

تجزیه دایآلل به منظور مطالعه هتروزیس و برآورد پارامترهای ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیکی در برنج

Diallel Analysis for Heterosis Study and Estimation of Genetic Parameters for some Morphological Traits in Rice

پیمان شریفی^۱، حمید دهقانی^۲، علی مومنی^۳ و محمد مقدم^۴

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی سابق دکتری اصلاح نباتات و دانشیار، دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، تهران

۳- استادیار، معاونت موسسه تحقیقات برنج کشور، آمل

۴- استاد، دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز

تاریخ پذیرش: ۱۳۸۷/۷/۲ تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۷/۲

چکیده

شریفی، پ.، دهقانی، ح.، مومنی، ع.، و مقدم، م. ۱۳۸۹. تجزیه دایآلل به منظور مطالعه هتروزیس و برآورد پارامترهای ژنتیکی برخی صفات مورفولوژیکی در برنج. مجله بهنژادی نهال و بذر ۱۰۴:۲۶-۱.

به منظور بررسی اجزای ژنتیکی، نحوه توارث و همچنین هتروزیس تعدادی از صفات مورفولوژیک، هفت رقم برنج حسنی، دیلمانی، سپیدرود، شاه پسند، صالح، ندا و IRFAON-215 کامل تصادفی با سه تکرار در سال های ۱۳۸۵ و ۱۳۸۶ در موسسه تحقیقات برنج رشت کاشته شدند. نتایج نشان داد که اثر افزایشی و غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع گیاه و طول خروج خوش از غالاف حائز اهمیت بود، اما سهم اثر افزایشی در کنترل صفات فوق نسبت به جزء غالیت بیشتر بود. برای شاخص برداشت هم فقط اثر افزایشی معنی دار بود. توارث صفت وزن شلتوك تحت تاثیر اثر افزایشی و اثر باقیمانده اثر غیر افزایشی ژن ها بود. مقدار F که بیانگر بیشتر بودن آلل های غالب در والدین است فقط در مورد صفت وزن شلتوك در هر بوته معنی دار بود. میانگین درجه غالیت نیز نشان دهنده غالیت ناقص ژن ها در کنترل صفات تعداد روز از نشاكاری تا خوشده، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غالاف و شاخص برداشت بود و برای بقیه صفات فوق غالیت را نشان داد. بیشترین میزان هتروزیس در عملکرد دانه مشاهده شد. نتایج حاصل از تجزیه گرافیکی نشان داد که افزایش صفات مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غالاف و طول خوش توسط آلل های غالب و اما افزایش شاخص برداشت توسط آلل های مغلوب کنترل می شود. بالا بودن سهم اثر افزایشی برای وزن شلتوك نشان دهنده امکان گزینش برای بهبود صفت مذکور در ارقام مورد مطالعه است.

واژه های کلیدی: برنج، صفات فیزیولوژیک، اثر افزایشی و غیر افزایشی، وراثت پذیری، تجزیه گرافیکی، غالیت.

مقدمه

ایران حدود ۵/۸ تن در هکتار و در سطح جهانی ۳/۵۵ تن در هکتار است. با توجه به این که ایران یکی از کشورهای واردکننده برنج است، افزایش عملکرد در برنج به خصوص از طریق تولید ارقام هبیرید و توجه به هتروزیس می‌تواند در نیل به خودکفایی در برنج کمک کند. استفاده از تکنولوژی تولید برنج هبیرید در بسیاری از کشورها از جمله ایران در حال رواج یافتن است. هتروزیس پدیده‌ای است که در آن نسل F₁ نسبت به والدین خود در صفاتی مانند عملکرد، اندازه خوش، تعداد خوشچه‌ها در خوش، تعداد پنجه‌های بارور برتری دارد. ویرمانی و همکاران (Virmani *et al.*, 2003b) گزارش کردند که هتروزیس به درجه تنوع و اختلاف بین والدین بستگی دارد و تلاقی‌های ایندیکا^x ژاپونیکا حداکثر میزان هتروزیس را در برنج نشان می‌دهند. استفاده از بنیه هبیرید و هتروزیس برای وزن شلتوك در هر بوته و اجزای تشکیل‌دهنده آن توسط بسیاری از محققین از جمله ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 1994)، آلزونا و آرادئو (Alzona and Arraudeau, 1995) نوروز زمان و همکاران (Nuruzzaman *et al.*, 2002)، ویرمانی و همکاران (Virmani *et al.*, 2003a) و (Alam *et al.*, 2004) و واجنا و بابو (Vanaja and Babu 2004) مورد بررسی قرار گرفته است.

برنج پس از گندم یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی است و تولید آن بخش قابل توجهی از برنامه تأمین غذایی و خودکفایی را در بر دارد و اصلاح صفات اقتصادی یکی از اهداف عمدۀ در برنامه‌های اصلاحی برنج از گذشته تا حال بوده است. برآوردها نشان می‌دهند که در بیش از ۵۰ درصد از جوامع انسانی، برنج به عنوان منبع اصلی تامین کننده مواد غذایی و همچنین به عنوان یکی از منابع پروتئینی است (Brar and Khush, 2002) که نقش منحصر به فردی را در بین غلات به آن داده است. علاوه بر این با توجه به ژنوم نسبتاً کوچک برنج در مقایسه با سایر غلات، به عنوان یک گیاه مدل برای تک لپه‌ای‌ها، در بسیاری از مطالعات بیولوژیکی و پایه مورد استفاده قرار می‌گیرد (Liu *et al.*, 2008).

بر اساس گزارش منتشر شده از سوی سازمان خوار و بار کشاورزی جهان، فائو^۱ (FAO, 2007) سطح زیر کشت برنج در جهان و ایران به ترتیب ۱۵۷ و ۰/۶۳ میلیون هکتار است، که سهم ایران حدود ۰/۴ درصد سطح زیر کشت جهانی است. بر اساس همین گزارش میزان تولید برنج در سال ۲۰۰۷ در جهان و ایران به ترتیب حدود ۶۵۲ و ۳/۵ میلیون تن بوده است، که سهم ایران ۰/۵۴ درصد از تولید جهانی است. این گزارش حاکی از این است که متوسط عملکرد شلتوك در هکتار برای

1. <http://faostat.fao.org/site/567>

و نقش عمل افزایشی و غالیت را در کنترل صفاتی مانند عملکرد دانه، طول خوش و وزن صد دانه گزارش کرد. از طرفی آنسو تورز و ایساپاس (Alonso Torres and Isaías, 2007) نشان دادند که در کنترل ژنتیکی صفات تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع گیاه، طول خوش و عملکرد دانه سهم اثر افزایشی بیشتر از اثر غالیت بوده است. روش دای آلل ابزار مناسبی جهت به دست آوردن اطلاعات توارثی از قبیل چگونگی توزیع آلل‌ها، میانگین درجه غالیت، نوع عمل ژن، تعداد گروه‌های ژنی موثر، وراثت پذیری عمومی و خصوصی و همچنین جهت غالیت است.

تحقیق حاضر به منظور مطالعه صفات مورفولوژیکی و تعیین نوع عمل ژن، تعداد ژن‌های کنترل کننده، وراثت پذیری و برآورد هتروزیس صفات در ارقام مورد بررسی و نتاج حاصل از تلاقی دای آلل کامل آن‌ها طراحی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال‌های ۱۳۸۵ و ۱۳۸۶ در مزرعه آزمایشی مؤسسه تحقیقات برنج کشور، با طول جغرافیایی ۴۹ درجه و ۳۶ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۷ درجه و ۱۶ دقیقه شمالی با ارتفاع ۷ متر پایین‌تر از سطح دریای آزاد و بافت خاک سیلتی رسی با $pH = 6/5$ انجام شد. مواد گیاهی مورد استفاده در این تحقیق شامل هفت رقم برنج و بذرهای تلاقی‌های مستقیم

عملکرد و اغلب صفات مرتبط با آن از قبیل تعداد خوش، تعداد دانه در خوش، ارتفاع گیاه، طول خوش و مساحت برگ پرچم صفات کمی پیچیده‌ای هستند و توسط تعداد زیادی ژن کنترل شده و تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرند (Verma and Srivastava, 2004) از این رو شناخت چگونگی توارث و ارزیابی پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده این صفات در اصلاح آن‌ها از اهمیت زیادی برخوردار است. از میان روش‌های مختلف ارزیابی چگونگی عمل ژن‌های کنترل کننده صفات در والدین، تجزیه دای آلل به روش هیمن (Hayman, 1954) است. مطالعات متعددی در زمینه چگونگی کنترل صفات مهم مورفولوژیکی در برنج انجام شده است. در این راستا حسینی و همکاران (Hosseini et al., 2005) نقش عمل غیر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات تعداد روز تا نشاکاری، عملکرد دانه در هر بوته و شاخص برداشت را یادآور شدند، در حالی که برای صفت ارتفاع بوته و زمان نشاستا ۵۰ درصد خوش‌دهی نقش عمل افزایشی ژن‌ها را گزارش کردند. میشرا و سینگ (Mishra and Singh, 1998) و آچاریا و همکاران (Acharya et al., 2000) اهمیت بیشتر واریانس غالیت را در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه، شاخص برداشت و ارتفاع گیاه متذکر شده‌اند. اکرم (Akram, 2004) با استفاده از تجزیه دای آلل به روش هیمن تعدادی از صفات مورفولوژیک را مورد مطالعه قرار داد

برنامه 98² dial (Ukai, 2006) انجام شود. در گزارشی نتایج تجزیه داده‌های فوق به صورت تجزیه مرکب با استفاده از روش گریفینگ ارائه شده است (Sharifi *et al.*, 2009) و با استناد به نتایج گزارش مذکور، تجزیه دایآل با شش تکرار (هر سال شامل سه تکرار و در مجموع شش تکرار) با استفاده از برنامه 98 dial (Ukai, 2006) انجام شد. آزمون برابری شیب رگرسیون با ۱ و صفر برای صفات مورد مطالعه قبل از تجزیه دایآل انجام شد (Mather and Jinks, 1977). با انجام تجزیه دایآل پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده صفات از جمله نوع عمل ژن، تعداد ژنهای کنترل کننده، متوسط جهت غالیت، نسبت ژنهای دارای اثر مثبت و منفی و فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب برآورد شد. همچنین از داده‌های دو سال میانگین گرفته شد و هتروزیس مطلق (بر اساس تفاصل بین مقادیر F₁ و میانگین والدین یا والد برتر) و درصد هتروزیس (نسبت هتروزیس مطلق بر میانگین والدین یا والد برتر) بر روی میانگین داده‌های دو سال با استفاده از روابط زیر محاسبه شد (Matzinger *et al.*, 1962)

هتروزیس مطلق نسبت به متوسط والدین:

$$AMPH = F_1 - MPV$$

هتروزیس نسبی نسبت به متوسط والدین:

$$RMPH = \left(\frac{F_1 - MPV}{MPV} \right) \times 100$$

(F₁) و معکوس (RF₁) حاصل از تلاقی دایآل کامل آنها بود. ارقام استفاده شده شامل سه رقم بومی حسنی، شاهپسند و دیلمانی، سه رقم اصلاح شده سپیدرود، ندا و صالح و رقم خارجی IRFAON-215 بودند که در طرح آزمایشی بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار بررسی شدند. هر ژنوتیپ در چهار ردیف کاشته شدند که در ارزیابی‌ها از دو ردیف میانی استفاده شد. فاصله ردیف‌ها و همچنین فاصله بوته‌ها بر روی ردیف‌ها ۲۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. صفات تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشده‌ی، مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه، طول خوش، طول خروج خوش از غلاف، شاخص برداشت و وزن شلتونک هر بوته یادداشت برداری شدند. برای اندازه گیری صفات مذکور از میانگین ده بوته بر اساس سیستم بین‌المللی استاندارد (Anonymous, 2002) استفاده شد.

