

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

به منظور تعیین نوع عمل ژن‌ها و برآورد وراثت‌پذیری صفات مرتبط با عملکرد دانه در برنج، شش ژنوتیپ برنج به اسامی هاشمی، واندا، کادوس، حسنی، شاه‌پسند و 'IR36' به صورت دای‌آلل کامل در سال زراعی ۱۳۸۹ تلاقی داده شدند. والدین و بذور F_۱ به دست 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، نشان‌دهنده 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 دای‌آل 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 در اختیار قرار می‌دهد (۱۳). هم‌چنین، نوع و مقدار اثر ژن‌ها در تظاهر خصوصیات کمی جهت توسعه موفقیت‌آمیز گونه‌های گیاهی مهم می‌باشد (۸).

حسینی چالستری و همکاران (۶) طی انجام آزمایشی که روی هشت رقم برنج ایرانی و خارجی به صورت یک طرح نیمه دای‌آل 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 $\times$ 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 دای‌آل 7×7 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 $\times$ 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 فوق غالبیت 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 دای‌آل 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 نشان‌دهنده 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 دای‌آل کامل 6×6 انجام شد تا ضمن برآورد عمل ژن‌ها و وراثت‌پذیری صفات مهم برنج، روش

$$\sqrt{\frac{H1}{D}} \quad (1)$$

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

$$h_n^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{2}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E} \quad (3)$$

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 نشان‌دهنده تفاوت ژنتیکی معنی‌دار بین والدین و هیبریدهای حاصل از آنها از نظر صفات مورد ارزیابی می‌باشد و بدین ترتیب، امکان انجام تجزیه دای‌آل 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

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 دای‌آل کامل در سال ۱۳۸۹ کشت شدند. در سال زراعی بعد، والدین و نتاج حاصل از تلاقی دو به دو 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 در نظر 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 کنترل‌کننده هر صفت از طریق رابطه ۱ و وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات از طریق روابط ۲ و ۳ محاسبه شدند (۴ و ۵).

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

میانگین مربعات صفات مورد مطالعه							
منابع تغییرات	درجه آزادی	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**
تیمار	۳۵	۲/۹۲۶**	۲۵/۳۴۳**	۱۵۹۳/۷۴۱**	۳۰/۶۳۰**	۷۲۴/۶۹۰**	۳۹/۰۹۸**
اشتباه آزمایشی	۷۰	۰/۹۸۹	۸/۴۵۸	۳۳۴/۹۰۸	۰/۹۴۶	۶۳/۱۵۱	۳/۰۱۰
ضریب تغییرات (درصد)	-	۲۰/۶۵۶	۲۱/۷۴۲	۱۳/۸۶۰	۳/۳۴۵	۶/۰۱۲	۵/۷۸۷
							۱۵/۳۷۰

*, **, ns: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ و غیرمعنی دار

تلاقی‌های دای‌آل 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 $W_r - V_r$ 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 W_r روی V_r در مرکز مختصات محور W_r 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 W_r بودند، بنابراین رقم واندانا دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب و رقم شاه‌پسند دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بود. علامت منفی r نشان داد که آل‌های 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 $H_1 - H_2$ و نیز نسبت $H_2/4H_1$ نشان‌دهنده‌ی عدم تساوی فراوانی آل‌های 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 آل‌های غالب بیشتری نسبت به آل‌های 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 افزایشی ژن‌ها نیز استفاده نمود، به این ترتیب که ابتدا بهتر است نتایج انتخاب نمود تا از اثرات افزایشی ژن‌ها استفاده شود، سپس نتایج انتخاب شده را تلاقی

جدول ۲. نتایج آزمون مقدماتی هیمین، جینکز، یکنواختی واریانس و کوروارینانس (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 ایستازی (W_r-V_r) و اثرات غالبیت (W_r+V_r)

