تجزیه ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج

سیده سهیلا زربافی[۱]، بابک ربیعی[۲*]، مهرزاد اله‌قلی‌پور[۳]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۹/۲۷ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۱/۱۲/۲۱)

چکیده

به‌منظور تعیین نوع عمل ژن‌ها و برآورد وراثت‌پذیری صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج، شش ژنوتیپ برنج به اسامی هاشمی، واندانا، کادوس، حسنی، شاه‌پسند و' IR36 ' به صورت دای‌آلل کامل در سال زراعی ۱۳۸۹ تلاقی داده شدند. والدین و بذور F_1 به‌دست آمده (مجموعاً ۳۶ تیمار) در سال زراعی ۱۳۹۰ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه پژوهشی مؤسسه تحقیقات برنج کشور (رشت) کشت شدند و صفات مرتبط با عملکرد شامل عملکرد دانه، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، وزن هزار دانه، ارتفاع بوته، طول خوشه و مساحت برگ پرچم مورد ارزیابی قرار گرفتند. بررسی اثر ژن‌ها براساس تجزیه گرافیکی هیمن، نشان‌دهنده‌ی حضور اثرات غالبیت ناقص در کنترل صفت وزن هزار دانه بود، اما سایر صفات مورد بررسی تحت تأثیر اثرات غالبیت کامل تا فوق غالبیت ژن‌ها بودند. وراثت‌پذیری عمومی صفات بین ۵۴/۹۱٪ برای صفت مساحت برگ پرچم تا ۹۹/۸۴٪ برای صفت ارتفاع بوته و وراثت‌پذیری خصوصی صفات بین ۲۶/۰۴٪ برای صفت طول خوشه تا ۸۸/۶۸٪ برای صفت وزن هزاردانه متغیر بود. نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که برای اصلاح جمعیت مورد مطالعه از نظر بعضی از صفات نظیر وزن هزاردانه می‌توان از اثر افزایشی ژن‌ها استفاده نمود، اما برای صفات دیگر استفاده از پدیده هتروزیس و روش تولید هیبرید روش مناسبی برای اصلاح جمعیت خواهد بود.

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

۱. دانشجوی دکتری اصلاح نباتات، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی ، دانشگاه گیلان
۲. استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی ، دانشگاه گیلان
۳. استادیار پژوهش مؤسسه تحقیقات برنج کشور، رشت
*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: rabiei@guilan.ac.ir

مقدمه

برنج یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی در جهان است و غذای اصلی بیش از نیمی از جمعیت جهان را تشکیل می‌دهد. بنابراین، افزایش مقدار تولید این محصول اهمیت بالایی در برنامه‌های اصلاحی دارد. علی‌رغم پیشرفت‌هایی که در زمینه مولکولی جهت اصلاح برنج به‌دست آمده است، به‌کارگیری تلاقی‌های دای‌آلل در کارهای اصلاحی برای تجزیه و تحلیل ژنتیکی صفات مورد نظر رایج است. اطلاعات حاصل از پارامترهای ژنتیکی شامل وراثت‌پذیری و نوع عمل ژن‌ها، استراتژی مناسب را در برنامه‌های اصلاحی دراختیار قرار می‌دهد (۱۳). هم‌چنین، نوع و مقدار اثر ژن‌ها در تظاهر خصوصیات کمی جهت توسعه موفقیت‌آمیز گونه‌های گیاهی مهم می‌باشد (۸).

حسینی چالشتری و همکاران (۶) طی انجام آزمایشی که روی هشت رقم برنج ایرانی و خارجی به صورت یک طرح نیمه دای‌آلل انجام شد، مشخص کردند که صفت تعداد پنجه در بوته تحت کنترل اثر غالبیت کامل ژن‌ها قرار دارد، درحالی‌که ارتفاع بوته و زمان نشاءکاری تا ۵۰ درصد خوشه‌دهی توسط اثرات غالبیت ناقص ژن‌ها و صفات شاخص برداشت، وزن شلتوک در بوته، طول دوره رشد و زمان نشاءکاری تا رسیدگی کامل دانه‌ها توسط اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شود. راف و امرسون (۱۱) با انجام یک آزمایش لاین × تستر بیان کردند که سهم زیادی از تنوع صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج تحت تأثیر عمل غالبیت ژن‌ها قرار دارد، اما تأثیر عمل افزایشی ژن‌ها روی صفات مورفولوژیک حدوداً دو برابر عمل غالبیت بود. اکرم و همکاران (۱) در آزمایش دیگری که به‌صورت طرح تلاقی نیمه دای‌آلل ۷ × ۷ انجام شد، بیان کردند که عمل فوق غالبیت ژن‌ها نقش مهمی در کنترل صفت وزن صد دانه داشت، درحالی‌که برای صفات تعداد پنجه در بوته، طول خوشه و عملکرد دانه در بوته غالبیت ناقص ژن‌ها مهم بود. طی آزمایش دیگری از یک طرح تلاقی لاین × تستر به‌منظور تجزیه ژنتیکی صفات مختلف در برنج استفاده شد و گزارش گردید که سهم واریانس افزایشی برای صفاتی نظیر عملکرد دانه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه و تعداد روز تا ۵۰٪ گل‌دهی بسیار ناچیز بود، ولی واریانس غالبیت نقش قابل توجهی در ایجاد تنوع این صفات داشت. برآورد عمل ژن‌ها نیز نشان داد که این صفات توسط اثرات فوق‌غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند و در نتیجه تولید بذر هیبرید و استفاده از پدیده هتروزیس می‌تواند روش مناسبی در جهت بهبود عملکرد دانه و اجزای مربوط به آن باشد (۲). رحیمی و ربیعی (۱۰) با انجام آزمایشی بیان کردند که سهم اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل اکثر صفات، به استثنای صفات مرحله قبل از گل‌دهی و طول خوشه، مهم‌تر از اثر افزایشی بوده و صفات مرحله قبل از گل‌دهی و طول خوشه تحت کنترل اثر غالبیت ناقص ژن‌ها و سایر صفات مورد مطالعه تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها در ژنوتیپ‌های انتخابی قرار داشتند. شریفی و همکاران (۱۲) در آزمایشی که به صورت یک طرح دای‌آلل انجام شد، مشخص کردند که هر دو آثار افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع گیاه و طول خوشه حائز اهمیت بود، اما سهم اثر افزایشی در کنترل صفات فوق نسبت به جزء غالبیت بیشتر بوده است و میانگین درجه غالبیت در مطالعه آنها نیز نشان‌دهنده‌ی غالبیت ناقص ژن‌ها در کنترل صفات تعداد روز از نشاءکاری تا خوشه‌دهی، ارتفاع بوته، طول خوشه و شاخص برداشت و فوق غالبیت برای سایر صفات بود. ربیعی و قربانی‌پور (۹) با برآورد درجه غالبیت ژن‌ها در آزمایشی نشان دادند که صفات روز تا ۵۰٪ گل‌دهی، روز تا رسیدگی کامل و عملکرد دانه تحت کنترل غالبیت ناقص ژن‌ها، طول خوشه تحت کنترل غالبیت کامل ژن‌ها و سایر صفات مورد مطالعه تحت کنترل فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشته‌اند.

