



ارزیابی ژنتیکی صفات کمی برنج (*Oryza sativa* L.) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها

شعله کیانی^۱، نادعلی بابائیان جلودار^۲، غلامعلی رنجبر^۳، سیدکمال کاظمی تبار^۴
و محمد نوروزی^۴

۱- کارشناس ارشد، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، (نویسنده مسوول: shlhkiani@yahoo.com)

۲ و ۳- استاد و دانشیار، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

۴- عضو هیات علمی موسسه تحقیقات برنج آمل

تاریخ دریافت: ۹۲/۲/۱۹ تاریخ پذیرش: ۹۲/۳/۱۳

چکیده

به منظور مطالعه نحوه عمل ژن در ارقام برنج از لحاظ عوامل موثر بر عملکرد، چهار رقم برنج با سطوح متفاوتی از صفات، مورد مطالعه قرار گرفتند. ابتدا تلاقی‌های مستقیم و معکوس بین ارقام سنگ طارم × گرده، $IRRI_2 \times IR_{229}$ و تلاقی‌های برگشتی انجام گرفت. بذور F_1 و تلاقی‌های برگشتی در سال‌های بعد کاشته و با خودگشن شدن بذرها F_1 ، نسل F_2 ایجاد شد. بدین ترتیب ده نسل مختلف در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار مورد ارزیابی قرار گرفتند. همه صفات کمی مورد بررسی برای دو تلاقی در شرایط مزرعه، دارای مقدار χ^2 معنی‌داری برای مدل افزایشی- غالبیت بودند (به جز صفت تعداد طول خوشه در تلاقی سنگ طارم × گرده) که وجود حداقل اثرات متقابل دو ژنی را نشان می‌دهد، آزمون مقیاس وزنی نشان داد که اجزای افزایشی- غالبیت همراه با اثرات متقابل افزایشی × افزایشی، افزایشی × غالبیت و اپیستازی از نوع مضاعف مسئول کنترل ژنتیکی صفات مرتبط با عملکرد می‌باشند. وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب در دامنه ۰/۵۶ تا ۰/۹۸ و ۰/۰۳ تا ۲/۶۸ برآورد گردید. برای صفت ارتفاع بوته و وزن هزار دانه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ تعداد فاکتورهای موثر بیشتر از یک ژن برآورد گردید.

واژه‌های کلیدی: اثرات ژن، برنج، تجزیه میانگین نسل‌ها، صفات کمی، برنج

مقدمه

برنج بعد از گندم مهم‌ترین غلات به شمار می‌رود و غذای اصلی بیش از نیمی از مردم جهان را تشکیل می‌دهد و در قاره آسیا تامین‌کننده بیش از ۸۰ درصد کالری و ۷۵ درصد پروتئین مصرفی مردم است (۲۷). جهت اصلاح برای بالا بردن عملکرد و حفظ کیفیت از طریق روش‌های نو ترکیبی، ابتدا باید اطلاعات اولیه از ساختار ژنتیکی صفات مختلف مورد نظر را داشت. اطلاعات اولیه از ساختار ژنتیکی برای اصلاح هر صفتی، از قبیل اطلاع از نحوه توارث، نحوه عمل ژن، توارث‌پذیری و تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفت، امری ضروری می‌باشد، چون می‌توان بر اساس آن استراتژی‌های اصلاحی را طراحی کرد. این امر با استفاده از روش‌های ژنتیک کمی نظیر تلاقی‌های دای آلل و تجزیه میانگین نسل‌ها و غیره امکان‌پذیر می‌گردد (۱۳). کویر و یو (۲۸) طی آزمایشاتی که روی ۹ واریته برنج در نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 داشتند، برای تاریخ ظهور خوشه و ارتفاع بوته اثرات ژنی افزایشی معنی‌داری و برای مقدار خوشه مؤثر، درصد خوشه پر و وزن دانه در گیاه اثرات اپیستازی معنی‌داری را گزارش کردند. مالیک و همکاران (۲۳) با بررسی نسل‌های P_1 ، P_2 ، F_1 ، F_2 ،

BC_1 و BC_2 روی دو صفت تعداد خوشچه اولیه و ثانویه در سه تلاقی مشاهده کردند که اثر افزایشی- غالبیت در دو تلاقی و فقط اثر افزایشی برای یک تلاقی در هر دو صفت مورد نظر بسیار چشمگیر بوده و اثرات اپیستازی برای هر دو صفت معنی‌دار گردیده است. سو و شن (۳۷) در بررسی نحوه اثرات ژن در صفت تعداد پنجه بین ارقام ایندیکا در گیاه برنج گزارش کردند که اثرات افزایشی و غیرافزایشی در این صفت در مراحل مختلف رشد، مهم می‌باشند. لی و همکاران (۱۸) در بررسی نقش اثرات اپیستازی در سه صفت کمی اجزای عملکرد، (وزن هزار دانه، وزن دانه‌های هر خوشه، تعداد دانه هر خوشه) به این نتیجه رسیدند که اپیستازی نقش بسیار مهمی را روی صفات پیچیده از قبیل اجزای عملکرد، مخصوصاً صفاتی که دارای وراثت‌پذیری پایین می‌باشند، مانند وزن دانه در هر خوشه و تعداد دانه در خوشه ایفا می‌کند. بوناماتای و سیارگاجان (۲) به منظور مطالعه اثرات ژن برای صفات عملکرد در برنج از قبیل تعداد دانه پر در خوشه، باروری خوشه و عملکرد دانه، در شش نسل برای چهار تلاقی با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها، مدل افزایشی- غالبیت را برای هیچ یک از تلاقی‌ها و صفات مورد نظر کافی ندانست که

مورد بررسی قرار گرفت. میانگین مشاهدات، اشتباه استاندارد با روش دانکن بین والدین و فامیل‌های متقابل از جمله F_1, F_2, BC_1 و BC_2 در صفات مورد بررسی با نرم‌افزار SAS, Ver.7 محاسبه گردید. پارامترهای ژنتیکی و مدل‌های نهایی در صفات و تلاقی‌های مورد بررسی توسط روش حداقل مربعات وزنی برآورد و برازش داده شدند (۲۰، ۲۶).

$$M=(c'wc)^{-1}(c'wy)$$

که M ، ماتریس ستونی از پارامترهای برآورد شده، w ، ماتریس وزن‌ها که در واقع عکس واریانس میانگین نسل‌ها می‌باشد، c ، ماتریس مقادیر مورد انتظار میانگین نسل‌های حاصل از یک تلاقی، $(c'wc)^{-1}$ ، ماتریس واریانس، کوواریانس برای برآورد SE پارامترهای ژنتیکی، y ، ماتریس ستونی میانگین هر نسل می‌باشد. برازش مدل مناسب و تعیین مدل نهایی توسط آزمون کای اسکوار وزنی آزمون می‌شود (۱۹):