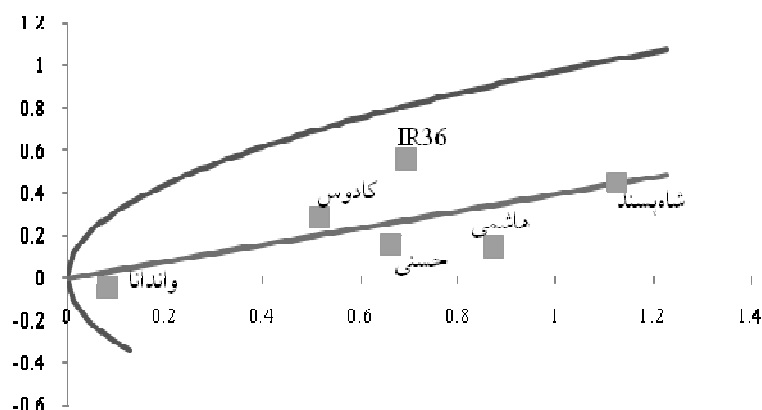
میانگین مربعات	میانگین مربعات $W_p=V_r$ (آزمون اثرات غالبیت)	میانگین مربعات $W_p=V_r$ (آزمون اثرات شیب صفر)	معنی داری ضریب رگرسیون از شیب صفر $H_0: B=0$	t محاسبه شده برای فرض معنی داری ضریب رگرسیون از شیب صفر $H_0: B=1$	t محاسبه شده برای آزمون فرض اثرات ایستازی	یکپارختی واریانس و کوواریانس (t^2)	ضریب رگرسیون (b)	وضعیت	صفات مورد مطالعه
۰/۵۹۶ ^{ns}	۰/۵۲۱ ^{ns}	۴/۶۴۰ ^{**}	۲/۴۶۸ ^{ns}	۱/۵۳۸ ^{ns}	۱/۳۹۹	-	عملکرد دانه در هکتار		
۱/۶۷۹ ^{ns}	۰/۵۳۴ ^{ns}	۴/۲۴۳ [*]	-۱/۰۶۰ ^{ns}	۲/۹۱۶ ^{ns}	۱/۳۳۳	پس از حذف رقم حسینی	تعداد خوشه در بوته		
۵۶۷۹۷۴/۴۹۶ ^{**}	۶۵۱۱۳/۸۰۰ ^{ns}	۴/۰۵۸ [*]	۰/۴۱۸ ^{ns}	۰/۰۰۰۳ ^{ns}	۰/۹۰۷	-	تعداد خوشه‌چه در خوشه		
۳۰/۸۹۳ ^{ns}	۹/۸۶۸ ^{ns}	۳/۷۵۸ [*]	-۰/۴۴۴ ^{ns}	۰/۸۱۱ ^{ns}	۱/۱۲۷	پس از حذف IR36	مساحت برگ پرچم		
۶۸/۹۸۹ [*]	۱/۲۱۷ ^{ns}	۶/۵۵۶ ^{**}	-۰/۳۳۶ ^{ns}	۰/۴۴۵ ^{ns}	۱/۰۵۴	-	وزن هزار دانه		
۳۹۷۴۹۵/۲۱۴ ^{**}	۲/۱۱۳ ^{ns}	۱۱/۸۸۵ ^{**}	۱/۳۴۵ ^{ns}	۱/۲۶۶ ^{ns}	۰/۸۹۸	-	ارتفاع بوته		
۶۹۸/۸۵۶ ^{**}	۱۹/۶۹۱ ^{ns}	۶/۶۲۰ ^{**}	۰/۵۵۵ ^{ns}	۰/۱۰۵ ^{ns}	۰/۹۲۳	پس از حذف رقم ولندانا	طول خوشه		

