"مجله علوم زراعی ایران"
جلد سیزدهم، شماره ۲ تابستان ۱۳۹۰

ارزیابی عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم گیاهی برنج (*Oryza sativa* L.) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها

Assessment of gene action and heritability of important plant characteristics in rice (*Oryza sativa* L.) using generation mean analysis

بابک ربیعی[۱] و علی قربانی‌پور[۲]

چکیده

ربیعی، ب. و ع. قربانی پور. ۱۳۹۰. ارزیابی عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم گیاهی برنج (*Oryza sativa* L.) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها. **مجله علوم زراعی ایران. ۱۳(۲): ۴۲۳-۴۰۸.**

به منظور تعیین نوع عمل ژن‌ها و برآورد وراثت‌پذیری و تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات مهم برنج، دو رقم برنج ایرانی به اسامی دیلمانی و سپیدرود در سال زراعی ۱۳۸۵ تلاقی داده شدند و نسل F1 به دست آمد. پس از خودگشنی بوته‌های F1 و نیز تلاقی آنها با هر دو والد در سال ۱۳۸۶، نسل‌های F2، BC1 و BC2 تولید شدند. بذر هردو والد (P1 و P2) به همراه بذر نسل‌های F1، F2، BC1 و BC2 در سال زراعی ۱۳۸۷ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان کشت شدند و یازده صفت گیاهی شامل ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، درصد باروری خوشه، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی و روز تا رسیدگی کامل مورد ارزیابی قرار گرفتند. با توجه به معنی‌دار شدن میانگین مربعات بین نسل‌ها برای تمامی صفات به غیر از وزن هزار دانه و تعداد دانه در خوشه، تجزیه میانگین نسل‌ها برای برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات انجام شد. نتایج حاصل نشان داد که برای صفاتی مثل روز تا ۵۰ درصد گلدهی و روز تا رسیدگی کامل دانه، عمل افزایشی ژن‌ها مهم‌تر از عمل غالبیت و برای سایر صفات مورد مطالعه به غیر از عملکرد دانه که در آن هر دو اثر افزایشی و غالبیت نقش داشتند، عمل غالبیت ژن‌ها مهم‌تر از افزایشی بود. در توارث صفات ارتفاع بوته، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و عملکرد دانه علاوه بر عمل افزایشی و غالبیت ژن‌ها، اثرات متقابل اپیستازی نیز موثر بودند. برآورد درجه غالبیت ژن‌ها نشان داد که صفات روز تا ۵۰ درصد گلدهی، روز تا رسیدگی کامل و عملکرد دانه تحت کنترل غالبیت نسبی ژن‌ها، طول خوشه تحت کنترل غالبیت کامل ژن‌ها و سایر صفات مورد مطالعه تحت کنترل فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی صفات از ۰/۳۶ برای طول خوشه تا ۰/۸۲ برای روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی و میانگین وراثت‌پذیری خصوصی صفات از ۰/۰۷ برای ارتفاع بوته تا ۰/۶۹ برای روز تا ۵۰ درصد گلدهی متغیر بود. میانگین تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات مورد مطالعه نیز از حداقل یک ژن برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، درصد باروری خوشه و تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، تا ۲۴ ژن برای عملکرد دانه در نوسان بود. به طور کلی با توجه به وجود اثر غالبیت ژنی در کنترل بیشتر صفات مورد مطالعه، تولید ارقام هیبرید برای افزایش عملکرد در واحد سطح در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود پیشنهاد می‌شود. در عین حال، نظر به اینکه ژن‌های با اثر افزایشی نیز در تبیین اکثر این صفات دخالت دارند، ابتدا استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمیع این ژن‌ها و گزینش لاین‌های با خواص زراعی مطلوب سودمند خواهد بود.

واژه‌های کلیدی: برنج، تجزیه میانگین نسل‌ها، عمل ژن و وراثت‌پذیری.

تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۹/۱۱ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۷/۲۱

۱- دانشیار دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: rabiei@guilan.ac.ir)
۲- دانشجوی کارشناسی ارشددانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

انتخاب روش‌های اصلاحی مناسب برای جمعیت‌های مختلف بستگی به نوع عمل ژن‌ها، میزان وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی صفات مورد مطالعه دارد، به طوری که برای حالتی که عمل افزایشی ژن نقش مهم‌تری دارد، انتخاب روش اصلاح جمعیت و تولید لاین‌های خالص مناسب می‌باشد و برای وقتی که عمل غیر افزایشی ژن بیشتر است، روش تولید هیبرید پیشنهاد می‌گردد (Farshadfar, 2000). یکی از عوامل اصلی پیشرفت کم در تولید ژنوتیپ‌های با عملکرد زیاد، درک ناکافی از عمل ژن‌های کنترل کننده عملکرد و اجزای آن است (Roff and Emerson, 2006). روش‌های مختلفی برای ارزیابی جمعیت‌ها و تعیین اساس ژنتیکی کنترل کننده صفات مورد مطالعه وجود دارد که تجزیه میانگین نسل‌ها یکی از مناسب‌ترین آنها محسوب می‌شود (Kearsey and Pooni, 1998). در اغلب روش‌ها از جمله روش دای‌آلل، ارزیابی واریانس ژنتیکی بر مبنای بررسی یک نسل صورت می‌گیرد، ولی در تجزیه میانگین نسل‌ها برای محاسبه اثرات ژنتیکی از میانگین نسل‌های مختلف استفاده می‌شود (Hallauer and Miranda, 1985). در این روش نسل‌های مختلف از تلاقی بین ارقام مورد مطالعه بدست می‌آیند و سپس از ارتباط میانگین نسل‌ها با اثرات ژنتیکی تشکیل دهنده هر نسل، بهترین مدل که بتواند تنوع بین این میانگین‌ها را توجیه نماید، برآورد می‌شود (Farshadfar, 2000).

در سال‌های اخیر آزمایش‌های مختلفی در مورد چگونگی کنترل صفات زراعی و کیفیت محصول در برنج انجام شده است، اما نتایج آنها یکسان نبوده است. فلک‌رو (Falakro, 2000) وراثت‌پذیری و عمل ژن را برای صفات مختلف برنج در چندین تلاقی از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها مورد مطالعه قرار داد. نتایج بررسی‌های او نشان داد که در اکثر تلاقی‌ها عمل افزایشی، غالبیت و اپیستازی ژن‌ها به طور مشترک در توارث صفات دخالت دارند. هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001) نیز اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها را به طور مشترک در توارث صفاتی چون عملکرد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در بوته و طول خوشه گزارش کردند، اما بیان نمودند که در کنترل صفات تعداد دانه پر و پوک در خوشه اثر غالبیت ژن‌ها نقش بیشتری از اثر افزایشی دارد. حسینی و همکاران (Hosseini *et al.*, 2005) از طریق تجزیه دای‌آلل نشان دادند که در شکل‌گیری صفات ارتفاع بوته، تعداد خوشه در بوته و روز تا ۵۰ درصد گلدهی، اثر افزایشی ژن‌ها و برای صفت روز تا رسیدگی کامل اثرات غیر افزایشی ژن‌ها موثر است. احمدی خواه (Ahmadikhah, 2008) وراثت‌پذیری و عمل ژن را برای صفات مختلف برنج در قالب یک طرح لاین×تستر مورد مطالعه قرار داد. نتایج حاصل از آزمایش او نشان داد که در کنترل ژنتیکی صفات تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه، سهم عمل افزایشی ژن‌ها بیشتر از عمل غیر افزایشی ژن‌ها بود، اما برای صفات ارتفاع بوته، درصد عقیمی خوشه و وزن هزار دانه هر دو عمل افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها مهم بودند. رحیمی و ربیعی (Rahimi and Rabiei, 2009) از طریق تلاقی دای‌آلل ۶×۶ مشاهده کردند که صفت طول خوشه بیشتر تحت کنترل اثرات افزایشی و صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه، سطح برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه تحت کنترل اثرات غالبیت ژن‌ها قرار دارند. رحیمی و همکاران (Rahimi *et al.*, 2008) بر اساس نتایج حاصل از تجزیه دای‌آلل به روش‌های دوم و چهارم گریفینگ، سهم اثر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات دوره رشد رویشی، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته و طول دانه قهوه‌ای بیشتر از اثر غیر افزایشی ژن‌ها گزارش کردند.