آزمون نرمال بودن به روش شاپیرو و ویلک (Shapiro and Wilk, 1965) با استفاده از نرم‌افزار SPSS (Anonymous, 2004) انجام شد. تجزیه واریانس مرکب برای داده‌ها در دو سال با استفاده از نرم‌افزار SAS¹ (SAS, 2005) انجام شد تا در صورت معنی‌دار بودن تفاوت بین ژنوتیپ‌ها و همچنین صادق بودن فرضیات مدل، تجزیه دایآل با روش هیمن (Hayman, 1954) با استفاده از

1. <http://www.sas.com>

2. <http://ibm.ab.a.u-tokuo.ac.jp/~ukai/dia/98.htm/>

خوشیده‌ی در تلاقی ندا \times IRFAON-215 بود، اما هیچ کدام از هیبریدها تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشیده‌ی پایین‌تر از رقم حسنی را نداشتند. ارقام شاه‌پسند (۳۴/۹۲) سانتی‌متر مربع و صالح (۲۷/۴۹) سانتی‌متر مربع) به ترتیب با بیشترین و کمترین مساحت برگ پرچم بین والدها در دو حد انتهایی برای این صفت قرار داشتند و مساحت برگ پرچم در تلاقی‌ها از ۲۵/۷۰ در تلاقی ندا \times IRFAON-215 تا ۴۰/۹۱ سانتی‌متر مربع، در تلاقی صالح \times شاه‌پسند متغیر بود. دو رقم ندا و دیلمانی به ترتیب با ۱۰۰/۲۷ و ۱۶۴/۶۵ سانتی‌متر ارتفاع کوتاه‌ترین و بلندترین ارقام در این تحقیق بودند (جدول ۲) و در بین نتاج، تلاقی‌های ندا \times سپیدرود و دیلمانی \times شاه‌پسند به ترتیب با ۱۰۱/۰۷ و ۱۶۴/۹۵ سانتی‌متر ارتفاع، در دو انتهای از نظر این صفت قرار داشتند. کمترین طول خروج خوشیده از غلاف مربوط به رقم شاه‌پسند با مقدار ۰/۲۵ سانتی‌متر و بیشترین میزان طول خروج خوشیده از غلاف مربوط به رقم دیلمانی با ۸/۸۱ سانتی‌متر بود. در بین تلاقی‌ها، تلاقی ندا \times IRFAON-215 (۰/۹۹) و ندا \times دیلمانی (۸/۵۵) به ترتیب دارای بیشترین و کمترین میزان طول خروج خوشیده از غلاف بودند. میانگین طول خروج خوشیده از ۲۶/۴۵ برای رقم صالح تا ۳۴/۹۷ سانتی‌متر برای رقم دیلمانی متغیر و برای تلاقی سپیدرود \times دیلمانی با ۳۷/۶۷ سانتی‌متر حداکثر بود. براساس نتایج حاصل ارقام حسنی (۲۳/۹۵) و سپیدرود

هتروزیس مطلق نسبت به والد برتر:

$$AHPH = F_1 - HPV$$

هتروزیس نسبی نسبت به والد برتر:

$$RPH = \left(\frac{F_1 - HPV}{HPV} \right) \times 100$$

اختلاف میانگین F_1 از متوسط ارزش والدین (MPV) و ارزش والد برتر (HPV) برای هر کدام از صفات با استفاده از آزمون t مطابق با روابط زیر مورد آزمون قرار گرفت (Roy, 2000):

آزمون t برای هتروزیس بر اساس متوسط والدین:

$$t = \frac{\bar{F}_{1ij} - MP_{1ij}}{\sqrt{\frac{3}{8}\sigma_e^2}}$$

آزمون t برای هتروزیس بر اساس والد برتر:

$$t = \frac{\bar{F}_{1ij} - MP_{1ij}}{\sqrt{\frac{1}{2}\sigma_e^2}}$$

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس حاکی از وجود تفاوت معنی‌دار بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در سطح احتمال ۱٪ برای کلیه صفات بود (جدول ۱) و از این رو ادامه تجزیه‌ها در مورد آن‌ها انجام شد. بررسی میانگین صفات بیانگر وجود تنوع بین والدها و همچنین هیبریدهای حاصله بود (جدول ۲). متوسط تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشیده‌ی در دو سال آزمایش برای والدها از ۷۴/۳۲ تا ۱۰۲/۱۲ روز (به ترتیب برای ارقام حسنی و IRFAON-215) متغیر بود. متوسط تعداد روز از نشاکاری تا آغاز

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب برای تعدادی از صفات مورفولوژیکی در برنج

Table 1. Combined analysis of variance for some morphological traits in rice

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات MS								شاخص برداشت
			تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشیده	مساحت برگ پرچم	ارتفاع گیاه	طول خروج خوش از غلاف	طول	وزن شلتوك	هر بوته		
			Days to flowering	Flag leaf area	Plant height	Panicle exsertion	Panicle length	Grain yield per plan	هر بوته		
Year	سال	1	20.66	6852.23**	3648.48**	6.99*	4524.15**	21387.95**	887.08**		
Replication	تکرار(سال)	4	33.68	253.26	118.07	4.10	0.41	68.35	24.91**		
Genotype	ژنوتیپ	48	246.02**	67.70**	2462.28**	25.19**	45.90**	477.92**	320.17**		
Genotype × Year	ژنوتیپ × سال	48	15.94**	25.09**	72.80**	4.04**	13.29**	181.89**	46.35**		
Error	خطا	192	6.25	11.65	31.54	1.24	1.20	58.62	13.97		

* و ** : به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

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

جدول ۲- میانگین تعدادی از صفات مورفولوژیکی برنج در هفت والد و تلاقی‌های حاصل از آن‌ها

Table 2. Mean of some morphological traits in seven rice parents and their crosses

برداشت شاخص	وزن شلتون هر بوته	طول خوشه	طول خروج خوشه از غلاف	ارتفاع گیاه	مساحت برگ پرچم	تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشیده‌ی	ذنویپ	Genotype
				Plant height (cm)	Panicle exsertion (cm)	Panicle length (cm)	Grain yield per plant (g)	
SH	شاپسند	93.77	34.92	156.67	0.25	31.05	31.15	31.79
SH × H	ح × ش	86.82	36.45	157.47	4.45	34.27	24.41	26.20
SH × SP	س × ش	96.03	30.23	152.20	6.10	31.50	26.19	33.00
SH × N	ن × ش	95.70	35.11	159.32	5.28	35.17	38.99	39.85
SH × D	د × ش	93.15	36.43	164.95	5.68	34.18	28.14	29.39
SH × SA	ص × ش	94.50	40.91	157.83	2.72	34.44	33.95	31.15
SH × IR	ش × IR	97.85	36.54	161.90	5.38	34.70	38.86	34.24
H × SH	ش × ح	84.12	34.64	156.90	3.26	33.85	22.23	25.65
H	حسنی	74.32	31.76	132.80	8.09	32.68	23.95	38.23
H × SP	س × ح	88.82	38.48	148.13	7.10	35.14	21.68	23.14
H × N	ن × ح	85.89	32.10	142.77	5.25	34.09	29.00	33.17
H × D	د × ح	82.13	30.54	153.00	6.65	30.20	21.11	33.91
H × SA	ص × ح	80.18	33.93	144.85	5.61	33.85	20.68	27.04
H × IR	ح × IR	87.08	36.07	145.33	6.67	35.32	19.28	22.09
SP × SH	ش × س	94.68	39.82	155.15	3.58	34.63	47.07	35.07
SP × H	ح × س	89.47	34.37	144.08	6.60	34.52	20.56	23.12
SP	سپیدرود	89.50	28.79	103.68	4.74	29.48	42.89	47.05
SP × N	ن × س	89.90	29.19	101.07	3.51	28.45	37.19	47.26
SP × D	د × س	93.88	36.54	158.77	8.15	35.34	41.87	31.51
SP × SA	ص × س	89.38	32.19	126.33	6.89	31.49	34.48	37.70
SP × IR	س × IR	99.05	35.52	114.08	4.72	32.31	40.08	29.21
N × SH	ش × ن	99.18	32.66	157.08	4.54	34.65	43.80	36.13
N × H	ح × ن	86.57	33.11	144.85	5.38	34.46	26.21	30.48
N × SP	س × ن	86.58	27.79	103.60	3.07	28.06	40.63	47.69
N	ندا	94.47	28.67	100.27	3.04	27.56	35.83	47.14
N × D	د × ن	97.87	33.34	155.03	7.52	35.85	39.69	35.18

ش: شاپسند؛ ح: حسنی؛ س: سپیدرود؛ ن: ندا؛ د: دیلمانی؛ ص: صالح؛ IR: IRFAON-215.

SH: Shahpasand; H: Hasani; SP: Sepidroud; N: neda; D: Delimani; SA: Saleh; IR: IRFAON-215.