$W[(O-E)^2] = 2 = O$ که مقادیر مشاهده شده میانگین نسل‌ها، E ، مقادیر مورد انتظار میانگین نسل‌ها و w ، ماتریس وزن‌ها که در واقع عکس واریانس میانگین نسل‌ها می‌باشد. بر اساس روش حداقل مربعات وزنی و تخمین 2 با درجه آزادی ۵ پارامتر m میانگین، $[d]$ افزایشی، $[h]$ غالبیت، $[dm, hm]$ ژنوتیپ مادری، برآورد شدند و مطابق روش پرکینز و جینکز (۲۵) ابتدا مقایسه واریانس‌های نسل‌های F_1, F_2, B_1, B_2 و نسل‌های متقابل آنها نیز انجام گرفت که اختلافی ناشی از حالت دو طرفه بودن تلاقی‌ها را، به جز در حالت حضور اثرات مادری نشان نمی‌دهند. در صورت عدم اختلاف معنی‌دار برای نسبت واریانس‌ها در نسل‌های دو طرفه F_1, F_2, B_1 و B_2 واریانس‌های نسل‌های متقابل، به صورت یکنواخت و همگن برای تجزیه بیشتر فرض می‌شوند و ارزش تجمعی این واریانس‌ها برآورد می‌شوند. اجزاء واریانس شامل ۶ جز $V_A, V_D, V_{AD}, E_1, E_2$ و E_3 می‌باشند که در واقع V_D (واریانس افزایشی)، V_A (واریانس غالبیت) و V_{AD} (کوواریانس افزایشی \times غالبیت) و $E_1=VP_1$ و $E_2=VP_2$ و $E_3=VF_1$ می‌باشند. توسط آزمون بارتلت و لون (۱۷، ۱)، همگن بودن سه واریانس P_1, P_2, F_1 بررسی شد که با همگن بودن واریانس سه نسل، سه واریانس محیطی با جمع ضرایب مربوط به هر کدام به یک واریانس محیطی E_W کاهش می‌یابد. در واقع سهم پارامتر جدید توسط جمع پارامترهایی که جایگزین آن می‌شوند، بدست می‌آید. زمانی که دو واریانس محیطی بر فرض $E_1=VP_1$ و $E_2=VP_2$ با هم یکنواخت و با واریانس محیطی سوم یعنی $E_3=VF_1$ نامتجانس باشند، در آن صورت سه واریانس به دو واریانس محیطی E_{12} و E_3 کاهش می‌یابد (۱۳).

نشان‌دهنده حضور اثرات متقابل غیرآلی بوده است. پریرا کرو و همکاران (۲۳) به منظور مطالعه اثرات ژن در مقاومت به سرما در مرحله گیاهچه در گیاه برنج سه ژنوتیپ مختلف از نوع ایندیکا و حساس به سرما و سه ژنوتیپ مختلف دیگر از نوع ژاپونیکا و مقاوم به سرما با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در شش نسل دریافتند که اثرات غیر افزایشی ناشی از غالبیت و اثرات متقابل افزایشی \times افزایشی و غالبیت \times غالبیت در رشد کلئوپتیل بسیار مهم و مؤثر بودند. در نتیجه اهداف این مطالعه عبارت خواهند بود از: ۱- بررسی نحوه عمل ژن کنترل‌کننده صفات مربوط به اجزای عملکرد، ۲- مطالعه نحوه توارث‌پذیری صفات، ۳- محاسبه تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات و ۴- مطالعه اجزای ژنتیکی.

مواد و روش‌ها

چهار رقم برنج به نام‌های سنگ طارم، گرده، IR229 و IRR1 برای دو رگ‌گیری انتخاب گردیدند. از دلایل انتخاب این ارقام دارا بودن سطوح مختلفی از صفات مؤثر بر عملکرد بود. به منظور شناخت و مطالعه ژنتیکی و نحوه توارث‌پذیری آنها، در تابستان ۱۳۸۵ تلاقی‌های ممکن بین ارقام (IR229 \times IRR1) و (گرده \times سنگ طارم) به صورت دوطرفه $P_1 \times P_2, P_1 \times P_2$ انجام گرفت و بذره‌های F_1 حاصله تولید شد. در سال زراعی ۱۳۸۶ نیمی از بذره‌های F_1 جهت انجام تلاقی‌های برگشتی با والدین و نیز خودگشن شدن بوته‌ها به منظور ایجاد بذور F_2 در مزرعه تحقیقاتی مجتمع علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری کاشته شدند. بدین ترتیب بذور ده نسل $P_1, P_2, F_1(P_1 \times P_2), F_1(P_2 \times P_1), RF_1(P_2 \times P_1), RF_2, F_2, RB_1(RF_1 \times P_1), RB_2(RF_2 \times P_2)$ و $B_1(F_1 \times P_1), B_2(F_2 \times P_2)$ حاصل از دو تلاقی مورد بررسی قرار گرفتند. آزمایش در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار و باکرت‌هایی شامل ۵ ردیف ۵ متری برای والدین و نسل اول، ۹ ردیف ۹ متری برای تلاقی برگشتی اول، دوم و نسل دوم که فاصله بین ردیف‌ها و بین بوته‌ها در هر ردیف ۲۵ سانتی‌متر بود، انجام گرفت. یادداشت‌برداری برای صفات کمی (تعداد پنجه، ارتفاع، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، طول خوشه، تعداد خوشچه اولیه و تعداد خوشچه ثانویه، تعداد کل دانه و وزن هزار دانه) بر اساس تک بوته انجام گرفت. در انجام آزمایشات کمی و اجزای عملکرد برای والدین و نسل اول در هر تکرار ۱۰ بوته، برای تلاقی برگشتی اول و دوم ۵۰ بوته و برای نسل دوم ۸۰ بوته مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند.

برای انجام تجزیه ژنتیکی صفات مورد بررسی، ابتدا تجزیه واریانس ساده برای کلیه صفات در دو تلاقی

نتایج و بحث

تلاقی سنگ طارم × گرده نشان داده، لذا با معنی‌دار شدن تفاوت بین نسل‌ها انجام تجزیه ژنتیکی و بررسی نحوه توارث آنها، امکان‌پذیر می‌باشد. میانگین مشاهدات تمامی نسل‌ها با روش دانکن آزمون شده که در (جدول ۳ و ۴) ارائه شده است.

نتایج تجزیه واریانس برای هر دو تلاقی در (جدول ۱ و ۲) آمده است. نتایج تفاوت معنی‌داری را بین نسل‌های مورد بررسی برای کلیه صفات در دو تلاقی به جز در صفات عرض برگ پرچم و خوشچه اولیه در

جدول ۱- تجزیه واریانس برای صفات مختلف در تلاقی سنگ طارم × گرده

میانگین مربعات (MS)										
منابع تغییر	درجه آزادی	تعداد پنجه	ارتفاع بوته	طول خوشه	عرض برگ پرچم	طول برگ پرچم	تعداد خوشچه اولیه	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه
بلوک	۲	۱/۸	۱/۳۷	۱/۸۲	۰/۰۰۷	۲۸/۵۶	۰/۵۲	۰/۵۲	۳۵/۲۳	۰/۸
تیمار	۹	۱۹/۶ ^{**}	۵۱/۰۱ ^{**}	۴/۰۳ ^{**}	۰/۰۰۳ ^{ns}	۲۰/۲۰ [*]	۰/۵ ^{ns}	۲۷/۲۵ ^{**}	۷۲۳/۲۴ ^{**}	۳/۴۵ ^{**}
خطا	۱۸	۰/۳۴	۱/۶	۰/۲۹	۰/۰۳	۵/۴۱	۶/۱۴	۱/۳۵	۱۳/۵۳	۰/۲۱
CV		۶/۰۳	۱/۰۱	۲/۲	۳/۷۶	۶/۸۲	۷/۸۱	۵/۳۱	۲/۸۸	۱/۷۳

