

DOR: [20.1001.1.15625540.1400.23.1.7.1](https://doi.org/10.1001.1.15625540.1400.23.1.7.1)

ارزیابی فراسنجه‌های ژنتیکی و وراثت پذیری صفات در برنج (*Oryza sativa* L.) با استفاده از روش دای آلل

Evaluation of genetic parameters and heritability of traits in rice (*Oryza sativa* L.) using diallel method

مهرزاد اله‌قلی‌پور^۱، علیرضا حقیقی حسنعلیده^۲، مریم حسینی چالشتی^۳، شهرام نظری^۴،
رضا نظام‌دوست دارستانی^۵ و حمیدرضا مسیب‌زاده^۶

چکیده

اله‌قلی‌پور، م.، ع. ر. حقیقی حسنعلیده، م. حسینی چالشتی، ش. نظری، ر. نظام‌دوست دارستانی و ح. ر. مسیب‌زاده. ۱۴۰۰. ارزیابی فراسنجه‌های ژنتیکی و وراثت پذیری صفات در برنج (*Oryza sativa* L.) با استفاده از روش دای آلل. نشریه علوم زراعی ایران. ۲۳ (۱): ۹۷-۱۱۲.

به منظور بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد و اجزای آن در برنج با استفاده از روش گرافیکی هیمن، ۵۶ نتاج حاصل از تلاقی دای آلل همراه با هشت والد (مجموعاً ۶۴ ژنوتیپ) در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در بهار سال ۱۳۹۲ در مزرعه پژوهشی مؤسسه تحقیقات برنج کشور کشت و صفات زراعی، عملکرد و اجزای آن مورد ارزیابی قرار گرفتند. برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای عملکرد دانه به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی (D) نسبت به دو جزء واریانس غالبیت (H1) و (H2) کمتر بوده و میانگین درجه غالبیت ژن‌ها از یک (۱/۷۴۱) بزرگتر بود. نتایج نشان داد که عملکرد دانه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن صد دانه، تعداد خوشه در بوته و ارتفاع بوته تحت کنترل اثر افزایشی، غیرافزایشی ژن‌ها و اثر مادری و غیرمادری می‌باشند. لاین RI184421 (حسن‌سرایي × سپیدرود) و لاین ۲۳ (IR75479-199-3-3)، به ترتیب دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب و مغلوب برای عملکرد دانه بودند. ارتفاع بوته و طول خوشه تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها و عملکرد دانه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن صد دانه و تعداد خوشه در بوته تحت تأثیر فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشتند. وراثت‌پذیری عمومی صفات مورد بررسی بالا بود (بیش از ۹۰ درصد). وراثت‌پذیری خصوصی ارتفاع بوته بالا بود که نشان دهنده نقش اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. بر اساس نتایج این تحقیق، برای بهبود عملکرد و اجزای آن در برنج که تحت کنترل اثر غیرافزایشی ژن‌ها هستند، استفاده از تکنولوژی هیبرید و برای بهبود صفاتی مانند ارتفاع بوته و طول خوشه، با توجه به نقش کلیدی اثرات افزایشی در کنترل ژنتیکی آن‌ها استفاده از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر انتخاب قابل توصیه هستند.

واژه‌های کلیدی: آلل‌های غالب و مغلوب، برنج، دای آلل، عمل ژن و عملکرد دانه

تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۱۱/۱۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۲/۲۲ این مقاله مستخرج از طرح تحقیقاتی شماره ۹۰۳-۰۴-۰۴-۱ مصوب مؤسسه تحقیقات برنج کشور می‌باشد

- ۱- دانشیار مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران
- ۲- محقق مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران
- ۳- استادیار مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران (مکاتبه‌کننده) (پست الکترونیک: m.hosseini@areeo.ac.ir)
- ۴- استادیار مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران
- ۵- کارشناس ارشد زیست‌شناسی دانشگاه گیلان
- ۶- کارشناس ارشد مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران

مقدمه

برنج (*Oryza Sativa* L.) گیاه زراعی معیشتی و محصول ارزشمندی در تامین غذای جمعیت دنیا است. حدود ۹۰ درصد از محصول برنج جهان در کشورهای آسیایی که حدود ۱۴ درصد از مساحت کل زمین را تشکیل داده و با دارا بودن ۲۵ درصد اراضی قابل کشت، ۵۴ درصد نیاز غذایی جمعیت جهان را تامین می نمایند، تولید می شود (Bhattacharya, 2011). تولید ارقام جدید پرمحصول برنج که دارای پتانسیل عملکرد بالاتری در واحد سطح باشند، راهکار مناسبی برای تقاضای فزاینده این محصول جهت بهبود امنیت غذایی در کشور است. تأمین برنج از طریق کاشت و برداشت ارقام بومی قابل حصول نمی باشد، زیرا ارقام بومی عمدتاً پابلند، با قابلیت کودپذیری کم و حساس به بیماری ها و خوابیدگی بوته بوده و عموماً عملکرد پایینی دارند (Khorasany et al., 2019).

در برنامه های به نژادی جهت دستیابی به ارقام جدید با عملکرد دانه بالا، متخصصین به نژادی اقدام به گزینش والدین از میان کلکسیون متنوع می نمایند که موضوعی حساس و حیاتی می باشد. حساسیت و پیچیدگی این موضوع هنگامی بیشتر می شود که اصلاحگر مجبور به انتخاب ژنوتیپ هایی باشد که قابلیت ترکیب پذیری بالایی داشته و توانایی انتقال صفات هدف را به نسل بعدی داشته باشند. بنابراین، اصلاح ارقام پرمحصول مستلزم شناخت ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقی است که این موضوع از طریق استفاده از روش های ژنتیک بیومتری میسر می گردد. به منظور به دست آوردن این اطلاعات، روش های مختلفی ارائه شده است که تجزیه دی آلل یکی از بهترین روش ها محسوب می شود (Haghighi Hasanalideh et al., 2017). روش گرافیکی هیمن یکی از روش های تجزیه دی آلل است که اطلاعات مفیدی در مورد فراسنجه های ژنتیکی صفات کمی و وضعیت ژنتیکی والدین مورد

مطالعه ارائه می دهد. این روش به وسیله جینگز و هیمن (Jinks and Hayman, 1953) معرفی و سپس توسط جینگز (Jinks, 1954) و هیمن (Hayman, 1954a, b; 1957; 1958; 1960) تکمیل شد. این روش نموداری بوده و برای بررسی تعداد نسبی آلل های غالب و مغلوب در لاین های والدینی شرکت کننده در دی آلل طراحی شده است، اما تنها زمانی استفاده از این روش صحیح است که صفت مورد مطالعه تنوع غیرافزایشی داشته که معادل b در روش تجزیه واریانس هیمن می باشد. این موضوع نشان می دهد که هر چه یک لاین والدی خاص، آلل های مغلوب بیشتری داشته باشد، زمانی که با لاین های دیگر تلاقی ابد، میانگین فامیل های خواهری آن بسیار متنوع هستند. از طرف دیگر، یک والد که حاوی همه آلل های غالب باشد، نتایج تولید خواهد نمود که میانگین بسیار مشابهی دارند. این اختلافات با واریانس میانگین فامیل ها در هر گروه نیمه خواهری (V_r) اندازه گیری می شود. به طور مشابه کوواریانس میانگین فامیل های هر والد مشترک با میانگین والد های غیر تکرار شونده (W_r) رابطه ای مشابه با V_r را نشان خواهد داد. در صورت عدم حضور پیوستگی و اپیستازی، ترسیم پراکنش مقادیر W_r در برابر مقادیر V_r خط مستقیمی با شیب $b=1$ را تولید می کند که شناسایی والدین دارای بیشترین و کمترین آلل های غالب با توجه به موقعیت آنها بر روی نمودار امکان پذیر می شود. عرض از مبدأ نشان دهنده سطح غالبیت است. عرض از مبدأ منفی، صفر و مثبت به ترتیب نشان دهنده فوق غالبیت، غالبیت کامل و غالبیت ناقص است (Farshadfar, 2010). شریفی و همکاران (Sharifi et al., 2010) با استفاده از تلاقی دی آلل نشان دادند که اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف، حایز اهمیت است، اما سهم اثر افزایشی در کنترل صفات فوق نسبت به اثر غالبیت بیشتر بود. میانگین درجه