ادامه جدول ۲

Table 2. Contonued

Genotype	زنویپ	تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشه‌دهی	مساحت برگ پرچم	ارتفاع گیاه	طول خروج خوش از غلاف	طول خوش	وزن شلتورک هر بوته	شاخص برداشت
		Days to flowering (cm ²)	Flag leaf area (cm)	Plant height (cm)	Panicle exsertion (cm)	Panicle length (cm)	Grain yield per plant (g)	Harvest index (%)
N × SA	ص × ن	83.05	28.11	113.07	3.63	28.20	41.71	49.87
N × IR	ن × IR	101.62	33.32	128.98	3.02	29.93	40.21	32.23
D × SH	ش × د	93.43	34.34	160.92	6.45	34.12	23.77	29.22
D × H	ح × د	86.85	30.76	154.09	7.76	35.00	20.92	29.23
D × SP	س × د	96.37	36.50	161.43	7.87	37.67	41.22	35.69
D × N	ن × د	95.30	33.02	153.98	8.55	35.97	35.16	34.60
D	دیلمانی	92.60	32.45	164.65	8.81	34.97	26.56	32.97
D × SA	ص × د	94.03	35.49	158.05	5.53	34.16	24.27	26.89
D × IR	د × IR	99.50	36.38	157.13	6.46	35.21	34.88	30.72
SA × SH	ش × ص	98.15	36.03	159.25	1.31	34.64	39.85	31.49
SA × H	ح × ص	82.03	37.47	155.23	5.23	33.55	26.77	26.29
SA × SP	س × ص	89.38	30.82	117.02	5.27	30.57	37.85	39.70
SA × N	ن × ص	86.50	30.58	111.73	3.46	28.55	48.24	51.16
SA × D	د × ص	93.85	36.25	154.84	5.47	35.36	24.50	29.93
SA	صالح	82.78	27.49	117.64	4.07	26.45	31.00	40.73
SA × IR	ص × IR	96.51	31.54	130.63	5.09	28.45	30.46	37.83
IR × SH	ش × IR	99.02	32.91	155.91	3.48	34.63	36.12	31.86
IR × H	IR × ح	89.48	34.84	147.60	4.95	32.74	25.54	24.81
IR × SP	IR × س	98.90	29.90	113.67	4.15	31.83	48.13	36.20
IR × N	IR × ن	102.90	25.70	114.20	0.99	29.40	52.82	44.43
IR × D	IR × د	98.67	32.46	158.10	6.67	35.54	32.69	26.82
IR × SA	IR × ص	94.00	35.30	139.22	6.67	32.12	48.76	41.71
IR	IRFAON-215	102.12	28.87	113.50	2.97	28.88	35.09	33.99
LSD5%		2.83	3.86	6.36	2.51	1.24	8.66	4.23
LSD1%		3.72	5.08	8.37	3.30	1.63	11.40	5.57

ش: شاهپسند؛ ح: حسنی؛ س: سپیدرود؛ ن: ندا؛ د: دیلمانی؛ ص: صالح؛ IR: IRFAON-215.

SH: Shahpasand; H: Hasani; SP: Sepidroud; N: neda; D: Delimani; SA: Saleh; IR: IRFAON-215.

والدین برای عملکرد دانه در واحد بوته به ترتیب از ۴۸/۹۵-تا ۳۸/۴۷ و با میانگین ۲/۸۳ درصد بر اساس متوسط والدین و از ۵۲/۰۶-تا ۴۷/۴۲ و با میانگین ۷/۰۲ درصد بر اساس والد برتر متغیر بود. هتروزیس نسبی بر اساس متوسط والدین برای مساحت برگ پرچم و ارتفاع گیاه به ترتیب برابر با ۱۱/۰۳ و ۱۳/۴۵ درصد به دست آمد و حال آن که هتروزیس نسبی بر اساس والد برتر برای آنها به ترتیب برابر با ۵/۶۸ و ۱/۷۸ درصد بود. هتروزیس نسبی بر اساس متوسط والدین برای شاخص برداشت از ۴۵/۷۸-تا ۱۶/۴۴ با متوسط ۱۴/۱۱ درصد و بر اساس والد برتر از ۵۰/۸۶-تا ۸/۵۲ با متوسط ۲۱/۵۱ درصد بود. همان‌طور که ملاحظه می‌شود در این مطالعه هتروزیس مثبت و منفی بر اساس متوسط والدین و والد برتر برای تمام صفات مطالعه شده وجود داشت. نتایج مشابهی توسط محققین دیگر همچون ویرمانی و همکاران (Virmani *et al.*, 2003b)، آلام و همکاران (Alam *et al.*, 2004)، نوروز زمان و همکاران (Nuruzzaman *et al.*, 2002) و همکاران (Zhang *et al.*, 1994) آزلزونا و آرادئو (Alzona and Arraudeau, 1995) واجنا و بابو (Vanaja and Babu, 2004) مبنی بر وجود هتروزیس مثبت و معنی‌دار برای صفاتی از قبیل ارتفاع گیاه، تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، طول خوش، طول برگ پرچم و عملکرد دانه گزارش شده است. بر اساس متوسط والدین و والد برتر به ترتیب

۴۲/۸۹ گرم) دارای حداقل و حداکثر عملکرد دانه در واحد بوته بودند و در بین تلاقی‌ها ندا \times IRFAON-215 با ۵۲/۸۲ گرم در هر بوته بیشترین وزن شلتوک را نشان داد. والدها از نظر شاخص برداشت از ۳۱/۷۹ درصد (شاه‌پسند) تا ۴۷/۱۴ درصد (ندا) متغیر بودند. همچنین تلاقی‌های IRFAON-215 \times حسنی (۲۲/۰۹) و ندا \times صالح (۵۱/۱۶) به ترتیب از کمترین و بیشترین میزان شاخص برداشت برخوردار بودند. شاخص برداشت بالای کی از ویژگی‌های ارقام پرمحصول چدید است. همان‌طور که در مطالعه حاضر میزان بالای شاخص برداشت برای ارقام اصلاح شده دیده شد، در مقایسه‌ای که چاندلر (Chandler, 1969) بین ارقام بومی و ارقام اصلاح شده برنج انجام داد به ترتیب متوسط شاخص برداشت برابر با ۳۶ و ۵۳ درصد را برای آنها گزارش کرد و اظهار داشت که شاخص برداشت پایین ارقام پابلند احتمالاً ناشی از سایه‌اندازی و توقف رشد پس از گله‌هی در این گیاهان باشد.

مقادیر حداقل، حداکثر و میانگین هتروزیس مطلق و نسبی بر اساس متوسط والدین و والد برتر در جدول ۳ ارایه شده است. دامنه هتروزیس برای صفات مختلف و ترکیبات مختلف تلاقی‌ها متغیر بود. بیشترین میزان هتروزیس در دو صفت طول خروج خوش از غلاف و عملکرد دانه مشاهده شد. میزان هتروزیس نسبی در هیبریدهای حاصل از تلاقی

جدول ۳- حداقل، متوسط و خطای معیار برای هتروزیس مطلق و نسبی بر اساس متوسط والدین و والد برتر برای صفات مورفولوژیک برنج در ۴۲ هیبرید F₁
حاصل از تلاقی دایآل در دو سال

Table3. Minimum (Min), maximum (Max), mean and standard error (SE) for absolute mid-parent (AMPH), high-parent (AHPH), relative mid-parent (RMPH) and high-parent (RPHH) heterosis for some morphological traits in 42 F1 rice grown for two years

Traits†	صفات	هتروزیس نسبی بر اساس متوسط والدین								هتروزیس مطلق بر اساس والد برتر								هتروزیس نسبی بر اساس والد برتر							
		AMPH‡				RMPH (%)				AHPH				RPHH (%)				RPHH (%)				RPHH (%)			
		Max	Min	Mean	SE	Max	Min	Mean	SE	Max	Min	Mean	SE	Max	Min	Mean	SE	Max	Min	Mean	SE	Max	Min	Mean	SE
DF	تعداد روز از نشاکاری تا خوشیده‌ی	9.88	-5.58	2.41	0.49	11.19*	-6.29	2.71	0.55	4.72	-15.03	-2.88	0.76	4.99	-14.72	-2.95	0.78								
FLA	مساحت برگ پرچم	9.71	-3.06	3.33	0.46	31.12	-10.65	11.03	1.52	6.72	-4.69	1.77	0.43	23.05	-13.42	5.68	1.35								
PH	ارتفاع گیاه	30.85	-0.91	17.01	1.48	25.28	-0.89	13.45	1.19	22.43	-11.65	1.85	1.39	18.34	-7.08	1.78	1.03								
PEX	طول خروج خوش از دانه	3.77	-2.02	0.67	0.23	234.34	-67.10	28.10	9.86	2.60	-4.83	-1.12	0.28	81.25	-67.88	-11.58	5.38								
PL	طول خوش	5.89	-3.62	3.04	0.30	20.49	-10.71	10.14	1.00	4.12	-4.77	1.23	0.27	13.26	-13.65	3.98	0.85								
GY	وزن شلتک در هر بوته	17.36	-12.86	1.22	1.13	48.95	-38.47	2.83	3.45	16.99	-22.33	-2.57	1.32	47.42	-52.06	-7.02	3.56								
HI	شاخص برداشت	7.22	-19.52	-5.44	0.93	16.44	-45.78	-14.11	14.98	4.01	-23.93	-9.30	1.03	8.52	-50.86	-21.51	2.28								

DF: Days to flowering; FLA: Flag leaf area; PH: Plant height; PEX: Panicle exsertion; PL: Panicle length; GY: grain yield per plant; HI: Harvest index.

Min: Minimum; Max: Maximum; SE: Standard error; AMPH: Absolute mid-parent heterosis; AHPH: Absolute high-parent heterosis; RMPH: Relative mid-parent heterosis; RPHH: Relative high-parent heterosis.

موجود در وزن شلتوك در هر بوته مورد مقایسه قرار گرفت (شکل ۱). صفت تعداد روز از نشاکاری تا خوشده‌ی در تلاقی ندا \times IRFAON-215 دارای هتروزیس مثبت و در تلاقی دیگر دارای هتروزیس منفی بود. صفت ارتفاع گیاه در دو تلاقی ندا \times IRFAON-215 صالح × IRFAON-215 هتروزیس مثبت و در تلاقی ندا \times صالح هتروزیس منفی داشت و شاخص برداشت در تلاقی ندا \times IRFAON-215 هتروزیس منفی و در دو تلاقی باقیمانده هتروزیس مثبت داشت.