تیرومنی و همکاران (Thirumeni *et al.*, 2003) به وجود اثرات افزایشی و غالبیت و همچنین اثرات متقابل

Archive of SID

www.SID.ir

افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت ژن‌ها در کنترل صفات تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه در بوته و طول خوشه اشاره کردند. ورما و سریواستاوا (Verma and Srivastava, 2004) نیز وجود هر دو نوع اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها را در کنترل عملکرد و اجزای عملکرد مهم دانستند. سلیم و همکاران (Saleem *et al.*, 2005) نشان دادند که قسمت زیادی از تنوع ژنتیکی برای صفاتی چون تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، تعداد خوشه در بوته، عملکرد دانه و ارتفاع بوته در برنج تحت تاثیر اثرات اپیستازی ژن‌ها قرار دارد. بانیوماتی و تیاگاراجان (Banumathy and Thiyagarajan, 2005) از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها در برنج نشان دادند که در توارث صفات تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه بارور و عملکرد دانه، علاوه بر اثرات ساده افزایشی و غالبیت، اثرات متقابل غیر آللی نیز موثر است. روف و امرسون (Roff and Emerson, 2006) بیان کردند که سهم زیادی از تنوع صفات زراعی و مرتبط با عملکرد دانه در برنج تحت تأثیر عمل غالبیت ژن‌ها قرار دارد و صفات مورفولوژیک بیشتر تحت تأثیر عمل افزایشی ژن‌ها واقع می‌شوند. کریم و همکاران (Karim *et al.*, 2007) در آزمایش خود نشان دادند که محیط اثر زیادی در بیان صفاتی چون تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه پر در خوشه و عملکرد دانه دارد.

مرور منابع مختلف نشان می‌دهد که ساختار ژنتیکی جمعیت‌ها، وراثت‌پذیری و عمل ژن‌ها تحت تاثیر زمینه ژنتیکی مورد مطالعه قرار داشته و نتایج پژوهش‌های مختلف نتایج متفاوتی داشته است. در این آزمایش، پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده صفات مهم زراعی در نتاج حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها ارزیابی شد تا با استفاده از نتایج حاصل، روش اصلاحی مناسب صفات در جمعیت مورد نظر انتخاب شود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی آزمایش، شامل دو رقم برنج ایرانی به اسامی دیلمانی (رقم بومی ایران با کیفیت پخت و تبدیل مطلوب، پابلند و عملکرد پایین) و سپیدرود (رقم اصلاح شده داخلی با کیفیت پخت و تبدیل نامطلوب، پا کوتاه و پرمحصول) بودند که در سال ۱۳۸۵ با هم تلاقی داده شدند. در سال بعد (۱۳۸۶)، بذرهای F_1 کشت شدند و از خودگشنی بوته‌های حاصل، بذر F_2 تهیه شد. همچنین بوته‌های F_1 به عنوان والد پدری با هر دو والد اولیه (P_1 و P_2) تلاقی داده شد تا نسل‌های تلاقی برگشتی (BC_1 و BC_2) تولید شوند. در سال ۱۳۸۷ بذرهای والدین (P_1 و P_2) به همراه نسل‌های، F_1، F_2، BC_1 و BC_2 (مجموعاً شش نسل) در خزانه کشت و سپس در زمین اصلی نشاکاری شدند. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان انجام شد. گیاهچه‌های هر نسل به صورت تک بوته به فاصله ۲۵×۲۵ سانتی‌متر کشت شدند، به طوری که برای نسل والدین و F_1 تعداد ۴۰ بوته در هر کرت، برای نسل‌های تلاقی برگشتی تعداد ۶۰ بوته در هر کرت و برای نسل F_2 ۸۰ بوته در هر کرت در نظر گرفته شد. برای تأمین نیاز غذایی گیاهان، مقدار ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن از منبع کود اوره، ۱۲۰ کیلوگرم در هکتار فسفر از منبع سوپر فسفات تریپل و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار پتاسیم از منبع سولفات پتاسیم به زمین داده شد. برای کود اوره، دوسوم آن در مرحله انتقال نشاء و یک سوم باقیمانده در مرحله حداکثر پنجه‌دهی مصرف شد. کلیه مراقبت-های لازم در طول مرحله رشد و نمو بوته‌ها از قبیل آبیاری و مبارزه با آفات و بیماری‌ها به ویژه بلاست خوشه و کرم ساقه‌خوار برنج، در زمان مناسب و مطابق با توصیه‌های موسسه تحقیقات برنج کشور انجام شد.

صفات مورد بررسی در این تحقیق شامل ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه

Archive of SID

www.SID.ir

در خوشه، تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، درصد باروری خوشه، وزن هزار دانه، روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی، روز تا رسیدگی کامل و عملکرد دانه بودند. اندازه‌گیری کلیه صفات بر اساس روش ارزیابی استاندارد صفات برنج انجام شد (SES, 1996). پس از یادداشت برداری صفات، ابتدا آزمون چولگی و کشیدگی به منظور آزمون نرمال بودن داده‌ها انجام شد و سپس تجزیه واریانس بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام شد. آنگاه، تجزیه میانگین نسل‌ها، با استفاده از رویه IML نرم افزار SAS نسخه ۸/۱ براساس روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) بر مبنای مدل یک انجام شد:

$$Y=m+\alpha[d]+\beta[h]+\alpha^2[i]+2\alpha\beta[j]+\beta^2[l] \qquad (۱)$$

در این رابطه، y میانگین یک نسل، m میانگین حقیقی همه نسل‌ها، [d] مجموع اثرات افزایشی، [h] مجموع اثرات غالبیت، [i] مجموع اثرات متقابل بین اثرات افزایشی، [j] مجموع اثرات متقابل بین اثرات افزایشی و غالبیت، [l] مجموع اثرات متقابل بین اثرات غالبیت و α، β، α^2، $2\alpha\beta$ و β^2 ضرایب پارامترهای فوق می‌باشند. برای آزمون وجود یا عدم وجود اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی (اپیستازی) از آزمون مقیاس (Scaling Test) استفاده شد (Mather and Jinks, 1982; Kearsey and Pooni, 1998). علاوه بر آن، مدل سه، چهار و پنج پارامتری با استفاده از آزمون مقیاس مشترک (Joint Scaling Test) بررسی و بهترین مدل توجیه کننده تغییرات هر یک از صفات مورد مطالعه تعیین شد و سپس معنی‌دار بودن هر یک از اجزای ژنتیکی مدل مورد نظر به وسیله آزمون t مورد بررسی قرار گرفت. آنگاه اجزای ژنتیکی و محیطی کنترل کننده تنوع هر صفت با استفاده از روابط دو الی چهار محاسبه شدند (Mather and Jinks, 1982).

$$D = 2V_{F2} - (V_{BC1} + V_{BC2}) \qquad (۲)$$

$$H = 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - V_E) \qquad (۳)$$

$$V_E = \frac{V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}}{3} \qquad (۴)$$

در این رابطه‌ها، D واریانس افزایشی، H واریانس غالبیت و V_E واریانس محیطی یا جزء غیر ژنتیکی واریانس فنوتیپی هر یک از صفات مورد مطالعه می‌باشد.