راهبردی و لزوم افزایش عملکرد جهت حصول امنیت غذایی و اهمیت شناخت ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقی در برنامه‌های به‌نژادی، این پژوهش با هدف بررسی کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و اجزای آن در برنج با استفاده از روش گرافیکی هیمن انجام شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در مؤسسه تحقیقات برنج کشور- رشت با طول و عرض جغرافیایی به ترتیب ۴۹ درجه و ۳۶ دقیقه شرقی و ۳۷ درجه و ۱۶ دقیقه شمالی با ارتفاع از سطح دریای آزاد ۷- متر و بافت خاک سیلتی رسی با اسیدیته حدود هفت انجام شد. لاین‌های مورد بررسی از بین ۹۴ ژنوتیپ مختلف برنج که بر اساس نشانگرهای ریزماهواره گروه‌بندی شده بودند، بر اساس خصوصیات مهم زراعی انتخاب شدند (Allahgholipour et al., 2014). در این تحقیق هشت لاین و رقم از گروه‌های غیرخویشاوند انتخاب و در قالب تلاقی دای آلل کامل مورد استفاده قرار گرفتند (جدول ۱). تلاقی‌های لازم در سال ۱۳۹۱ انجام و در سال بعد، ۵۶ فقره بذر نسل اول (F₁) به همراه هشت والد (مجموعاً ۶۴ ژنوتیپ) پس از جوانه‌دار کردن در ژرمیناتور، در فروردین در گلخانه مؤسسه تحقیقات برنج کشور در داخل سینی‌های پلاستیکی مخصوص تهیه گیاهچه برنج بذرپاشی شدند. بذره‌های هیبرید کشت شده داخل سینی پس از رشد اولیه (حدود ده روز) به خزانه انتقال داده شدند و پس از حدود ۱۴ روز، نشاکاری در مزرعه انجام شد. کلیه نتایج والدین مورد مطالعه در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت شدند. کلیه مراقبت‌های لازم طی رشد و نمو گیاهان از قبیل آبیاری، وجین (دو مرحله)، کوددهی و مبارزه با آفات و بیماری‌ها طبق توصیه‌های زراعی انجام شد.

صفات زراعی اندازه‌گیری شده شامل عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار، با رطوبت ۱۴ درصد)، تعداد

غالبیت نیز نشان دهنده غالبیت ناقص ژن‌ها در کنترل صفات تعداد روز از نشاکاری تا خوشه‌دهی، ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف بود. محمدی و همکاران (Mohammadi et al., 2014) با استفاده از تجزیه دای آلل کامل با پنج والد در برنج گزارش کردند که سهم آثار افزایشی نسبت به آثار غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل خصوصیات فیزیکی دانه بیشتر است. هاریانتو و همکاران (Haryanto et al., 2017) با استفاده از تلاقی نیمه دای آلل اعلام نمودند که میزان پروتئین دانه تحت تأثیر اپیستازی، ارتفاع بوته تحت تأثیر غالبیت ناقص و طول خوشه تحت تأثیر غالبیت ناقص نزدیک به غالبیت کامل هستند. آن‌ها میزان وراثت‌پذیری عمومی کلیه صفات مورد مطالعه بالا و وراثت‌پذیری خصوصی کلیه صفات به استثنای میزان پروتئین را پایین گزارش کردند. شبیر و همکاران (Shabbir et al., 2017) با استفاده از یک تلاقی دای آلل ۶×۶ در برنج گزارش دادند که اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات طول خوشه، ارتفاع بوته و تعداد پنجه در بوته نقش بسزایی دارد، در حالی که برای کنترل ژنتیکی صفاتی مانند عملکرد دانه، وزن خشک بوته، تعداد روز تا رسیدگی و باروری خوشه، اثرات غیرافزایشی سهم بیشتری داشتند. الملکی و الدیج (El-Malky and Al-Daej., 2018) صفات عملکرد، وزن هزار دانه، تعداد خوشه، وزن خوشه، تعداد دانه پر در هر خوشه، طول خوشه، تعداد روز تا خوشه‌دهی و ارتفاع بوته را با استفاده از تلاقی دای آلل ۶×۶ در برنج مورد مطالعه قرار دادند. نتایج حاصل از آزمایش آن‌ها نشان داد که واریانس ژنتیکی افزایشی برای کلیه صفات به استثنای تعداد خوشه، عملکرد دانه و وزن هزار دانه معنی‌دار بود. دوی و همکاران (Devi et al., 2018) با ارزیابی هشت لاین برنج با استفاده از یک تلاقی دای آلل نشان دادند که عملکرد و اجزای آن تحت کنترل اثرات غیرافزایشی ژن‌ها هستند.

با توجه به اهمیت برنج به عنوان یک محصول

گرفتند. تجزیه واریانس داده‌ها به روش هیمن (Hayman, 1954b) و در صورت عدم وجود آثار ایستازی بین ژن‌ها، تجزیه گرافیکی هیمن انجام شد. با استفاده از روش هیمن، میانگین درجه غالبیت، میزان وراثت‌پذیری عمومی (H_b^2) و خصوصی (H_n^2)، نسبت و توزیع آلل‌ها در والدین و سایر فراسنجه‌های ژنتیکی شامل واریانس افزایشی (D)، واریانس‌های غالبیت (H_1 و H_2)، h و فراسنجه F که بیانگر کواریانس آثار افزایشی با غالبیت است، با استفاده از روابط زیر برآورد شدند.