تجزیه رگرسیون V_f (واریانس نتاج هر ردیف) و Wr (کوواریانس نتاج هر ردیف با والدی‌های غیر مشترک) برای صفات تعداد روز والدی‌های تا خوشده‌ی، مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه و طول خوش بآ عدد یک اختلاف معنی‌داری نشان نداد (جدول ۵) ولی با عدد صفر تفاوت معنی‌دار داشت. لذا پیش‌فرض‌های لازم برای تجزیه دای آلل به روش هیمن که عمدۀ آن‌ها عدم وجود اپیستازی یا اثر متقابل ژن‌های غیرآللی کنترل‌کننده صفات در والدین مورد تلاقی است، صادق بود. برای صفت طول خروج خوش از غلاف این ضریب فاقد اختلاف معنی‌دار با صفر بود و برای صفات وزن شلتوك در هر بوته و شاخص برداشت این ضرایب واحد اختلاف معنی‌دار با صفر و یک بودند و در نهایت با حذف والد حسنی از والدین برای صفت شاخص برداشت، شاهپسند برای طول

۲۲ و ۱۴ مورد از ۴۲ هیبرید، هتروزیس مثبت برای عملکرد دانه و بقیه هتروزیس منفی نشان دادند. با وجود این تنها در تعداد محدودی از هیبریدها هتروزیس مثبت و معنی‌دار مشاهده شد (جدول ۴). تلاقی ندا \times IRFAON-215 حداًکثر میزان هتروزیس مثبت و معنی‌دار را بر اساس متوسط والدین و والد برتر نشان داد (به ترتیب ۴۸/۹۵ و ۴۷/۴۲ درصد). علاوه بر این در هیبریدهای حاصل از تلاقی صالح \times IRFAON-215 و ندا \times صالح نیز هتروزیس مثبت و معنی‌دار بر اساس متوسط والدین و والد برتر به دست آمد. این یافته در تطابق با گزارش‌های ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 1994) و آلزونا و آرادئو (Alzona and Arraudeau, 1995) وجود درصد بالایی از هتروزیس برای عملکرد دانه است. علاوه بر این تلاقی، شاهپسند \times ندا فقط نسبت به متوسط والدین هتروزیس معنی‌دار بروز داد. تعدادی از تلاقی‌ها نیز هتروزیس منفی نسبت به بهترین والد و همچنین متوسط والدین نشان دادند که تلاقی حسنی \times سپیدرود بیشترین میزان هتروزیس منفی را داشت.

در تلاقی‌های ندا \times IRFAON-215، صالح \times IRFAON-215 و ندا \times صالح که جداًکثر میزان هتروزیس مثبت و معنی‌دار بر اساس والد برتر برای وزن شلتوك در هر بوته مشاهده شده بود (جدول ۳)، هتروزیس مشاهده شده برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشده‌ی، ارتفاع گیاه و شاخص برداشت با هتروزیس

جدول ۴- وزن شلتوك در هر بوته در هیبریدها، مقدار متوسط والد برای هر تلاقی و هتروزیس مطلق بر اساس متوسط والدین و والد برتر در ۴۲ هیبرید برنج طی دو سال

Table 4. Mean grain yield per plant for hybrids, mid-parent values (MPV), absolute mid-parent heterosis (AMPH) and absolute high-parent heterosis (AHPH) in 42 F1 rice grown in two years

Cross	تلاقی	Hybrid mean	متوسط هیبرید	متوسط والدین	هتروزیس مطلق بر اساس متوسط والدین	هتروزیس نسبی بر اساس متوسط والدین	هتروزیس مطلق بر اساس والد برتر	هتروزیس نسبی بر اساس والد برتر
			MPV	AMPH	RMPH	AHPH	RPHH	
IR × N	IR × ن	52.82	35.46	17.36**	48.95	16.99**	47.42	
IR × SA	IR × ص	48.76	33.05	15.72**	47.56	13.68*	38.97	
SA × N	ن × ص	48.24	33.42	14.83**	44.37	12.42*	34.65	
N × SH	ش × ن	43.80	33.49	10.31*	30.79	7.97	22.25	
SA × SH	ش × ص	39.85	31.08	8.78	28.24	8.70	27.93	
N × D	د × ن	39.69	31.19	8.49	27.23	3.86	10.77	
SP × SH	ش × س	47.07	37.02	10.04	27.13	4.17	9.73	
N × SA	ص × ن	41.71	33.42	8.30	24.83	5.89	16.43	
IR × SP	IR × س	48.13	38.99	9.13	23.43	5.23	12.20	
SP × D	د × س	41.87	34.73	7.14	20.56	-1.03	-2.40	
D × SP	س × د	41.22	34.73	6.50	18.71	-1.67	-3.90	
SH × IR	ش × IR	38.86	33.12	5.74	17.33	3.77	10.75	
SH × N	ن × ش	38.99	33.49	5.50	16.44	3.17	8.84	
N × IR	ن × IR	40.21	35.46	4.75	13.39	4.38	12.22	
D × IR	د × IR	34.88	30.82	4.06	13.16	-0.21	-0.59	
D × N	ن × د	35.16	31.19	3.96	12.71	-0.67	-1.87	
SH × SA	ص × ش	33.95	31.08	2.88	9.26	2.80	9.00	
IR × SH	ش × IR	36.12	33.12	3.00	9.05	1.03	2.93	
IR × D	IR × د	32.69	30.82	1.87	6.06	-2.40	-6.84	
N × SP	س × ن	40.63	39.36	1.27	3.23	-2.26	-5.28	
SP × IR	س × IR	40.08	38.99	1.09	2.79	-2.82	-6.57	
SA × SP	س × ص	37.85	36.95	0.90	2.44	-5.05	-11.76	
SH × D	د × ش	28.14	28.85	-0.71	-2.46	-3.01	-9.65	
SA × H	ح × ص	26.77	27.48	-0.71	-2.57	-4.23	-13.65	
H × N	ن × ح	29.00	29.89	-0.89	-2.97	-6.83	-19.05	
SP × N	ن × س	37.19	39.36	-2.17	-5.51	-5.70	-13.29	
SP × SA	ص × س	34.48	36.95	-2.47	-6.68	-8.41	-19.61	
SA × IR	ص × IR	30.46	33.05	-2.59	-7.82	-4.63	-13.19	
SH × H	ح × ش	24.41	27.55	-3.14	-11.40	-6.74	-21.64	
N × H	ح × ن	26.21	29.89	-3.68	-12.30	-9.62	-26.84	
IR × H	IR × ح	25.54	29.52	-3.98	-13.47	-9.55	-27.21	
SA × D	د × ص	24.50	28.78	-4.29	-14.89	-6.51	-20.99	
D × SA	ص × د	24.27	28.78	-4.51	-15.68	-6.74	-21.73	
H × D	د × ح	21.11	25.25	-4.15	-16.42	-5.45	-20.53	
D × H	ح × د	20.92	25.25	-4.34	-17.17	-5.64	-21.24	
D × SH	ش × د	23.77	28.85	-5.09	-17.64	-7.39	-23.71	
H × SH	ش × ح	22.23	27.55	-5.32	-19.32	-8.92	-28.65	
H × SA	ص × ح	20.68	27.48	-6.80	-24.73	-10.32	-33.30	
SH × SP	س × ش	26.19	37.02	-10.83*	-29.26	-16.70**	-38.94	
H × IR	ح × IR	19.28	29.52	-10.24*	-34.70	-15.81**	-45.06	
H × SP	س × ح	21.68	33.42	-11.74*	-35.13	-21.21**	-49.45	
SP × H	ح × س	20.56	33.42	-12.86*	-38.47	-22.33**	-52.06	

ش: شاهپسند؛ ح: حسنی؛ س: سپیدرود؛ ن: ندا؛ د: دیلمانی؛ ص: صالح؛ IR: IRFAON-215.

SH: Shahpasand; H: Hasani; SP: Sepidroud; N: neda; D: Delimani; SA: Saleh; IR: IRFAON-215.

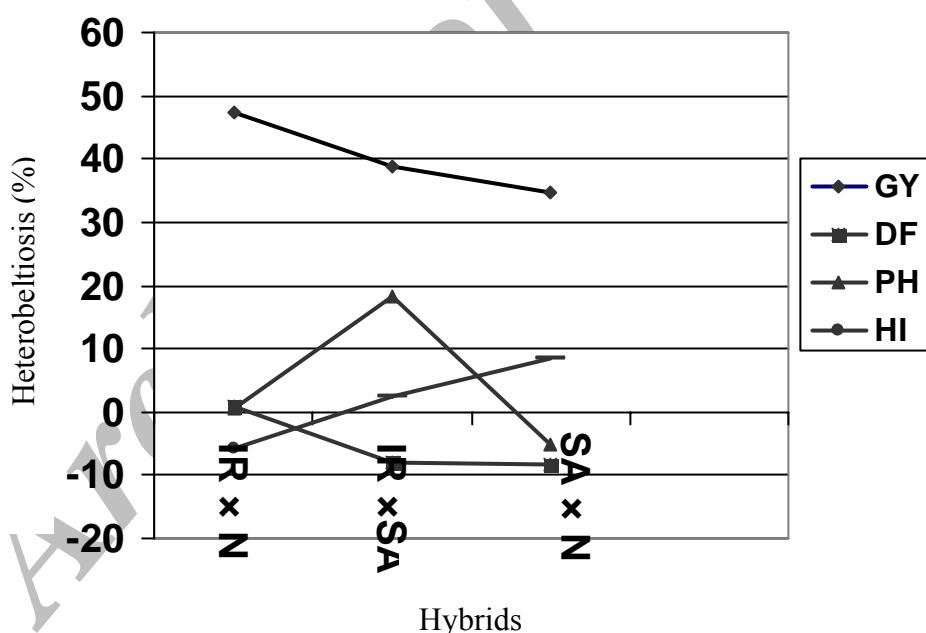
جدول ۵- ضرایب رگرسیون Wr نسبت به Vr آزمون آنها برای تعدادی از صفات مورفولوژیک برنج

Table 5. Regression coefficients of Wr to Vr and their t test for some morphological traits in rice

Trait	صفت	$b \pm s_b$	$H_0: \beta=0, t$ value	$H_0: \beta=1, t$ value
DF	تعداد روز از نشاکاری تا خوشیده	0.78±0.168	4.652**	1.291 ns
FLA	مساحت بر گ پرچم	0.86± 0.240	3.570**	0.591 ns
PH	ارتفاع گیاه	0.97± 0.051	18.974**	0.666 ns
PEX	طول خروج خوشی از دانه	1.06± 0.183	5.789**	-0.304 ns
PL	طول خوش	1.03± 0.119	8.706**	-0.327 ns
GY	وزن شلتوك در هر بوته	0.85 ± 0.157	5.406**	0.977 ns
HI	شاخص برداشت	0.83 ± 0.095	8.775**	1.76ns

* و ** : به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

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



شکل ۱- مقایسه هتروزیس مشاهده شده برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشیده، ارتفاع گیاه و شاخص برداشت در سه هیبرید برتر برنج از نظر وزن شلتوك در هر بوته

Fig. 1. Comparison of heterobeltiosis for days to flowering (DF), plant height (PH) and harvest index (HI) in three superior hybrids of rice for grain yield