وراثت‌پذیری عمومی (h^2_b) صفات با استفاده از روش‌های آلارد (Allard, 1960)، کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) و محمود و کرامر (Mahmud and Krammer, 1951) و وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_n) صفات با استفاده از روش‌های کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) و وارنر (Warnner, 1952) برآورد شدند و سپس میانگین آنها محاسبه شد. متوسط درجه غالبیت ژن‌های کنترل کننده هر صفت نیز با استفاده از روش ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) و از طریق رابطه $\sqrt{H/D}$ برآورد شد. برای محاسبه حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده هر صفت نیز از هفت روش مختلف که توسط لاند (Lande, 1981) و ماتر (Mather, 1949) پیشنهاد شده است، استفاده شد و سپس میانگین حاصل از همه روش‌ها محاسبه گردید. برای انجام تجزیه واریانس طرح آزمایش از رویه GLM و برای برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مورد مطالعه از رویه IML نرم افزار SAS نسخه ۹/۱ استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت بین نسل‌ها از نظر کلیه صفات مورد مطالعه، به غیر از تعداد دانه در خوشه و وزن هزار دانه معنی‌دار بود (جدول ۱). وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها برای صفات مورد مطالعه، حاکی از وجود تنوع ژنتیکی بین آنها بوده و از این‌رو می‌توان پارامترهای ژنتیکی توجیه کننده تغییرات این صفات را در بین نسل‌ها از طریق روش تجزیه میانگین نسل‌ها برآورد نمود.

ارتفاع بوته

اجزای ژنتیکی کنترل کننده تغییرات ارتفاع بوته در

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات گیاهی در برنج با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 1. Analysis of variance for plant characteristics in rice using generation mean analysis

			میانگین مربعات (MS)					
S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی d.f	ارتفاع بوته Plant height	طول خوشه Panicle length	تعداد خوشه در بوته Panicle.plant^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه Spikelet.panicle^{-1}	تعداد دانه در خوشه Grain.panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه Unfilled spikelets.panicle^{-1}
Block	بلوک	2	612. 32**	0.81^{ns}	115.53**	38.5^{ns}	515.28^{ns}	364.58*
Generation	نسل	5	1905.18**	5.62**	43.95*	289.6**	163.18^{ns}	553.13**
Error	خطا	10	57.13	0.71	13.19	50.49	3121.68	80.85
C.V (%)	ضریب تغییرات	-	4.8	2.72	18.68	4.15	13.15	22.58

ادامه جدول ۱

Table 1-Continued

			میانگین مربعات (MS)				
S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی d.f	درصد باروری خوشه Panicle fertility	وزن هزار دانه 1000-grain weight	روز تا ۵۰ درصد گلدهی Days to 50% flowering	روز تا رسیدگی کامل Days to maturity	عملکرد دانه Grain yield
Block	بلوک	2	0.03^{ns}	3.45^{ns}	8.39^{ns}	16.22^{ns}	214468.5^{ns}
Generation	نسل	5	0.06*	5.64^{ns}	159.66**	87.2**	2273028.8**
Error	خطا	10	0.013	2.22	6.39	7.55	201887.2
C.V (%)	ضریب تغییرات	-	8.26	6.36	2.4	1.94	7.16

ns: Non-significant

ns : غیر معنی‌دار

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

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲ ارائه شده است. در نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفت، کای اسکویر مدل سه پارامتری از نظر آماری معنی‌دار و نشان دهنده وجود اثرات متقابل غیر آللی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفت بود. همچنین مدل‌های چهار و پنج پارامتری نیز معنی‌دار بودند، به این معنی که هیچ یک از این مدل‌ها نتوانستند توجیه کننده تغییرات این صفت در بین نسل‌های مورد مطالعه باشند. به این ترتیب مدل شش پارامتری برای برآورد پارامترهای ژنتیکی در نظر گرفته شد. انجام آزمون t برای مقادیر پارامترهای این مدل نشان داد که کلیه پارامترها اختلاف معنی‌داری از صفر داشتند. به عبارت دیگر علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، تمامی اثرات متقابل بین مکانی نیز در کنترل ارتفاع بوته موثر بوده و حاکی از توارث چند ژنی صفت ارتفاع بوته می‌باشند. نکته قابل توجه دیگر در مورد ارتفاع بوته این بود که اثر غالبیت [h] و اثرات متقابل غالبیت×غالبیت [l] دارای علامت متفاوت بودند و از اینرو احتمال وجود اپیستازی از نوع دوگانه در کنترل این صفت وجود دارد. سلیم و همکاران (Saleem *et al.*, 2005) نیز اظهار داشتند که ارتفاع بوته تحت کنترل اثرات اپیستازی افزایشی×افزایشی و غالبیت×غالبیت ژن‌ها قرار دارد. اما نتایج تحقیق حاضر با نتایج رحیمی و همکاران (Rahimi *et al.*, 2008) که سهم اثرات افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفت ارتفاع بوته بیشتر از اثرات غیر افزایشی ژن‌ها اعلام نمودند، مطابقت نداشت که احتمالاً دلیل آن به علت تفاوت مواد ژنتیکی والدینی، نحوه توزیع الل‌ها در والدین و همچنین شرایط اجرای آزمایش می‌باشد.

اجزای تنوع برای ارتفاع بوته در جدول ۳ ارائه شده است. برای این صفت سهم واریانس غالبیت [H] بیشتر از واریانس افزایشی [D] بود که نشان دهنده اهمیت بیشتر عمل غالبیت ژن‌ها نسبت به عمل افزایشی در کنترل آن بود. همچنین متوسط درجه غالبیت برای این صفت بیشتر از یک برآورد شد که نشان دهنده وجود عمل فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل ارتفاع بوته بود (جدول ۳). حسینی و همکاران (Hosseini *et al.*, 2005) گزارش کردند که ارتفاع بوته تحت کنترل اثر غالبیت کامل ژن‌ها قرار دارد. متوسط وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت به ترتیب برابر با ۰/۶۸ و ۰/۰۷ برآورد شد (جدول ۴). این موضوع با نتایج جدول ۳ در ارتباط با درجه غالبیت بالاتر از یک و اثرات فوق غالبیت ژن‌ها مطابقت داشت. هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001) نیز وراثت‌پذیری خصوصی را برای این صفت پایین و ۰/۳۷ برآورد کردند. در مقابل بون‌هونگ (Boonhong, 1997) وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را برای این صفت بسیار بالا و به ترتیب ۰/۹۸ و۰/۷۵ برآورد کرد که البته با نتایج این تحقیق مطابقت نداشت. به نظر می‌رسد که تضاد موجود در نتایج تحقیقات مختلف ناشی از نوع مواد گیاهی بکار رفته و شرایط اجرای آزمایش باشد. حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت به طور متوسط ۴/۱۳ عدد به دست آمد (جدول ۵) که نشان از چند ژنی بودن آن دارد و نتایج حاصل از برآورد سایر پارامترها را تأیید می‌کند.