خوشه در بوته، تعداد دانه پر در خوشه، وزن صد دانه (گرم، با رطوبت ۱۲ درصد)، ارتفاع بوته (سانتی‌متر) و طول خوشه (سانتی‌متر) بودند. کلیه ارزیابی‌ها روی ۱۰ بوته از هر کرت که به طور تصادفی انتخاب شدند، از مرحله ظهور خوشه تا رسیدگی کامل انجام شد. برآورد عملکرد دانه برای هر ژنوتیپ از متن هر کرت پس از حذف حاشیه‌ها انجام شد. قبل از اندازه‌گیری‌ها بوته‌های خارج از تیپ حذف و سپس میانگین مشاهدات هر کرت جهت تجزیه‌های آماری مورد استفاده قرار

$$V_p = D \quad (\text{رابطه ۱})$$

$$Wr = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F_r \quad (\text{رابطه ۲})$$

$$\bar{W}_r = \frac{1}{2}D - \frac{1}{4}F \quad (\text{رابطه ۳})$$

$$V_r = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F_r + \frac{1}{4}H_1 \quad (\text{رابطه ۴})$$

$$\bar{V}_r = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 \quad (\text{رابطه ۵})$$

$$V_F = \frac{1}{4}D - \frac{1}{4}F + \frac{1}{4}H_1 - \frac{1}{4}H_2 \quad (\text{رابطه ۶})$$

$$m_o - m_p = \frac{1}{2}h \quad (\text{رابطه ۷})$$

$$\sqrt{\frac{H_1}{D}} = \text{میانگین درجه غالبیت} \quad (\text{رابطه ۸})$$

$$\frac{kd}{(kd + kr)} = \text{نسبت ژن‌های غالب و مغلوب} = \frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F} \quad (\text{رابطه ۹})$$

$$\frac{H_2}{4H_1} = \text{نسبت ژن غالب با اثر مثبت و منفی} = \frac{H_2}{4H_1} \quad (\text{رابطه ۱۰})$$

$$H_b^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E} \quad (\text{رابطه ۱۱})$$

$$H_n^2 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E} \quad (\text{رابطه ۱۲})$$

جدول ۱- اسامی، منشاء و شجره ژنوتیپ‌های برنج مورد ارزیابی

Table 1. Name, origin and pedigree of rice genotypes

ردیف No.	ژنوتیپ‌های برنج Rice genotypes	شجره Pedigree	منشا Origin
1	Daylamani ^b	Local cultivar	Mazandran, Iran
2	Tarom Mohali	Local cultivar	Mazandran, Iran
3	RI18430-46	Saleh/Hashemi	IRRI ^d , Iran
4	Line 23	IR75479-199-3-3	IRRI ^d
5	IR50	IR50	IRRI
6	RI18442-1	Sepidrood/Hasansaraei	IRRI, Iran
7	RI18447-2	Sepidrood/Gharib	IRRI, Iran
8	Gilaneh ^a	Saleh/Abjiboji // Abjiboji	IRRI, Iran

a: Improved cultivar, Iran, b: Local cultivar, Iran, c: Rice Research Institute of Iran, d: International Rice Research Institute

جهت ارزیابی صحت مفروضات آزمون هیمن، ثابت بودن تفاوت بین واریانس و کوواریانس هر ردیف ماتریس x و برابر یک بودن شیب خط رگرسیونی W_r روی V_r مورد بررسی قرار گرفت. از این خط رگرسیونی برای تعیین میانگین درجه غالبیت نیز استفاده شد. جهت انجام تجزیه دای آلل به روش هیمن از نرم افزار Dial 98 (Ukai, 2006) و برای انجام آزمون مقدماتی روش هیمن (آزمون اثر اپیستازی) از نرم افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس ساده صفات نشان داد که اثر ژنوتیپ برای کلیه صفات مورد ارزیابی کاملاً معنی‌دار بود، بنابراین ژنوتیپ‌های برنج از نظر صفات مورد مطالعه متفاوت بوده و فرضیات دای آلل برقرار شد. نتایج مقایسه میانگین عملکرد دانه نشان داد که در بین والدین، بیشترین و کمترین میزان عملکرد دانه به ترتیب مربوط به لاین RI18442-1 (لاین اصلاح شده) و دیلمانی (رقم محلی) بود. هیبرید $IR50 \times$ گیلانه با عملکرد 3050 کیلوگرم در هکتار کمترین و تلاقی $IR50 \times RI18430-46$ با عملکرد 8350 کیلوگرم در هکتار بیشترین میزان عملکرد دانه را داشتند. کمترین و بیشترین میزان تعداد دانه پر به ترتیب مربوط به دیلمانی (رقم محلی) و لاین RI18442-1 بود. هیبرید دیلمانی $\times$ لاین ۲۳ با $93/3$ دانه پر در خوشه کمترین و تلاقی $IR50 \times RI18430-46$ با 148 دانه پر در خوشه بیشترین مقدار را داشتند. کمترین و بیشترین میزان وزن صد دانه در والدین به ترتیب مربوط به لاین RI18442-1 و $RI18430-46$ بود. ترکیب طارم محلی $\times$ گیلانه با $2/42$ گرم کمترین و تلاقی $IR50 \times RI18430-46$ با $3/26$ گرم بیشترین مقدار وزن صد دانه را داشتند. کمترین و بیشترین تعداد خوشه در بوته در بین والدین به ترتیب مربوط به رقم محلی دیلمانی و لاین RI18430-46 بود. در بین تلاقی‌ها، ترکیب دیلمانی $\times$ طارم محلی با $12/1$

خوشه کمترین و تلاقی $IR50 \times$ لاین ۲۳ با $23/2$ خوشه بیشترین تعداد را در بوته به خود اختصاص دادند. نتایج مقایسه میانگین ارتفاع بوته در والدین و تلاقی‌های حاصل از آن‌ها نشان داد که کمترین و بیشترین مقدار ارتفاع بوته به ترتیب مربوط به لاین RI18442-1 و رقم طارم محلی بود. در بین تلاقی‌ها، ترکیب طارم محلی $\times RI18447-2$ با $158/4$ سانتی‌متر بیشترین و تلاقی $IR50 \times RI18442-1$ با $87/8$ سانتی‌متر کمترین مقدار ارتفاع بوته را داشتند. کمترین و بیشترین طول خوشه در بین والدین، به ترتیب مربوط به لاین‌های RI18442-1 و RI18447-2 بود. در بین تلاقی‌ها، ترکیب طارم محلی $\times RI18447-2$ با $33/7$ سانتی‌متر بیشترین و تلاقی $IR50 \times RI18442-1$ با $23/1$ سانتی‌متر کمترین طول خوشه را داشتند (جدول ۲).

نتیجه آزمون برابری شیب خط رگرسیون W_r (کوواریانس نتاج هر ردیف با والد‌های غیرمشترک) روی V_r (واریانس نتاج هر ردیف) برای صفات وزن صد دانه، تعداد خوشه، ارتفاع بوته و طول خوشه با عدد صفر اختلاف معنی‌داری داشت، ولی با عدد یک اختلاف معنی‌داری نشان نداد، بنابراین پیش‌فرض‌های لازم برای تجزیه دای آلل به روش هیمن که عمده آن‌ها عدم وجود اپیستازی یا اثر متقابل ژن‌های غیرآلی کنترل‌کننده صفات در والدین مورد تلاقی است، صادق بود (جدول ۳). با توجه به نتایج آزمون برابری شیب خط رگرسیون W_r روی V_r برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه پر در خوشه و طول خوشه، مدل ژنتیکی روش هیمن صادق نبود، بنابراین در صفت عملکرد دانه برای اصلاح این موضوع در صفات عملکرد دانه و تعداد دانه پر در خوشه به ترتیب والد ۳ ($RI18430-46$) و والد ۶ ($RI18442-1$) که نسبت به خط رگرسیون در فاصله بیشتری قرار داشتند، حذف و در نهایت شرایط مورد نیاز برای ادامه تجزیه داده‌ها محقق گردید و امکان تجزیه دای آلل به روش هیمن برای این صفات فراهم شد (جدول ۳).