بوته معنی دار شد که بنابر نظر متر و جینکز (Mather and Jinks, 1971) معادل میزان ترکیب پذیری خصوصی در روش گریفینگ (Griffing, 1956) است. همچنین مقدار b_2 که نشان‌دهنده عدم تقارن ژن‌های کنترل کننده صفات در مواد اصلاحی مورد مطالعه است در هیچ‌کدام از صفات معنی دار نشد. میانگین مربعات جزء d که نمایانگر وجود اثر متقابل خصوصی است (Roy, 2000)، فقط برای وزن شلتون ک معنی دار بود. جزء c که نشان‌دهنده اثر متقابل عمومی است، برای هیچ‌کدام از صفات مورد مطالعه معنی دار نشد، برای صفت وزن شلتون ک دو جزء اخیر (d) که نقش اثر تلاقی‌های معکوس به جزء اثر مادری را در کنترل این صفت بیان می‌دارد و به عبارتی تفاوت بین تلاقی‌های معکوس را در کنترل این صفت بیان می‌دارد. نظر به این که تعداد بسیار زیادی از صفات مهم از جمله وزن شلتون ک در برنج توسط ژن‌های هسته‌ای، ژن‌های سیتوپلاسمی و اثر متقابل ژن‌های هسته‌ای-سیتوپلاسمی کنترل می‌شوند، تفاوت مشاهده شده در بین تلاقی‌های مستقیم و معکوس می‌تواند به ژن‌های سیتوپلاسمی، که در میتوکندری و کلروپلاست قرار دارند، و اثر متقابل ژن‌های هسته‌ای-سیتوپلاسمی نسبت داده شود. به طور کلی با توجه به معنی دار بودن نوعی از اثر غیرافزایشی (b_3) برای وزن شلتون ک و همچنین ملاحظه هتروزیس در تعدادی از تلاقی‌ها، تولید هیبریدهای دارای مقدار متوسطی

خروج خوش از غلاف و همچنین ندا برای صفت وزن شلتون ک در هر بوته شرایط مورد نیاز محقق شد. با توجه به نتایج آزمون فوق می‌توان چنین نتیجه گرفت که فرض‌های مدل افزایشی-غالیت برای مواد اصلاحی مورد بحث صادق بوده و امکان انجام تجزیه دای‌آلل وجود داشت.

نتایج حاصل از تجزیه واریانس دای‌آلل بر اساس روش هیمن (Hayman, 1954) در جدول ۶ ارائه شده است. میانگین مربعات جزء a که بیانگر معنی دار شدن ترکیب پذیری عمومی است (Roy, 2000)، برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خوش، طول خروج خوش از غلاف، وزن شلتون ک در بوته و شاخص برداشت معنی دار بود. میانگین مربعات جزء b برای ارتفاع گیاه و طول خروج خوش از غلاف معنی دار بود که نشان‌دهنده معنی دار شدن ترکیب پذیری خصوصی در این دو صفت بود. به عبارتی این نتایج مؤید وجود اثر افزایشی و غالیت در کنترل صفات مذکور است. میانگین مربعات جزء b_1 برای مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه و طول خوش معنی دار شد که حاکی از وجود غالیت جهت‌دار در مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه بود. در حالی که این جزء برای سایر صفات معنی دار نبود. مقدار b_2 که بیانگر باقیمانده اثر غیرافزایشی است، برای ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف و وزن شلتون ک در هر

جدول ۶- تجزیه واریانس دایآل برای برخی از صفات مورفولوژیک برنج
Table 6. Diallel analysis of variance for some morphological traits in rice

S.O.V.	منابع تغییرات	df.	درجه	تعداد روز از	مساحت برگ	ارتفاع گیاه	طول خوشه
			آزادی	نشاکاری تا آغاز پرچم	خوشهدی		
				Days to flowering	Flag leaf area	Plant height	Panicle length
Replication	تکرار	5		17.72 ns	1017.44 **	646.72 ns	908.79 **
a	اثر افزایشی	6		1568.88 **	134.13 ns	14279.00 **	161.11 **
b	اثر غالیت	21		97.89 ns	72.90 ns	1424.73 *	48.91 ns
b ₁	اثر غالیت جهت دار	1		208.26 ns	613.07 **	10418.63 **	317.08 *
b ₂	اثر تقارن ژن های غالب و مغلوب	6		16.52 ns	47.52 ns	88.90 ns	4.22 ns
b ₃	اثر باقیمانده اثر غیر افزایشی	14		124.87 ns	45.20 ns	1354.80 *	48.91
c	اثر مقابل عمومی	6		25.31 ns	53.19 ns	58.52 ns	3.97 ns
d	اثر مقابل خصوصی	15		12.36 ns	63.28 ns	98.54 ns	10.94 ns
error	خطا	240		303.71	70.03	777.33	49.83

* و ** : به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

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

a: Additive effect; d: Dominance effect; b1: Directional dominance effect; b2: Gene distribution among the parents; b3: Effects of specific genes; c: maternal effect; d: Reciprocal effect.

Table 6. Continued

ادامه جدول ۶

S.O.V.	منابع تغییرات	df.	درجه	طول خروج خوشه	وزن شلتوك هر	شاخص
			آزادی	از غلاف	بوته	برداشت
				Panicle exsertion	Grain yield per plant	Harvest index
Replication	تکرار	5		5.91 *	502.67 **	236.88 *
a	اثر افزایشی	6		100.44 **	203.84 **	1124.81 **
b	اثر غالیت	21		12.61 **	206.71 ns	76.50 ns
b ₁	اثر غالیت جهت دار	1		2.86 ns	124.40 ns	187.85 ns
b ₂	اثر تقارن ژن های غالب و مغلوب	6		3.26 ns	168.22 ns	55.73 ns
b ₃	اثر باقیمانده اثر غیر افزایشی	14		18.88 **	237.24 *	75.67 ns
c	اثر مقابل عمومی	6		3.23 ns	167.39 ns	126.03 ns
d	اثر مقابل خصوصی	15		3.06 ns	228.98 *	40.00 ns
error	خطا	240		2.37	121.14	84.33

* و ** : به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در سطوح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

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

a: Additive effect; d: Dominance effect; b1: Directional dominance effect; b2: Gene distribution among the parents; b3: Effects of specific genes; c: maternal effect; d: Reciprocal effect.

شلتوک در هر بوته دلالت بر وجود اثر فوق غالیت ژن‌ها داشت. حال آن که کوچک‌تر بودن مقدار درجه غالیت از یک برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف و شاخص برداشت نشانگر نقش غالیت ناقص ژن‌های عامل این صفات است.

مقدار مثبت پارامتر F و همچنین برآورده نسبت ژن‌های غالب $[kd]/(kd+kr)$ برای تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی و طول خروج خوش از غلاف نشان داد که در والدین مورد استفاده فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است (Leng and Hong, 2004). علامت جبری F و همچنین برآورده نسبت ژن‌های غالب برای مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه، طول خوش، وزن شلتوک و شاخص برداشت حاکی از آن بود که والدھای مورد مطالعه از نظر این صفات دارای آلل‌های مغلوب بیشتری نسبت به آلل‌های غالب هستند. نسبت $H_7/4H_1$ که بیانگر تقارن فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در تمام مکان‌های ژنی کنترل کننده صفت است (Roy, 2000) نشان داد که برای تمام صفات به جز وزن شلتوک آلل‌های غالب و مغلوب تقریباً به صورت متقارن توزیع شده‌اند. مقادیر نسبت ژنتیکی H_7/h^2 برآورده شده برای صفات مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه و طول خوش حکایت از دخالت حداقل دو گروه ژنی در کنترل این صفات داشت. این مطلب با نتایج حاصل از تحقیق ورما و سریواستاوا

از این صفت و استفاده از پدیده هتروزیس می‌تواند روش مناسبی در بهبود آن باشد. برآورده پارامترهای ژنتیکی در جدول ۷ ارایه شده است. تجزیه واریانس اجزای ژنتیکی نشان داد که واریانس افزایشی (D) برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف، طول خوش و وزن شلتوک در هر بوته معنی دار شد. واریانس غالیت (H_1) برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف و طول خوش معنی دار شد. همچنین شکل دیگر واریانس غیرافزایشی (H_2) برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف و طول خوش معنی دار شد. معنی دار بودن واریانس افزایشی (D)، غالیت (H_1) و نیز شکل دیگر واریانس غیرافزایشی (H_2) برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش از غلاف و طول خوش بیانگر وجود اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات است. با توجه به این که برآورده H_2 اختلاف چشمگیری در صفاتی که معنی دار بودند با جز H_1 نداشت، این نتیجه حاکی از توزیع متقارن ژن‌های منفی و مثبت کنترل کننده این صفات بود (Verma and Srivastava, 2004).

مقدار درجه غالیت $(H_1/D)^{1/2}$ بالاتر از یک برای مساحت برگ پرچم، طول خوش و وزن

جدول ۷- برآورد پارامترهای ژنتیکی برای تعدادی از صفات مورفولوژیک برنج
Table 7. Estimates of genetic parameters for some morphological traits in rice

Genetic parameters	پارامترهای ژنتیکی	Days to flowering	مساحت برگ	ارتفاع گیاه	طول خروج خوشه از غلاف	طول خوشه	وزن شلتوک هر بوته	شاخص برداشت
			نeshkarri taaagaz khoshdehi					
D	واریانس افزایشی	52.53 ± 7.39	3.45 ± 3.25	420.47 ± 51.23	4.41 ± 0.99	4.63 ± 1.71	8.97 ± 33.63	25.02 ± 12.41
H ₁	واریانس غالیت	22.73 ± 4.43	7.21 ± 4.30	317.08 ± 36.52	2.65 ± 0.77	7.95 ± 1.91	33.55 ± 59.15	3.79 ± 12.02
H ₂	فرم دیگر واریانس غیر افزایش	22.26 ± 3.96	7.14 ± 3.51	316.49 ± 34.86	2.49 ± 0.66	7.77 ± 1.76	15.99 ± 33.42	3.72 ± 8.89
F	میانگین کواریانس اثر افزایشی و غالیت	2.14 ± 6.74	-0.97 ± 3.85	-47.99 ± 42.32	0.44 ± 0.91	-0.54 ± 1.61	-78.07 ± 38.23	-7.72 ± 12.59
^{0.5})D/H ₁ (درجه غالیت	0.67 ± 0.07	1.43 ± 1.23	0.87 ± 0.08	0.77 ± 0.12	1.31 ± 0.29	1.67 ± 2.12	0.35 ± 0.38
kd/(kd+kr)	نسبت ژنهای غالب	0.52 ± 0.04	0.45 ± 0.15	0.47 ± 0.03	0.53 ± 0.05	0.48 ± 0.05	-0.61 ± 0.34	0.28 ± 0.18
h ² /H ₂	تعداد فاکتورهای موثر	0.51 ± 0.30	2.88 ± 0.84	2.21 ± 0.29	0.03 ± 0.15	2.33 ± 0.51	-0.84 ± 1.74	4.58 ± 2.25
h	متوجه جهت غالیت	3.24 ± 0.8	4.35 ± 1.07	24.57 ± 2.13	0.44 ± 0.37	4.08 ± 0.59	1.89 ± 4.21	-4.17 ± 1.88
H ₂ /4H ₁	نسبت ژنهای دارای اثر مثبت و منفی	0.25	0.25	0.25	0.23	0.24	0.12	0.25