**، * و ns: به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌دار.

جدول ۲- تجزیه واریانس برای صفات مختلف در تلاقی IR229×IRRI2

میانگین مربعات (MS)										
منابع تغییر	درجه آزادی	تعداد پنجه	ارتفاع بوته	طول خوشه	عرض برگ پرچم	طول برگ پرچم	خوشچه اولیه	خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه
بلوک	۲	۰/۲۱	۲/۴۹	۰/۴۸	۰/۹۷	۰/۰۴	۰/۰۴	۰/۳۴	۲/۳	۰/۲۱
تیمار	۹	۴۴/۰۵ ^{**}	۶۷۹/۴۱ ^{**}	۱۴۸ ^{**}	۰/۰۱۱ ^{**}	۵۴/۵۴ ^{**}	۰/۶۵ ^{**}	۲۶/۵۹ ^{**}	۶۹۴/۶۲ ^{**}	۵۰/۱۷ ^{**}
خطا	۱۸	۴/۶۴	۱۴/۷۷	۰/۱۲	۰/۰۰۲	۱/۳۳	۰/۴۶	۸/۳۱	۸/۲	۵/۶۳
CV		۳/۴۸	۰/۷۸	۲/۴۳	۴/۰۴	۳/۹۹	۳/۵۸	۲/۷۷	۲/۰۶	۱/۸۴

**، * و ns: به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌دار.

جدول ۳- میانگین و آزمون دانکن صفات مورد بررسی در نسل‌های مختلف در تلاقی سنگ طارم × گرده

نسل	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول خوشه (cm)	طول برگ پرچم (cm)	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد خوشچه اولیه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
P ₁	۹/۶۵ ^b	۱۲۹/۳۳ ^a	۲۵/۲۲ ^{ab}	۳۱/۹۴ ^{ab}	۲۶/۷۱ ^a	۱۵۶/۳ ^a	۲۵/۸۱ ^{dc}	
P ₂	۸/۵ ^{bcd}	۱۱۴/۸۳ ^d	۲۲/۰۸ ^d	۲۸/۴۴ ^d	۱۷/۱۰ ^e	۱۰۷/۸ ^d	۲۴/۹۵ ^d	
F ₁	۸/۷۳ ^{bc}	۱۲۸/۰۲ ^a	۲۵/۶۷ ^{ab}	۳۷/۷۱ ^a	۲۴/۴۴ ^{ab}	۱۳۵/۴۷ ^b	۲۷/۸ ^a	
RF ₁	۷/۵ ^{dc}	۱۲۷/۰۶ ^a	۲۶/۰۳ ^a	۳۳/۹۸ ^{ab}	۲۳/۵۵ ^{bc}	۱۳۶/۲ ^d	۲۷/۷۴ ^a	
Bc ₁	۹/۱۲ ^d	۱۲۵/۹۳ ^{ab}	۲۴/۹۱ ^{ab}	۳۳/۴۷ ^{ab}	۲۴/۵۷ ^{ab}	۱۴۰/۷۵ ^b	۲۷/۵ ^a	
RBc ₁	۷/۲ ^d	۱۲۶/۹۷ ^a	۲۵/۲۲ ^{ab}	۳۶/۲ ^a	۲۲/۸۳ ^{bc}	۱۳۵/۵ ^b	۲۷ ^{ab}	
Bc ₂	۸/۳۳ ^{bcd}	۱۲۳/۳۳ ^c	۲۴/۸۲ ^{ab}	۳۵/۲۸ ^a	۱۹/۴۲ ^{de}	۱۱۳/۸۲ ^{cd}	۲۶ ^{bcd}	
RBc ₂	۸/۱۲ ^{bc}	۱۲۳/۱۶ ^c	۲۴/۴۵ ^{bc}	۳۳/۰۲ ^{ab}	۱۹/۷۵ ^{de}	۱۱۴/۶۵ ^{cd}	۲۶/۶۸ ^{abc}	
F ₂	۱۴/۴۴ ^a	۱۲۵/۰۳ ^{ab}	۲۵/۱۵ ^{ab}	۳۴/۷۶ ^a	۲۰/۸۸ ^{dc}	۱۲۶/۸ ^{bc}	۲۵/۵۶ ^{cd}	
RF ₂	۱۴/۰۸ ^a	۱۲۴/۱۲ ^c	۲۴/۰۳ ^{bc}	۳۵/۷۳ ^a	۱۹/۲۲ ^{de}	۱۲۰/۷۴ ^c	۲۵/۰۵ ^d	

جدول ۴- میانگین و آزمون دانکن صفات مورد بررسی در نسل‌های مختلف در تلاقی IR229×IRRI2

نسل	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول خوشه (cm)	عرض برگ پرچم (cm)	طول برگ پرچم (cm)	تعداد خوشچه اولیه	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
P ₁	۱۷/۲۹ ^c	۱۲۳/۰۱ ^c	۲۸/۲۷ ^a	۱/۱۲ ^c	۳۲/۷۸ ^{ab}	۹/۴۵ ^{abc}	۲۷ ^a	۱۵/۱۵ ^a	۳۸/۲۳ ^a
P ₂	۸/۲۵ ^g	۷۷/۴۱ ^f	۲۲/۶۵ ^d	۱/۰۹ ^c	۲۰/۵۷ ^d	۸/۶۳ ^{cd}	۱۹/۳۷ ^e	۱۱۵/۵۴ ^d	۲۴/۲۴ ^e
F ₁	۱۴/۶ ^d	۱۲۹/۸۹ ^a	۲۹/۸۲ ^a	۱/۱۶ ^c	۳۱/۳۷ ^b	۹/۴ ^{abc}	۲۶/۵ ^a	۱۴۶ ^b	۳۲/۹۳ ^b
RF ₁	۱۲ ^e	۱۲۲/۷۱ ^c	۲۶/۵۴ ^b	۱/۲۸ ^a	۳۰/۷۴ ^b	۸/۷ ^{bcd}	۲۳/۶ ^c	۱۲۴/۹ ^c	۳۲/۲ ^b
Bc ₁	۱۶/۲۷ ^c	۱۲۵/۲۶ ^d	۲۹/۲۶ ^a	۱/۲۵ ^{ab}	۸۶۴ ^e	۹/۲ ^{abc}	۲۵/۶۵ ^{ab}	۱۵۳/۷۵ ^a	۳۳/۹۴ ^b
RBc ₁	۱۴/۵۴ ^d	۱۲۲/۵۶ ^c	۲۷/۸۴ ^a	۱/۲ ^{abc}	۳۱/۷۹ ^b	۸/۸۲ ^{bcd}	۲۴/۴۷ ^{bc}	۱۴۸/۶۵ ^b	۳۰/۹۳ ^{bc}
Bc ₂	۱۲/۲ ^e	۱۰۷/۲۵ ^e	۲۵/۲۶ ^{bc}	۱/۲ ^{abc}	۲۶/۰۸ ^c	۹/۰۳ ^{abcd}	۲۱/۳۵ ^d	۱۲۶/۸۷ ^c	۲۸/۷ ^c
RBc ₂	۱۰/۷۷ ^f	۱۰۸/۴۳ ^e	۲۴/۷۹ ^c	۱/۲ ^{ab}	۲۱/۰۴ ^c	۸/۵۷ ^{cd}	۲۱/۴۷ ^d	۱۲۰/۴ ^c	۲۷/۳۴ ^d
F ₂	۲۰/۵۸ ^a	۱۱۸/۲۳ ^d	۲۵/۵۱ ^d	۱/۲۷ ^a	۲۹/۹۹ ^b	۸/۶۶ ^{cd}	۲۵/۵۶ ^{ab}	۱۴۶/۰۵ ^d	۲۸/۳۶ ^{cd}
RF ₂	۱۹/۲۳ ^b	۱۱۷/۴۱ ^d	۲۵/۱۳ ^{bc}	۱/۲۱ ^{abc}	۳۰/۵۴ ^b	۹/۰۸ ^{abcd}	۲۷/۰۶ ^a	۱۳۶/۴ ^{bc}	۲۸/۱۷ ^{dc}