جدول ۲- میانگین صفات گیاهی ژنوتیپ‌های برنج

Table 2. Mean of the plant traits of rice genotypes

ژنوتیپ‌های برنج Rice genotypes	عملکرد دانه Grain yield (kg ha ⁻¹)	دانه پر در خوشه No. Filled grain, panicle ⁻¹	وزن صد دانه 100 grain weight (g)	خوشه در بوته No. Panicle plant ⁻¹	ارتفاع بوته Plant height (cm)	طول خوشه Panicle length (cm)
Daylamani	3170	107.8	2.44	10.7	136.0	26.5
Tarom Mohali×Daylamani	3630	114.8	2.76	14.7	131.7	27.7
RI1843046×Daylamani	7010	145.8	2.80	13.6	138.4	29.8
Line 23×Daylamani	3780	114.8	2.97	14.8	136.7	28.9
IR50×Daylamani	4320	115.8	2.90	15.4	116.8	28.6
RI184421×Daylamani	6310	134.8	2.66	16.2	120.1	28.5
RI184472×Daylamani	5620	128.3	2.83	14.2	136.9	32.1
Gilaneh×Daylamani	5090	124.4	2.63	14.8	128.7	28.5
Daylamani × Tarom Mohali	3950	111.5	2.68	12.1	128.7	27.2
Tarom Mohali	4060	116.7	2.43	13.2	154.3	26.6
RI1843046 ×Tarom Mohali	4580	127.4	3.17	13.1	128.0	29.7
Line 23 ×Tarom Mohali	3390	105.6	2.90	13.9	146.4	29.6
IR50 ×Tarom Mohali	4030	107.6	3.08	14.6	131.9	29.5
RI184421 ×Tarom Mohali	6190	130.0	2.64	14.3	145.8	29.7
RI184472 ×Tarom Mohali	5410	123.6	2.91	14.6	145.5	33.6
Gilaneh ×Tarom Mohali	5370	124.3	2.66	13.2	130.5	28.9
Daylamani× RI1843046	6460	131.0	2.83	13.2	135.2	28.6
Tarom Mohali× RI1843046	5750	113.0	2.86	13.2	136.2	29.4
RI1843046	5930	133.4	2.82	16.6	117.8	25.1
Line 23× RI1843046	7280	138.3	3.20	14.8	118.8	28.6
IR50× RI1843046	8350	148.0	3.26	16.6	109.5	26.7
RI184421× RI1843046	6140	127.3	2.66	18.8	123.8	27.6
RI184472× RI1843046	4310	116.6	3.16	16.7	121.3	30.6
Gilaneh× RI1843046	3920	117.8	2.89	17.5	103.1	26.2
Daylamani×Line 23	3200	93.3	2.92	15.3	145.8	30.6
Tarom Mohali×Line 23	3700	105.0	2.50	15.3	144.1	29.7
RI1843046×Line 23	6070	124.0	3.28	15.0	115.4	25.7
Line 23	6150	133.3	2.67	16.7	113.0	27.7
IR50× Line 23	5340	118.0	2.90	23.3	97.2	25.3
RI184421×Line 23	4960	118.3	2.80	17.4	108.3	27.2
RI184472×Line 23	6340	132.3	2.86	17.0	125.4	30.7
Gilaneh× Line 23	5650	129.0	2.88	12.6	117.3	27.8
Daylamani× IR50	4450	110.0	2.87	16.5	130.5	30.5
Tarom Mohali× IR50	4050	109.6	2.82	13.6	131.4	29.6
RI1843046× IR50	7070	138.6	3.04	15.3	106.8	25.9
Line 23× IR50	4150	100.0	2.63	14.7	107.8	27.9
IR50	5450	120.3	2.43	17.3	88.5	23.9
RI184421× IR50	4940	117.0	2.74	14.7	89.1	23.1
RI184472× IR50	5150	129.0	3.01	14.0	113.6	28.6
Gilaneh× IR50	4480	111.0	3.03	18.8	108.2	27.3
Daylamani× RI184421	5170	125.6	2.63	15.9	125.9	28.6
Tarom Mohali× RI184421	5260	125.0	2.68	15.0	128.7	27.5
RI1843046× RI184421	5750	135.0	2.60	13.4	111.0	27.0
Line 23× RI184421	4850	114.0	2.89	15.0	105.5	27.4
IR50× RI184421	6300	132.8	2.78	17.2	87.8	23.5
RI184421	6240	136.7	2.08	15.0	87.6	23.3
RI184472× RI184421	7140	134.3	2.64	17.2	123.7	28.5
Gilaneh× RI184421	5910	124.1	2.61	13.6	114.1	26.2
Daylamani× RI184472	4900	112.0	2.80	17.7	151.6	32.2
Tarom Mohali× RI184472	6830	138.0	2.82	15.0	158.4	33.7
RI1843046× RI184472	3740	104.0	2.96	15.7	117.3	29.4
Line 23× RI184472	4900	115.8	2.89	16.8	139.0	29.5
IR50× RI184472	3380	100.5	2.80	16.8	134.1	30.7
RI184421× RI184472	6850	137.1	2.67	17.7	124.4	30.5
RI184472	5810	128.4	2.51	15.3	144.4	33.2
Gilaneh× RI184472	3870	104.0	3.01	16.3	134.7	30.2
Daylamani ×Gilaneh	5440	125.1	2.50	13.0	126.7	27.7
Tarom Mohali ×Gilaneh	4670	118.7	2.42	18.0	134.5	27.5
RI1843046 ×Gilaneh	3830	99.2	2.91	19.1	103.2	25.5
Line 23 ×Gilaneh	4760	116.3	2.87	18.6	125.2	31.0
IR50 ×Gilaneh	3050	97.9	3.10	19.6	122.5	27.3
RI184421 ×Gilaneh	3500	133.1	2.61	17.0	122.5	26.3
RI184472 ×Gilaneh	4650	102.8	2.80	16.9	127.5	29.9
Gilaneh	5460	126.0	2.28	12.1	110.2	24.8
LSD (5%)	0.85	5.38	0.03	1.40	7.47	3.37

جدول ۳- آزمون ضرایب رگرسیون W_r نسبت به V_r و آزمون آن‌ها در صفات گیاهی ژنوتیپ‌های برنج

Table 3. Test of regression coefficients of W_r/V_r for plant traits of rice genotypes

Plant traits	صفات گیاهی	b	$H_0: \beta=0$, t value	$H_0: \beta=1$, t value
Grain yield (No. 3 parent omitted)	عملکرد دانه (با حذف والد ۳)	0.751	2.505*	0.829 ^{ns}
No. Filled grain (No. 6 parent omitted)	تعداد دانه پر (با حذف والد ۶)	0.947	2.853*	0.156 ^{ns}
100 grain weight	وزن صد دانه	0.614	2.855*	-1.793 ^{ns}
No. of panicles	تعداد خوشه	0.938	2.662*	0.175 ^{ns}
Plant height	ارتفاع بوته	1.511	3.824**	1.293 ^{ns}
Panicle length	طول خوشه	0.675	4.759**	2.286 ^{ns}

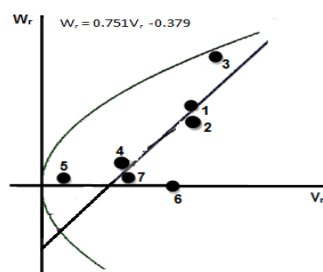
^{ns}, * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد.