بررسی نتایج آزمایش‌های مختلف نشان می‌دهند که نوع ژنوتیپ‌ها و شرایط محیطی اجرای آزمایش نقش مهمی در تجزیه و تحلیل ژنتیکی جمعیت مورد مطالعه دارند. پژوهش فوق در قالب یک طرح دای‌آلل کامل ۶ × ۶ انجام شد تا ضمن برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم برنج، روش

مناسب اصلاح جمعیت از طریق تجزیه و تحلیل گرافیکی هیمن ارزیابی شود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی این تحقیق، شش ژنوتیپ برنج شامل هاشمی، حسنی، شاه‌پسند، کادوس، واندانا و IR36 بودند که جهت انجام تلاقی‌های دو به دو در قالب طرح تلاقی دای‌آلل کامل در سال ۱۳۸۹ کشت شدند. در سال زراعی بعد، والدین و نتاج حاصل از تلاقی دو به دوی بین آنها، مجموعاً ۳۶ تیمار آزمایشی را تشکیل دادند که به‌منظور اندازه‌گیری صفات مورد نظر در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات برنج کشور واقع در رشت مورد مطالعه قرار گرفتند. هر تکرار شامل ۳۶ کرت به عرض ۱۱/۵ متر و طول ۱۹/۵ بود. فاصله کرت‌ها از یکدیگر ۵۰ سانتی‌متر و فاصله تکرارها از یکدیگر یک متر بود. نشاءکاری به صورت تک‌بوته و به فاصله ۲۵ سانتی‌متر از یکدیگر انجام گرفت. کلیه مراقبت‌های لازم طی رشد و نمو گیاهان از قبیل آبیاری، وجین، کود دادن و مبارزه با آفات و بیماری‌ها طبق استاندارد مؤسسه تحقیقات بین‌المللی برنج صورت گرفت. صفات مورد مطالعه شامل عملکرد دانه در هکتار (برداشت همه بوته‌های یک کرت، توزین پس از خرمن کوبی و بوجاری و سپس بیان آن برحسب تن در هکتار در رطوبت ۱۴٪)، تعداد خوشه در بوته (تعداد پنجه‌های دارای خوشه بارور در هر بوته در زمان رسیدگی)، تعداد خوشه‌چه در خوشه (مجموع دانه‌های پر و خوشه‌چه‌های پوک)، وزن هزاردانه (وزن هزار شلتوک تصادفی کاملاً سالم و رسیده برحسب گرم)، طول خوشه (فاصله گره خوشه اصلی تا نوک خوشه بدون درنظر گرفتن ریشک برحسب سانتی‌متر) و مساحت برگ پرچم (حاصل ضرب طول برگ پرچم در عرض آن در عدد ۰/۷۵) بود.

متوسط درجه غالبیت ژن‌های کنترل کننده هر صفت از طریق رابطه ۱ و وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات از طریق روابط ۲ و ۳ محاسبه شدند (۴ و ۵).

$$\sqrt{\frac{H1}{D}} \qquad (۱)$$

$$h_b^2 = \frac{\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{4}H_2-\frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{4}H_2-\frac{1}{2}F+E} \qquad (۲)$$

$$h_n^2 = \frac{\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{2}H_2-\frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{4}H_2-\frac{1}{2}F+E} \qquad (۳)$$

نسبت ژن‌های غالب به مغلوب، تعداد گروه‌های ژنی کنترل‌کننده صفت دارای اثر غالبیت و نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت به منفی در والدین نیز بر مبنای روش هیمن (۴) برآورد شد. جهت انجام تجزیه واریانس مقدماتی از نرم افزار SAS نسخه ۹ و جهت انجام آزمون مقدماتی روش هیمن، یعنی آزمون اثرات اپیستازی، برآورد پارامترهای ژنتیکی به روش هیمن و رسم نمودارهای مربوطه از نرم افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مقدماتی صفات مورد مطالعه در جدول ۱ ارائه شده است. اثر ژنوتیپ برای همه صفات مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود که نشان‌دهنده‌ی تفاوت ژنتیکی معنی‌دار بین والدین و هیبریدهای حاصل از آنها از نظر صفات مورد ارزیابی می‌باشد و بدین ترتیب، امکان انجام تجزیه دای‌آلل برای صفات مورد مطالعه وجود داشت. هم‌چنین میزان ضریب تغییرات آزمایشی برای صفات موجود در این تحقیق بین ۳/۳۴۵ تا ۲۱/۷۴۲ درصد بود که حاکی از دقت نسبتاً خوب و قابل قبول آزمایش بود.