طول خوشه

اجزای ژنتیکی مربوط به طول خوشه در جدول ۲ درج شده است. کای اسکویر غیر معنی‌دار برای مدل سه پارامتری نشان دهنده مناسب بودن مدل ساده افزایشی- غالبیت و عدم وجود اثر متقابلی غیر آللی در کنترل تغییرات این صفت بود. وجود اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار حاکی از این واقعیت است که در کنترل طول خوشه به تناسب هر دو نوع اثرات ژنتیکی نقش دارند که در این میان اثر غالبیت موثرتر بود. هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001) نیز با استفاده از تلاقی دای‌آلل نشان دادند که اثرات افزایشی و غالبیت به طور مشترک در توارث طول خوشه دخالت دارند. در کنترل طول خوشه، مقدار

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۲- برآورد پارامترهای ژنتیکی و آزمون کفایت مدل برای صفات گیاهی در برنج از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها

Table 2. Estimation of genetic parameters and scaling test for plant characteristics in rice using generation mean analysis

Plant characteristics	صفات گیاهی	m t_m	[d] t_d	[h] t_h	[i] t_i	[j] t_j	[l] t_l	χ^2
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	172.22**	1.14**	4.25**	-9.16**	-65.66**	-70.58**	-
		132.5	4.54	2.72	2.45	19.42	12.19	
Panicle length (cm)	طول خوشه (سانتی‌متر)	31.1**	0.14**	1.32**	–	–	–	0.24ns
		61.79	41	6.76				
Panicle.plant^{-1}	تعداد خوشه در بوته	19.13**	–1.7**	–5.75**	–	–	–	1.45ns
		10.7	4.06	4.14				
Spikelet.panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه	175.22**	5.5**	14.24**	–	–	–	1.45ns
		11.36	4.07	10.63				
Unfilled spikelets.panicle^{-1}	تعدادخوشه‌چه پوک در خوشه	30.4**	–24.08**	117.38**	85.56**	–49.62**	–114.24**	–
		13.6	4.95	16.8	9.31	8.47	11.46	
Panicle fertility (%)	درصد باروری خوشه	1.39**	-0.03 ns	0.3**	–	–	–	0.05ns
		3.69	0.29	11.66				
Days to 50% flowering	روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	106.76**	2.49**	14.06**	–	–	–	0.94ns
		98.37	34.72	48.56				
Days to maturity	روز تا رسیدگی کامل	142.46**	1.14**	9.85**	–	–	–	0.57ns
		154.99	28.57	93.5				
Grain yield (kg.ha^{-1})	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	5028.55**	-6478.28**	5725.85**	6788.72**	–18161.99**	–8821.49**	–
		109.8	72.61	51.12	37.33	109.2	55.98	

ns: Non-significant

ns : غیر معنی‌دار

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. اعداد بالا، مقدار پارامترهای ژنتیکی و اعداد پایین مقدار t برای آزمون معنی‌دار بودن آنها برای هر صفت می‌باشند

* a* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively. The values in the first and second rows for each trait are genetic parameters and t values for their significance test, respectively

جدول ۳- اجزای واریانس و درجه غالبیت ژن‌های کنترل کننده صفات گیاهی در برنج

Table 3. Variance components and degree of dominance of genes controlling plant characteristics in rice

Plant characteristics	صفات گیاهی	واریانس افزایشی Additive variance (D)	واریانس غالبیت Dominance variance (D)	واریانس محیطی Environmental variance (E)	درجه غالبیت Degree of dominance
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	40.34	513.36	111.58	3.57
Panicle length (cm)	طول خوشه (سانتی‌متر)	2.66	2.44	4.66	0.96
Panicle.plant^{-1}	تعداد خوشه در بوته	38.18	99.12	92.19	1.61
Spikelet.panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه	179.42	225.4	609.79	1.12
Unfilled spikelets.panicle^{-1}	تعدادخوشه‌چه پوک در خوشه	166.12	1249.4	398.88	2.74
Panicle fertility (%)	درصد باروری خوشه	0.1	0.212	0.05	1.46
Days to 50% flowering	روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	17.34	4	3.33	0.48
Days to maturity	روز تا رسیدگی کامل	20	5.36	4.99	0.52
Grain yield (kg.ha^{-1})	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	305150.8	139044.76	135744.8	0.68

Archived in SID

www.SID.ir

جدول ۴- وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات گیاهی در برنج

Table 4. Broad- and narrow-sense heritability for plant characteristics in rice

Plant characteristicss	صفات گیاهی	وراثت‌پذیری عمومی* Broad-sense heritability* 1	2	3	میانگین Mean	وراثت‌پذیری خصوصی* Narrow-sense heritability* 1	2	میانگین Mean
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتی متر)	0.62	0.57	0.83	0.68	0.08	0.06	0.07
Panicle length (cm)	طول خوشه (سانتی متر)	0.25	0.3	0.52	0.36	0.2	0.27	0.24
Panicle.plant^{-1}	تعداد خوشه در بوته	0.36	0.32	0.6	0.43	0.14	0.17	0.15
Spikelet.panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه	0.42	0.34	0.4	0.39	0.01	0.18	0.14
Unfilled spikelets.panicle^{-1}	تعدادخوشه‌چه پوک در خوشه	0.53	0.49	0.78	0.6	0.11	0.09	0.1
Panicle fertility (%)	درصد باروری خوشه	0.79	0.69	0.86	0.78	0.33	0.28	0.3
Days to 50% flowering	روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	0.84	0.74	0.87	0.82	0.67	0.7	0.69
Days to maturity	روز تا رسیدگی کامل	0.8	0.7	0.84	0.78	0.61	0.66	0.64
Grain yield (kg.ha^{-1})	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	0.63	0.58	0.77	0.56	0.47	0.53	0.5

*وراثت‌پذیری عمومی به ترتیب با روش‌های آلارد (Allard, 1960)، کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) و محمود و کرامر (Mahmud and Krammer, 1951) و وراثت‌پذیری خصوصی به ترتیب با روش‌های کرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) و وارنر (Warnner, 1952) برآورد شده‌اند

* Broad-sense heritabilities were estimated by Allard (1960), Kearsey and Pooni (1998) and Mahmud and Krammer (1951) methods, respectively, and narrow- sense heritabilities were evaluated by Kearsey and Pooni (1998) and Warnner (1952) methods, respectively

جدول ۵- برآوردهای تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات گیاهی در برنج