با توجه به نتایج حاصل و با استفاده از تجزیه ژنتیکی میانگین نسل‌ها بر مبنای متر و جینکز (۱۹) اقدام به برآورد اثرات ژن‌ها شده است. در این مدل با کمک اطلاعات لازم بر اساس ده نسل به برآورد ۹ پارامتر m (میانگین)، [d] (اثر افزایشی)، [h] (اثر

غالبیت)، [hm] (مادری غالبیت)، [dm] (مادری افزایشی)، [c] (اثر سیتوپلاسمی)، [i] (اثر متقابل افزایشی × افزایشی)، [j] (اثر متقابل افزایشی × غالبیت) و [I] (اثر متقابل غالبیت × غالبیت) پرداخته شد (جداول ۵ و ۶).

جدول ۵- برآوردهای اجزای ژنتیکی برای صفات مختلف در تلاقی سنگ طارم × گرده

اجزاء	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
m	۳۳/۴۵±۱/۶۰	۱۲۲/۰۳±۲/۲۵	۳۰/۱۸±۰/۳۷	۲۳/۵۹±۰/۱۸	۲۱/۸۶±۰/۲۹	۱۳۲/۰۰±۱/۰۷	۱۹/۵۶±۰/۸۹
[d]	-	۶/۱۱±۰/۵۵	-	۱/۲۵±۰/۱۷	۴/۶۸±۰/۲۷	۲۴/۱۵±۱/۰۳	۰/۵۱±۰/۱۲
[h]	-۵۱/۴۶±۳/۵۸	۵/۵۰±۰/۵۷	۵/۶۶±۰/۸۵	۲/۳۵±۰/۳۵	۲/۲۸±۰/۴۷	۳/۶۵±۱/۷۴	۸/۱۲±۰/۹۱
[hm]	-	-۱/۰۲±۰/۵۱	۱/۶۷±۰/۶۱	-	-۱/۶۴±۰/۴۰	-۸/۵۶±۱/۹۲	۱/۶۷±۰/۳۸
[dm]	-	-	۱/۷۷±۰/۳۴	-	-	-	-
[c]	۰/۵۴±۰/۱۱	-	-	-	-	-	-
[i]	-۲۴/۳۷±۱/۵۹	-	-	-	-	-	۵/۸۱±۰/۸۸
[j]	-	-	-	-	-	-	-
[I]	۲۶/۱۲±۲/۱۰	-	-	-	-	-	-
۲	۷/۹۴	۷/۳۷	۷/۱۴	۱۳/۸۲	۱۱/۷۲	۲/۳۵	۸/۷۳
df	۵	۶	۶	۷	۶	۶	۵

جدول ۶- برآوردهای اجزای ژنتیکی برای صفات مختلف در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$

اجزاء	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	عرض برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	تعداد خوشچه اولیه	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
m	۳۸/۲۶±۱/۸۲	۱۰۰/۲±۲/۳۰	۳۰/۵۱±۰/۲۷	۱/۲۳±۰/۰۹	۱۹/۶۸±۱/۴۱	۸/۹۴±۱/۰۵	۳۵/۹۹±۲/۶۷	۱۳۵/۶۱±۰/۴۷	۲۱/۲۴±۱/۰۴
[d]	۳/۵۹±۰/۲۴	۱۹/۲۱±۰/۵۸	۵/۴۷±۰/۳۸	۰/۰۸±۰/۰۲	۱/۱۷±۰/۴۰	-	-	۹/۱۸±۰/۹۷	۶/۶۹±۰/۱۵
[h]	۴۸/۴۹±۴/۱۷	۲۶/۰۹±۰/۵۸	-	-	۱۴/۰۴±۱۴/۰۴	-	-۲۹/۳۰±۶/۲۸	-	۱۱/۳۱±۱/۰۵
[hm]	-	۳/۲۴±۰/۸۱	-	-	-	-	-	-	۱/۳۹±۰/۴۷
[dm]	-	۳/۵۹±۰/۵۰	-	-۰/۰۶±۰/۰۱	۱/۲۵±۰/۳۷	۰/۳۵±۰/۰۸	۳/۲۵±۰/۲۴	۱۰/۵۵±۰/۶۸	-
[c]	۱/۰۰±۰/۱۳	-	-۳/۸۷±۰/۴۳	-	۰/۳۸±۰/۱۴	-	-	-	۰/۳۰±۰/۰۹
[i]	۲۵/۵۰±۱/۸۱	-	۰/۶۲±۰/۲۴	-۰/۱۱±۰/۰۳	۵/۷۷±۱/۳۹	-	-۱۲/۲۸±۲/۶۵	-	۹/۹۹±۱/۰۳
[j]	-	-۷/۴۰±۳/۶۸	۴/۴۷±۱/۵۲	-۰/۱۶±۰/۰۶	۴/۵۱±۴/۵۱	-	-	۳۴/۶۷±۸/۴۲	-۲/۵۷±۰/۹۱
[I]	۲۳/۵۶±۲/۴۴	-	-	-	-۵/۵۵±۱/۹۹	-	-۱۹/۹۰±۳/۷۶	-	-
۲	۴/۱۶	۳/۷۲	۸/۵۹	۶/۹۱	۲/۴۷	۱۱/۰۳	۴/۴۶	۸/۱۵	۴/۹۲
df	۴	۴	۵	۵	۲	۸	۴	۶	۳

دادن همه تغییرات ژنتیکی کافی نبود (به جز برای صفت خوشچه اولیه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ و صفت طول خوشه در تلاقی سنگ طارم × گرده)، مدل اپیستازی (۴، ۵، ۶، ۷ و ۸ پارامتری) جینکز و متر (۱۹) و کرسی و پونی (۱۳) به کمک آزمون مقیاس مشترک بهترین برازش را برای این صفات داشتند. برای همه صفات به جز صفت خوشچه اولیه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ و صفات تعداد پنجه و وزن هزار دانه در تلاقی سنگ طارم × گرده، حداقل یک اثر متقابل (اپیستازی) مشاهده شد که دلیل بر عدم برازش مدل افزایشی- غالبیت و مدل افزایشی- غالبیت- مادری است. به این ترتیب می‌توان گفت که عمل اپیستازی ژن‌ها در کنترل صفات مرتبط با عملکرد در این آزمایش دخالت دارند که با نتایج محققین دیگر از جمله یو و برناردو (۳۸)، میه‌الجیوک و همکاران (۲۲)، یو و