رگرسیون و سهمی محدود کننده قرار نداشتند که نشان می‌دهد هیچ کدام از آن‌ها در برگیرنده تمام آلل‌های غالب یا آلل‌های مغلوب نبودند. نظر به این که والد شاهپسند برای صفات مساحت برگ پرچم و ارتفاع گیاه، سپیدرود برای تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، صالح برای طول خروج خوش‌دهی از غلاف، دیلمانی برای شاخص برداشت و حسنی برای وزن شلتوك در هر بوته و طول خوش‌دهی نزدیک‌ترین والدین به مبدأ مختصات بودند، دارای بیشترین وفور آلل‌های غالب برای صفات مذکور بودند. والد ندا برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش‌دهی از غلاف و طول خوش‌دهی، صالح برای مساحت برگ پرچم و شاخص برداشت و والد سپیدرود برای وزن شلتوك در هر بوته که در دورترین نقطه از مبدأ مختصات قرار گرفت دارای بیشترین آلل‌های مغلوب بودند. نتایج حاصل از نسبت‌های غالیت که در جدول ۸ ارائه شده است، نیز موید این نکته است. ژنتیپ‌های واقع در قسمت پایین خط رگرسیون دارای ژن‌های غالب بودند، زیرا نتاج مربوط به والدی که دارای ژن‌های غالب است، تقریباً یکنواخت بوده و ردیف مربوط به آن‌ها دارای حداقل واریانس است (Kearsey and Pooni, 1996). این نوع والد همچنین کم‌ترین شباهت را با والد غیر مشترک دارد و در نتیجه نقطه مربوط به این والد در پایین خط رگرسیون قرار می‌گیرد.

(Verma, and Srivastava, 2004) در توافق بود. مقدار برآورد شده این نسبت برای شاخص برداشت بیانگر وجود ییش از چهار گروه ژنی برای کنترل این صفت بود. در حالی که در سایر صفات نشان از وجود حداقل یک گروه ژنی عمده در کنترل توارث آن‌ها بود.

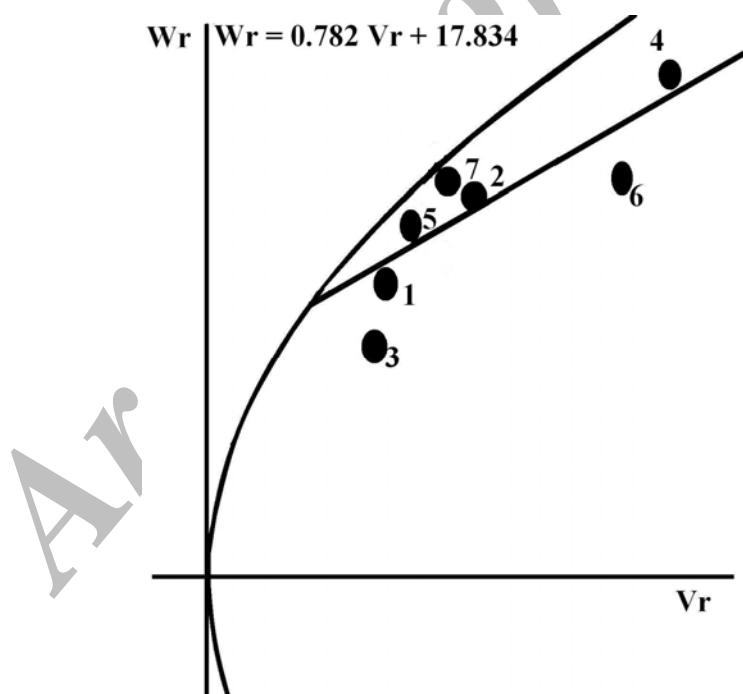
تجزیه گرافیکی Wr برای میانگین تمام صفات مطالعه شده در دو سال در شکل‌های ۲ تا ۸ نشان داده شده است. برای تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش‌دهی از غلاف، وزن شلتوك در هر بوته و شاخص برداشت خط رگرسیون محور Wr و سهمی محدود کننده را در بخش مثبت قطع کرد و حال آن که برای طول خوش‌دهی و مساحت برگ پرچم این تقاطع در قسمت منفی یا به عبارتی زیر مبدأ مختصات قرار گرفت. این موضوع نشان می‌دهد که عمل ژن برای دو صفت آخری به شکل فوق غالیت نسبی ولی برای دو صفت آخرين به شکل فوق غالیت بود. والدین در طول خط رگرسیون به خصوص برای تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش‌دهی از غلاف و شاخص برداشت به صورت پراکنده قرار داشتند که بیانگر تنوع ژنتیکی و همچنین وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مورد مطالعه برای این صفات بود. برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، مساحت برگ پرچم، طول خروج خوش‌دهی از غلاف و وزن شلتوك در بوته هیچ کدام از والدین در محل تقاطع خط

جدول ۸- برآورد نسبت‌های غالبیت در والدین برای تعدادی از صفات مورفولوژیک در برنج

Table 8. Estimation of dominance ratios of parents for some morphological traits in rice

Parents	والدین	Days to flowering	تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشیده‌ی	مساحت برگ پرچم	ارتفاع گیاه	طول خروج خوش از غلاف	طول	وزن شلتون	شاخص
			ندا	Flag leaf area	Plant height	Panicle exsertion	Panicle length	هر بوته	برداشت
			SH	شاهپسند	0.70	0.97	1.01	-	0.75
H	حسنی	0.53	0.84	0.91	0.72	1.01	1.03	-	
SP	سپیدرود	0.76	0.03	-0.03	0.39	0.24	-0.16	-0.24	
N	ندا	0.24	0.41	-0.04	0.10	-0.06	-	0.29	
D	دلیمانی	0.62	0.88	0.97	0.81	0.97	0.06	0.92	
SA	صالح	0.39	-0.34	0.27	0.89	0.11	0.25	-0.28	
IR	IRFAON-215	0.54	0.43	0.27	0.39	0.39	0.05	0.76	

SH: Shahpasand; H: Hasani; SP: Sepidroud; N: neda; D: Delimani; SA: Saleh; IR: IRFAON-215.



شکل ۲- رگرسیون Wr بر روی Vr برای تعداد روز از نشاکاری تا خوشیده‌ی در برنج

(۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دلیمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 2. Regression of Wr to Vr for days to flowering in rice

(1: Shahpasand; 2: Hassani; 3: Sepidroud; 4: Neda; 5: Deilamani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)

ژنتیکی ارتفاع بیشتر گیاه در ارقام مورد مطالعه توسط آلل های غالب است (شکل ۴).

برای طول خروج خوش از غلاف ارقام حسنی، دیلمانی و صالح دارای بیشترین ژن های غالب و ندا دارای بیشترین ژن های مغلوب بودند و دو والد سپیدرود و IRFAON-215 از نظر ژن های غالب و مغلوب وضعیت حد بواسطه را داشتند. از آن جا که حسنی و دیلمانی دارای حداکثر طول خروج خوش بودند، می توان اظهار کرد که افزایش طول خروج خوش از غلاف توسط آلل های غالب کنترل می شود (شکل ۵).

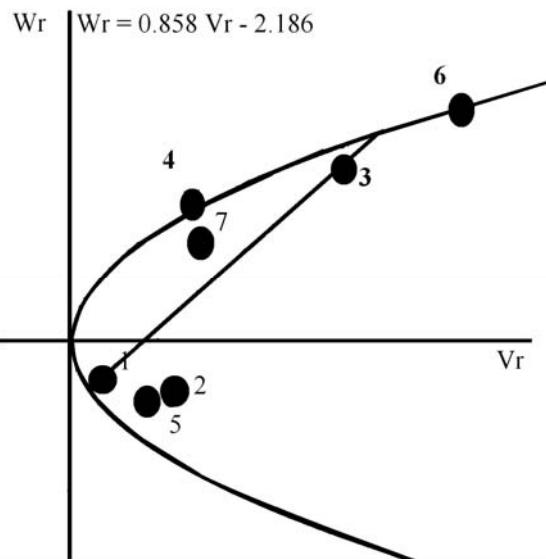
در شکل ۶ همان طور که ملاحظه می شود ارقام شاه پسند، دیلمانی و حسنی با حداکثر طول خوش نزدیک مبدأ مختصات قرار داشتند و بیشترین آلل های غالب را داشتند، ولی رقم ندا دارای بیشترین ژن های مغلوب بود و ارقام سپیدرود، صالح و IRFAON-215 در وضعیت حد بواسطه قرار داشتند. از روی نتیجه تجزیه گرافیکی می توان اظهار کرد که افزایش طول خوش توسط آلل های غالب کنترل می شود. پراکندگی والدها در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم حسنی با کمترین میزان وزن شلتوك در هر بوته نزدیکترین والد به محل تقاطع خط رگرسیون با محور Wr بود و در پایین محور مختصات قرار داشت و دارای حداکثر تعداد ژن های غالب برای وزن شلتوك در هر بوته بود. والدین سپیدرود، دیلمانی و IRFAON-215 با بیشترین فاصله از محل

(Mather and Jinks, 1971)

شکل ۲ مربوط به تعداد روز از نشاکاری تا خوشیده است. قرار گرفتن ارقام سپیدرود و ندا در نزدیک ترین و دورترین نقطه از مبدأ مختصات بیانگر این است که این دو رقم به ترتیب حاوی بیشترین آلل های غالب و مغلوب کنترل کننده این صفت بودند. اما نکته حائز اهمیت این بود که دو رقم حسنی (زو درس ترین والد) و IRFAON-215 (دیررس ترین والد) در میانه قرار داشتند و بنابراین در کنترل دیررسی و زودرسی در والدین مورد مطالعه ترکیبی از آلل های غالب و مغلوب نقش داشتند.