نتایج آزمون مقدماتی هیمن و جینکز نشان داد که برای صفات عملکرد دانه، تعداد خوشه‌چه در خوشه، وزن هزار دانه و ارتفاع بوته شیب خط رگرسیون W_r روی V_r فاقد اختلاف معنی‌دار با یک بوده، بنابراین اثرات اپیستازی بین مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفت معنی‌دار نبوده و می‌توان تجزیه و تحلیل

جدول ۱. تجزیه واریانس طرح بلوک‌های کامل تصادفی برای صفات مورد مطالعه

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات صفات مورد مطالعه						
		عملکرد دانه	تعداد خوشه در بوته	تعداد خوشه‌چه در خوشه	وزن هزار دانه	ارتفاع بوته	طول خوشه	مساحت برگ پرچم
بلوک	۲	۴/۸۸۶**	۷/۲۲۹^{ns}	۸۲۴/۴۳۶^{ns}	۱۴/۳۶۶**	۵۱۶/۰۲۳**	۳۹/۸۷۸**	۵۳/۹۶۲*
تیمار	۳۵	۲/۹۲۶**	۲۵/۳۴۳**	۱۵۹۳/۷۴۱**	۳۰/۶۳۰**	۷۲۴/۶۹۰**	۳۹/۰۹۸**	۳۷/۷۵۱**
اشتباه آزمایشی	۷۰	۰/۹۸۹	۸/۴۵۸	۳۳۴/۹۰۸	۰/۹۴۶	۶۳/۱۵۱	۳/۰۱۰	۱۲/۴۴۹
ضریب تغییرات (درصد)	–	۲۰/۶۵۶	۲۱/۷۴۲	۱۳/۸۶۰	۳/۳۴۵	۶/۰۱۲	۵/۷۸۷	۱۵/۳۷۰

*، ** و ns: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ و غیرمعنی‌دار

تلاقی‌های دای‌آلل را به روش هیمن (۳ و ۴) انجام داد (جدول ۲). برای صفات تعداد خوشه در بوته پس از حذف رقم حسنی، طول خوشه پس از حذف رقم واندانا و مساحت برگ پرچم پس از حذف رقم IR36 غیرمعنی‌داری شیب خط و عدم وجود اثرات اپیستازی مشاهده شد و بنابراین تجزیه و تحلیل گرافیکی هیمن برای صفات ذکرشده پس از حذف این ارقام انجام شد. میانگین مربعات Wr - Vr برای همه صفات غیرمعنی‌دار بود (جدول ۲) که نشانگر صادق بودن فرضیات مدل ژنتیکی روش هیمن بود (۳ و ۴).

نحوه پراکنش والدین برای صفات مورد بررسی در شکل‌های ۱ تا ۷ نشان داده شده است. برای صفت عملکرد دانه خط رگرسیون Wr روی Vr در مرکز مختصات محور Wr را قطع نمود (شکل ۱)، بنابراین این صفت تحت تأثیر اثر غالبیت کامل ژن‌ها می‌باشد. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم واندانا و شاه‌پسند به‌ترتیب نزدیک‌ترین و دورترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr بودند، بنابراین رقم واندانا دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب و رقم شاه‌پسند دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بود. علامت منفی r نشان داد که آلل‌های افزاینده غالب بوده‌اند و بنابراین عملکرد دانه بیشتر توسط ژن‌های غالب و کمتر توسط ژن‌های مغلوب کنترل می‌شود. شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی این صفت در جدول ۳ ارائه شده است.

مقدار مثبت H1-H2 و نیز نسبت H2/4H1 نشان‌دهنده‌ی عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف بود. میانگین درجه غالبیت برخلاف نتایج تجزیه گرافیکی (شکل ۱)، وجود فوق غالبیت را برای صفت عملکرد دانه نشان داد، اما این مقدار بسیار به عدد یک نزدیک بود. براساس رابطه h^2/H_2 به‌نظر می‌رسد که ظاهراً این صفت توسط یک گروه ژنی با اثرات غالبیت کنترل می‌شود. محاسبه نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین نشان داد که ارقام مورد مطالعه برای این صفت دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب می‌باشند. میزان وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت نیز به‌ترتیب ۶۲/۰۶٪ و ۳۱/۷۷٪ به‌دست آمد. بنابراین، با توجه به مجموع نتایج حاصل و مقایسه‌ی نتایج تجزیه گرافیکی، درجه غالبیت و مقادیر وراثت‌پذیری، می‌توان گفت که عملکرد دانه در جمعیت مورد مطالعه توسط ژن‌های با اثرات غالبیت کامل کنترل می‌شود و بنابراین، اگرچه تولید هیبرید می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد، اما با توجه به میزان وراثت‌پذیری خصوصی، به‌نظر می‌رسد که بتوان تا حدودی از اثرات اافزایشی ژن‌ها نیز استفاده نمود، به این ترتیب که ابتدا بهتر است نتاج بهتر را انتخاب نمود تا از اثرات افزایشی ژن‌ها استفاده شود، سپس نتایج انتخاب شده را تلاقی