Table 5. Estimates of number of genes controlling plant characteristics in rice

Plant characteristics	صفات گیاهی	روش* Method* 1	2	3	4	5	6	7	میانگین Mean
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتی متر)	7.4	5.38	3.86	1.15	2.25	0.1	7.8	4.13
Panicle length (cm)	طول خوشه (سانتی‌متر)	10.95	3.62	2.76	0.78	3.3	0.06	15.45	5.27
Panicle.plant^{-1}	تعداد خوشه در بوته	0.22	0.076	0.05	0.011	0.04	0.04	0.24	0.1
Spikelet.panicle^{-1}	تعداد خوشه‌چه در خوشه	0.16	0.09	0.05	0.01	0.036	0.09	0.13	0.08
Unfilled spikelets.panicle^{-1}	تعدادخوشه‌چه پوک در خوشه	0.0014	0.0009	0.0006	0.0002	0.0004	0.68	0.0002	0.1
Panicle fertility (%)	درصد باروری خوشه	0.0003	0.0002	0.0001	0.00005	0.0008	0.23	0.0004	0.33
Days to 50% flowering	روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	0.52	0.25	0.18	0.01	0.2	9.44	13.68	3.45
Days to maturity	روز تا رسیدگی کامل	0.67	0.25	0.18	0.09	0.2	2.36	9.5	1.9
Grain yield (kg.ha^{-1})	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	43.57	20.48	16.43	6.86	16.04	3.8	60.37	23.9

* روش‌های ۱ و ۲ با استفاده از لاند (Lande, 1981) و ۳ الی ۷ با استفاده از ماتر (Mather, 1949) برآورد شدند

* Estimates of methods of 1 and 2 were carried out according to Lande (1981) and methods 3 to 7 based on Mather (1949)

Archive of SID

www.SID.ir

واریانس افزایشی [D] تقریباً معادل واریانس غالبیت [H] بود که نشان می‌دهد برای بهبود این صفت در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود، علاوه بر روش اصلاح جمعیت، روش تولید هیبرید نیز موفقیت آمیز خواهد بود. به عبارت دیگر ابتدا می‌توان با گزینش ژنوتیپ‌های خوشه بلند، سهم ژن‌های مطلوب را در جمعیت مورد نظر افزایش داد و سپس با تلاقی بین ژنوتیپ‌های انتخابی، هیبریدهای با طول خوشه بلندتر را تولید نمود. همچنین در این صفت مقدار واریانس محیطی [E] بالا بود که نشان می‌دهد عوامل محیطی نقش زیادی در تنوع طول خوشه در جمعیت مورد مطالعه داشتند (جدول ۳).

برآورد حاصل از درجه غالبیت ژن‌ها برای طول خوشه در حدود یک (۰/۹۶) بود که بیانگر وجود نسبی غالبیت کامل ژن‌ها در کنترل این صفت بود (جدول ۳). رحیمی و ربیعی (Rahimi and Rabiei, 2009) نیز اعلام کردند که طول خوشه تحت کنترل هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها قرار دارد، اما عمل ژن‌ها را از نوع غالبیت ناقص عنوان نمودند. در مقابل رحیم سروش و مومنی (Rahim Soroush and Moumeni, 2006) گزارش نمودند که طول خوشه به وسیله اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شود و اثر افزایشی ژن‌ها اهمیتی در کنترل آن ندارد. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی این صفت به ترتیب ۰/۳۶ و ۰/۲۴ برآورد شد (جدول ۴). هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001) نیز وراثت‌پذیری طول خوشه را ۰/۳۸ برآورد کردند. همچنین حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده طول خوشه در حدود ۰/۲۶ بود که نشان می‌دهد حداقل یک ژن اصلی طول خوشه را کنترل می‌کند. این یافته با نتیجه آزمون کای اسکویر و آزمون کفایت مدل، که مدل سه پارامتری را بدون اثرات متقابل غیر آللی پیشنهاد نمودند، مطابقت داشت.

تعداد خوشه در بوته

اجزای ژنتیکی کنترل کننده تعداد خوشه در بوته در جدول ۲ ارائه شده است. نتایج نشان داد که کای اسکویر مدل سه پارامتری غیر معنی‌دار بود، به عبارت دیگر اثرات متقابل غیر اللی در کنترل این صفت نقشی نداشتند. وجود اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌دار حاکی از این واقعیت بود که در شکل‌گیری این صفت هردو نوع اثرات ژنتیکی نقش داشتند، اما مقدار اثر افزایشی کمتر از اثر غالبیت بود. علاوه بر آن، هر دو اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها منفی و نشان دهنده تمایل نتاج به سمت والد دارای تعداد خوشه در بوته کمتر بود که این موضوع می‌بایست در اصلاح این صفت مورد توجه قرار گیرد.

واریانس غالبیت سهم بسیار بیشتری از واریانس افزایشی داشت و متوسط درجه غالبیت برای این صفت بیشتر از یک برآورد شد که نشان دهنده اثر فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل آن بود (جدول ۳). از اینرو روش تولید هیبرید روش موثرتری برای بهبود این صفت می‌باشد. رحیم سروش و مومنی (Rahim Soroush and Moumeni, 2006) نیز از طریق لاین× تستر نتیجه مشابهی گزارش نمودند و اثر فوق غالبیت ژن‌ها را برای تعداد خوشه در بوته موثر دانستند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفت تعداد خوشه در بوته به ترتیب ۰/۴۳ و ۰/۱۵ برآورد شد (جدول ۴). به نظر می‌رسد که گزینش برای تعداد خوشه در بوته در جمعیت حاصل از تلاقی دیلمانی و سپیدرود، به دلیل پایین بودن سهم واریانس افزایشی در کنترل آن و اثر زیاد محیط، چندان موفقیت‌آمیز نباشد. این نتایج با گزارش کریم و همکاران (Karim *et al.*, 2007) که وراثت‌پذیری عمومی تعداد خوشه در بوته را ۰/۴۴ و سورک و بسر (Surek and Beser, 2005) که وراثت پذیری خصوصی این صفت را ۰/۱۳ برآورد کردند، مطابقت داشت. حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده تعداد خوشه در بوته که بر اساس روش‌های مختلف برآورد شد، در جدول ۵ ارائه شده است. متوسط تعداد ژن‌های کنترل کننده

Archive of SID

www.SID.ir

این صفت در حدود ۰/۱ بود که بیانگر وجود تنها یک ژن اصلی در کنترل این صفت است.

مجموع نتایج حاصل حاکی از این بود که یک ژن اصلی با اثر فوق غالبیت تعداد خوشه در بوته را در جمعیت مورد مطالعه کنترل می‌کند و برای اصلاح آن، می‌توان از پدیده هتروزیس استفاده نمود و هیبریدهایی را تولید کرد که برتر از والدین خود (دیلمانی و سپیدرود) باشند و از این طریق به طور غیر مستقیم عملکرد دانه را در جمعیت افزایش داد.