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

غیرمادری) بود که نشان‌دهنده کنترل ژنتیکی این صفت توسط آثار افزایشی، غیرافزایشی ژن‌ها و غیرمادری می‌باشد.

برای صفت عملکرد دانه خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت منفی محور W_r را قطع نموده (شکل ۱)، بنابراین این صفت تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها بود. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی و وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مورد مطالعه است. با توجه به اینکه لاین RI18442-1 (والد ۵) نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r بود، دارای حداکثر تعداد ژن‌های غالب بود. لاین ۲۳ (والد ۳) بیشترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب بود.

نتایج حاصل از تجزیه داده‌ها به روش هیمن برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن صد دانه، تعداد خوشه و ارتفاع بوته نشان‌دهنده معنی‌دار بودن اثر افزایشی (a)، اثر غالبیت (b)، اثر غالبیت جهت‌دار (b1)، اثر تقارن ژن‌های غالب و مغلوب (b2)، اثر باقیمانده اثرات غیرافزایشی (b3)، اثر متقابل عمومی (اثر مادری (c)) و خصوصی (اثر غیرمادری (d)) بوده و نشان‌دهنده کنترل ژنتیکی این صفات کمی و پیچیده توسط اثرات افزایشی، غیرافزایشی ژن‌ها و اثرات مادری و غیرمادری می‌باشد. برای صفت طول خوشه نتایج حاصل از تجزیه داده‌ها به روش هیمن حاکی از معنی‌دار بودن اثر افزایشی، اثر غالبیت، اثر غالبیت جهت‌دار، اثر تقارن ژن‌های غالب و مغلوب، اثر باقیمانده آثار غیرافزایشی و اثر متقابل خصوصی (اثر



شکل ۱- رگرسیون W_r روی V_r برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های برنج

(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: لاین ۲۳، ۴: IR50، ۵: RI18442-1، ۶: RI18447-2، ۷: گیلانه)

Fig. 1. Regression W_r/V_r graph for grain yield of rice genotypes

(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: Line 23, 4: IR50, 5: RI18442-1, 6: RI18447-2 and 7: Gilaneh)

در والدین تقریباً یکسان هستند (جدول ۴). اله‌قلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2015)، کامبوج و همکاران (Kamboj *et al.*, 2018) و مادوری و همکاران (Madhuri *et al.*, 2017) نیز وجود آثار غیر افزایشی را در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه در برنج را گزارش کردند. برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۸) و خصوصی (۰/۴۰) برای عملکرد دانه نیز نشان دهنده اهمیت آثار غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است. اله‌قلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2015) با استفاده از روش گریفینگ نتایج مشابهی را برای وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی عملکرد دانه در برنج گزارش نمودند، درحالی‌که شبیر و همکاران (Shabbir *et al.*, 2017) مقادیر بیشتر واریانس افزایشی را نسبت به واریانس غیر افزایشی برای این صفت گزارش نمودند.

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت عملکرد دانه به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی (D) نسبت به دو جزء واریانس غالبیت (H1) و (H2) کمتر بود که نشان دهنده سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. مثبت بودن اختلاف دو جزء H1-H2 و بزرگتر بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها $(\sqrt{H1/D})$ از یک (۱/۷۴۱) نشان می‌دهد که عملکرد دانه تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه F و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب (۰/۵۷۴) نشان داد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای صفت عملکرد دانه در حدود ۰/۲۵ بود که نشان می‌دهد فراوانی ژن‌های مثبت و منفی

جدول ۴- برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفات گیاهی ژنوتیپ‌های برنج به روش هیمن

Table 4. Estimation of genetic parameters of plant traits of rice genotypes using Hayman's method

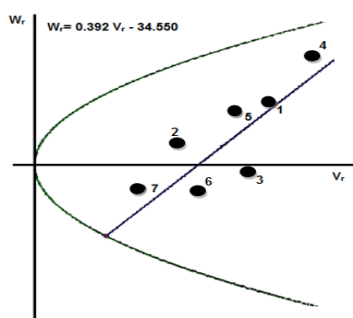
فراسنجه‌های ژنتیکی	عملکرد دانه	دانه پر در خوشه	وزن صد دانه	خوشه در بوته	ارتفاع بوته	طول خوشه
Genetic parameters	Grain yield	No. Filled grain, panicle ⁻¹	100 grain weight	No. Panicle, plant ⁻¹	Plant height	Panicle length
D	1.31 ± 0.075	88.44 ± 6.58	0.051 ± 0.001	4.88 ± 1.62	599.1 ± 29.56	9.19 ± 1.76
H ₁	3.97 ± 0.11	601.94 ± 14.83	0.127 ± 0.001	11.54 ± 2.59	257.69 ± 15.84	6.96 ± 1.34
H ₂	3.42 ± 0.09	541.99 ± 12.65	0.121 ± 0.001	6.81 ± 1.49	226.76 ± 13.12	6.45 ± 1.11
F	0.67 ± 0.09	100.24 ± 9.74	0.007 ± 0.001	7.73 ± 2.76	190.81 ± 30.53	1.96 ± 1.79
میانگین درجه غالبیت						
$\sqrt{\frac{H_1}{D}}$	1.74 ± 0.05	2.61 ± 0.09	1.58 ± 0.015	1.54 ± 0.19	0.66 ± 0.02	0.87 ± 0.1
نسبت ژن‌های غالب و مغلوب						
$\frac{kd}{kd + kr}$	0.57 ± 0.01	0.61 ± 0.007	0.52 ± 0.003	0.76 ± 0.03	0.62 ± 0.01	0.56 ± 0.04
نسبت ژن غالب با اثر مثبت و منفی						
$\frac{H_2}{4H_1}$	0.22 ± 0.002	0.22 ± 0.002	0.24 ± 0.001	0.15 ± 0.01	0.22 ± 0.005	0.23 ± 0.01
h_b^2	0.98	0.99	0.99	0.96	0.99	0.92
h_n^2	0.40	0.15	0.45	0.34	0.79	0.65

وجود تنوع ژنتیکی و وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مورد مطالعه بود. با توجه به اینکه دو رقم طارم‌محلی و گیلانه نزدیک‌ترین والد به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r بود، دارای حداکثر تعداد

در صفت تعداد دانه پر خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت منفی محور W_r را قطع نموده (شکل ۲)، بنابراین این صفت تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها بود. پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان دهنده

ژن‌های غالب برای کنترل این صفت است. لاین ۲۳ (والد ۴) بیشترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های مغلوب است. ارقام دیلمانی (والد ۱)، والد ۳ (RI18430-46)، والد ۵ (IR50) و والد ۶ (RI18447-2) با موقعیت حدواسط دارای ترکیب یکسانی از آلل‌های غالب و مغلوب بودند. برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت تعداد دانه پر به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت کمتر است که نشان دهنده سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت می‌باشد. مثبت بودن اختلاف دو جزء H1-H2 و بزرگتر بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها از یک (۲/۶۰۹) نشان می‌دهد که تعداد دانه پر همانند عملکرد دانه تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه F و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب (۰/۶۰۹) نشان داد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه

آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای تعداد دانه پر در حدود ۰/۲۵ می‌باشد که نشان می‌دهد ژن‌های مثبت و منفی در والدین تقریباً یکسان هستند. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی تعداد دانه پر به ترتیب ۰/۹۹ و ۰/۱۵ بود. پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی به دلیل تاثیرپذیری این صفت از عوامل محیطی و اثرات ژنتیکی غیرافزایشی می‌باشد (جدول ۴). استفاده از والدین متفاوت جهت برنامه‌های دورگ‌گیری و وجود اثر متقابل ژنوتیپ و محیط می‌تواند دلیلی برای این تفاوت باشد. پوناو و سوبرامانیام (Ponnuvel and Subrahmanyam, 2016) و آدیتیا و بارتیا (Aditya and Bhartiya, 2017) نیز سهم اثر غیرافزایشی را بیشتر از اثر افزایشی ژن‌ها برای تعداد دانه در خوشه در برنج گزارش کردند. در حالی که کامبوج و همکاران (Kamboj et al., 2018) سهم بیشتر آثار افزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفت گزارش نمودند.