در این آزمایش صفات تعداد پنجه، طول خوشه و وزن هزار دانه در هر دو تلاقی، صفت طول برگ پرچم در تلاقی سنگ طارم × گرده و صفات ارتفاع بوته و تعداد خوشچه ثانویه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ جزء غالبیت دارای اهمیت بیشتری نسبت به افزایشی بود که با نتایج برخی از محققین از جمله شارما (۳۲) و هیما بیندا (۱۰) مطابقت دارد. هم چنین در صفت عرض برگ پرچم نیز اهمیت جزء افزایشی بیشتر از غالبیت بود که با نتایج ساردانا (۳۱) موافقت می‌کند. به طور کلی روی و مندل (۲۹)، ساتاپانا رایانا (۳۰) و لاونیا (۱۶) اهمیت اثرات غیر افزایشی برای صفات عملکرد و اجزای آن را مهم گزارش کردند علامت منفی برای [h] نشان می‌دهد که غالبیت نسبی در جهت کاهش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. نتایج نشان داد که مدل سه پارامتری کوالی (۳) برای صفات کمی، در حالت دیپلوئیدی برای نشان

مشاهده اپیستازی مضاعف برای صفات تعداد پنجه در هر دو تلاقی و طول خوشه و تعداد خوشچه ثانویه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ مؤید این نکته است که گزینش تحت شرایط خودگشنی حداقل در نسل‌های اولیه قابل تثبیت نمی‌باشد که با نظر محققین دیگر از جمله شارما (۳۲) و هیما بیندا (۱۰) مطابقت داشت. اثرات سیتوپلاسمی در صفت تعداد پنجه در تلاقی سنگ طارم \times گرده و صفات تعداد پنجه، طول برگ پرچم، طول خوشه و وزن هزار دانه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ معنی‌دار شده که با نتیجه ساسمال (۳۳) مطابقت داشت. اثرات مادری نیز در صفات ارتفاع بوته، طول خوشه، خوشچه ثانویه، تعداد کل دانه در خوشه و وزن هزاردانه در هر دو تلاقی، صفت طول برگ پرچم در تلاقی سنگ طارم \times گرده و صفات عرض برگ پرچم و خوشچه اولیه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ معنی‌دار شده اند که برخی از محققان از جمله دهلیوال و شارما (۶) درصفت ارتفاع بوته، اثرات مادری را مهم گزارش کردند. به دلیل عدم اختلاف معنی‌دار بین نسل‌های متقابل در دو تلاقی، واریانس‌های نسل‌های متقابل به صورت یکنواخت و همگن برای تجزیه بیشتر فرض می‌شوند، بنابراین با ۶ نسل $P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1, BC_2$ برآورد واریانس نسل‌ها انجام می‌شود (جدول‌های ۷ و ۸).

همکاران (۳۹) و بوناماتای و سیاگارجان (۲) مطابقت دارد. هرگاه اثر متقابل غالبیت \times غالبیت [I] معنی‌دار شد، آنگاه اثر متقابل غیرآلی یا اپیستازی از نوع مضاعف (۱۵:۱) و یا تکمیلی (۹:۷) می‌باشد (۱۸). در حالت کلی اثرات متقابل در دو گروه تکمیلی و مضاعف قرار می‌گیرند، اگر [i] و [I] مشابه و هم‌جهت با [h] باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع تکمیلی و ضمناً علامت [z] نیز وقتی این نوع اثر متقابل وجود دارد مثبت می‌باشد و اگر [i] و [h] دارای علامت مخالف هم باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع مضاعف می‌باشد (۱۳). علامت منفی برای [h] نشان می‌دهد که غالبیت نسبی در جهت کاهش اندازه صفت مربوطه وجود دارد. برای صفت وزن هزار دانه در تلاقی سنگ طارم \times گرده و صفات طول برگ پرچم، طول خوشه و وزن هزار دانه در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ علامت‌های یکسانی برای [i] و [d] وجود داشت که بیانگر این نکته است که اثرات متقابل، ماهیت تکمیلی دارند، به عبارتی اثر متقابل افزایشی \times افزایشی عامل تکمیل‌کنندگی نسبت به اثر افزایشی [d] داشته است. از طرفی علامت مخالف برای [i] و [d] نیز در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای صفت تعداد پنجه و عرض برگ پرچم مؤید این نکته است که اثرات متقابل، ماهیت متضاد دارند (۱۱).

جدول ۷- برآورد اجزای واریانس نسل‌ها و مقدار χ^2 برای تست کفایت مدل در تلاقی سنگ طارم \times گرده

اجزای واریانس نسل‌ها	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
VA	۱۶/۳۷	-	۷۲/۶۴	-۵/۷۵	-	-	-۵/۱۶
VD	-۵/۶۳	۵۱/۰۴	-	۵/۸۲	۲۸/۶۳	۶۴۹/۲۸	۶/۴۷
VAD	-	-	-	-	-۱۲/۵۳	-	-۱/۱۴
VE	۱/۹۱	۲/۷۲	۶/۰۶	۱/۶	۲/۸۳	۴۶/۱۰	۰/۷۶
$\chi^2_{(df)}$	۰/۶۹(۳)	۳/۱۵(۴)	۲/۴۸(۴)	۰/۴۸(۳)	۱/۹(۳)	۰/۰۶(۴)	۰/۳۶(۲)

جدول ۸- برآورد اجزای واریانس نسل‌ها و مقدار χ^2 برای تست کفایت مدل در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$

اجزای واریانس نسل‌ها	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	عرض برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	تعداد خوشچه اولیه	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
VA	۱۵/۹۹	۲۳۱/۷۴	۲۸/۴۸	۰/۱۱	۷/۸۷	-	-	۱۰۴۸/۹۲	-۶/۴۱
VD	-	-	-	-۰/۰۶	-	۱/۲۶	-	-	۸/۴۳
VAD	۳/۰۶	۵۶/۸۶	-	-۰/۰۰۸	-	-	-	-	-
VE1	۱/۰۷	۳/۵۷	۴/۸۳	۰/۰۵	۱/۰۶	۰/۲۷	۲/۶۹	۱۱/۰۹	۰/۳۶
VE2	asE1	asE1	۲/۲۱	۰/۰۰۳	asE1	asE1	asE1	۲۴/۹۴	asE1
VE3	asE1	asE1	asE1	asE2	asE1	asE1	asE1	asE1	asE1
$\chi^2_{(df)}$	۰/۷۳(۳)	۰/۷۴(۳)	۰/۸۶(۳)	۲/۵۹(۱)	۴/۶۸(۴)	۰/۳۳(۴)	۰/۴۸(۴)	۴/۲۳(۳)	۳/۲۴(۳)

دانه بوده، بنابراین برای صفاتی که عمل افزایشی ژن بر نوع غیر افزایشی آن فزونی دارد، اعمال گزینش انفرادی و روش شجره‌ای، مفید و مؤثر می‌باشد و برای صفاتی که نوع عمل غیرافزایشی ژن بر نوع افزایشی آن فزونی دارد، اعمال گزینش انفرادی یا ساده، کارایی لازم را

در تلاقی سنگ طارم \times گرده، واریانس غالبیت در همه صفات بزرگتر از واریانس افزایشی به جز صفات تعداد پنجه و طول برگ پرچم ولی در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ واریانس افزایشی بزرگتر از واریانس غالبیت به جز صفات تعداد خوشچه اولیه و وزن هزار

در تجزیه واریانس نسل‌ها، فرض‌هایی مانند عدم اپیستازی، دقت یکسان در اندازه‌گیری واریانس‌هایی که برای برآورد اجزای واریانس مورد استفاده قرار می‌گیرند و استقلال واریانس‌های مورد استفاده، باید برقرار باشد که با فراهم نبودن آنها مشکلات عمده‌ای در برآورد دقیق انواع مختلف اجزای ژنتیکی بروز خواهد کرد (۱۳،۷).