تعداد خوشه‌چه در خوشه

برآورد پارامترهای ژنتیکی و مقدار کای اسکویر برای صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه در جدول ۲ ارائه شده است. کای اسکویر مدل سه پارامتری غیر معنی‌دار بود، بدین مفهوم که مدل ساده افزایشی- غالبیت برای تبیین تغییرات تعداد خوشه‌چه در خوشه مناسب بوده و اثرات متقابل بین مکانی کنترل آن را به عهده نداشتند. همچنین، هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت در کنترل این صفت نقش داشتند، اما سهم اثر غالبیت بیشتر از اثر افزایشی ژن‌ها بود. برآورد اجزای واریانس برای صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه (جدول ۳) نشان داد که واریانس غالبیت نسبت به واریانس افزایشی، سهم بیشتری از تنوع ژنتیکی را به خود اختصاص داد. میانگین درجه غالبیت بیش از یک با اثر غالبیت معنی‌دار این صفت در ارتباط بود و نشانه وجود اثر فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل تعداد خوشه‌چه در خوشه بود. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای تعداد خوشه‌چه در خوشه به ترتیب برابر با ۰/۳۹ و ۰/۱۴ برآورد شد. سورک و بسر (Surek and Beser, 2005) نیز مقدار وراثت‌پذیری خصوصی را برای این صفت پایین و در حدود ۰/۱۹ و احمدی خواه (Ahmadikhah, 2008) وراثت پذیری خصوصی را برای آن در حدود ۰/۳۶ برآورد کردند. حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت نیز در حدود ۰/۰۸ برآورد شد (جدول ۵). به این ترتیب، به نظر می‌رسد تنها یک ژن اصلی با اثر فوق غالبیت کنترل این صفت را به عهده داشته و روش تولید هیبرید روش مناسبی برای این صفت باشد.

تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه

برآورد اثرات ژنی برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و آزمون کای اسکویر برای ارزیابی کفایت مدل در جدول ۲ ارائه شده است. آزمون کای اسکویر مدل سه پارامتری معنی‌دار بود، به این مفهوم که مدل سه پارامتری نتوانست تنوع موجود در این صفت را توجیه نماید و علاوه بر آن اثرات متقابل اپیستازی نیز در کنترل صفت نقش داشتند. همان طوری که در جدول ۲ مشاهده می‌شود، بهترین مدل توجیه کننده تغییرات تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه مدل شش پارامتری شامل تمامی اثرات بود. به عبارت دیگر مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفت به طور مستقل عمل نکرده و بین آنها اثرات متقابل اپیستازی وجود داشت. همچنین اثر متقابل غالبیت× غالبیت [l] دارای بالاترین مقدار نسبت به سایر اثرات متقابل بین مکانی بود که نشان دهنده اهمیت این اثر در توارث این صفت بود. برای این صفت، اثر غالبیت [h] و اثرات متقابل غالبیت× غالبیت [l] نیز دارای علامت‌های متفاوت بودند که این موضوع وجود اپیستازی از نوع دوگانه را نشان می‌دهد.

برآورد اجزای واریانس برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه در جدول ۳ ارائه شده است. واریانس غالبیت [H] سهم بیشتری از واریانس افزایشی داشت. سهم واریانس محیطی [E] نیز نسبتاً بالا بود که بیانگر این مطلب است که عوامل محیطی و غیر ژنتیکی سهم قابل توجهی در کنترل این صفت در جمعیت مورد مطالعه داشتند. میانگین درجه غالبیت نیز بیشتر از یک بود و نشان داد که این صفت تحت کنترل اثرات فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشت (جدول ۳). هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001) نیز وجود اثرات فوق غالبیت ژن‌ها را در کنترل این صفت گزارش نمودند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی

Archive of SID

www.SID.ir

برای این صفت به ترتیب ۰/۶ و ۰/۱ بود که در توافق با نتایج جدول ۳ نشان دهنده سهم کمتر اثرات افزایشی و سهم بیشتر اثرات غالبیت و نیز اثرات محیطی در کنترل این صفت بود.

به این ترتیب، به نظر می‌رسد که انجام عمل گزینش در جمعیت برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه به دلیل پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی آن چندان موفقیت آمیز نخواهد بود. حداقل تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت از طریق روش‌های مختلف در حدود ۰/۱ برآورد شد که با نتایج آزمون کفایت مدل (جدول ۲) مطابقت نداشت. آزمون کفایت مدل وجود اثرات متقابل اپیستازی را در کنترل این صفت در جمعیت حاصل از دیلمانی و سپیدرود نشان داد، به این معنی که صفت چند ژنی بوده و حداقل توسط دو ژن کنترل می‌شود، اما برآورد حاصل از تعداد ژن‌ها در تمامی روش‌ها کمتر از یک ژن بود. صادق نبودن برخی از فرض‌های مربوط به برآورد تعداد ژن‌ها را می‌توان یکی از دلایل این تضاد برشمرد.

درصد باروری خوشه

آزمون کفایت مدل ژنتیکی برای درصد باروری خوشه در جدول ۲ ارائه شده است. آزمون کای اسکویر مدل سه پارامتری غیرمعنی‌دار بود، به این مفهوم که مدل ساده افزایشی- غالبیت برای این صفت مناسب بوده و اثرات متقابل اپیستازی در کنترل آن نقشی نداشتند. اثر افزایشی برای درصد باروری خوشه غیرمعنی‌دار و اثر غالبیت معنی‌دار بود، به عبارت دیگر اثر غالبیت نقش تعیین کننده‌ای در توارث این صفت در جمعیت مورد مطالعه داشت. برآورد اجزای واریانس نیز نشان داد که جزء واریانس افزایشی کمتر از واریانس غالبیت بود (جدول ۳). درجه غالبیت نیز بیشتر از یک برآورد شد که نشان دهنده وجود عمل فوق غالبیت ژن‌ها در کنترل صفت درصد باروری خوشه بود. میانگین وارثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب ۰/۷۸ و ۰/۳۰ برآورد شد (جدول ۴). برآورد تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت نیز به طور متوسط ۰/۳۳ (جدول ۵) و در توافق با نتایج حاصل از جدول ۲ بود که مدل تک ژنی را تأیید نمود.

مجموعه نتایج حاصل نشان داد که یک ژن اصلی با اثر فوق غالبیت کنترل درصد باروری خوشه را در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود بر عهده دارد و برای اصلاح آن می‌توان از پدیده هتروزیس استفاده نمود. به عبارت دیگر، انجام دورگ‌گیری و تولید ارقام هیبرید برای بهبود این صفت موثرتر از روش اصلاح جمعیت و یا تولید لاین خالص خواهد بود.

روز تا ۵۰ درصد گلدهی

کای اسکویر مدل سه پارامتری غیر معنی‌دار و نشان دهنده کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت برای توجیه تغییرات این صفت بود (جدول ۲). آزمون اثرات ژنی نیز نشان داد که اثرات افزایشی و غالبیت معنی‌داری در کنترل این صفت وجود داشت. برای این صفت، مقدار واریانس افزایشی [D] بیشتر از واریانس غالبیت [H] بود (جدول۳). رحیم سروش و مومنی (Rahim Soroush and Moumeni, 2006) نیز نتایج مشابهی را گزارش نمودند و سهم واریانس افزایشی ژن‌ها را بیشتر از واریانس غالبیت برآورد کردند. میانگین درجه غالبیت ژن‌ها نیز کمتر از یک برآورد شد و نشان داد که روز تا ۵۰ درصد گلدهی توسط اثر غالبیت ناقص ژن‌ها کنترل می‌شود. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی روز تا ۵۰ درصد گلدهی به ترتیب ۰/۸۲ و ۰/۶۹ برآورد شد (جدول۴). از آنجایی که وراثت‌پذیری بالا شانس انتخاب لاین‌های مطلوب را در نسل‌های در حال تفکیک افزایش می‌دهد (Bansal *et al.*, 2000)، از این‌رو می‌توان انتظار داشت که انتخاب بر مبنای فنوتیپ برای بهبود این صفت در جمعیت مورد مطالعه موثر باشد. این نتایج با یافته‌های حسینی و همکاران (Hosseini *et al.*, 2005) که میزان وراثت‌پذیری خصوصی را برای این صفت ۰/۶۱

www.SID.ir

برآورد کردند، مطابقت داشت. متوسط تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت ۳/۴۵ ژن برآورد شد (جدول۵)، به این معنی که حداقل چهار ژن مستقل در کنترل توارث این صفت در جمعیت مورد نظر نقش دارند که عمل آنها به صورت غالبیت ناقص می‌باشد.