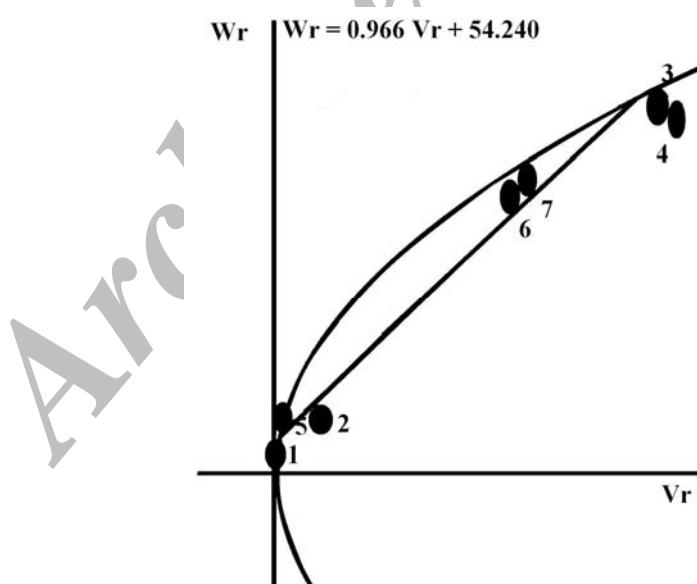
در شکل ۳ که در ارتباط با کنترل ژنتیکی مساحت برگ پرچم است، ارقام بومی شاه پسند، دیلمانی و حسنی که دارای بیشترین میزان مساحت برگ پرچم بودند، نزدیک مبدأ مختصات و در پایین خط رگرسیون و ارقام اصلاح شده (ندا، سپیدرود و صالح) و رقم IRFAON-215 که مساحت برگ پرچم در آنها کمتر بود در دورترین نقاط واقع شدند. بنابراین افزایش مساحت برگ پرچم توسط آلل های غالب و کاهش آن توسط آلل های مغلوب کنترل می شوند.

برای ارتفاع گیاه نیز ارقام بومی شاه پسند، دیلمانی و حسنی با حداکثر ارتفاع نزدیک مبدأ مختصات، ارقام ندا و سپیدرود با حداقل ارتفاع در دورترین نقطه و دو رقم صالح و IRFAON-215 با ارتفاع متوسط در وضعیت حد بواسطه قرار گرفتند. این نتیجه مبین کنترل



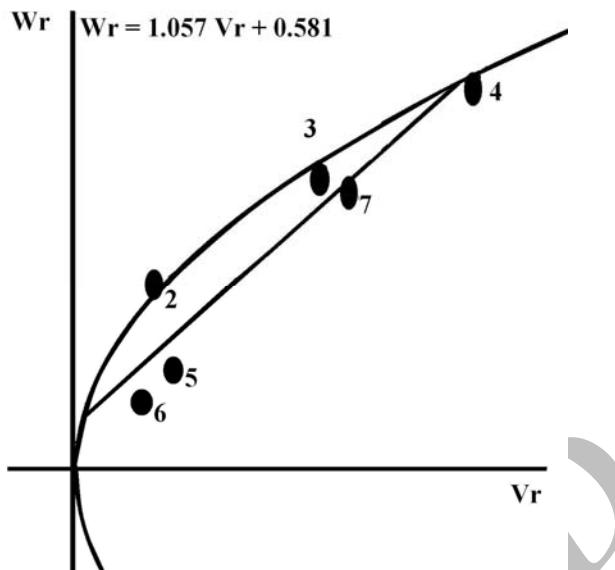
شکل ۳- رگرسیون Wr بر روی Vr برای مساحت برگ پرچم در برنج (۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دیلمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 3. Regression of Wr to Vr for flag leaf area in rice (1: Shahpasand; 2: Hassani; 3: Sepidroud; 4: Neda; 5: Deilmani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)



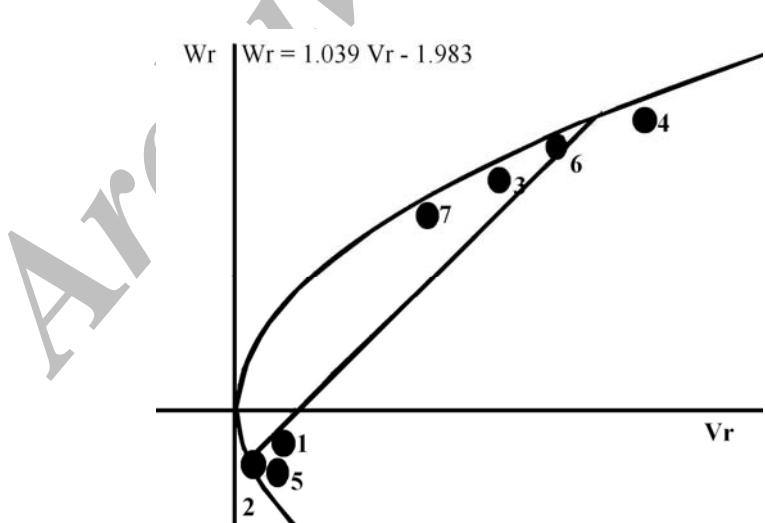
شکل ۴- رگرسیون Wr بر روی Vr برای ارتفاع گیاه در برنج (۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دیلمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 4. Regression of Wr to Vr plant height in rice (1: Shahpasand; 2: Hassani; 3: Sepidroud; 4: Neda; 5: Deilmani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)



شکل ۵- رگرسیون Wr بر روی Vr برای طول خروج خوشه از غلاف در برنج (۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دیلمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 5. Regression of Wr to Vr panicle exertion in rice (2: Hassani; 3: Sepidroud, 4: Neda; 5: Deilmani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)



شکل ۶- رگرسیون Wr بر روی Vr برای طول خروج (۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دیلمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 6. Regression of Wr to Vr panicle length in rice (1: Shahpasand; 2: Hassani; 3: Sepidroud, 4: Neda; 5: Deilmani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)

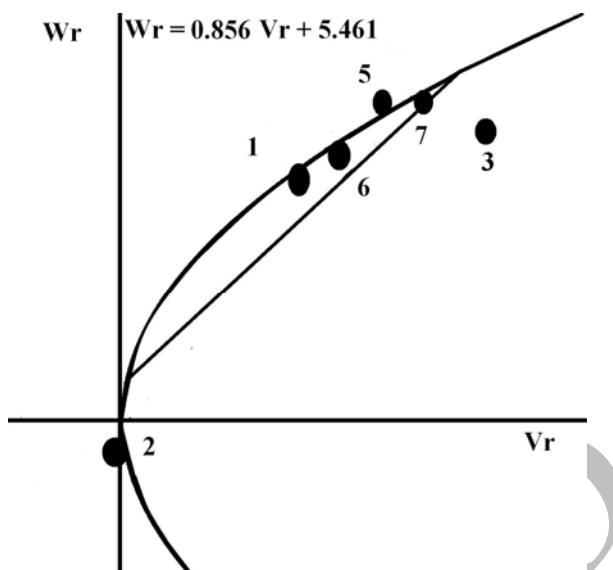
قرار داشت (شکل ۸). از آن‌جا که شاخص برداشت در سه رقم دوم بالا و در سه رقم اول پایین بود، می‌توان نتیجه گرفت که افزایش شاخص برداشت توسط آلل‌های مغلوب کنترل می‌شود.

به طور کلی در تحقیق حاضر واریانس افزایشی، غالیت و شکل دیگر واریانس غیرافزایشی برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوش‌دهی از غلاف و طول خوش‌دهی معنی دار بود که بیانگر وجود اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفات بود. اما از آن‌جا که واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالیت در سه صفت اول بیشتر بود، می‌توان اظهار کرد که سهم اثر افزایشی در کنترل صفات فوق بیشتر از جزء غالیت است. این یافته همانند نتیجه حاصل از تحقیق آلسسو تورز و ایسایاس (Alenso Torre and Isaias, 2007) و میشرا و سینگ (Mishra and Singh 1998) مبنی بر کنترل ژنتیکی تعداد روز تا گلدهی و ارتفاع گیاه توسط اثر افزایشی ژن‌ها است. در مورد شاخص برداشت فقط جز افزایشی معنی دار بود که حاکی از اهمیت بیشتر اثر افزایشی نسبت به اثر غیر افزایشی در کنترل این صفت بود. در کنترل ژنتیکی صفت طول خوش‌دهی که هر دو جز غیر افزایشی (H_1 و H_2) معنی دار بودند، سهم اثر غیرافزایشی نسبت به اثر افزایشی بیشتر بود. در تحقیقات گراویوس و مک‌نیو (Gravous and McNew 1993)

مذکور، دارای حداکثر آلل‌های مغلوب بودند (شکل ۷). ارقام صالح و شاهپسند با موقعیت حدواسط دارای ترکیبی از آلل‌های غالب و مغلوب بودند.

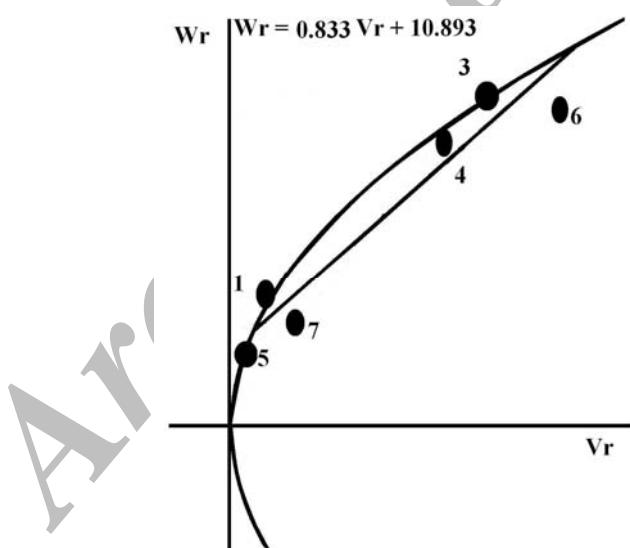
بر اساس هتروزیس مشاهده شده در هیبریدهای مورد مطالعه (جدول ۴ و شکل ۱) تلاقی صالح \times IRFAON-215 در رتبه دوم هتروزیس برای وزن شلتونک در هر بوته نسبت به متوسط والدین و والد برتر (IRFAON-215) قرار داشت. از آن‌جا که با حذف والد ندا فرضیات مدل افزایشی - غالیت برای صفت وزن شلتونک در هر بوته محقق شد و در نتیجه دلیلی برای وجود اثر متقابل غیرآللی برای کنترل این صفت در مواد مورد مطالعه وجود نداشت (Mather and Jinks, 1977) هتروزیس مثبت و معنی‌دار برای وزن شلتونک در هر بوته در تلاقی فوق وجود داشت، هتروزیس مشاهده شده در این تلاقی را می‌توان به اثر غالیت نسبت داد (Kearsey and Pooni, 1996). حال آن که اگر یکی از والدین تمام آلل‌های افزاینده صفت را در بر داشت، هتروزیس ناشی از عمل فوق غالیت می‌بود.