و NS: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

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

صفات مورد مطالعه					
طول خوشه	ارتفاع بوته	وزن هزار دانه	مساحت برگ پرچم	تعداد خوشه‌چه	تعداد خوشه در بوته
عملکرد دانه					
در هکتار					
۱۱/۳۷۸	۳۵۷/۴۳۱	۲۲/۴۵۴	۱/۲۶۹	۶۴۸/۲۰۶	۵/۳۶۱
۲۸/۳۰۹	۴۷۹/۳۳۶	۳/۹۹۷	۷/۸۹۰	۱۰۰/۴۱۹	۱/۵۸۸
۲۷/۶۴۶	۴۳۱/۸۵۴	۳/۱۲۷	۱۰/۰۶۸	۸۱۹/۱۷۱	۱/۱۶۹
۶/۲۵۷	۱۰۹/۸۶۴	۴/۱۷۸	-۶/۶۰۷	۴۸۵/۳۸۳	۰/۳۷۷
۵۳/۶۱۱	۸۸۱/۷۹۲	۰/۹۳۵	۴۳/۸۰۶	۷۰۴/۲۴۰	۰/۰۸۳
۰/۶۳۳	۴۷/۴۷۲	۰/۸۶۹	-۲/۱۷۹	۱۸۸/۲۴۸	۰/۴۱۹
۰/۲۴۴	۰/۲۲۵	۰/۱۹۶	۰/۳۱۹	۰/۲۰۳	۰/۱۸۴
۱/۵۷۷	۱/۱۵۸	۰/۴۲۲	۲/۴۹۳	۱/۲۴۷	۱/۶۶۷
۱/۹۳۹	۲/۰۴۲	۰/۲۹۹	۴/۳۵۱	۰/۸۶۰	۰/۰۷۱
-۰/۸۶۵	-۰/۹۵۰	۰/۰۰۳۶	-۰/۸۹۰	-۰/۸۶۳	-۰/۲۱۴
۰/۷۴۸	۰/۹۰۲	۰/۰۰۰۰۱۲۸	۰/۷۹۲	۰/۷۴۴	۰/۰۴۶
۱/۴۲۲	۱/۳۰۶	۱/۵۶۶	-۰/۰۲۲	۱/۸۵۸	۱/۴۹۴
۸۸/۲۶	۹۹/۸۴	۹۵/۹۳	۵۴/۹۱	۷۶/۶۰	۶۲/۰۶
۲۶/۰۴	۵۷/۶۵	۸۸/۶۸	۲۹/۱۵	۳۵/۳۵	۳۰/۳۷

D	(سهم واریانس افزایشی)
H ₁	(واریانس غالبیت)
H ₂	(سهمی از واریانس غالبیت)
F	(کوواریانس اثرات افزایشی با غالبیت)
h ²	(غالبیت ژن‌های با حرف بزرگ یا کوچک)
H ₁ -H ₂	
H ₂ /4H ₁	(نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت به منفی در والدین)
(H ₁ /D) ^{1/2}	(میانگین درجه غالبیت)
h ² /H ₂	(تعداد گروه‌های ژنی دارای اثرات غالبیت)
r(P _n , W+V _p)	(همبستگی بین آرایش غالبیت و میانگین والد مشترک)
r ²	
[(4DH ₁) ^{1/2} +F]/[(4DH ₁) ^{1/2} -F]	(نسبت ژن‌های غالب به مغلوب در والدین)
h ² _b	(وراثت‌پذیری عمومی)
h ² _n	(وراثت‌پذیری خصوصی)



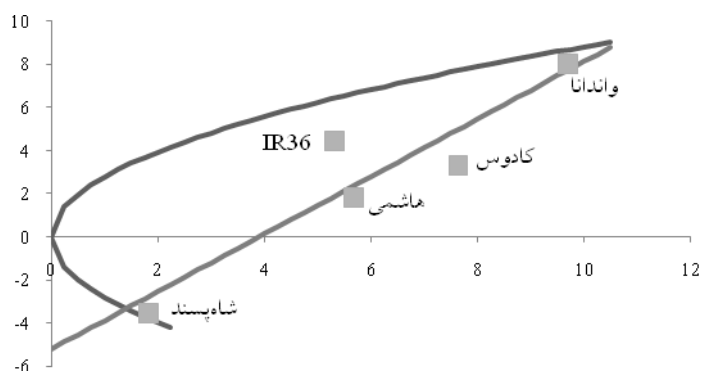
شکل ۱. سهمی محدودکننده W_p به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت عملکرد دانه در هکتار

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 W_r 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.