با توجه به مجموع نتایج به نظر می‌رسد که برای اصلاح روز تا ۵۰ درصد گلدهی در جمعیت حاصل از تلاقی دیلمانی و سپیدرود، ابتدا می‌توان نتاج برتر را در نسل‌های در حال تفکیک انتخاب نمود تا از اثرات افزایشی ژن‌ها به نحو موثری استفاده شود. سپس برای استفاده از اثرات غالبیت، نتاج برتر انتخابی را تلاقی داد تا از پدیده هتروزیس نیز استفاده شود.

روز تا رسیدگی کامل

آزمون کای اسکویر برای ارزیابی کفایت مدل نشان داد که مدل سه پارامتری غیرمعنی‌دار و بیانگر وجود تنها اثرات ساده افزایشی- غالبیت در کنترل این صفت بود. انجام آزمون t نیز نشان داد که در توارث روز تا رسیدگی کامل، هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت مهم می‌باشند. مقدار واریانس غالبیت کمتر از واریانس افزایشی برآورد شد (جدول ۳)، بنابراین پتانسیل گزینش برای بهبود این صفت در جمعیت مورد نظر وجود دارد. متوسط درجه غالبیت ژن‌ها نیز کمتر از یک برآورد شد که حاکی از وجود غالبیت ناقص ژن‌ها در توارث این صفت بود. به این ترتیب، برای اصلاح روز تا رسیدگی کامل همانند روز تا ۵۰ درصد گلدهی، ابتدا می‌توان ژنوتیپ‌های مطلوب را انتخاب کرد و سپس از تلاقی بین آنها هیبریدهای با روز تا رسیدگی مناسب را تولید نمود. حسینی و همکاران (Hosseini *et al.*, 2005) گزارش کردند که روز تا رسیدگی کامل توسط عمل فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شود و سهم اثرات غیر افزایشی ژن‌ها را بیشتر از اثرات افزایشی برآورد کردند.

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت به ترتیب ۰/۷۸ و ۰/۶۴ برآورد شد (جدول ۴). وجود وراثت‌پذیری بالا نشان داد که روز تا رسیدگی کامل از توارث بالایی برخوردار بوده و استفاده از عمل گزینش برای بهبود این صفت در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود مفید خواهد بود. متوسط تعداد ژن‌های کنترل کننده این صفت نیز در حدود ۱/۹ ژن بود (جدول ۵). به این ترتیب می‌توان گفت که دو ژن مستقل با عمل غالبیت ناقص در توارث روز تا رسیدگی کامل در جمعیت مورد نظر نقش دارند.

عملکرد دانه

نتایج حاصل از آزمون کای اسکویر برای کفایت مدل ژنتیکی توجیه کننده تغییرات عملکرد دانه (جدول ۲) نشان داد که مدل شش پارامتری، بهترین مدل توجیه کننده تغییرات این صفت بود. این نتایج با نتایج بانیوماتی و تیاگاراجان (Banumathy and Thiyagarajan., 2005) که وجود اثرات ساده افزایشی و غالبیت و اثرات متقابل غیراللی را در کنترل عملکرد دانه نشان دادند، مطابقت داشت. اثر غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت× غالبیت [l] دارای علامت‌های مخالف هم بودند که نشان دهنده وجود اثر متقابل دوگانه می‌باشد (جدول ۲). علاوه بر آن، سهم اثر متقابل افزایشی× غالبیت [j] نسبت به تمامی اثرات ساده و متقابل بسیار بیشتر بود که بیانگر اهمیت زیاد این نوع اپیستازی در کنترل عملکرد دانه بود. اثر افزایشی نیز منفی و اثر غالبیت مثبت بود.

برآورد واریانس‌های افزایشی و غالبیت (جدول ۳) نشان داد که واریانس افزایشی برای این صفت بیشتر از واریانس غالبیت بود که با نتایج رحیم سروش و مومنی (Rahim Soroush and Moumeni, 2006) که سهم واریانس افزایشی را برای این صفت کمتر از واریانس غالبیت گزارش کردند، مطابقت نداشت. میانگین درجه غالبیت برای عملکرد دانه ۰/۶۸ برآورد شد (جدول ۳) که نشان دهنده وجود غالبیت ناقص ژن‌ها در کنترل این صفت بود. رحیمی و ربیعی (Rahimi and Rabiei, 2008) از طریق تلاقی دای‌آلل

Archive of SID

www.SID.ir

اثر فوق غالبیت ژن‌ها را در کنترل عملکرد دانه برنج گزارش کردند. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای عملکرد دانه متوسط و به ترتیب ۰/۵۶ و ۰/۵۰ برآورد شد (جدول ۴). هنرنژاد و ترنگ (Honar Nejad and Tarang, 2001)، کریم و همکاران (Karim *et al.*, 2007) و شارما و همکاران (Sharma *et al.*, 1996) نیز میزان وراثت‌پذیری خصوصی را برای عملکرد دانه به ترتیب ۰/۴۶، ۰/۵۳ و ۰/۴۲ برآورد کردند.

با توجه به نتایج حاصل، به نظر می‌رسد که گزینش نتاج دارای عملکرد دانه بیشتر در نسل‌های حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود روش مناسبی برای اصلاح عملکرد دانه باشد. علاوه بر آن، برای اینکه بتوان از جزء غالبیت ژن‌ها نیز در اصلاح این صفت سود جست، می‌توان پس از تجمیع ژن‌های با اثرات افزایشی مطلوب، از روش تولید هیبرید نیز استفاده نمود و لاین‌های با عملکرد بالا را با یکدیگر تلاقی داد. متوسط تعداد ژن‌های کنترل کننده عملکرد دانه در حدود ۲۳/۹ ژن برآورد شد (جدول ۵) و نشان داد که این صفت چند ژنی بوده و در کنترل آن علاوه بر اثرات ساده افزایشی و غالبیت تعداد زیادی ژن، اثرات متقابل غیراللی نقش مهمی دارند.

نتیجه‌گیری

برآورد اثر ژن‌های کنترل کننده صفات مهم برنج در این تحقیق نشان داد که روز تا ۵۰ درصد گلدهی، روز تا رسیدگی کامل و عملکرد دانه تحت کنترل غالبیت ناقص ژن‌ها، طول خوشه تحت کنترل غالبیت کامل ژن‌ها و ارتفاع بوته، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و درصد باروری خوشه تحت کنترل عمل فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارند. میانگین وراثت‌پذیری صفات نیز از ۰/۰۷ برای ارتفاع بوته تا ۰/۶۹ برای روز تا ۵۰ درصد گلدهی متغیر بود. به طور کلی با توجه به وجود اثر غالبیت ژنی در کنترل بیشتر صفات مورد مطالعه، تولید ارقام هیبرید برای افزایش عملکرد در واحد سطح در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود توصیه می‌شود. در عین حال، نظر به این که ژن‌های با اثرات افزایشی نیز در تبیین اکثر این صفات دخالت دارند، ابتدا استفاده از گزینش دوره‌ای برای تجمیع این ژن‌ها و گزینش لاین‌های با خواص زراعی مطلوب سودمند خواهد بود.

