/10.20546/ijemas.2018.701.338>
- El-Malky, M.M. and Al-Daej, M. 2018.** Studies of genetic parameters and cluster analysis of some quantitative characters through diallel analysis of rice (*Oryza Sativa* L.). *Vegetos*, 31, pp.1-10. <https://doi.org/10.4172/2229-4473.1000377>
- Fallahi, E. and Gholinezhad, S. 2018.** Integrated management strategies for inputs demand and output supply of rice in Mazandaran province. *Agricultural Economics Research*, 9(36), pp.1-22. [In Persian]. <https://dorl.net/dor/20.1001.1.20086407.1396.9.36.1.2>
- Griffing, B. 1956a.** A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, 10, pp.31-50. <https://doi.org/10.1038/hdy.1956.2>
- Griffing, B. 1956b.** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), pp.463-493. <https://doi.org/10.1071/BI9560463>
- Haghighi Hasanalideh, A., Farshadfar, E. and Allahgholipour, M. 2017.** Heterosis and diallel analysis for yield and some morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Cereal Research*, 7(3), pp.331-341. [In Persian]. <https://doi.org/10.22124/c.2018.7126.1284>
- Hayman, B.I. 1954.** The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, pp.789-809. <https://doi.org/10.1093/genetics/39.6.789>
- Heydari, R., Bagheri, N., Babaeian Jelodar, N. and Najafi Zarrin, H. 2018.** Estimation of combining ability and gene action for some nutritional and cooking quality related characteristics in rice (*Oryza sativa* L.). *Seed and Plant Journal*, 34(3), pp.287-306. [In Persian]. <https://doi.org/10.22092/spij.2020.119083>
- Heydari, R., Bagheri, N., Babaeian Jelodar, N. and Najafi Zarrini, H. 2020.** Inheritance and heterosis some of traits related to nutritional value and physical quality of rice grain. *Journal of Plant Production Research*, 27(1), pp.143-163. <https://doi.org/10.22069/jopp.2020.16002.2438>
- Jinks, J.L. 1954.** The analysis of continuous variation diallel crosses of *Nicotina rustica* varieties. *Genetics*, 41, pp.451-459. <https://doi.org/10.1093/genetics/39.6.767>
- Kamboj, G., Kumar, P. and Singh, D. 2017.** Estimates of combining ability and standard heterosis for grain

- yield and various agromorphological traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Applied and Natural Science*, 9(1), pp.526-532. <https://doi.org/10.31018/jans.v9i1.1224>
- Keramat, S., Torabi, B., Soltani, A. and Zeinali, E. 2021.** Evaluation of rice production potential and yield gap in Iran using SSM-iCrop2 model. *Cereal Research*, 11(3), pp.175-191. [In Persian]. <https://doi.org/10.22124/cr.2022.20959.1696>
- Krishna, L., Raju, C. S., Kumar, S.S., Bhadru, J. and Mohan, Y.C. 2018.** Genetics of quality and yield traits using aromatic and non-aromatic genotypes through generation mean analysis in rice (*Oryza sativa* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(1), pp.2907-2914. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.701.347>
- Liu, Q.Q., Li, Q.F., Cai, X.L., Wang, H.M., Tang, S.Z., Yu, H.X., Wang, Z.Y. and Gu, M.H. 2006.** Molecular marker-assisted selection for improved cooking and eating quality of two elite parents of hybrid rice. *Crop Science*, 46, pp.2354-2360. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.02.0122>
- Madhuri, R., Shivakumar, N., Bindhu, K.G., Lohithaswa, H.C. and Pavan, R. 2017.** Gene action and combining ability estimates of newly developed CMS based heterotic rice hybrids (*Oryza sativa* L.). *Journal of Applied and Natural Science*, 9(3), pp.1557-1565. <https://doi.org/10.31018/jans.v9i3.1401>
- Morley Jones, R. 1965.** Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity*, 20(1), pp.117-121. <https://doi.org/10.1038/hdy.1965.12>
- Rabiei, B. and Ali-Hossein Tayefeh, S. 2015.** Evaluating of gene actions controlling grain cooking quality related traits in rice varieties. *Cereal Research*, 5(1), pp.17-31. [In Persian]. <https://dorl.net/dor/20.1001.1.22520163.1394.5.1.2.3>
- Raja, K.P., Reddy, V.R. and Vennila, S. 2018.** Additive and dominance gene effects in rice (*Oryza sativa* L.) hybrids through line \times tester analysis. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(2), pp.3929-3932.
- SAS Institute Inc. 2016.** SAS 9.4 Software, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Shabbir, G., Husnain, S., Mehdi, S.M. and Ehsan, M. 2018.** Combining ability studies in rice through 6×6 diallel cross analysis. *Journal of Agricultural Research*, 55(4), pp.591-600.
- Tarang, A., Kordrostami, M., Shahdi Kumleh, A., Hosseini Chaleshtori, M., Forghani Saravani, A., Ghanbarzadeh, M. and Sattari, M. 2020.** Study of genetic diversity in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars of Central and Western Asia using microsatellite markers tightly linked to important quality and yield related traits. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 67, pp.1537-1550. <https://doi.org/10.1007/s10722-020-00927-2>
- Tarang, A.R., Hosseini Chaleshtori, M., Shahdi Kumleh, A., Rahim Soroush, H., Allahgholipour, M. and Haghghi Hasanalideh, A.R. 2021.** Evaluation and grouping of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes of Central and West Asia using agronomic traits and grain yield. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 23(2), pp.223-236. <http://dorl.net/dor/20.1001.1.15625540.1400.23.3.3.1>
- Ukai, Y. 2006.** DIAL98. A package of programs for the analyses of a full and half diallel table with the methods

by Hayman (1954), Griffing (1954) and others. Available from:
<http://lbn.ab.a.utokyo.ac.jp/~ukai/dial98.html>

Zarbaft, S.S., Rabiei, B. and Allahholipour, M. 2015. Genetic analysis of grain yield related traits in rice. *Journal of Crop Production and Processing*, 4(14), pp.161-173. [In Persian].
<http://dorl.net/dor/20.1001.1.22518517.1393.4.14.14.4>