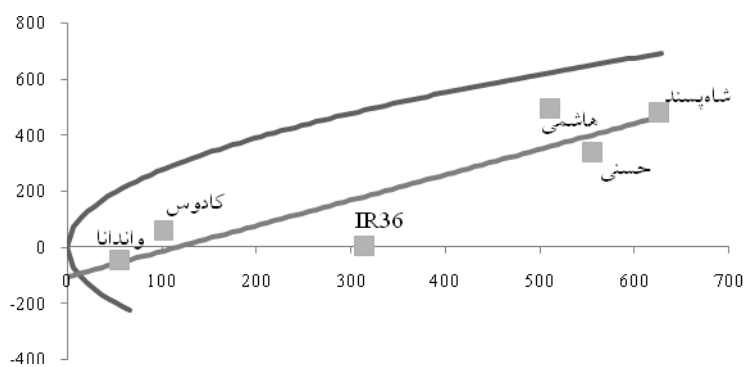
شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی برای این صفات در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار منفی $H1-H2$ و همچنین نسبت $H2/4H1$ برای صفت مساحت برگ پرچم نشان‌دهنده تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب بود. در مقابل مثبت بودن $H1-H2$ و همچنین نسبت $H2/4H1$ برای صفات تعداد خوشه در بوته و تعداد خوشه‌چه در خوشه نشان داد که 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 افزایش‌دهنده مغلوب، جهت غالبیت منفی و آلل‌های کاهش‌دهنده غالب بودند. در مقابل، علامت منفی r برای صفات تعداد خوشه‌چه در خوشه و مساحت برگ پرچم برخلاف صفت تعداد خوشه در بوته، نشان‌دهنده افزایش‌دهنده بودن آلل‌های غالب برای این صفات بود. بررسی نسبت h^2 به

داد تا از اثر غالبیت ژن‌ها و پدیده هتروزیس برای افزایش عملکرد دانه استفاده شود. همانند نتایج این تحقیق، کالایمانی و ساندارام 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.

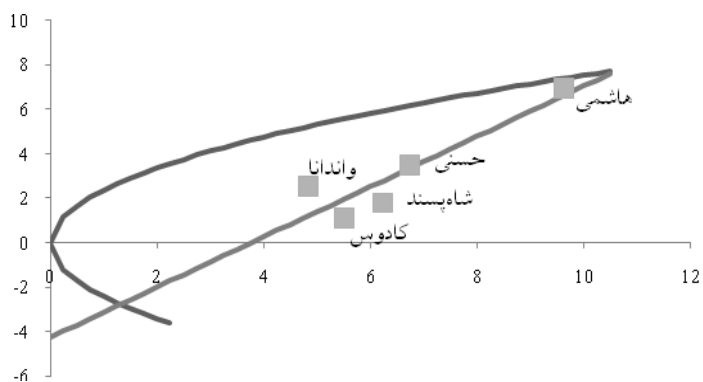
نتایج تجزیه و تحلیل گرافیکی دای آلل برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌چه در خوشه و مساحت برگ پرچم نشان داد که خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت منفی محور W_r را قطع نمود (شکل‌های ۲ تا ۴)، بنابراین این صفات تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها بودند. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم شاهپسند برای صفت تعداد خوشه در بوته نزدیک‌ترین والد و برای صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه دورترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r 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 در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بود و از نظر صفت تعداد خوشه‌چه در خوشه در کمترین فاصله قرار گرفت و بنابراین بیشترین تعداد ژن‌های



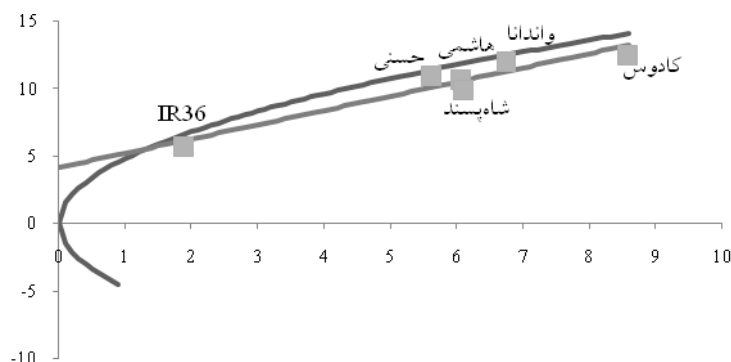
شکل ۲. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت تعداد خوشه در بوته