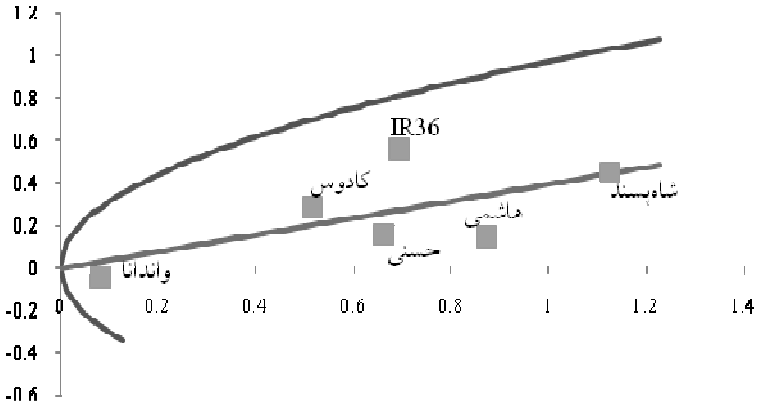
جدول ۲. نتایج آزمون مقدماتی هیمن و جینکز، یکنواختی واریانس و کوواریانس (آزمون بارتلت) و آزمون t (H_0 :B=1) و (H_0 :B=0) برای ضریب رگرسیون W_r روی V_r و آزمون اثرات اپیستازی (W_r-V_r) و اثرات غالبیت (W_r+V_r)

صفات مورد مطالعه	وضعیت	ضریب رگرسیون (b)	یکنواختی واریانس و کوواریانس (t^2)	t محاسبه شده برای آزمون فرض اثرات اپیستازی H_0 :B=1	t محاسبه شده برای فرض معنی‌داری ضریب رگرسیون از شیب صفر H_0 :B=0	میانگین مربعات W_r-V_r (آزمون اثرات اپیستازی)	میانگین مربعات W_r+V_r (آزمون اثرات غالبیت)
عملکرد دانه در هکتار	–	۱/۳۹۹	۱/۵۳۸^{ns}	۲/۴۶۸^{ns}	۴/۶۴۰**	۰/۵۲۱^{ns}	۰/۵۹۶^{ns}
تعداد خوشه در بوته	پس از حذف رقم حسنی	۱/۳۳۳	۲/۹۱۶^{ns}	-۱/۰۶۰^{ns}	۴/۲۴۳*	۰/۵۳۴^{ns}	۱/۶۷۹^{ns}
تعداد خوشه‌چه در خوشه	–	۰/۹۰۷	۰/۰۰۲^{ns}	۰/۴۱۸^{ns}	۴/۰۵۸*	۶۵۱۱۳/۸۰۰^{ns}	۵۶۷۹۷۴/۴۹۶**
مساحت برگ پرچم	پس از حذف رقم IR36	۱/۱۲۷	۰/۸۱۱^{ns}	-۰/۴۲۴^{ns}	۳/۷۵۸*	۹/۸۶۸^{ns}	۳۰/۸۹۲^{ns}
وزن هزار دانه	–	۱/۰۵۴	۰/۴۴۵^{ns}	-۰/۳۳۶^{ns}	۶/۵۵۶**	۱/۲۱۷^{ns}	۶۸/۹۸۹*
ارتفاع بوته	–	۰/۸۹۸	۱/۲۶۶^{ns}	۱/۳۴۵^{ns}	۱۱/۸۸۵**	۲/۱۱۳^{ns}	۳۹۷۴۹۵/۲۱۴**
طول خوشه	پس از حذف رقم واندانا	۰/۹۲۳	۰/۱۰۵^{ns}	۰/۵۵۵^{ns}	۶/۶۲۰**	۱۹/۶۹۱^{ns}	۶۹۸/۸۵۶**