با توجه به پراکنش والدین در طول خط رگرسیون در مورد شاخص برداشت، ارقام شاهپسند، دیلمانی و IRFAON-215 دارای حداکثر ژن‌های غالب بودند. ارقام سپیدرود و صالح با بیشترین فاصله درای حداکثر ژن‌های مغلوب بودند و ندانیز در وضعیت حدواسط



شکل ۷- رگرسیون Wr بر روی Vr برای وزن شلتوك در هر بوته در برنج (۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: دیلمانی؛ ۵: صالح؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 7. Regression of Wr to Vr grain yield per plant in rice (1: Shahpasand; 2: Hassani; 3: Sepidroud; 4: Deilmani; 5: Saleh; 6: IRFAON-215)



شکل ۸- رگرسیون Wr بر روی Vr برای شاخص برداشت در برنج (۱: شاهپسند؛ ۲: حسنی؛ ۳: سپیدرود؛ ۴: ندا؛ ۵: دیلمانی؛ ۶: صالح؛ ۷: IRFAON-215)

Fig. 8. Regression of Wr to Vr for harvest index in rice (1: Shahpasand; 3: Sepidroud, 4: Neda; 5: Deilmani; 6: Saleh; 7: IRFAON-215)

نتایج حاصل از تجزیه گرافیکی بیانگر این است که در مواد اصلاحی مورد مطالعه افزایش صفات مساحت برگ پرچم، ارتفاع گیاه، طول خروج خوشه از غلاف و طول خوشه توسط آلل های غالب ، افزایش شاخص برداشت توسط آلل های مغلوب و برای دو صفت وزن شلتوك در هر بوته و تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی افزایش این صفات توسط ترکیبی از آلل های غالب و مغلوب کنترل شد.

با توجه به این که در پژوهش های اصلاحی افزایش شاخص برداشت، کاهش دوره رشد و دست یابی به ارقام پاکوتاه مدنظر محققین است، نتایج بررسی تطبیقی هتروزیس مشاهده شده در صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی، ارتفاع گیاه و شاخص برداشت در مقایسه با وزن شلتوك هر بوته نشان داد که در تلاقی 215×15 IRFAON هتروزیس مثبت برای صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی و ارتفاع گیاه (به عبارتی افزایش این صفات) و هتروزیس منفی برای شاخص برداشت وجود داشت، که نشان می دهد این تلاقی نمی تواند یک تلاقی مطمئن از نظر چند صفت عمده مذکور برای تولید هیرید باشد. تلاقی 15×15 صالح علی رغم این که هتروزیس کمتری را برای وزن شلتوك در هر بوته نشان داد ولی از نظر سایر صفات نیز از هتروزیس مطلوب، یعنی هتروزیس منفی برای تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی و ارتفاع گیاه و هتروزیس مثبت برای شاخص برداشت،

ژرم پلاسیم آمریکا و سینک و کومار (Singh and Kumar 2004) سهم بیشتر اثر افزایشی ژن ها در کنترل ژنتیکی تعداد روز تا گله‌ی، ارتفاع گیاه، طول خوشه و عملکرد دانه گزارش شد.

نتایج این تحقیق نشان داد که صفات مساحت برگ پرچم، طول خوشه و وزن شلتوك هر بوته تحت تاثیر عمل فوق غالیت ژن ها است. حال آن که صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوشه از غلاف و شاخص برداشت تحت تاثیر غالیت جزء ژن های عامل این صفات هستند. تجزیه گرافیکی نیز موید نتیجه فوق بود. به طوری که در صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشدهی، ارتفاع گیاه، طول خروج خوشه از غلاف، وزن شلتوك در هر بوته و شاخص برداشت که خط رگرسیون، محور Wr و سهمی محدود کننده را در بخش مثبت قطع کرد، دلالت بر عمل غالیت نسبی ژن های کنترل کننده داشت ولی برای طول خوشه و مساحت برگ پرچم این تقاطع در قسمت منفی یا به عبارتی زیر مبدأ مختصات قرار گرفت و نشان دهنده درجه‌ای از فوق غالیت بود. نتیجه حاصل از تجزیه گرافیکی و برآورد پارامترها از نظر نوع عمل ژن برای تمام صفات با همدیگر هماهنگ بود، به جز وزن شلتوك در هر بوته که در تجزیه گرافیکی عمل غالیت جزء را نشان داد، ولی درجه غالیت حاکی از عمل فوق غالیت ژن ها بود.

ارتفاع گیاه از مفید بودن این تلاقی در تولید هیریدی پاکوتاه می‌کاهد. اما از آنجا که هتروزیس مشاهده شده برای عملکرد دانه ناشی از غالیت متوسط است، امکان تولید لاینهای اینبردی که فراتر از والدین باشند، در این تلاقی وجود دارد.

برخوردار بود و از این رو می‌تواند در پروژه‌های تولید هیرید مورد بهره‌گیری قرار گیرد. در تلاقی صالح \times IRFAON-215 با وجود هتروزیس منفی برای تعداد روز از نشاکاری تا خوش‌دهی و هتروزیس مثبت برای شاخص برداشت، وجود هتروزیس مثبت و بالا برای

References

- Acharya, B., Swain, B., and Pande, K. 2000.** Nature of gene action for yield and its components in lowland rices using diallel analysis. *Oryza* 37: 76–78.
- Akram, M. 2004.** Inheritance of seed and seedling vigor in rice (*Oryza sativa L.*). Ph.D. Thesis, Department of Plant Breeding and Genetics, University of Arid Agriculture, Rawalpindi, Pakistan.
- Alam, M. F., Khan, M. R., Nuruzzaman, M., Parvez, S., Swaraz, A. M., Alam, I., and Ahsan, N. 2004.** Genetic basis of heterosis and inbreeding depression in rice (*Oryza sativa L.*). *Journal of Zhejiang University Science* 5: 406-411.
- Alonso Torres, E., and Isaias, O. G. 2007.** Partial diallel analysis of agronomic characters in rice (*Oryza sativa L.*). *Genetics and Molecular Biology* 30: 605-613. .
- Alzona, A. V., and Arraudeau, M. A. 1995.** Heterosis in yield components of upland rice. *Philippine Journal Crop Science* 17: 13-18.
- Anonymous. 2002.** Standard Evaluation System for Rice . IRRI. Philippines.
- Anonymous. 2004.** SPSS 14. SPSS users guide. SPSS Inc, Chicago, IL., USA.
- Brar, D. S., and Khush, G. S. 2002.** Transferring genes from wild species into rice. pp. 197-217. In: Kang, M. S. (ed.) Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding. CABI, Oxford.
- Calpe, C. 2004.** Rice situation update. *International Rice Commission Newsletter*, 53: 4-16.
- Chandler, R. F. J. 1969.** Plant morphology and stand geometry in relation to nitrogen. *Crop Science* 9: 265-285.
- Gravos, K., and McNew, R. 1993.** Combining ability and heterosis in U.S southern long grain rice. *Crop Science* 33: 83-86.

- Griffing, B. 1956.** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Australian Journal of Biology Science 9: 463-493.
- Hosseini, M., Honarnejad, R., Torang, A. R. 2005.** Estimation of gene effects and combining ability for some of quantitative traits in rice by diallel method. Iranian Journal of Agricultural Science 36: 21-32 (in Farsi).
- Kearsey, M. L., and Pooni, H. S. 1996.** The Genetic Analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall, London. 381 pp.
- Leng, Y., and Hong, D. L. 2004.** Grain quality and genetic analysis of hybrids derived from different ecological types in Japonica rice (*Oryza sativa* L.). Rice Science 11: 165-170.
- Liu, G., Zhang, Z., Zhu, H., Zhao, F., Ding, X., Zeng, R., Li, W., and Zhang, G. 2008.** Detection of QTLs with additive effects and additive by environment interaction effects on panicle number in rice (*Oryza sativa* L.) with single-segment substitution lines. Theoretical and Applied Genetics 116: 923–931.
- Mather, K., and Jinks, J. L. 1971.** Biometrical genetics. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY. 38 pp.
- Mather, K., and Jinks, J. L. 1977.** Introduction to Biometrical Genetics. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Matzinger, D. F., Mann, T. J., and Cokerham, C. C. 1962.** Diallel crosses in *Nicotina tabacum*. Crop Science 2: 383-386.
- Mishra, D. K., and Singh, C. B. 1998.** Gene action for seed yield and its components in rice under different environments. Oryza 35: 325–328.
- Nuruzzaman, M., Alam, M. F., Ahmed, M. G., Shohael, M. A., Biswas, M. K., Amin, M. R., and Hossain, M.M. 2002.** Studies on parental variability and heterosis in rice (*Oryza sativa* L.). Pakistan Journal of Biological Science 5: 1006-1009.
- Roy, D. 2000.** Plant Breeding Analysis and Exploitation of Variation. Alpha Science International LTD. 701 pp.
- Shapiro, S. S., and Wilk, M. B. 1965.** An analysis of variance test for normality (complete samples). Biometry. 52: 591–611.

- Sharifi, P., Dehghani, H., Mumeni, A., and Moghaddam, M. 2009.** Estimation of genetic and genotype \times environment effects for some quantitative traits of rice. Iranian Journal of Agricultural Sciences. (Accepted, in Farsi).
- Singh, N.K., and Kumar, A. 2004.** Combining ability analysis to identify suitable parents for heterotic rice hybrid breeding. Inter. Rice Research Notes, 29: 21-22.
- 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://lrbm.ab.a.u-tokyo.ac.jp/~ukai/dial98.html>
- Vanaja, T., and Babu, C. 2004.** Heterosis for yield and yield components in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Tropical Agriculture 42: 43-44.
- Verma, O. P., and Srivastava, H. K. 2004.** Genetic component and combining ability analyses in relation to heterosis for yield and associated traits using three diverse rice-growing ecosystems. Field Crop Research 88: 91–102.
- Virmani, S. S., Mao C. X., and Hardy B. 2003b.** Hybrid rice for food security, poverty alleviation, and environmental protection. Proceedings of the 4th International Symposium on Hybrid Rice, Hanoi, Vietnam, 14-17 May 2002. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute. 407 pp.
- Virmani, S. S., Sun, Z. X., Mou, T. M., Jauhar Ali, A., and Mao, C. X. 2003a.** Two-Line Hybrid Rice Breeding Manual. Copyright International Rice Research Institute, Philippines.
- Zhang, Q., Gao, Y. J., Yang, S. H., Ragab, R. A., Maroof, M. A. S., and Li, Z. B. 1994.** A diallel analysis of heterosis in elite hybrid rice based on RFLPs and microsatellites. Theoretical and Applied Genetics 89: 185-192.