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



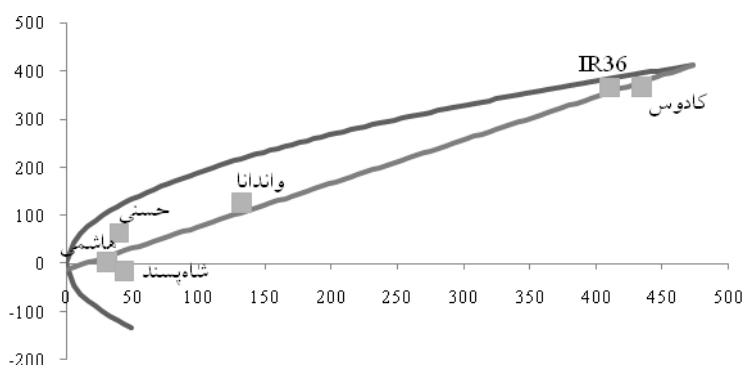
شکل ۵. سهمی محدودکننده W_r به همراه نمایش پراکنش والدین برای صفت وزن هزار دانه

نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r 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.

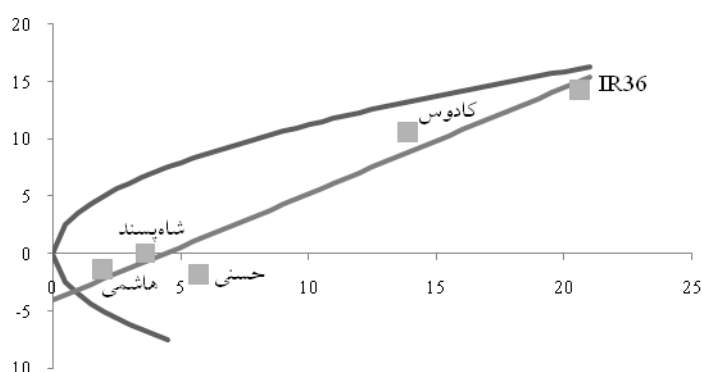
شاخص‌های آماری و اجزای ژنتیکی برای صفت وزن هزاردانه در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار مثبت $H1-H2$ و هم‌چنین نسبت $H2/4H1$ مبین عدم تساوی فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب در مکان‌های ژنی مختلف بود و تعداد ژن‌های غالب بیش از ژن‌های مغلوب بود. علامت مثبت r نشان داد که آلل‌های افزاینده مغلوب بوده و به عبارت دیگر 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) نشان‌دهنده وجود غالبیت ناقص بود. برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای این صفت به ترتیب $93/95\%$ و $68/88\%$ 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،

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) نشان‌دهنده وجود فوق‌غالبیت برای این صفات بود. نتایج به‌دست آمده نشان‌دهنده 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 نتایجی 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 فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار دارند. رحیمی و ربیعی (۱۰) نیز اثر فوق‌غالبیت 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 W_r روی V_r در قسمت مثبت محور W_r را قطع نمود (شکل ۵)، بنابراین این صفت تحت تأثیر غالبیت ناقص ژن‌ها قرار داشت. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان داد که رقم 'IR36'



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

کمترین فاصله را با محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r داشته و در نتیجه کمترین تعداد ژن‌های مغلوب را دارا بود، در حالی که 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 کنترل‌کننده صفات ارتفاع بوته و طول خوشه در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار مثبت $H_1 - H_2$ و همچنین نسبت $H_2/4H_1$ نشان‌دهنده 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 کنترل‌کننده هر دو صفت بیش از تعداد ژن‌های مغلوب بود. مقدار نسبت h^2/H_2 نشان داد که صفت ارتفاع بوته

ربعی 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 به دست 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 مبدا 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

رحیمی و ربیعی (۱۰) در کنترل صفت طول خوشه گزارش کردند.

نتیجه گیری 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) به دلیل 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.

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 نشان‌دهنده وجود عمل فوق غالبیت و با احتمال بیشتر غالبیت کامل ژن‌ها برای کنترل این صفات بود. ضریب همبستگی منفی بین آرایش غالبیت ($W_r + V_r$) و میانگین والد مشترک (P_r) بیانگر افزایشی بودن ژن‌های غالب بود، به این معنی که جهت غالبیت مثبت بوده و آل‌های کاهنده مغلوب بودند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفت ارتفاع بوته به ترتیب $99/84\%$ و $57/65\%$ و برای صفت طول خوشه به ترتیب $88/26\%$ و $26/04\%$ به دست 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

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. Estimation of gene action and heritability of important agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Iranian Journal of Crop Sciences* 10(40): 362-376. (In 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.