*، ** و ns : به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪

جدول ۳. برآورد شاخص‌های آماری و پارامترهای ژنتیکی صفات مورد مطالعه به روش هیمن

اجزای ژنتیکی	صفات مورد مطالعه							
	عملکرد دانه در هکتار	تعداد خوشه در بوته	تعداد خوشه‌چه در خوشه	مساحت برگ پرچم	وزن هزار دانه	ارتفاع بوته	طول خوشه
D (سهم واریانس افزایشی)	۰/۵۷۱	۵/۳۶۱	۶۴۸/۲۰۶	۱/۲۶۹	۲۲/۴۵۴	۳۵۷/۴۳۱	۱۱/۳۷۸
H_1 (واریانس غالبیت)	۱/۵۸۸	۱۴/۲۹۲	۱۰۰/۴۱۹	۷/۸۹۰	۳/۹۹۷	۴۷۹/۳۲۶	۲۸/۳۰۹
H_2 (سهمی از واریانس غالبیت)	۱/۱۶۹	۱۳/۲۵۴	۸۱۹/۱۷۱	۱۰/۰۶۸	۳/۱۲۷	۴۳۱/۸۵۴	۲۷/۶۴۶
F (کوواریانس اثرات افزایشی با غالبیت)	۰/۳۷۷	۱/۳۸۹	۴۸۵/۳۸۳	-۶/۶۰۷	۴/۱۷۸	۱۰۹/۸۶۴	۶/۲۵۷
h^2 (غالبیت ژن‌های با حرف بزرگ یا کوچک)	۰/۰۸۳	۰/۳۵۲	۷۰۴/۲۴۰	۴۳/۸۰۶	۰/۹۳۵	۸۸۱/۷۹۲	۵۳/۶۱۱
H_1-H_2	۰/۴۱۹	۱/۰۳۹	۱۸۸/۲۴۸	-۲/۱۷۹	۰/۸۶۹	۴۷/۴۷۲	۰/۶۳۳
$H_2/4H_1$ (نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت به منفی در والدین)	۰/۱۸۴	۰/۲۳۲	۰/۲۰۳	۰/۳۱۹	۰/۱۹۶	۰/۲۲۵	۰/۲۴۴
$(H_1/D)^{1/2}$ (میانگین درجه غالبیت)	۱/۶۶۷	۱/۶۳۳	۱/۲۴۷	۲/۴۹۳	۰/۴۲۲	۱/۱۵۸	۱/۵۷۷
h^2/H_2 (تعداد گروه‌های ژنی دارای اثرات غالبیت)	۰/۰۷۱	۰/۰۲۷	۰/۸۶۰	۴/۳۵۱	۰/۲۹۹	۲/۰۴۲	۱/۹۳۹
$r(P_r, W_r+V_r)$ (همبستگی بین آرایش غالبیت و میانگین والد مشترک)	-۰/۲۱۴	۰/۱۹۶	-۰/۸۶۳	-۰/۸۹۰	۰/۰۰۳۶	-۰/۹۵۰	-۰/۸۶۵
r^2	۰/۰۴۶	۰/۰۳۹	۰/۷۴۴	۰/۷۹۲	۰/۰۰۰۰۱۲۸	۰/۹۰۲	۰/۷۴۸
$[(4DH_1)^{1/2}+F]/[(4DH_1)^{1/2}-F]$ (نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین)	۱/۴۹۴	۱/۱۷۲	۱/۸۵۸	-۰/۰۲۲	۱/۵۶۶	۱/۳۰۶	۱/۴۲۲
h^2_b (وراثت‌پذیری عمومی)	۶۲/۰۶	۷۰/۵۳	۷۶/۶۰	۵۴/۹۱	۹۵/۹۳	۹۹/۸۴	۸۸/۲۶
h^2_n (وراثت‌پذیری خصوصی)	۳۱/۷۷	۳۰/۳۷	۳۵/۳۵	۲۹/۱۵	۸۸/۶۸	۵۷/۶۵	۲۶/۰۴

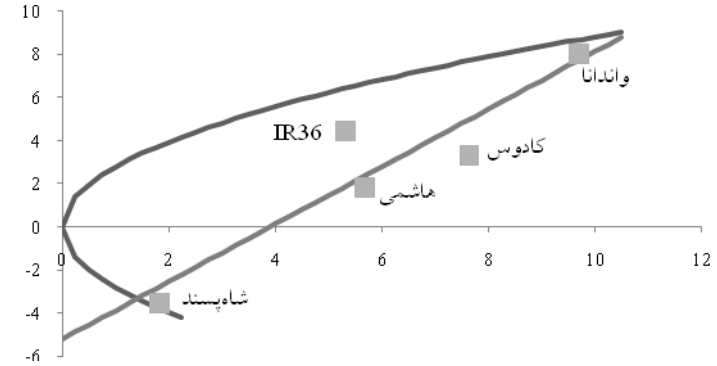


شکل ۱. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت عملکرد دانه در هکتار

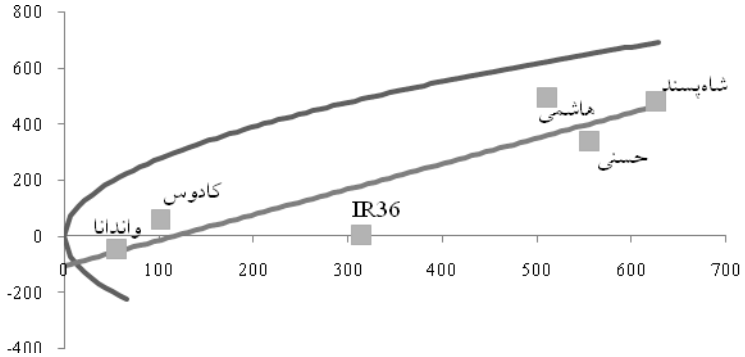
داد تا از اثر غالبیت ژن‌ها و پدیده هتروزیس برای افزایش عملکرد دانه استفاده شود. همانند نتایج این تحقیق، کالایمانی و سانداارام نیز گزارش کردند که صفت عملکرد دانه توسط اثر غالبیت کامل ژن‌ها کنترل می‌گردد (۷)، در حالی که رحیمی و ربیعی (۱۰) ژن‌های با اثر فوق غالبیت را دارای سهم بیشتری در کنترل صفت عملکرد دانه گزارش کردند.