شکل ۲- رگرسیون W_t روی V_r برای تعداد دانه پر در خوشه ژنوتیپ‌های برنج
(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: RI18430-46، ۴: لاین ۲۳، ۵: IR50، ۶: RI18447-2، ۷: گیلانه)

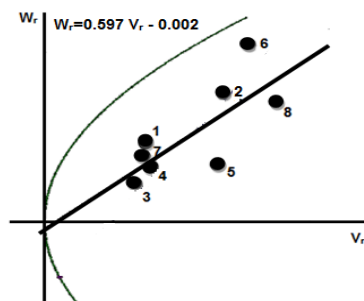
Fig. 2. Regression W_t/V_r graph for filled grain.panicle⁻¹ of rice genotypes

(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: RI1843046, 4: Line 23, 5: IR50, 6: RI184472 and 7: Gilaneh)

گیلانه و طارم محلی دورترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_t بودند، بنابراین دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب برای کنترل این صفت هستند. ژنوتیپ‌های لاین‌های RI18430-46،

برای صفت وزن صد دانه با توجه به اینکه خط رگرسیون W_t روی V_r در قسمت منفی محور W_t را قطع نموده، این صفت تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها است (شکل ۳). با توجه به اینکه سه ژنوتیپ RI1844-21

RI18447-2، لاین ۲۳ و دیلمانی کمترین فاصله را با
ژن‌های غالب بودند. لاین IR50 با موقعیت حدواسط
محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد
دارای ترکیب یکسانی از آلل‌های غالب و مغلوب بود.



شکل ۳- رگرسیون W_r بر روی V_r برای صفت وزن صد دانه ژنوتیپ‌های برنج

(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: IR18430-46، ۴: لاین ۲۳، ۵: IR50، ۶: RI18442-1، ۷: RI18447-2، ۸: گیلانه)

Fig. 3. Regression W_r/V_r graph for 100-grain weight of rice genotypes

(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: RI1843046, 4: Line 23, 5: IR50, 6: RI184421, 7: RI184472 and 8: Gilaneh)

سهم بیشتر آثار افزایشی را در کنترل ژنتیکی وزن صد دانه در برنج گزارش کردند. اله‌قلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2015) نیز با استفاده از روش تجزیه گریفینگ، سهم بیشتر آثار غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی صفت وزن صد دانه در برنج گزارش کردند.

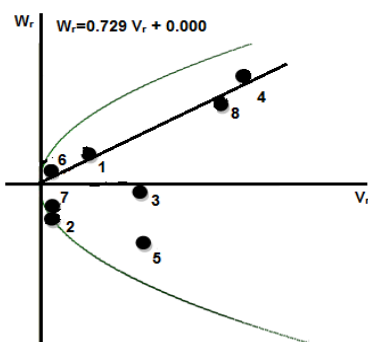
برای صفت تعداد خوشه با توجه به اینکه خط رگرسیون W_r بر روی V_r محور W_r را در بالای مرکز مختصات قطع نموده، بنابراین این صفت تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها می‌باشد (شکل ۴). پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان دهنده وجود تنوع ژنتیکی و وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مورد مطالعه است. با توجه به اینکه دو لاین ۲۳ و گیلانه دورترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r بودند، دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب برای کنترل این صفت هستند. لاین‌های RI18442-1، RI18447-2 و ارقام محلی طارم محلی و دیلمانی کمترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب می‌باشند.

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت وزن صد دانه به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت کمتر بود که نشان دهنده سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. مثبت بودن اختلاف دو جز H_1-H_2 و بزرگتر بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها از یک $(1/583)$ نشان می‌دهد که وزن صد دانه نیز تحت تأثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه F و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب $(0/522)$ نشان داد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای صفت وزن صد دانه در حدود $0/25$ بود که نشان می‌دهد ژن‌های مثبت و منفی در والدین تقریباً یکسان هستند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی $(0/99)$ و خصوصی $(0/45)$ برای این صفت نیز مؤید سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است (جدول ۴). کومار و همکاران (Kumar *et al.*, 2015)

خوشه ۰/۱۴۸ بود که نشان می‌دهد فراوانی ژن‌های مثبت و منفی در والدین یکسان نیست. برآورد وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۶) و خصوصی (۰/۳۴) برای این صفت نشان داد که گرچه سهم آثار افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت بیشتر از آثار غیرافزایشی است، ولی آثار غیرافزایشی نیز در کنترل ژنتیکی این صفت نقش دارند (جدول ۴). آدیتیا و بارتیا (Aditya and Bhartiya, 2017) سهم بیشتر آثار غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی تعداد خوشه گزارش کردند. اله‌قلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2015) نیز با استفاده از روش تجزیه گریفینگ، سهم بیشتر آثار افزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفت در برنج گزارش کردند. آن‌ها همچنین وراثت‌پذیری خصوصی برای این صفت را کمی بیشتر (۰/۴۲) گزارش نمودند.

ژنوتیپ‌های IR50 و RI18430-46 با موقعیت حدواسط دارای ترکیب یکسانی از آلل‌های غالب و مغلوب هستند.

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت تعداد خوشه به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت بیشتر است که نشان دهنده سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. متوسط درجه غالبیت ژن‌ها (۱/۵۴) نشان می‌دهد که تعداد خوشه تحت تاثیر اثر فوق غالبیت ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه F و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب (۰/۷۵۸) نشان می‌دهد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای صفت تعداد



شکل ۴- رگرسیون W_r روی V_r برای صفت تعداد خوشه ژنوتیپ‌های برنج

(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: IR1843046، ۴: لاین ۲۳، ۵: IR50، ۶: RI184421، ۷: RI184472، ۸: گیلانه)

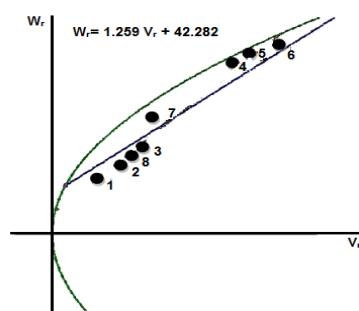
Fig. 4. Regression W_r/V_r graph for panicle number of rice genotypes

(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: RI1843046, 4: Line 23, 5: IR50, 6: RI18442-1, 7: RI18447-2 and 8: Gilaneh)

و وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین است. با توجه به اینکه ژنوتیپ‌های RI18442-1 و IR50 و لاین ۲۳ دورترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r هستند، بنابراین دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب برای کنترل این صفت می‌باشند.