دلیل برآورد منفی اجزای واریانس را ناشی از اشتباه نمونه‌برداری می‌دانند. تخمینی از تعداد فاکتورهای موثر، وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مختلف در دو تلاقی سنگ طارم × گرده و IRR12×IR229 در (جدول‌های ۹ و ۱۰) ارائه شده است. به نتایج روش‌های مختلف محاسبه حداقل تعداد ژن، بایستی با احتیاط نگاه شود، چون ممکن است، چندین پیش فرض رعایت نشده باشد و لذا برآوردهای روش‌های مختلف هماهنگ و یکسان نمی‌باشند. پس بایستی توجه شود که حضور لینکاژ، غالبیت یا اثرات نامساوی در مکان‌های ژنی متفاوت باعث برآورد کمتر از حد واقع ژن‌های در حال تفرق خواهد گردید. از فرضیات دیگر در ارتباط با تعداد ژن‌ها، فرضیه وجود دو ژنوتیپ یا دو حد نهایت صفت مربوطه می‌باشد و فرضیه دیگر فقدان غالبیت و اپیستازی است که در این آزمایش رعایت نگردید. لذا به دلیل محاسبه قابلیت توارث منفی در دو تلاقی که نمایان‌گر صادق نبودن فرضیات مربوطه می‌باشد از تفسیر آن برای صفت وزن هزار دانه خودداری می‌گردد.

در صفات کمی مورد بررسی نیز حداقل یک ژن برآورد شد، به غیر از صفت ارتفاع بوته در تلاقی IRR12×IR229 که بیش از یک ژن محاسبه شده که با نتایج دیگر محققین از جمله ورما و اسریو استاوا (۳۵) مطابقت داشت در تلاقی IRR12×IR229 برای صفت وزن هزار دانه و در تلاقی سنگ طارم × گرده برای صفت تعداد کل دانه در خوشه تعداد ژن‌های مؤثر در صفت بسیار بزرگ برآورد شدند، که این نکته نیز می‌تواند ناشی از تنوع کم در نسل F2 یا اختلاف زیاد بین والدین باشد، که از این ارقام می‌توان به‌عنوان ذخیره ژنی جهت برنامه‌های اصلاحی در صفات مورد نظر استفاده نمود. کومار و سینگه (۱۵)، برآوردهای بسیار کوچک از فاکتورهای مؤثر را به دلیل حضور اثرات اپیستازی گزارش نمودند.

نخواهد داشت. در این مورد بهتر است، از روش انتخاب دوره‌ای متقابل، تلاقی‌های انتخابی دای آلل و یا تولید واریته‌های هیبرید استفاده گردد، زیرا در این روش‌ها هتروزیگوتی برای مدت طولانی حفظ شده و در نتیجه امکان شکستن همبستگی‌ها و استفاده از این خصوصیات وجود دارد. اثرات اپیستازی مانند اثرات دیگر از قبیل غالبیت و افزایشی ممکن است تحت‌تأثیر محیط قرار گیرند. این موضوع با انجام آزمایش در چند محیط قابل بررسی است. با این وجود تمام مدل‌های این آزمایش دارای ۲ غیرمعنی‌دار و برازش نکویی می‌باشند، این امر نشان‌دهنده عدم حضور اثرات متقابل ژنوتیپ × محیط، اثرات متقابل سه‌گانه، پیوستگی ژنی و یا ترکیبی از عوامل ذکر شده برای عدم برازش مدل می‌باشد. واریانس افزایشی و غالبیت تقریباً به یک میزان در صفت طول خوشه در تلاقی سنگ طارم × گرده تأثیرگذار بودند، بدین ترتیب با توجه به حضور اثر غالبیت و افزایشی در صفت طول خوشه، پیشنهاد می‌شود تا انتخاب با شدت کمتر در نسل‌های اولیه و در نسل‌های بعد با شدت بیشتر انجام گیرد برخی از محققان نقش اثرات افزایشی را به همراه غالبیت در کنترل توارث این صفت مؤثر دانستند (۲۳،۴). لازم به ذکر است که جزء کوواریانس افزایشی × غالبیت (AD) در نتیجه حاصل ضرب اثر افزایشی و اثر غالبیت بدست می‌آید و معنی‌دار شدن آن به طور غیرمستقیم نشان‌دهنده حضور اثر غالبیت می‌باشد. علامت منفی برای کوواریانس بستگی به جهت غالبیت دارد، بدین ترتیب در برخی از صفات در دو تلاقی مورد نظر، غالبیت به سمت والد با مقدار پائین‌تر می‌باشد و انجام هیبریداسیون مؤثرتر از روش انتخاب خواهد بود. در سه صفت طول و عرض برگ پرچم و تعداد دانه در خوشه در تلاقی IRR12 × IR229 واریانس محیطی به دو واریانس محیطی E2, E13 تبدیل شدند، لازم به ذکر است که با توجه به آزمون بارتلت و لون سه نسل F1, P1, P2 دارای واریانس متجانس و همگن نبودند و نسل‌های F1, P1 یکنواخت و با نسل P2 تفاوت معنی‌داری داشتند که در نتیجه واریانس محیطی به دو واریانس محیطی E2, E13 تبدیل می‌شود (۱۳). هم چنین ۲ برآورد شده برای همه صفات معنی‌دار نبوده و مدل بدست آمده کفایت می‌کند.

در تجزیه واریانس نسل‌ها، در این آزمایش برخی از صفات در دو تلاقی، برآورد منفی از واریانس‌ها داشتند.

جدول ۹- تخمینی از وراثت پذیری عمومی، خصوصی و تعداد فاکتورهای مؤثر برای صفات مختلف در تلاقی سنگ طارم × گرد

آماره	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
HF1	۰/۸۵	۰/۹۴	۰/۹۴	۰/۷۶	۰/۹۱	۰/۹۳	۰/۶۵
HF2	۰/۸۵	۰/۹۵	۰/۹۶	۰/۷۳	۰/۹۳	۰/۹۸	۰/۴۲
HF3	۰/۸۳	۰/۸۶	۰/۸۶	۰/۶۲	۰/۹۲	۰/۹۲	۰/۵۶
HF4	۰/۸۴	۰/۹۴	۰/۹۳	۰/۷۶	۰/۹۲	۰/۹۳	۰/۶۳
HF	۰/۸۴	۰/۹۲	۰/۹۲	۰/۷۱	۰/۹۲	۰/۹۴	۰/۵۶
h2n	۱/۲۹	۰/۰۰	۱/۰۸	۰/۲۸	۰/۴۷	۰/۰۳	۲/۴۷
GNF1	۰/۰۱۵	۰/۶۴	۰/۰۲	۰/۲۹	۰/۳۳	۰/۴۵	۰/۰۸
GNF2	۰/۰۱۵	۰/۶۲	۰/۰۲	۰/۲۴	۰/۳۳	۰/۴۴	۰/۰۷
GNF3	۰/۰۱	۰/۷۰	۰/۰۱۵	۰/۶۴	۰/۶۵	۱۴/۵۶	۰/۰۲
GNF	۰/۰۱۳	۰/۶۷	۰/۰۱۸	۰/۳۹	۰/۴۴	۵/۱۵	۰/۰۵

جدول ۱۰- تخمینی از وراثت پذیری عمومی، خصوصی، تعداد فاکتورهای مؤثر و درجه غالبیت برای صفات مختلف در تلاقی IRR12 × IR229