منابع مورد استفاده

References

Ahmadikhah, A. 2008. Estimation of heritability and heterosis of some agronomic traits and combining ability of rice lines using line×tester method. Elect. J. Crop Prod. 1(2): 15-33. (In Persian with English abstract).

Allard, R. W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Willey and Sons, New York.

Bansal, U. K., R. G. Saini and N. S. Rani. 2000. Heterosis and combining ability for yield, its components and quality traits in some scented rice. Tropic. Agric. 77(3): 180-187.

Banumathy, S. and K. Thiyagarajan. 2005. Genetic analysis of yield traits in rice**.** Crop Res. 30(2): 202-207.

Boonhong, C. 1997. Heritability and expected genetic advance for rice characters in relation to yellow orange leaf virus resistance. Thammasat Inter. J. Sci. Tech. 2(1): 41-46.

Falakro, K. **2000.** Investigation on the inheritance of quantitative traits in rice through generation means

Archive of SID

www.SID.ir

analysis. M.Sc. Thesis. Islamic Azad University, Karaj Branch, 150 p. (In Persian).

Farshadfar, E. 2000. Application of Quantitative Genetics in Plant Breeding. Vol. 1. Tagh-E-Bostan Press, Kermanshah. (In Persian).

Hallauer, A. R. and J. B. Miranda. **1985.** Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

Honar Nejad, R. and A. Tarang. 2001. Study of gene effects in controlling quantitative characteristics in rice. Iran. J. Agric. Sci. 32(2): 264-273. (In Persian with English abstract).

Hosseini, M., R. Honarnejad and A. R. Tarang. **2005.** Study of gene effects and combining ability of quantitative characteristics and grain quality in rice. Iran. J. Agric. Sci. 32(1): 21-32. (In Persian with English abstract).

Karim, D., U. Sarkar, M. N. A. Siddique, M. A. Khaleque-Miah and M. Z. Hasnat. 2007. Variability and genetic parameter analysis in aromatic rice. Inter. J. Sus. Crop Prod. 2(5): 15-18.

Kearsey, M. T. and H. S. Pooni. **1998.** Genetic Analysis of Quantitative Traits. Chapman and Hall. London.

Lande, R. 1981. The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population. Genetics, 90: 541-553.

Mahmud, I. and H. S. Krammer. **1951.** Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agric. J. 43: 605-609.

Mather, K. **1949.** Biometrical Genetics. Methuen. London.

Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics: Study of Continuous Variation. Chapman and Hall. London.

Rahimi, M. and B. Rabiei. **2009.** Estimation of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). Iran. J. Crop Sci. 10(40): 362-376. (In Persian with English abstract).

Rahimi, M., B. Rabiei, H. Samizadeh-Lahiji and A. Kafi-Ghasemi. 2008. Evaluation of combining ability in rice varieties through second and fourth Griffing methods. J. Agric. Sci. Tech. Natur. Resour. 43(1): 129-141. (In Persian with English abstract).

Rahim Soroush H. and A. Moumeni. **2006.** Genetic dissection of some important agronomic characters in rice using line×tester analysis. J. Agric. Sci. Tech. Natur. Resour. 10 (1): 177-187. (In Persian with English abstract).

Roff, D. A. and K. Emerson. 2006. Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life-history versus morphological traits. Evolution, 60: 1981-1990.

Saleem, Y. M., B. M. Atta, A. A. Cheema and M. A. Haq. 2005. Genetics of panicle-related traits of agronomic importance in rice through triple test cross analysis. Span. J. Agric. Res. 3(4): 402-409.

SES. 1996. Standard Evaluation System for Rice. IRRI. 4th Edition. Manila, Philippines.

Sharma, M. K., A. K. Richcaria and R. K. Agarwal. 1996. Variability, heritability, genetic advance and

Archive of SID

www.SID.ir

genetic divergence in upland rice. IRRN, 21(1): 25-26.

Surek, H. and N. Beser. **2005.** Selection for grain yield and its components in early generation in rice (*Oryza sativa* L.). Trakya Univ. J. Sci. 6: 154-158.

Thirumeni, S., M. Subramanian and K. Paramasivam. 2003. Genetic of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Ind. J. Genet. Plant Breeding, 63(1): 75-76.

Verma, O. P. and H. K. Srivastava. **2004.** Genetic component and combining ability analysis in relation to heterosis for yield and associated traits using three diverse rice-growing ecosystems. Field Crops Res. 88: 91-102.

Warnner, J. N. **1952.** A method for estimating heritability. Agron. J. 44: 427-430.

Archive of SID

www.SID.ir

Assessment of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.) using generation mean analysis

Rabiei, B.[1] and A. Ghorbanipour[2]

ABSTRACT

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

To determine the gene action, heritability and number of genes controlling important traits in rice, two Iranian rice cultivars, Deylamani and Sepidroud were crossed in 2006. After selfing of F_1 plants and back crossing with two parents in 2007, F_2, BC_1 and BC_2 were developed. Seeds of two parents (P_1 and P_2) together with seed of F_1, F_2, BC_1 and BC_2 generations were grown in randomized complete block design with three replications at Research Field of the University of Guilan, Rasht, Iran, in 2008 cropping season. Eleven important agronomic traits including plant height, panicle length, panicle number per plant, spikelet number per panicle, grain number per panicle, empty spikelet number per panicle, panicle fertility percent, 1000 grain weight, days to 50 % flowering and days to maturity and grain yield were measured. Analysis of variance showed significant differences between generations for all traits, except 1000-grain weight and grain number per panicle. Therefore, generation mean analysis was performed to determine gene action and heritability of the traits of interest. Results showed that additive gene action for days to 50% flowering and days to maturity was more important than the dominance gene action, but for other traits, the dominance gene action was more important, expect for grain yield that was controlled by both additive and dominance gene actions. Furthermore, additive, dominance and epistatic effects had important roles in the inheritance of plant height, number of empty spikelets per panicle and grain yield. Estimation of degree of dominance also showed that days to 50% flowering, days to maturity and grain yield were controlled by partial dominance, panicle length by complete dominance and other traits by over-dominance effects. Average broad-sense heritability ranged from 0.36 to 0.82 for panicle length and days to 50% flowering, respectively, on the other hand, the average narrow-sense heritability varied from 0.07 to 0.69 for plant height and days to 50% flowering, respectively. Average number of genes controlling the traits ranged from at least one gene for panicle number per plant, spikelet number per panicle, panicle fertility percent and number of empty spikelets per panicle to 24 genes for grain yield. In conclusion, hybrid development will be an appropriate approach to improve plant height, panicle number per plant, spikelet number per panicle and number of empty spikelets per panicle.. However, for other traits, recurrent selection in segregating populations can be used to increase the frequency of favorable alleles, and then by hybridization between the selected lines with high performance the dominance gene effects are utilized.

Key words: Heritability, Gene action, Generation mean analysis and Rice.

Received: December, 2009 Accepted: October, 2010

1- Associate Prof., Faculty of Agriculture, University of Guilan, Rasht, Iran (Corresponding author)
(Email: rabiei@guilan.ac.ir)

2- Former M.Sc. Student, Faculty of Agriculture, University of Guilan, Rasht, Iran

Archive of SID

www.SID.ir