نتایج تجزیه و تحلیل گرافیکی دای‌آلل برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه و مساحت برگ پرچم نشان داد که خط رگرسیون Wr روی Vr در قسمت منفی محور Wr را قطع نمود (شکل‌های ۲ تا ۴)، بنابراین این صفات تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها بودند. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم شاه‌پسند برای صفت تعداد خوشه در بوته نزدیک‌ترین والد و برای صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه دورترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr بود و بنابراین در مورد صفت تعداد خوشه در بوته دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب و از نظر صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه دارای حداکثر ژن‌های مغلوب بود. در مورد صفت تعداد خوشه در بوته، رقم واندانا بیشترین فاصله را با محل مذکور داشته و درنتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بود و از نظر صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه در کمترین فاصله قرار گرفت و بنابراین بیشترین تعداد ژن‌های غالب‌را دارا بود. پراکنش والدین برای صفت مساحت برگ پرچم نشان داد که رقم هاشمی در دورترین فاصله نسبت به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr بود و بنابراین بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب را نشان داد، اما سایر والدین در حدواسط قرار گرفتند و بنابراین تعداد ژن‌های غالب و مغلوب در آن‌ها تقریباً یکسان بود.

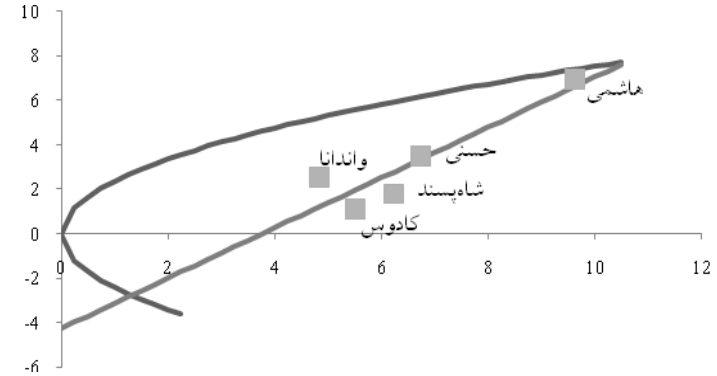
شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی برای این صفات در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار منفی H1-H2 و همچنین نسبت H2/4H1 برای صفت مساحت برگ پرچم نشان‌دهنده‌ی تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب بود. در مقابل مثبت بودن H1-H2 و همچنین نسبت H2/4H1 برای صفات تعداد خوشه در بوته و تعداد خوشه‌چه در خوشه نشان داد که فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب برای این صفات مساوی نمی‌باشد. محاسبه نسبت ژن‌های غالب به مغلوب نشان داد که ارقام مورد مطالعه برای این صفات دارای آلل‌های غالب بیشتری نسبت به آلل‌های مغلوب می‌باشند. علامت مثبت r برای صفت تعداد خوشه در بوته نشان داد که آلل‌های افزاینده مغلوب، جهت غالبیت منفی و آلل‌های کاهنده غالب بودند. در مقابل، علامت منفی r برای صفات تعداد خوشه‌چه در خوشه و مساحت برگ پرچم برخلاف صفت تعداد خوشه در بوته، نشان‌دهنده‌ی افزاینده بودن آلل‌های غالب برای این صفات بود. بررسی نسبت h^2 به



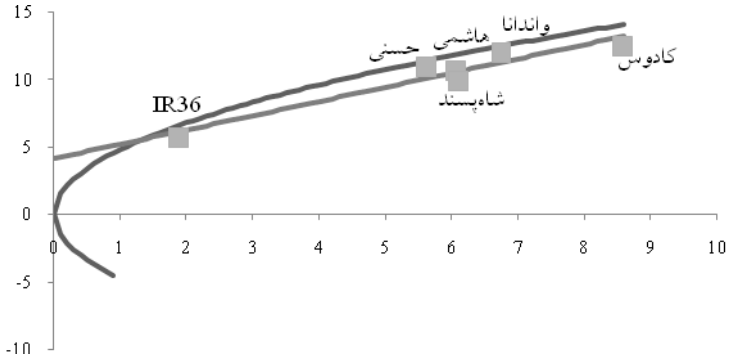
شکل ۲. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت تعداد خوشه در بوته