آماره	تعداد پنجه	ارتفاع بوته (cm)	طول برگ پرچم (cm)	عرض برگ پرچم (cm)	طول خوشه (cm)	تعداد خوشچه اولیه	تعداد خوشچه ثانویه	تعداد دانه در خوشه	وزن هزار دانه (gr)
HF1	۰/۸۶	۰/۹۸	۰/۸۶(E13)	۰/۲۰(E1)	۰/۸۳	۰/۶۱	۰/۸۷	۰/۹۸(E13)	۰/۷۶
HF2	۰/۸۸	۰/۹۸	۰/۹۳(E23)	۰/۹۳(E23)	۰/۸۲	۰/۳۰	۰/۹۲	۰/۹۷(E2)	۰/۶۰
HF3	۰/۹۵	۰/۹۷	۰/۸۶	۰/۹۵	۰/۷۹	۰/۸۶	۰/۹۳	۰/۹۹	۰/۷۸
HF4	۰/۹۴	۰/۹۸	-	-	۰/۹۰	۰/۸۳	۰/۹۲	-	۰/۸۴
HF	۰/۹۱	۰/۹۷	۰/۸۸	۰/۶۹	۰/۸۳	۰/۶۵	۰/۹۱	۰/۹۸	۰/۷۴
h2n	۱/۰۸	۰/۷۹	۰/۹۹	۱/۳۸	۱/۱۷	۰/۱۰	۰/۸۵	۰/۶۷	۲/۶۸
GNF1	۰/۵۷	۱/۲۳	۰/۶۱	۰/۰۰۲	۰/۴۴	۰/۰۶	۰/۱۰	۰/۲۰	۱۳/۰۸
GNF2	۱/۶۰	۱/۲۲	۰/۶۰	۰/۰۰۲	۰/۴۳	۰/۰۷	۰/۱۱	۰/۲۱	۱۳/۲۷
GNF3	۰/۵۰	۱/۵۰	۰/۵۳	۰/۰۰۱	۰/۳۰	۰/۵	۰/۲۳	۰/۲۸	۳/۳
GNF	۰/۵۵	۱/۳۲	۰/۵۷	۰/۰۰۱	۰/۳۹	۰/۲۱	۰/۱۵	۰/۲۳	۹/۸۸

$$HF_1 = u^2 e = \left(\frac{u^2 P_1 + u^2 P_2}{2} \right)$$

$$HF_2 = u^2 e = \sqrt{u^2 P_1 + u^2 P_2}$$

$$HF_3 = u^2 e = u^2 F_1$$

واریانس محیطی برآورد شده از روش حداقل مربعات وزنی HF4=

$$GNF_1 \Rightarrow n = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8(\delta^2 F_2 - \delta^2 F_1)}, \quad GNF_2 \Rightarrow n = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8[\delta^2 F_2 - (0/5 \delta^2 F_1 + 0/25 \delta^2 P_1 + 0/25 \delta^2 P_2)]}$$

$$GNF_3 \Rightarrow n = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8[2\delta^2 F_2 - (\delta^2 Bc_1 + \delta^2 Bc_2)]}$$

واریانس افزایشی همگی بر مبنای فرض‌های نبودن اپیستازی و لینکاژ محاسبه می‌گردند که در این جمعیت‌ها فرض نبودن اپیستازی کاملاً رد می‌شود (۳۶، ۱۹). بدین ترتیب منفی بودن وراثت‌پذیری خصوصی و تعداد فاکتورهای مؤثر و همچنین برآورد وراثت‌پذیری بیشتر از یک می‌تواند به واسطه برآورد مقدار واریانس کوچک ناشی از اپیستازی، اشتباه نمونه‌برداری و اثرات محیطی برای صفات مورد نظر باشد (۵). برخی از محققین توارث‌پذیری خصوصی بالایی را برای صفت ارتفاع بوته (۸) و نیز وراثت‌پذیری خصوصی پایین با متوسط ۰/۲۹ را برای صفت تعداد دانه در

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب در دامنه ۰/۵۶ تا ۰/۹۸ و ۰/۰۳ تا ۲/۶۸ برآورد گردید. در بعضی از صفات در دو تلاقی، توارث‌پذیری‌ها منفی یا بیشتر از یک، همچنین تعداد ژن‌ها (تعداد فاکتورهای مؤثر) منفی یا بسیار کوچک برآورد شدند، به طور کلی زمانی که مقدار وراثت‌پذیری خصوصی صفتی منفی شود، تعداد فاکتورهای مؤثر آن صفت هم به واسطه وراثت‌پذیری خصوصی منفی، ارزشی غیر از مقدار واقعی‌اش را خواهد گرفت، که این حالت می‌تواند ناشی از برآورد واریانس افزایشی کوچک یا ناچیز باشد. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی، تعداد فاکتورهای مؤثر و تخمین

نیز نحوه توارث صفات مختلف کمی مورد بررسی قرار گرفته است، زیرا اصلاح کردن به‌منظور عملکرد، از اهداف مهم در برنامه‌های اصلاحی برای این نوع ارقام می‌باشد. بهره‌گیری از تجزیه میانگین نسل‌ها در اصلاح برنج عموماً در ارزیابی اثر ژن‌های صفات کمی انجام گردیده و نتایج سودمندی در اختیار می‌باشد، در این مطالعه علاوه بر برآورد کلیه آثار اثرات اپیستازی، سیتوپلاسمی و مادری نیز برآورد و اختلاف بین هر نسل و نسل متقابل آن نیز بیان گردید و با ارائه مناسب‌ترین مدل ژنتیکی برازش داده شد، که برای صفات مورد بررسی، می‌توان برنامه‌ها و اهداف اصلاحی آنها را مشخص کرد.

خوشه گزارش کرده‌اند (۳۴). پایین بودن وراثت‌پذیری خصوصی برای تعداد دانه در خوشه بدین جهت است که در این تلاقی ارقام گرده و سنگ طارم به جهت متفاوت بودن در گروه آنها (ایندیکا و ژاپونیکا) دارای عقیمی بسیار بالایی بود، لذا مقدار وراثت‌پذیری خصوصی برای این صفت کوچک برآورد گردید.

در مجموع، با توجه به اینکه امروزه اصلاح روی عملکرد برنج امری ضروری محسوب می‌شود، لذا اطلاعات اولیه از ساختار ژنتیکی هر صفتی که شامل نحوه توارث، نحوه عمل ژن، توارث‌پذیری و تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفت است، بسیار مهم و سودمند می‌باشد، زیرا به‌نژادگر می‌تواند بر اساس آن استراتژی‌های اصلاحی را طراحی کند. در این آزمایش