برای صفت ارتفاع بوته با توجه به اینکه خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت مثبت محور W_r را قطع نموده، بنابراین این صفت تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها است (شکل ۵). پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان دهنده وجود تنوع ژنتیکی

ارقام دیلمانی، طارم محلی، گیلانه و لاین RI18430-46 کمترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب هستند. لاین RI18447-2 با موقعیت تقریباً حدواسط دارای ترکیب یکسانی از آلل‌های غالب و مغلوب است.



شکل ۵- رگرسیون W_r روی V_r برای صفت ارتفاع بوته ژنوتیپ‌های برنج

(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: IR1843046، ۴: لاین ۲۳، ۵: IR50، ۶: RI18442-1، ۷: RI18447-2، ۸: گیلانه)

Fig. 5. Regression W_r/V_r graph for plant height of rice genotypes

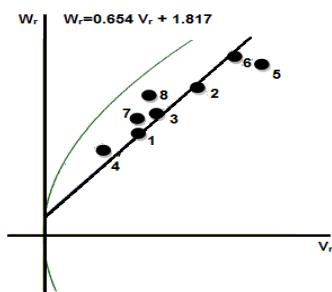
(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: RI18430-46, 4: Line 23, 5: IR50, 6: RI18442-1, 7: RI18447-2 and 8: Gilaneh)

کامبوج و همکاران (Kamboj *et al.*, 2018) و شیر و همکاران (Shabbir *et al.*, 2017)، نیز سهم بیشتر آثار افزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفت گزارش کردند، در حالی که پوناو و سوبرامانیام (Ponnuvel and Subrahmanyam, 2016) و کوته و همکاران (Khute *et al.*, 2015) سهم بیشتر آثار غیر افزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفت گزارش نمودند.

برای صفت طول خوشه با توجه به اینکه خط رگرسیون W_r روی V_r در قسمت مثبت محور W_r را قطع نموده، این صفت تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها می‌باشد (شکل ۶). پراکنش والدین در طول خط رگرسیون نشان دهنده وجود تنوع ژنتیکی و وجود ژن‌های غالب و مغلوب در والدین مورد مطالعه است. با توجه به اینکه ژنوتیپ‌های IR50 و RI18442-1 دورترین والدین به محل برخورد خط رگرسیون با محور W_r هستند، بنابراین دارای حداکثر تعداد ژن‌های مغلوب برای کنترل این صفت می‌باشند. ارقام طارم محلی، گیلانه، لاین RI18430-46، لاین RI18447-

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت ارتفاع بوته به روش همین نشان داد که مقدار جزء افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت بیشتر است که نشان دهنده سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. مثبت بودن اختلاف دو جز H_1-H_2 و کوچک بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها از یک (۰/۶۵۶) نشان می‌دهد که ارتفاع بوته تحت تأثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه $F(۱۹۰/۸۱)$ و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب (۰/۶۲) نشان می‌دهد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای صفت ارتفاع بوته ۰/۲۲ بود که نشان می‌دهد ژن‌های مثبت و منفی در والدین تقریباً یکسان هستند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۹) و خصوصی (۰/۷۹) برای این صفت نیز مؤید سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل ژنتیکی این صفت است (جدول ۴).

2 و دیلمانی با موقعیت تقریباً حدواسط دارای ترکیب یکسانی از آلل‌های غالب و مغلوب هستند. لاین ۲۳ کمترین فاصله را با محل مذکور داشته و در نتیجه دارای بیشترین تعداد ژن‌های غالب است.



شکل ۶- رگرسیون W_r/V_r روی V_r برای صفت طول خوشه ژنوتیپ‌های برنج
(۱: دیلمانی، ۲: طارم محلی، ۳: IR18430-46، ۴: لاین ۲۳، ۵: IR50، ۶: RI18442-1، ۷: RI18447-2، ۸: گیلانه)

Fig. 6. Regression W_r/V_r graph for panicle length of rice genotypes

(1: Daylamani, 2: Local Tarom, 3: RI1843046, 4: Line 23, 5: IR50, 6: RI184421, 7: RI184472 and 8: Gilaneh)

واریانس افزایشی را نسبت به واریانس غیرافزایشی برای این صفت گزارش کردند. نتایج مشابهی توسط کامبوج و همکاران (Kamboj *et al.*, 2018) گزارش شده است.

نتیجه‌گیری

نتایج این تحقیق نشان داد که کنترل ژنتیکی عملکرد و اجزای آن پیچیده بوده و اثرات افزایشی، غیرافزایشی ژن‌ها و اثرات مادری و غیرمادری در آن‌ها نقش دارند. اثرات غیرافزایشی در صفاتی مانند عملکرد، تعداد دانه پر و وزن صد دانه، نقش مهم‌تری دارند، درحالی‌که در صفاتی مانند تعداد خوشه در بوته، ارتفاع بوته و طول خوشه، اثرات افزایشی نقش کلیدی دارند، بنابراین برای بهبود صفاتی مانند عملکرد که کنترل ژنتیکی پیچیده‌ای دارند، استفاده از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر انتخاب، منجر به افزایش عملکرد نخواهد شد و استفاده از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر تکنولوژی هیبرید به‌منظور استفاده از اثرات غیرافزایشی در بهبود عملکرد برنج توصیه می‌شود. به‌علاوه با توجه

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی برای صفت طول خوشه به روش هیمن نشان داد که مقدار جزء افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت بیشتر است که نشان دهنده سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت است. مثبت بودن اختلاف دو جز H_1-H_2 و کوچک بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها از یک (۰/۸۷۰) نشان می‌دهد که طول خوشه تحت تاثیر اثر غالبیت ناقص ژن‌ها است. مقدار مثبت فراسنجه F و همچنین برآورد نسبت ژن‌های غالب (۰/۵۶۱) نشان می‌دهد که در والدین مورد استفاده، فراوانی آلل‌های غالب نسبت به آلل‌های مغلوب بیشتر است، صرف‌نظر از اینکه آلل‌های غالب دارای اثر افزایشی یا کاهش‌ی باشند. شاخص نسبت ژن‌های دارای اثرات مثبت و منفی برای صفت طول خوشه ۰/۲۳ بود که نشان می‌دهد ژن‌های مثبت و منفی در والدین تقریباً یکسان هستند. برآورد وراثت‌پذیری عمومی (۰/۹۲) و خصوصی (۰/۶۵) برای صفت طول خوشه نیز مؤید سهم بیشتر آثار افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت است (جدول ۴). شبیر و همکاران (Shabbir *et al.*, 2017) نیز مقادیر بیشتر

به نتایج حاصله در صفاتی مانند ارتفاع بوته و طول خوشه با توجه به نقش کلیدی اثرات افزایشی در کنترل ژنتیکی آنها، از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر انتخاب می‌توان برای بهبود این صفات در برنج استفاده نمود.