شکل ۳. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه



شکل ۴. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت مساحت برگ پرچم

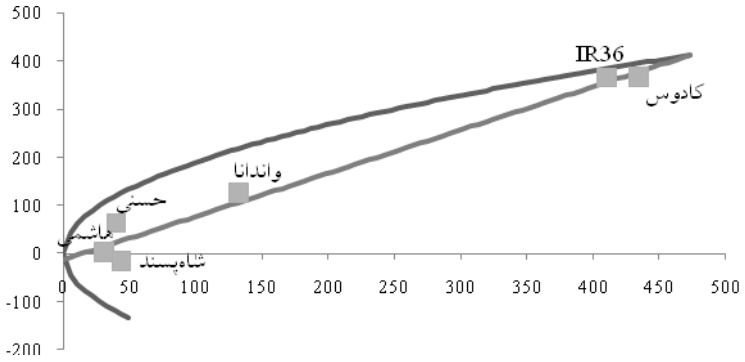


شکل ۵. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت وزن هزار دانه

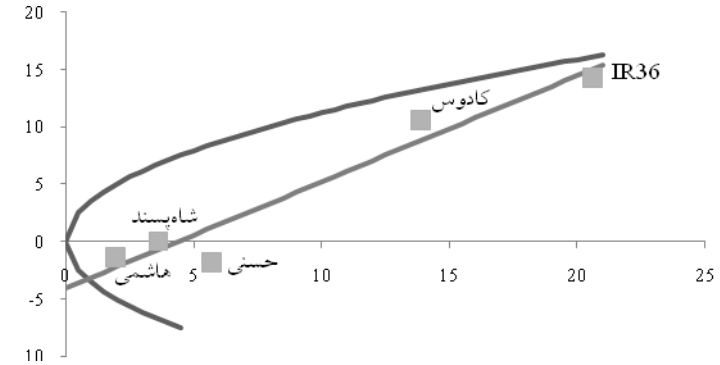
H_2 نیز نشان داد که تقریباً یک گروه ژنی با اثرات غالبیت صفات تعداد خوشه در بوته و تعداد خوشه‌چه در خوشه و پنج گروه ژنی با اثرات غالبیت صفت مساحت برگ پرچم را کنترل می‌کند. میانگین درجه غالبیت نیز همانند نتایج تجزیه گرافیکی (شکل‌های ۲ تا ۴) نشان‌دهنده‌ی وجود فوق غالبیت برای این صفات بود. نتایج به‌دست آمده نشان‌دهنده‌ی سهم مناسب واریانس غیرافزایشی در مورد صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه و مساحت برگ پرچم در جمعیت مورد مطالعه بود. با توجه به نتایج حاصله و وراثت‌پذیری خصوصی محاسبه شده می‌توان از روش‌های مبتنی بر هیبریداسیون سود جست و به نتاجی دست یافت که نسبت به جمعیت اولیه دارای میانگین بالاتری برای این صفات باشند. ربیعی و قربانی‌پور (۹) همانند نتایج این تحقیق گزارش کردند که صفات تعداد خوشه در بوته و تعداد خوشه‌چه در خوشه تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها قرار دارند. رحیمی و ربیعی (۱۰) نیز اثر فوق غالبیت ژن‌ها را در کنترل صفت مساحت برگ پرچم گزارش کردند که با نتایج این تحقیق در یک راستا بود.

برای صفت وزن هزاردانه خط رگرسیون Wr روی Vr در قسمت مثبت محور Wr را قطع نمود (شکل ۵)، بنابراین این صفت تحت‌تأثیر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار داشت. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم ' IR36 ' نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور Wr بوده و بنابراین دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب و رقم کادوس بیشترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب را دارا بود.

شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی برای صفت وزن هزاردانه در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار مثبت H1-H2 و هم‌چنین نسبت H2/4H1 مبین عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف بود و تعداد ژن‌های غالب بیش از ژن‌های مغلوب بود. علامت مثبت r نشان داد که آلل‌های افزاینده مغلوب بوده و به عبارت دیگر جهت غالبیت منفی و آلل‌های کاهنده غالب بودند. بررسی نسبت h^2 به H_2 نشان داد که تقریباً یک گروه ژنی با اثرات غالبیت این صفت را کنترل می‌کند. میانگین درجه غالبیت نیز همانند نتایج تجزیه گرافیکی (شکل ۵) نشان‌دهنده‌ی وجود غالبیت ناقص بود. برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت به‌ترتیب ۹۵/۹۳٪ و ۸۸/۶۸٪ به دست آمد. این نتایج نشانگر سهم مناسب واریانس افزایشی و وجود پتانسیل انتخاب در مورد این صفت در جمعیت مورد مطالعه بود و بنابراین روش‌های مبتنی بر انتخاب برای اصلاح صفت وزن هزار دانه کارآمدتر خواهد بود. کالایمانی و ساندارام (۷) اثر غالبیت ناقص ژن در کنترل صفت وزن هزار دانه را گزارش کردند که با نتایج این تحقیق مطابقت داشت. در مقابل اکرم و همکاران،



شکل ۶. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت ارتفاع بوته



شکل ۷. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت طول خوشه

ربیعی و قربانی‌پور و رحیمی و ربیعی (۱، ۹ و ۱۰) گزارش کردند که صفت وزن هزار دانه توسط اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شود که برخلاف نتیجه به‌دست آمده از تحقیق حاضر بود. عدم تطبیق نتایج می‌تواند به دلیل تفاوت در والدین انتخابی جهت امر دورگ‌گیری و تفاوت در محیط‌های انجام آزمایش باشد.

اگرچه خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات ارتفاع بوته و طول خوشه از پایین مرکز مختصات عبور کرد، اما تفاوت معنی‌داری با ارزش مبداء مختصات یعنی صفر نداشت (شکل ۶ و ۷)، از این رو می‌توان گفت که این صفات نیز احتمالاً تحت تأثیر غالبیت کامل ژن‌ها قرار دارند. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که از نظر هر دو صفت، رقم هاشمی کمترین فاصله را با محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r داشته و در نتیجه کمترین تعداد ژن‌های مغلوب را دارا بود، در حالی‌که رقم کادوس برای صفت ارتفاع بوته و رقم 'IR36' برای صفت طول خوشه بیشترین فاصله را با محل مذکور داشته و دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بودند. شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی کنترل‌کننده‌ی صفات ارتفاع بوته و طول خوشه در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار مثبت H1 - H2 و هم‌چنین نسبت $H_2/4H_1$ نشان‌دهنده‌ی عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف بود. بررسی نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین نشان داد که تعداد ژن‌های غالب کنترل‌کننده‌ی هر دو صفت بیش از تعداد ژن‌های مغلوب بود. مقدار نسبت h^2/H_2 نشان داد که صفت ارتفاع بوته

توسط سه گروه ژنی و صفت طول خوشه توسط دو گروه ژنی با اثرات غالبیت کنترل می‌شوند. میانگین درجه غالبیت نیز برای این صفات بزرگ‌تر از یک، اما بسیار به عدد یک نزدیک بوده و نشان‌دهنده‌ی وجود عمل فوق غالبیت و با احتمال بیشتر غالبیت کامل ژن‌ها برای کنترل این صفات بود. ضریب همبستگی منفی بین آرایش غالبیت (Wr + Vr) و میانگین والد مشترک (P_r) بیانگر افزاینده بودن ژن‌های غالب بود، به این معنی که جهت غالبیت مثبت بوده و آلل‌های کاهنده مغلوب بودند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفت ارتفاع بوته به‌ترتیب ۹۹/۸۴٪ و ۵۷/۶۵٪ و برای صفت طول خوشه به‌ترتیب ۸۸/۲۶٪ و ۲۶/۰۴٪ به‌دست آمد. مجموع این نتایج نشان دادند که همانند عملکرد دانه، اگرچه برای اصلاح این صفات در جمعیت مورد مطالعه می‌توان مستقیماً از پدیده هتروزیس استفاده و هیبرید تولید نمود، اما با توجه به اینکه واریانس افزایشی نیز سهم نسبتاً مناسبی از تنوع این صفات داشت، بنابراین بهتر است ابتدا نتایج مناسب و مطلوب را انتخاب نمود و سپس از تلاقی نتایج انتخاب شده هیبریدها را تولید نمود تا از هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها استفاده شود.

طی تحقیقی که توسط ربیعی و قربانی‌پور (۹) به صورت تجزیه میانگین نسل‌ها انجام شد، همانند نتایج این تحقیق طول خوشه تحت کنترل اثر غالبیت کامل ژن‌ها گزارش شد، اما برای ارتفاع بوته برخلاف نتایج پژوهش حاضر، اثر فوق غالبیت ژن‌ها گزارش گردید. هم‌چنین، شریفی و همکاران (۱۲) اثر غالبیت ناقص ژن‌ها را در کنترل صفت ارتفاع بوته و رحیمی و ربیعی (۱۰) در کنترل صفت طول خوشه گزارش کردند.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج این تحقیق نشان داد که اگرچه هر دو نوع آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات مورد مطالعه نقش داشتند، اما سهم هر یک از آثار ژنی در کنترل صفات متفاوت بود. نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل گرافیکی هیمن نشان داد که صفات عملکرد دانه، تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه، ارتفاع بوته، طول خوشه و مساحت برگ پرچم تحت کنترل اثر غالبیت کامل تا فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشتند، اما صفت وزن هزار دانه توسط اثرات غالبیت ناقص ژن‌ها کنترل می‌شوند. بنابراین با توجه به نتایج فوق به نظر می‌رسد برای اصلاح جمعیت مورد مطالعه از نظر بیشتر صفات ارزیابی شده، استفاده از پدیده هتروزیس و روش تولید هیبرید روش مناسبی باشد.

سپاسگزاری

از مدیریت، اعضای هیأت علمی و کلیه کارکنان بخش اصلاح بذر مؤسسه تحقیقات برنج کشور (رشت) به‌دلیل حمایت‌ها و کمک‌های بی‌دریغی که در اجرای این پژوهش داشتند، تشکر و قدردانی می‌شود. از معاونت آموزشی و تحصیلات تکمیلی و معاونت پژوهشی و فناوری دانشگاه گیلان نیز که هزینه اجرای این پژوهش را تأمین نمودند، سپاسگزاری می‌شود

منابع مورد استفاده

1. Akram, M., S. Ajmal and M. Munir. 2007. Inheritance of traits related to seeding vigor and grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Pakistan Journal of Botany* 39(1): 37-45.
2. Alahgholipour, M., B. Rabiei, M. Hosseini, H. Dorosti and M. Mohammadi. 2008. Studying of general and specific combining ability of traits in parental lines of hybrid rice. *Journal of Agriculture* 9(1): 1-12. (In Farsi).
3. Hayman, B.I. 1954 a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235-244.
4. Hayman, B.I. 1954 b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-809.
5. Hayman, B.I. 1958. The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics* 43: 63-85.
6. Hosseini Chaleshtari, M., R. Honarnejad and A. R. Tarang. 2005. Evaluation of gene effects and combining ability of some quantitative characteristics of rice by diallel method. *Iranian Journal of Agricultural Science* 36 (1): 21-32.

7. Kalaimani, S. and M. K. Sundaram. 1987. Genetic analysis in rice (*Oryza sativa* L.). *Madras Agricultural Journal* 74 (8-9): 369-372.
8. Pradhan, S. K., L. K. Bose and J. Mehr. 2006. Studies on gene action and combining ability analysis in basmati rice. *Journal of Central European Agriculture* 7(2): 267-272.
9. Rabiei, B. and A. Ghorbanipour. 2011. Assessment of gene action and heritability of important plant characteristics in rice (*Oryza sativa* L.) using generation mean analysis. *Iranian Journal of Crop Sciences* 13(2): 408-423. (In Farsi).
10. Rahimi, M. and B. Rabiei. 2009. Estimination of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Iranian Journal of Crop Sciences* 10(40): 362-376. (In Farsi).
11. Roff, D. A. and K. Emerson. 2006. Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in life-history versus morphological traits. *Evolution* 60: 1981-1990.
12. Sharifi, P., H. Dehghani, A. momeni and M. Moghadam. (2010). Diallel Analysis for Heterosis Study and Estimation of Genetic Parameters for some Morphological Traits in Rice. *Seed and Plant Improvement Journal* 26-1(1): 77-104. (In Farsi).
13. Torres, E. A. and I. O. Geraldi. 2007. Partial diallel analysis of agronomic characters in rice. *Genetics and Molecular Biology* 30(3): 605-613.