منابع

1. Bartlett, M.S. 1937. Some examples of statistical methods of research in agriculture and applied biology. *Journal of Royal Statistical society Supple*, 4: 83-137.
2. Banumathy, S. and K. Thiyagarajan. 2005. Genetic analysis of yield traits in rice. *Crop Research*, 30(2): 20-202.
3. Cavalli, L.L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: Reeve, E. C. R. and Waddington, C. H. (eds) *Quantitative Inheritance*, HMSO, London, 135-144 pp.
4. Chowdhry, M.A., A. Ambreen and I. Khaliq. 2002. Genetic control of some polygenic traits in *Aestivum* Species. *Asian Plant Sciences*, 1(3): 235-237.
5. Coates, S.T. and D.G. White. 1998. Inheritance of Resistance to Gray Leaf spot in Crosses Involving Selected Resistant Inberd Lines of Corn. *Physiopathology*, 88: 972-982.
6. Dhaliwal, T.S. and H.L. Sharma. 1990. Combining ability and maternal effects for agronomic and grain characters in rice. MSc. thesis, *Oryza*, 27: 122-128.
7. Dabholkar, A.R. 1992. *Elements of Biometrical Genetics*. Asholk Kulmer Mittal. New Dehli, 431 pp.
8. Dwivedi, J.L. and D. Senadhira. 1999. Combining ability and genetic component analysis for plant elongation in flood prone rice. *Oryza*, 36: 246-248.
9. Huidong, M.O. 1987. Genetic expression for endosperm traits. *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*. Sinaur Associates Inc., Massachussetts, 478-487 pp.
10. Hima Binda, K. and H.E. Shashidhar. 2006. Genetic analysis of growth and root traits in Japonica/indica cross. *IRRN*, 31(2): 51-52.
11. IRR. 1996. International network for Genetic evaution of rice. Report of the INGER monitoring visiton Finegrain Aromatic Rice in India, Iran, Pakistan and Tailand, 80-81 pp.
12. Juliano, B.O. 1971. A simplified assay for milled-rice amylose. *Cereal Science. Today*, 16: 334-339.
13. Kearsy, M.J. and H.S. Pooni. 1996. *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman & Hall, 381 pp.
14. Kumar, I. and G.S. Khush. 1988. Inheritance of amylose content in rice. *Euphytica*, 38: 261-269.
15. Kumar, S. and O. Singh. 1995. Inheritance of seed size in chick pea. *J. Genet. Breed*, 49: 99-104.
16. Lavanya, C. 2000. Combining ability for yield and its components in hybrid rice. *Oryza*, 37(1): 11-14.
17. Leven, H. 1960. Robust tests for equality of variance in contributions to probability and statistics. (eds I. Olkin, S.G. Ghurye, W.G. Madow and H.B. Mann), Stanford University Press, Stanford, 92-278 pp.
18. Li, Z., S.R.M. Pinson, W.D. Park, A.H. Paterson and J.W. Stansel. 1997. Epistasis for Three Grain Yield Components in Rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 145: 453-465.
19. Mather, K. and J.L. Jinks. 1982. *Biometrical Genetics*. 3rd ed. Chapman and Hall, Landon.
20. Mather, K. and J.L. Jinks. 1977. *Biometrical Genetics*. Chapman and Hall.
21. Mallik, S., A.M. Aguilar and S. Vergara. 1990. Genetic nature of hugh-density rice grain. *IRRN*, 15(5): 7-8.
22. Mihaljevic, R., H.F. Utz and A.H. Melchinger. 2005. No evidence of epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means analysis and QTL analysis. *Crop Science*, 45: 2613-5605.
23. Pereira da Cruz, R., S.C. Kothe Milach and L.C. Federizzi. 2006. Inheritance of rice cold tolerance at the germination stage. *Genetics and Molecular Biology*, 29(2): 314-320.
24. Persad, G.S.V. and M.V.S. Sastry. 1987. Line×Tester analysis for combining ability and heterosis in brown hopper resistant varieties. *Indian Agriculturist*, 31: 257-265.
25. Perkins, J.M. and J.L. Jinks. 1970. The detection and estimation of genotype environment interaction, linkage and epistatic components for a metrical trait. *Heredity*, 25: 157-177.
26. Pooni, H.S., Sh. Kumar and G.S. Khush. 1992. A comprehensive model for disomically inherited metrical traits expressed in triploid tissues. *Heredity*, 69: 166-174.

27. Pooni, H.S., I. Kumar and G.S. Khush. 1993. Genetical control of amylose content in selected crosses of indica rice. *Heredity*, 70: 269-280.
28. Quo, P. and S.Z. Wu. 1998. Analysis of gene effects of quantitative characters in rice. Beijing teacher, Collage. Beijing China
29. Roy, B. and A.B. Mandal. 2001. Combining ability of some quantitative traits in rice. *Indian Journal of Genet*, 61(2): 162-164.
30. Satyana rayana, B. and A.B. Mandal. 2000. Combining ability of some quantitative traits in rice. *Indian J. Genet*, 61(2): 162-164.
31. Sardana, S. and D.N. Borthakur. 1987. Combining ability for yield in rice. *Oryza*, 24: 14-18.
32. Sharma, S.N., R.S. Sain and R.K. Sharma. 2002. Genetics of spike length in durum wheat. *Euphytica*, 130: 155-161.
33. Sasmal, B. and S.P. Banerjee. 1986. Combining ability for grain yield and other agronomic characters in rice. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 156: 18-23.
34. Singh, R.P. and J.S. Nanda. 1976. Combining ability and heritability in rice. *Indian Journal of Genet and Plant Breed*, 36(1): 10-15.
35. Verma, O.P. and H.K. Srivastava. 2004. Genetic component and combining ability analyses in relation to heterosis for yield and associated traits using three diverse rice-growing ecosystems. *Science Direct*, 88(2): 91-102.
36. Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *A gorn. J.* 44:427-430.
37. Xu, Y. B. and Z. T. Shen. 1991. Diallel analysis of tiller number at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.). *TAG. Theoretical and Applied Genetics*, 83(2): 243-249.
38. Yu, J. and R. Bernardo. 2004. Changes in genetic variances during advanced cycle breeding in maize. *Crop Science*, 44: 405-410.
39. Yu, S.B., J.X. Li, C.G. Xu, Y.F. Tan and X.H. Li. 2002. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl. Genet*, 104: 619-625.

The Genetical Evaluation of Quantitative Traits in Rice (*Oryza sativa* L.) by Generation Mean Analysis

Shole Kiani¹, Nadali Babaeian Jelodar², Gholamali Ranjbar³, Seyed Kamal Kazemitabar³
and Mohammad Nowrozi⁴

1- M.Sc., Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University

(Corresponding author: shhkiani@yahoo.com)

2 and 3- Professor and Associate Professor, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University

4- Member of Amol Rice Research Station

Received: May 9, 2013

Acceptance: June 3, 2013

Abstract

In order to study mode of gene action in rice for the traits related to yield, four varieties of rice were investigated. Direct and reciprocal crosses have been done between parents Sang-Tarrom and Gerdeh, IR₂₂₉ and IRRI₂ and their back crosses. The F₁ and BC seeds were grown in 2006 and F₁ plants were selfed for obtaining F₂ seeds. Therefore, 10 different populations (generations) including P₁, P₂, F₁, RF₁, BC₁, RBC₁, BC₂, RBC₂, F₂ and RF₂ were planted in a randomized complete block design with three replications. The Additive×Dominance model was significant for the traits in both crosses (except number of panicle length trait in Sang-e-Tarrom×Gerdeh cross). The join scaling test indicated that the inheritance of traits related to yield was described by Additive×Dominance components, non-allelic interactions mainly Additive×Additive and Additive×Dominance and duplicate epistasis. Estimated of narrow and broad-sense heritability for two crosses was 0.56 to 0.98 and 0.03 to 2.68 respectively. More than one major gene group appeared to be involved for the expression of 1000-grain weight and plant height while the remaining traits showed the presence of at least one major group of genes for controlling their inheritance.

Keywords: Generation mean analysis, Gene effect, Quantitative traits, Rice