References

منابع مورد استفاده

- Aditya, J. P. and A. Bhartiya. 2017.** Estimation of combining ability for yield and yield component traits in upland rice (*Oryza sativa* L.) of Uttarakhand hills. J. Appl. Natur. Sci. 9(1): 406-414.
- Allahgholipour M., E. Farshadfar and B. Rabiei. 2014.** Molecular characterization and genetic diversity analysis of different rice cultivars by microsatellite markers. Genetika, 46: 187-198.
- Allahgholipour, M., E. Farshadfar and B. Rabiei. 2015.** Combining ability and heritability of selected rice varieties for grain yield, its components and grain quality characters. Genetika, 47(2): 559-570.
- Bhattacharya. K. R. 2011.** Rice Quality: A guide to rice properties and analysis. Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition.
- Devi, K. R., V. Venkanna, B. S. Chandra and Y. Hari. 2018.** Gene action and combining ability for yield and quality traits in rice (*Oryza sativa* L.) using diallel analysis. Int. J. Cur. Microbiol. Appl. 7(1): 2834-2843.
- El-Malky, M. M. and M. Al-Daej. 2018.** Studies of genetic parameters and cluster analysis of some quantitative characters through diallel analysis of rice (*Oryza sativa* L.). Vegetos, 31: 1-10.
- Farshadfar, E. 2010.** New discussions in biometrical genetics. Islamic Azad University of Kermanshah Press. (In Persian).
- Haghighi Hasanalideh, A., E. Farshadfar and M. Allahgholipour. 2017.** Heterosis and diallel analysis for yield and some morphological traits in rice (*Oryza sativa* L.). Cereal Res. 7(3): 331-341. (In Persian with English abstract).
- Haryanto, T. A. D., E. B. M. Adi, A. Riyanto, D. Susanti, and P. Hidayat. 2017.** Genetic studies on grain protein content and some agronomic characters of rice by halfdiallel crossing system. Asian J. Appl. Sci. 5(2): 461-466.
- Hayman, B. 1954a.** The analysis of variance of diallel tables. Biometrics, 10: 235-244.
- Hayman, B. 1954b.** The theory and analysis of diallel crosses. Genetics, 39: 789-809.
- Hayman, B. 1957.** Interaction, heterosis and diallel crosses. Genetics, 42: 336-355.
- Hayman, B. 1958.** The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics, 43: 63-58.
- Hayman, B. 1960.** The theory and analysis of diallel crosses. III. Genetics, 45: 155-172.
- Jinks, J. L. 1954.** The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics, 39: 767-788.
- Jinks, J. L. and B. Hayman. 1953.** The analysis of diallel crosses. Maize Genet. Cooperation Newsl. 27: 48-54.
- Kamboj, G., P. Kumar and D. Singh. 2018.** Estimates of genetic parameters for grain yield, various yield components and some quality traits in rice (*Oryza Sativa* L.). J. Appl. Natur. Sci. 10(1): 459-465.

- Khorasany, E., L. Fahmideh, N. A. Babaeian and G. Ranjbar. 2019.** Studying some of the agronomic traits and yield stability of rice genotypes. *J. Crop Breed.* 11(31): 196-208. (In Persian with English abstract).
- Khute, I. K., S. Singh, P. Sahu and D. Sharma. 2015.** Gene action and combining ability analyses to develop NPT based rice hybrids in Chhattisgarh plains. *Electronic J. Plant Breed.* 6(2): 366-372.
- Kumar, A., S. Singh and S. K. Magadam. 2015.** Combining ability analysis for yield and yield components in basmati rice. *Oryza*, 52(4): 275-283.
- Madhuri, R., N. Shivakumar, K. G. Bindhu, H. C. Lohithaswa and R. Pavan. 2017.** Gene action and combining ability estimates of newly developed CMS based heterotic rice hybrids (*Oryza Sativa* L.). *J. Appl. Natur. Sci.* 9(3): 1557-1565.
- Mohammadi, M., B. Rabiei, M. Alizadeh, M. Peyman and M. Allahgholipour. 2014.** General and specific combining ability of rice (*Oryza sativa* L.) varieties for physical properties and paddy milling quality. *Iran. J. Field Crop Sci.* 45(1): 39-52. (In Persian with English abstract).
- Ponnuvel, S. and D. Subrahmanyam. 2016.** Combining ability analysis for grain yield and its component traits in aerobic rice (*Oryza Sativa* L.) cultivars. *Agric. Sci. Res. J.* 7(2): 237-240.
- Shabbir, G., S. Husnain, S. M. Mehdi, and M. Ehsan. 2017.** Combining ability studies in rice through 6 × 6 diallel cross analysis. *J. Agric. Res.* 55(4): 591-600.
- Sharifi, P., H. Dehghani, A. Moumeni and M. Moghaddam. 2010.** Diallel analysis for heterosis study and estimation of genetic parameters for some morphological traits in rice. *Seed Plant Improv. J.* 26(1): 77-104. (In Persian with English abstract).
- Ukai, Y. 2006.** DIAL98. A package of programs for the analyses of a full and half diallel table with the methods by Hayman (1954), Griffing (1954) and others. Available in: <http://lbm.ab.a.u-tokyo.ac.jp/~ukai/dial98.html>.

Evaluation of genetic parameters and heritability of traits in rice (*Oryza sativa* L.) using diallel method

Allahgholipour, M.¹, A. R. Haghighi Hasanalideh², M. Hosseini Chaleshtori³,
Sh. Nazari⁴, R. Nezamdoost Darestani⁵ and H. R. Mosebzadeh⁶

ABSTRACT

Allahgholipour, M., A. R. Haghighi Hasanalideh, M. Hosseini Chaleshtori, Sh. Nazari, R. Nezamdoost Darestani and H. R. Mosebzadeh. 2021. Evaluation of genetic parameters and heritability of traits in rice (*Oryza sativa* L.) using diallel method. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 23(1): 97-112. (In Persian)

To study the genetic control of grain yield and its components in rice using Hayman graphical method, 56 progenies obtained from diallel mating with eight parents (64 genotypes in total) were evaluated using randomized complete block design with three replications at research field of the Rice Research Institute of Iran in 2013. Agronomic traits, grain yield and its components were measured and recorded. Estimation of genetic parameters for grain yield by Hayman's method showed that the additive variance (D) was less than the two components of dominance variance (H1) and (H2), and the average degree of dominance of genes is greater than one (1.741). Results showed that grain yield, filled grain number per panicle, 100-grain weight, panicle number per plant, and plant height were under the control of additive and non-additive effects as well as maternal and non-maternal effects. Line RI184421 (Sepidrood × Hasansaraei) and line 23 (IR75479-199-3-3) had the highest number of dominant and recessive alleles for grain yield, respectively. Plant height and panicle length was affected by the incomplete dominance effect, and grain yield, filled grain number per panicle, 100-grain weight and panicle number per plant were controlled by the overdominance effect. The broad-sense heritability of studied traits was high (> 90%). Narrow-sense heritability was high for plant height, indicating the importance of additive effects in the genetic control of this trait. Based on the results of this study, it is recommended that to improve grain yield and its components in rice that are controlled by the non-additive gene effects by using hybrid technology and to improve traits such as plant height and panicle length using selection based breeding methods due to the key role of additive effects in their genetic control.

Key words: Diallel, Dominant and recessive alleles, Gene action, Grain yield and Rice.

Received: February, 2021 Accepted: May, 2021

1. Associate Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran

2. Researcher, Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran

3. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran (Corresponding Author) (Email: m.hosseini@areeo.ac.ir)

4. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran

5. MSc of Biological Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

6. MSc, Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran