دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی

ارزیابی تجزیه علیت بر روی عملکرد و اجزای عملکرد در برنج (*Oryza sativa* L.) تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

مریم دانش گیلوایی[۱]، حبیب‌اله سمیع‌زاده[۲] و بابک ربیعی[۳]

۱ و ۳- دانشجوی دکتری و استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان
۲- استاد، گروه بیوتکنولوژی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان، (نویسنده مسوول: hsamizadeh@guilan.ac.ir)
تاریخ دریافت: ۹۵/۶/۱۴ تاریخ پذیرش: ۹۵/۱۲/۱

چکیده

به منظور تعیین ارتباط صفات مختلف با عملکرد دانه در لاین‌های نوترکیب برنج (F_8)، آزمایشی با ۱۵۰ لاین حاصل از تلاقی ارقام سپیدرود (رقم حساس به خشکی به‌عنوان والد نر) و غریب (رقم مقاوم به خشکی به‌عنوان والد ماده) به همراه شش رقم به‌عنوان ارقام شاهد در قالب طرح آگمنت با استفاده از طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با ٤ تکرار (برای ارقام شاهد) در دو محیط نرمال و تنش خشکی در سال زراعی ۹۳- ۱۳۹۲ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان انجام شد. نتایج تجزیه واریانس، تفاوت معنی‌داری را بین لاین‌ها از نظر کلیه‌ی صفات مورد مطالعه در دو شرایط محیطی نشان داد. رگرسیون گام به گام برای عملکرد دانه به‌عنوان متغیر وابسته و سایر صفات به‌عنوان متغیر مستقل نشان داد که در شرایط بدون تنش صفات دمای کانوپی، تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم، میزان کلروفیل b، تعداد دانه پر در خوشه، شاخص کلروفیل، تعداد روز تا گلدهی، میزان پرولین و طول خوشه با ضریب تبیین ٦۰ درصد و در شرایط تنش میزان پرولین، دمای کانوپی و تعداد دانه پر در خوشه با ضریب تبیین ۵۷ درصد سهم مؤثرتری در توجیه عملکرد دانه داشتند. در تجزیه علیت عملکرد دانه، بیشترین آثار مستقیم مثبت مربوط به‌طول برگ پرچم، تعداد خوشه در بوته و تعداد دانه پر در خوشه تحت شرایط بدون تنش و تعداد دانه پر در خوشه و میزان پرولین تحت شرایط تنش بود که نشان‌دهنده اهمیت این صفات در عملکرد دانه می‌باشد.

واژه های کلیدی: برنج، تجزیه علیت، تنش خشکی، رگرسیون گام به گام، عملکرد دانه

مقدمه

برنج مهم‌ترین منبع غذایی برای تمامی جمعیت جهان به شمار می‌آید. تولید جهانی برنج اکثراً مربوط به‌کشورهای آسیایی است. بیشترین مصرف برنج نیز مربوط به این کشورها بوده و میانگین مصرف سرانه آن‌ها بیش از ۸۰ کیلوگرم در سال است (۱۵). تولید ارقام جدید پرمحصول برنج که دارای پتانسیل عملکرد بالاتری هستند، پاسخ مناسبی به تقاضای روزافزون این محصول و راهکاری برای بهبود امنیت غذایی در کشور به‌نظر می‌رسد. تأمین کمبود برنج از طریق کاشت و برداشت ارقام بومی قابل حصول نمی‌باشد، زیرا ارقام بومی عمدتاً پابلند، با خاصیت کودپذیری کم و حساس به بیماری‌ها و خوابیدگی بوته بوده و عموماً عملکرد پایینی دارند (۳۰،۲۰). خشکی اصلی‌ترین مشکلی است که کشت ارقام پرمحصول برنج به خصوص در محیط‌های خشک و دیم برنج را محدود می‌کند (۱۴). برنج سازگاری نسبتاً کمی به شرایط محدودیت آبی دارد و به شدت به کمبود آب حساس است (۱۳) از این‌رو، پایداری و بهبود عملکرد در شرایط تنش آبی از اهداف مهم به نژادی برنج محسوب می‌شود. اصلاح و بهبود عملکرد تحت تنش خشکی، در عمل مشکلات زیادی را برای به‌نژادگران فراهم کرده است. مهم‌ترین مساله، شناسایی ژنوتیپ‌هایی است که از پتانسیل عملکرد خوبی در شرایط کمبود آب برخوردار باشند.

از آنجایی که در رگرسیون چند متغیره اثرات متقابل در بین متغیرها وجود دارد و ممکن است یک متغیر در کنار برخی از متغیرها معنی‌دار باشد، اما در کنار برخی دیگر از متغیرها معنی‌دار نباشد، به‌همین علت لازم است متغیرهای مهمی را که تأثیر معنی‌داری بر عملکرد دارند انتخاب کنیم. برای حذف متغیرهای کم اهمیت در مدل و تصمیم‌گیری برای تشکیل مدل نهایی، روش‌های مختلفی وجود دارد که یکی از آن‌ها روش تجزیه رگرسیون گام به گام است (۳۴). از طرف دیگر، هنگامی‌که تعداد زیادی صفت یک خصوصیت را تحت تأثیر قرار می‌دهند تفکیک همبستگی کل به اثرات مستقیم و غیرمستقیم درک بیشتری از ارتباط بین صفت وابسته مانند عملکرد و صفت غیر وابسته مانند اجزای عملکرد را می‌دهد (۲۱). تفکیک ضرایب همبستگی کل به اثرات مستقیم و غیرمستقیم آن‌ها از طریق تجزیه علیت در انتخاب صحیح صفات مؤثر است (۸).

اووک و همکاران (۲۲) گزارش نمودند که با ایجاد تنش آبی در انتهای مرحله رویشی (شروع مرحله زایشی) در ارقام مختلف برنج، کاهش عملکرد شلتوک بین ۴۶-۱۲ درصد می‌باشد. مطالعات متعدد نشان داده است که قطع آبیاری و تنش خشکی ناشی از آن در مرحله گلدهی، باعث افزایش درصد پوکی دانه‌ها و کاهش عملکرد برنج می‌گردد (۱). همچنین، پیردشتی و همکاران (۲۴) در بررسی چهار رقم برنج تحت تنش خشکی، گزارش نمودند که با افزایش سطح خشکی میزان آب نسبی برگ (RWC)، محتوای کلروفیل (میزان سبزینگی) و عملکرد دانه کاهش و میزان پرولین افزایش یافت. از طرف دیگر، صفایی چایکار و همکاران (۲۷) در بررسی ۴۹ ژنوتیپ برنج گزارش نمودند که در تجزیه رگرسیون گام به گام در محیط نرمال، صفات تعداد خوشه در

بوته، میزان آب نسبی برگ (RWC)، طول برگ پرچم و تعداد خوشه‌چه در خوشه را به‌ترتیب به عنوان صفات مؤثر بر عملکرد بودند. در حالی‌که در محیط تنش، صفات تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه در بوته و میزان آب نسبی برگ صفات موثر بر عملکرد بودند. همچنین نتایج حاصل از تجزیه علیت نشان داد که در هر دو شرایط محیطی، تعداد خوشه در بوته و میزان آب نسبی برگ بیشترین اثر مستقیم مثبت را بر عملکرد شلتوک داشتند. در شرایط آبیاری مطلوب بیشترین اثر غیرمستقیم و مثبت را میزان آب نسبی برگ از طریق تعداد خوشه در بوته اعمال کرد در حالی که در شرایط تنش رطوبتی بیشترین اثر غیرمستقیم و مثبت بر عملکرد مربوط به صفت تعداد دانه پر در خوشه از طریق تعداد خوشه در بوته بود.

چاووم و همکاران (۶) در بررسی چهار رقم برنج تحت تنش خشکی، گزارش نمودند که با افزایش سطح خشکی میزان RWC، کلروفیل a، b و کلروفیل کل کاهش یافت و همبستگی مثبت بین RWC و کلروفیل a، b و کلروفیل کل گزارش نمودند. ناندان و همکاران (۲۱) در بررسی ۳۳ ژنوتیپ برنج، نتایج حاصل از تجزیه علیت نشان داد که بیشترین اثر مستقیم مثبت بر روی عملکرد دانه در بوته به ترتیب مربوط به صفات تعداد دانه در خوشه، طول دانه بعد از پخت، تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع گیاه، شاخص برداشت و عرض دانه بعد از پخت بود. گولان و همکاران (۷) در بررسی جمعیت F_{10} لاین‌های نوترکیب (RIL) برنج گزارش نمودند که در هر دو شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی، کاهش در عملکرد دانه مربوط به کاهش تعداد دانه در خوشه، وزن خوشه‌چه در خوشه و طول خوشه بود. نتایج حاصل از تجزیه علیت در بررسی آن‌ها نشان داد که در شرایط آبیاری نرمال تعداد دانه در خوشه، تعداد پنجه اولیه و ثانویه اثر مستقیم مثبت و وزن خوشه‌چه در خوشه و طول خوشه اثر مستقیم منفی روی عملکرد دانه در بوته داشتند و در شرایط تنش خشکی تعداد پنجه ثانویه و تعداد دانه در خوشه اثر مستقیم مثبت و تعداد پنجه اولیه، وزن خوشه‌چه در خوشه و طول خوشه اثر مستقیم منفی روی عملکرد دانه در بوته داشتند.

رحیمی و همکاران (۲۵) به‌منظور بررسی روابط بین عملکرد و سایر صفات کمی و زراعی در شش رقم برنج گزارش کردند که از طریق روش رگرسیون گام به گام، صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه پوک در خوشه، طول دوره رویشی، طول خوشه، وزن هزار دانه و مساحت برگ پرچم روی عملکرد تاثیر داشتند. بر اساس تجزیه علیت، بیشترین تأثیر مستقیم مثبت بر عملکرد دانه را صفت طول دوره رویشی اعمال کرد، صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه پوک در خوشه، طول خوشه و وزن هزار دانه اثر مستقیم منفی روی عملکرد داشتند و بیشترین اثر غیر مستقیم مثبت مربوط به وزن هزار دانه از طریق طول خوشه بود. سینگ و همکاران (۲۹) در بررسی ۶ نسل (P_1، P_2، B_1، B_2، F_1 و F_2) از ۶ تلاقی بین ارقام برنج گزارش نمودند که تنش خشکی باعث کاهش عملکرد دانه، ارتفاع گیاه، تعداد پنجه بارور، طول خوشه، تعداد دانه در خوشه، تعداد خوشه‌چه در خوشه، باروری خوشه‌چه‌ها، وزن دانه و عملکرد دانه در بوته، عملکرد بیولوژیک در بوته و شاخص برداشت گردید. باقری و همکاران (۲) در بررسی ۲۶ ژنوتیپ برنج نشان دادند که طول خوشه، تعداد کل خوشه‌چه در خوشه، تعداد دانه پر در خوشه و تعداد خوشه در بوته همبستگی معنی‌داری با عملکرد داشته و نتایج حاصل از تجزیه علیت نشان داد که طول خوشه اثر مستقیم مثبت و بالایی روی عملکرد دانه داشت.

وو و همکاران (۳۳) در بررسی اثر خشکی بعد از گرده‌افشانی بین ارقام برنج گزارش نمودند که تنش خشکی باعث کاهش عملکرد دانه، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه و افزایش تعداد دانه پوک و عقیمی خوشه‌چه‌ها شده است. در مطالعه دیگری در بررسی ۱۲ رقم برنج تحت تنش خشکی توسط پلی اتیلن گلیکول، کاهش در ارتفاع گیاه، طول خوشه، طول برگ پرچم، تعداد بذر، کلروفیل a، b و کلروفیل کل و افزایش در میزان پرولین گزارش شد (۱۰). راویندرا بابو و همکاران (۲۶) در بررسی تجزیه علیت هفت صفت کمی در ۲۱ هیبرید برنج نشان دادند که تعداد پنجه بارور در گیاه دارای بالاترین اثر مستقیم مثبت بر عملکرد دانه بود و اثر غیر مستقیم تعداد پنجه بارور از طریق صفات طول خوشه، تعداد روز تا گلدهی و ارتفاع گیاه بر روی عملکرد دانه منفی بود. بعد از تعداد پنجه بارور، طول خوشه اثر مستقیم مثبت روی عملکرد دانه در بوته داشت و تعداد دانه پوک در خوشه، تعداد دانه پر در خوشه، وزن هزار دانه، تعداد روز تا گلدهی و ارتفاع گیاه اثر مستقیم منفی روی عملکرد دانه در بوته داشتند. این محققین پیشنهاد نمودند که انتخاب بر مبنای تعداد پنجه بارور به علت همبستگی بالا و معنی‌دار با عملکرد و اثر مستقیم مثبت و بالا بر عملکرد در بهبود عملکرد مفید است. بلوچزهی و کیانی (۳) در بررسی تجزیه علیت در ۲۵ رقم برنج نشان دادند که بیشترین اثرات مستقیم مثبت به‌ترتیب مربوط به صفات تعداد پنجه بارور و تعداد کل دانه در خوشه بود و تعداد دانه پر در خوشه بیشترین اثر غیرمستقیم مثبت را بر عملکرد دانه داشت. این محققین پیشنهاد نمودند که می‌توان صفات تعداد پنجه بارور و تعداد کل دانه در خوشه را به‌عنوان شاخص‌های بهبود عملکرد دانه در برنج معرفی کرد.

لوم و همکاران (۱۷) در بررسی هشت رقم برنج تحت تنش خشکی اعمال شده توسط پلی اتیلن گلیکول گزارش نمودند که با افزایش سطح خشکی میزان پرولین افزایش یافت. همچنین میسورا و همکاران (۱۸) در بررسی ارقام برنج تحت تنش خشکی، کاهش عملکرد دانه در کپه، میزان کلروفیل a، نسبت کلروفیل a/b و افزایش تجمع پرولین و قند را گزارش دادند. جهانی و همکاران (۹) در بررسی رابطه بین عملکرد دانه با صفات مختلف زراعی در ۱۰۰ ژنوتیپ برنج نشان دادند که در تجزیه رگرسیون گام به گام صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد پنجه بارور در بوته، طول دانه و سطح برگ پرچم به‌عنوان مؤثرترین صفات بر عملکرد دانه وارد مدل شدند. نتایج تجزیه ضرایب مسیر نشان داد که بیشترین میزان ارتباط مستقیم مثبت و بالا مربوط به صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه پر در خوشه و تعداد پنجه بارور در بوته بود. صفات وزن هزار دانه و تعداد دانه پر در خوشه به‌عنوان معیار انتخاب غیرمستقیم برای بهبود عملکرد دانه معرفی و به‌منظور استفاده در پروژه‌های اصلاحی برنج

توصیه شدند. از طرف دیگر، کیوندو و کیوناگرامی (۱۲) در بررسی تجزیه علیت در ۴۳ ژنوتیپ برنج گزارش کردند که صفات تعداد دانه در خوشه، تعداد پنجه، تعداد روز تا رسیدگی اثر مستقیم مثبت روی عملکرد دانه در بوته داشتند و اثر غیرمستقیم مثبت تعداد دانه در خوشه از طریق سایر صفات نشان داد که انتخاب مستقیم تعداد دانه در خوشه برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا موثر است. در این راستا، هدف از اجرای این تحقیق بررسی اثر تنش خشکی بر روی برخی از صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک، ارزیابی صفاتی که بیشترین میزان تنوع عملکرد را توجیه می‌کنند و نیز درک روابط بین صفات و تعیین اثرات مستقیم و غیرمستقیم صفات موثر بر عملکرد دانه از طریق تجزیه علیت در جمعیت لاین‌های نوترکیب (F_8) برنج بوده است.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد مطالعه در این پژوهش شامل ۱۵۰ لاین نوترکیب (F_8) حاصل از تلاقی ارقام سپیدرود (رقم حساس به خشکی به‌عنوان والد نر) و غریب (رقم مقاوم به خشکی به عنوان والد ماده) بود که به‌همراه شش رقم غریب، سپیدرود، طارم محلی، هاشمی، علی‌کاظمی و شاه‌پسند به عنوان ارقام شاهد در قالب طرح آگمنت با استفاده از طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی با ۴ تکرار (برای ارقام شاهد) مورد مطالعه قرار گرفتند. آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان واقع در رشت با طول جغرافیایی ۴۹ درجه و ۳۶ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۷ درجه و ۱۶ دقیقه شمالی با ارتفاع ۷ متر از سطح دریا در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ انجام شد. برای اجرای آزمایش، بذرها در خزانه کشت و گیاهچه‌ها در مرحله چهار برگی به زمین اصلی منتقل شدند، به‌طوری که از هر لاین تعداد ۲۵ بوته به صورت تک بوته با فاصله ۲۵ × ۲۵ سانتی‌متر (ابعاد هر واحد آزمایشی ۶۲۵ × ۲۵ سانتی‌متر مربع) از یکدیگر نشاکاری شدند. برای اعمال تنش خشکی، مزرعه آزمایشی ۳۰ روز پس از نشاکاری تا پایان مرحله رشد و برداشت آبیاری نشد. هم‌چنین برای جلوگیری از نفوذ آب از حاشیه مزرعه، ضمن ایجاد زهکش به عمق ۱/۵-۱ متر در اطراف مزرعه، دور تا دور مزرعه به‌عمق یک‌متر توسط پوشش پلاستیکی عایق شد و برای جلوگیری از آب باران نیز مزرعه با پوشش پلاستیک پوشیده شد. ارزیابی تنش خشکی با بلوک‌های گچی انجام شد، به این ترتیب که پنج بلوک گچی در پنج نقطه از سطح مزرعه در عمق ۲۰ تا ۳۰ سانتی‌متری خاک قرار داده شد و بعد از اعمال تنش هر دو روز مقاومت این بلوک‌ها با دستگاه مقاومت‌سنج اندازه‌گیری و ثبت شد تا از روند ایجاد تنش اطمینان حاصل شود.

صفات مورد ارزیابی در این پژوهش عبارت بودند از: تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی (تعداد روز از زمان کاشت بذر در خزانه تا زمانی که ۵۰ درصد از خوشه‌های هر لاین از غلاف بیرون آمدند)، تعداد روز تا رسیدگی کامل (تعداد روز از زمان کاشت بذر در خزانه تا مرحله رسیدگی کامل دانه‌ها و برداشت محصول بوته)، تعداد پنجه در بوته، تعداد خوشه در بوته (تعداد پنجه‌های بارور)، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم (حاصل‌ضرب طول در عرض برگ پرچم در ضریب ۰/۷۴)، دمای کانوپی (دمای روی برگ مشخصی از یک بوته معین در بین بوته‌های هر لاین از چهار طرف بین ساعت ۱۰ تا ۱۴ با استفاده از دستگاه ترمومتر (Ray Tek))، میزان سبزینگی برگ پرچم (شاخص کلروفیل) با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر دستی (SPAD-502 Minolta Co., Japan) ارتفاع بوته (طول ساقه اصلی پس از خوشه‌دهی از سطح خاک تا نوک بلندترین خوشه به سانتی‌متر)، طول خوشه (اندازه طول خوشه مربوط به ساقه اصلی از گره زیر خوشه تا نوک خوشه به سانتی‌متر)، تعداد دانه پوک در خوشه، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد کل خوشه‌چه در خوشه، درصد باروری (نسبت دانه‌های پر در خوشه اصلی به کل خوشه‌چه‌های موجود در آن خوشه)، وزن هزار دانه (وزن هزار دانه کامل بر حسب گرم) و عملکرد بوته (اندازه‌گیری وزن کلیه دانه‌های پر بر حسب تن در هکتار) بودند. برای اندازه‌گیری صفات مورد مطالعه به غیر از عملکرد دانه که در واحد سطح مزرعه اندازه‌گیری شد، پنج بوته به‌طور تصادفی انتخاب شد و میانگین آن‌ها مورد تجزیه و تحلیل آماری قرار گرفت. به منظور اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ (RWC) سه قطعه دو سانتی‌متری از برگ پرچم در مرحله گلدهی جدا و RWC با روش بونت و همکاران (۵) بر اساس رابطه ۱ اندازه‌گیری شد.

$$RWC(\%) = \left[\frac{FW - DW}{TW - DW}\right] \times 100 \qquad \text{(رابطه ۱)}$$

در رابطه ۱، FW وزن تازه برگ، DW وزن خشک برگ و TW وزن برگ در حالت تورژسانس کامل است. بر این اساس کاهش درصد آب برگ (Relative Water Deficiet=RWD) از رابطه ۲ بدست آمد (۳۲).

$$RWD(\%) = 100 - RWC \qquad \text{(رابطه ۲)}$$

مقدار کلروفیل a، b و کلروفیل کل برگ از ۰/۱ گرم بافت برگ پرچم در مرحله گلدهی بر اساس روش لیچتن تالر و ولبورن (۱۶) تعیین شد. غلظت پرولین به‌روش بیتس و همکاران (۴) با استفاده از ۰/۵ گرم بافت برگ پرچم در مرحله گلدهی تعیین شد.

برای تجزیه واریانس مقدماتی از نرم‌افزار SAS ver 9 (۲۸)، محاسبه میانگین صفات، درصد کاهش آن‌ها تحت شرایط نرمال و تنش خشکی و تجزیه رگرسیون چند متغیره به روش گام به گام از نرم‌افزار SPSS ver 19 (۳۱) و تجزیه ضرایب علیت از نرم‌افزار path استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس ساده و اثر تنش خشکی بر صفات مورد مطالعه در لاین‌های F_8

نتایج تجزیه واریانس در شرایط آبیاری نرمال و تنش در جدول ۱ ارائه شده است. با توجه به جدول تجزیه واریانس لاین‌های مورد آزمایش از لحاظ کلیه صفات دارای اختلاف معنی‌داری بودند. با توجه به بافت سیلتی-رسی خاک مزرعه آزمایشی، میزان رطوبت اشباع خاک در مقاومت ۱۳۰ اهم برابر ۶۸ درصد بود. میزان رطوبت حجمی در سه مرحله رشدی گیاه

اواسط پنجه‌زنی، اواسط گلدهی و رسیدگی به‌ترتیب برابر ۵۹، ۳۸، ۳۱ درصد بود. درصد کاهش میانگین صفات در اثر تنش خشکی در جدول ۲ نشان داده شده است. بیشترین آسیب ناشی از تنش خشکی، به‌ترتیب مربوط به کلروفیل کل، کلروفیل b، عملکرد دانه، کلروفیل a و تعداد دانه پر در خوشه بود. تنش خشکی باعث کاهش ۴۴/۳۴ درصدی عملکرد دانه شد که با در نظر گرفتن درصد تغییرات صفات می‌توان چنین استنباط کرد که این آسیب ناشی از کاهش شدید اجزای عملکرد (تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه‌چه در خوشه، تعداد خوشه در بوته و وزن هزاردانه) می‌باشد که دلیل آن اعمال تنش کمبود آب در دوره پرشدن دانه می‌باشد. نتایج مذکور با یافته‌های اووک و همکاران (۲۲)، سینگ و همکاران (۲۹)، گولان و همکاران (۷) و وو و همکاران (۳۳) مطابقت داشت. با توجه به اینکه همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه با تعداد دانه پر در خوشه ($r = ۰/۳۹^{**}$ شرایط تنش و $r = ۰/۲۸^{**}$ شرایط بدون تنش) و تعداد خوشه در بوته ($r = ۰/۱۸^{*}$ شرایط تنش و $r = ۰/۴۵^{**}$ شرایط بدون تنش) وجود داشت (عدم ارائه جدول همبستگی)، تنش خشکی بیشتر از طریق کاهش تعداد دانه پر در خوشه (۳۶/۶۳) و تعداد خوشه در بوته (۳۲/۸۵) باعث کاهش عملکرد بوته شده است. در این تحقیق تنش خشکی باعث کاهش۱۱/۲۱درصدی وزن هزار دانه شد. پیردشتی و همکاران (۲۳) عنوان نمودند که وزن هزار دانه برنج در شرایط تنش، طی دوره پرشدن دانه ۱۷ درصد کمتر از شرایط بدون تنش بود.

درصد کاهش طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم و مساحت برگ پرچم به ترتیب ۱۹/۰۲، ۱۲/۸۲ و ۲۹/۵۸ درصد بود. از آنجایی که برگ پرچم یکی از اجزای فعال در فتوسنتز برنج می‌باشد، به‌این ترتیب احتمالاً کاهش طول و عرض برگ پرچم یکی از دلایل کاهش تعداد دانه پر در خوشه و متعاقب آن عملکرد دانه بوده است. نتایج تحقیقات سایر محققین نیز نشان می‌دهد که کاهش طول و عرض برگ پرچم در برنج باعث کاهش فتوسنتز شده و سپس موجب کاهش تعداد دانه پر در خوشه، تعداد دانه در خوشه و تعداد خوشه در بوته یعنی اجزای عملکرد می‌گردد (۱۳،۱۱).

جدول ۱- تجزیه واریانس ساده برای صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک در لاین‌ها ارقام برنج در شرایط بدون تنش و تنش خشکی

Table 1. Analysis of variance for morphologicand physiological traits in lines and cultivars of rice under non-stressed and stressed conditions

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات											
		تعداد روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	تعداد روز تا رسیدگی	تعداد پنجه در بوته	تعداد خوشه در بوته	طول برگ پرچم (سانتی‌متر)	عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)	مساحت برگ پرچم (سانتی‌متر مربع)	ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	طول خوشه (سانتی‌متر)	طول ریشک (سانتی‌متر)	تعداد خوشه چه پوک در خوشه	تعداد دانه پر در خوشه
نرمال													
بلوک	۳	۰/۸۲^{ns}	۱/۷۱^{ns}	۱/۸۸^{ns}	۳/۹۵^{ns}	۹/۱۶^{ns}	۰/۰۱^{ns}	۱۹/۴۰^{ns}	۱۵۸/۲۵^{ns}	۱۰/۳۷^{ns}	۰/۰۸^{ns}	۱۴۰/۷۸^{ns}	۳۶۲/۸۹^{ns}
شاهد	۵	۴/۲۰*	۷/۰۰*	۲۹/۷۷*	۳۰/۸۴*	۵۳/۹۳**	۰/۱۱**	۱۹۷/۶۷**	۲۷۹/۳۹*	۳/۹۸^{ns}	۲/۲۱**	۶۴۹/۱۳**	۵۲۳/۸۳**
لاین	۱۴۹	۳۷/۲۶**	۴۷/۹۹**	۱۷/۲۴*	۱۶/۳۱*	۴۶/۶۶**	۰/۰۴**	۷۰/۹۱**	۴۲۴/۴۲**	۱۴/۵۷**	۲/۳۵**	۶۲۶/۲۶**	۷۲۶/۲۶**
شاهد در برابر لاین	۱	۱/۸۵^{ns}	۱/۲۹^{ns}	۴/۲۳^{ns}	۴/۵۴^{ns}	۷/۳۲^{ns}	۰/۰۸**	۳۱/۹۶^{ns}	۳/۷۶^{ns}	۱/۱۱^{ns}	۱/۸۱**	۶۸/۱۳^{ns}	۳۵۸/۸۶**
خطا	۱۵	۱/۳۲	۲/۱۱	۹/۱۵	۶/۸۱	۵/۴۹	۰/۰۰۴	۹/۰۴	۶۲/۸۱	۴/۵۷	۰/۱۱	۱۸/۹۱	۱/۸۹
ضریب تغییرات (٪)	-	۱/۲۰	۱/۲۶	۲۲/۶۴	۲۱/۷۵	۴/۱۵	۵/۷۹	۹/۳۸	۶/۷۲	۷/۲۱	۲۶/۴۲	۱۳/۶۶	۱/۲۹
خشکی													
بلوک	۳	۰/۷۲^{ns}	۳/۴۴^{ns}	۷/۲۱^{ns}	۱/۳۴^{ns}	۵/۵۷^{ns}	۰/۰۰۱^{ns}	۴/۱۱^{ns}	۱۵۴/۴۴^{ns}	۲/۱۰^{ns}	۰/۰۳^{ns}	۲۶۵/۱۵^{ns}	۷۹/۲۳^{ns}
شاهد	۵	۹/۵۱**	۷۵/۵۰**	۱۹/۸۷*	۱۲/۵۰**	۴۰/۷۴**	۰/۰۶**	۹۷/۶۱**	۱۶۷/۸۳*	۱۰/۱۸**	۲/۷۵**	۱۹۷۳/۲۸**	۵۶۲/۹۷**
لاین	۱۴۹	۳۷/۳۸**	۹۶/۹۲**	۱۱/۸۸*	۸/۳۳**	۲۸/۰۵**	۰/۰۳**	۳۶/۱۳**	۳۶۵/۵۸**	۹/۱۲**	۳/۴۳**	۱۷۶۸/۹۱**	۹۱۳/۱۳**
شاهد در برابر لاین	۱	۰/۰۱^{ns}	۰/۲۴^{ns}	۶/۱۶^{ns}	۴/۷۶^{ns}	۳۵/۶۸*	۰/۰۴**	۶۳/۹۱**	۳/۴۶^{ns}	۲۸/۱۳**	۲/۰۵**	۷۸/۷۹*	۳۹/۰۳^{ns}
خطا	۱۵	۱/۱۲	۱/۸۸	۵/۲۶	۱/۶۶	۶/۳۴	۰/۰۰۴	۶/۵۵	۵۲/۷۴	۲/۲۳	۰/۰۷	۱۵/۰۵	۷۸/۰۹
ضریب تغییرات (٪)	-	۱/۱۲	۱/۲۱	۲۴/۲۱	۱۵/۶۴	۸/۴۶	۶/۴۳	۱۱/۲۶	۷/۰۸	۵/۶۰	۱۶/۷۸	۶/۵۵	۱۲/۸۸

جدول ۱- ادامه

Table1. Continued

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات										
		تعداد کل خوشه چه در خوشه	نرخ باروری (درصد)	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد دانه (تن در هکتار)	محتوای نسبی آب برگ (درصد)	کاهش نسبی آب برگ (درصد)	دمای کانوپی (درجه سلسیوس)	شاخص کلروفیل	کلروفیل a (میلی گرم بر میلی لیتر)	کلروفیل b (میلی گرم بر میلی لیتر)	کلروفیل کل (میلی گرم بر میلی لیتر)	پرولین (میکرو مول بر گرم وزن تر)
نرمال													
بلوک	۳	۹۵۵/۴۴^{ns}	۳۳/۰۳^{ns}	۵/۹۱^{ns}	۲۷۸۵۲/۱۶^{ns}	۲۰/۱۹^{ns}	۲۰/۱۹^{ns}	۱/۴۵^{ns}	۳/۰۲^{ns}	۱/۲۷^{ns}	۰/۷۶^{ns}	۲/۹۳^{ns}	۰/۱۱^{ns}
شاهد	۵	۱۰۶۳/۲۳**	۱۴۳/۸۱**	۱۷/۹۷**	۱۱۹۳۰۱/۰۸**	۶/۷۷^{ns}	۶/۷۷^{ns}	۲/۵۰**	۹/۲۰**	۵/۴۵**	۱/۳۹*	۱۲/۱۹**	۲/۵۸**
لاین	۱۴۹	۱۰۹۸/۹۵**	۲۱۴/۳۱**	۲۴/۲۵**	۲۰۷۴۲۲/۶۸**	۸۹/۰۸**	۸۹/۰۸**	۲/۱۷**	۱۹/۳۹**	۷۹/۰۱**	۲۴/۰۲**	۱۸۸/۱۰**	۱۵/۴۲**
شاهد در برابر لاین	۱	۷۳۹/۷۱**	۵/۲۶^{ns}	۳/۴۷*	۶۲۷۰/۸۴^{ns}	۸/۳۳^{ns}	۸/۳۳^{ns}	۴/۸۰**	۸/۵۲*	۱۲/۸۳**	۸/۳۷**	۴۱/۹۵**	۰/۸۵^{ns}
خطا	۱۵	۲۴/۸۸	۶/۵۱	۰/۴۹	۱۸۷۹۰/۷۵	۲۲/۵۴	۲۲/۵۴	۰/۵۱	۱/۵۳	۰/۷۶	۰/۳۴	۱/۱۰	۰/۵۵
ضریب تغییرات (٪)	-	۳/۶۱	۳/۲۷	۳/۱۹	۱۲/۰۴	۶/۵۲	۱۷/۴۳	۲/۲۷	۳/۳۶	۱/۴۴	۱/۲۹	۰/۹۹	۵/۱۶
خشکی													
بلوک	۳	۵۹۷/۴۹^{ns}	۵۲/۱۸^{ns}	۱/۹۰^{ns}	۲۰۶۰۶/۶۴^{ns}	۳۵/۶۵^{ns}	۱۲۶/۹۲^{ns}	۰/۷۲^{ns}	۷/۹۵^{ns}	۱/۸۲^{ns}	۰/۱۸^{ns}	۱/۹۳^{ns}	۱/۴۰^{ns}
شاهد	۵	۳۳۴۴/۶۶**	۱۸۶/۵۹**	۱۷/۶۶**	۴۳۹۹۳/۱۰*	۱۶۴/۳۷**	۱۶۴/۳۷**	۱/۰۸**	۱۲/۲۸*	۸۸/۸۶**	۸۶/۵۴**	۳۳۶/۰۰**	۳۸/۰۲**
لاین	۱۴۹	۱۵۹۹/۸۴**	۵۶۲/۳۵**	۲۲/۹۸**	۶۱۴۸۴/۲۳**	۱۲۰/۶۰**	۱۲۰/۶۰**	۱/۹۲**	۱۵/۳۵**	۱۵۰/۹۲**	۹۲/۴۶**	۴۶۶/۰۷**	۹۸/۱۲**
شاهد در برابر لاین	۱	۶/۹۱^{ns}	۱۰۶/۴۵*	۲/۶۵^{ns}	۲۷۸۲/۹۶^{ns}	۲۸۶/۲۰**	۲۸۶/۲۰**	۳/۷۲**	۰/۹۷^{ns}	۴/۰۶^{ns}	۱/۵۱*	۱۰/۵۳^{ns}	۱۵۷/۳۲**
خطا	۱۵	۸۳/۳۹	۱۳/۹۲	۳/۱۲	۱۳۸۳۸/۲۶	۱/۸۵	۱/۸۵	۰/۲۲	۱/۹۱	۳/۱۱	۰/۳۲	۳/۰۵	۷/۰۶
ضریب تغییرات (٪)	-	۷/۱۵	۶/۶۶	۹/۲۵	۱۹/۳۰	۲/۳۱	۳/۲۹	۱/۴۳	۴/۲۴	۴/۹۹	۲/۶۵	۳/۰۸	۸/۱۱

^{ns}، * و ** : به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

تنش خشکی باعث کاهش ۱۹/۴۷ درصدی محتوای نسبی آب برگ (RWC) و کاهش ۱۱/۹۲ درصدی محتوای کلروفیل برگ (میزان سبزینگی) شد که با نتایج سایر محققین مطابقت دارد (۶، ۲۴). افزایش غلظت پرولین در گیاهانی که تحت تنش قرار گرفته اند، نوعی سازگاری برای غلبه بر شرایط تنش می‌باشد (۱۹). تنش خشکی باعث افزایش ۱/۱۹ درصدی محتوای پرولین، کاهش ۴۳/۰۲ درصدی کلروفیل a، کاهش ۵۴/۵۲ درصدی کلروفیل b و کاهش ۴۷/۹۵ درصدی کلروفیل کل شد که با نتایج سایر محققین مطابقت دارد (۱۰۶، ۱۷، ۱۸).

جدول ۲ – میانگین صفات و درصد کاهش آن‌ها در لاین‌های برنج تحت شرایط بدون تنش و تنش خشکی

Table 2. Means and the reduction percentage of them in rice lines under non-stressed and stressed condition

صفت	میانگین صفات		درصد کاهش	مقدار t
	شرایط تنش خشکی	شرایط بدون تنش		
تعداد روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	۹۴/۳۵	۹۵/۱۹	۰/۸۸	۱/۲۳^{ns}
تعداد روز تا رسیدگی	۱۱۳/۴۳	۱۱۴/۵۹	۱/۰۱	۱/۱۹^{ns}
تعداد پنجه در بوته	۸/۹۱	۱۲/۹۶	۳۱/۲۵	۱۱/۶۶**
تعداد خوشه در بوته	۷/۸۱	۱۱/۶۳	۳۲/۸۵	۱۲/۱۱**
طول برگ پرچم (سانتی‌متر)	۲۹/۵۰	۳۶/۴۳	۱۹/۰۲	۱۰/۲۱**
عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)	۱/۰۲	۱/۱۷	۱۲/۸۲	۷/۶۱**
مساحت برگ پرچم (سانتی‌متر مربع)	۲۲/۴۷	۳۱/۹۱	۲۹/۵۸	۱۰/۸۷**
ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	۱۰۱/۲	۱۱۷/۲	۱۳/۶۵	۷/۳۶**
طول خوشه (سانتی‌متر)	۲۶/۶۶	۲۹/۷۲	۱۰/۳۰	۸/۱۷**
طول ریشک (سانتی‌متر)	۱/۴۲	۱/۱۷	-۲۱/۳۷	-۱/۳۶^{ns}
تعداد خوشه چه پوک در خوشه	۶۳/۷	۳۴/۴	-۸۵/۱۷	-۷/۴۵**
تعداد دانه پر در خوشه	۶۶/۶	۱۰۵/۱	۳۶/۶۳	۱۲/۲۱**
تعداد کل خوشه چه در خوشه	۱۳۰/۳	۱۳۹/۵	۶/۵۹	۲/۱۶*
نرخ باروری (درصد)	۵۳/۵	۷۶/۴	۲۹/۹۷	۱۰/۵۹**
وزن هزار دانه (گرم)	۱۹/۰۸	۲۱/۴۹	۱۱/۲۱	۴/۳۹**
عملکرد دانه (تن در هکتار)	۰/۵۹	۱/۰۶	۴۴/۳۴	۱۲/۳۹**
محتوای آب نسبی برگ (درصد)	۵۸/۶	۷۲/۷۷	۱۹/۴۷	۱۲/۷۷**
کاهش نسبی آب برگ (درصد)	۴۱/۴	۲۷/۲۳	-۵۲/۰۴	-۱۲/۷۷**
دمای کانوپی (درجه سلسیوس)	۳۲/۸۰	۳۱/۵۴	-۳/۹۹	-۷/۶۹**
شاخص کلروفیل	۳۲/۳۷	۳۶/۷۵	۱۱/۹۲	۹/۴۵**
کلروفیل a (میلی گرم بر میلی لیتر)	۳۴/۱	۵۹/۸۵	۴۳/۰۲	۲۲/۵۹**
کلروفیل b (میلی گرم بر میلی لیتر)	۲۰/۵۹	۴۵/۲۷	۵۴/۵۲	۲۹/۴۸**
کلروفیل کل (میلی گرم بر میلی لیتر)	۵۴/۷	۱۰۵/۱	۴۷/۹۵	۲۵/۸۹**
پرولین (میکرو مول بر گرم وزن تر)	۳۲/۷۶	۱۴/۹۶	-۱/۱۹	-۲۴/۳۶**

^{ns}، * و ** : به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪

رگرسیون گام به گام

برای تعیین سهم آثار تجمعی صفات در توجیه تنوع عملکرد دانه از روش رگرسیون گام به گام استفاده شد. در تجزیه رگرسیون گام به گام عملکرد دانه به‌عنوان متغیر وابسته در مقابل سایر صفات قرار گرفت. تحت شرایط بدون تنش، اولین صفت وارد شده به مدل دمای کانوپی بود که ضریب تبیین آن برابر با R^2 = ۰/۳۵ شد و نشان داد که دمای کانوپی، ۳۵ درصد از تغییرات عملکرد را توجیه می‌کند. پس از آن صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم، میزان کلروفیل b، تعداد دانه پر در خوشه، شاخص کلروفیل، تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، میزان پرولین و طول خوشه به‌ترتیب وارد مدل شدند که این هشت صفت در مجموع ۶۰ درصد تغییرات عملکرد را توجیه کردند. سایر صفات تأثیر معنی‌داری بر مدل رگرسیونی نداشتند که از این جهت تفاوت بین لاین‌ها از نظر عملکرد دانه در این تحقیق را می‌توان به تفاوت در این صفات نسبت داد (جدول ۴). رابطه رگرسیونی به دست آمده به صورت رابطه ۳ بود:

(رابطه ۳)

$$Y = 2.31 - 0.11X_1 + 0.03X_2 + 0.01X_3 + 0.02X_4 + 0.003X_5 + 0.02X_6 - 0.01X_7 - 0.01X_8 + 0.01X_9$$

در این رابطه، Y عملکرد دانه، X_1 تا X_9 به ترتیب صفات دمای کانوپی، تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم، میزان کلروفیل b، تعداد دانه پر در خوشه، شاخص کلروفیل، تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی، میزان پرولین و طول خوشه و عدد ۲/۳۱ نیز عرض از مبدا رگرسیون است.

تحت شرایط تنش، اولین صفت وارد شده به مدل میزان پرولین بود که ضریب تبیین آن برابر با R^2 = ۰/۳۸ شد و نشان داد که میزان پرولین، ۳۸ درصد از تغییرات عملکرد را توجیه می‌کند و پس از آن صفات دمای کانوپی و تعداد دانه پر در خوشه به ترتیب وارد مدل شدند که این دو صفت در مجموع ۵۷ درصد تغییرات عملکرد را توجیه کردند. سایر صفات تأثیر معنی‌داری بر مدل رگرسیونی نداشتند که از این جهت تفاوت بین لاین‌ها از نظر عملکرد دانه تحت شرایط تنش در این تحقیق را می‌توان به تفاوت در این صفات نسبت داد. اگر عملکرد با Y و صفات میزان پرولین، دمای کانوپی و تعداد دانه پر در خوشه به ترتیب x_1 تا x_3 در نظر گرفته شوند، معادله کلی رگرسیونی در شرایط تنش به صورت رابطه ۴ خواهد بود:

(رابطه ۴)

$$Y = 2.31 + 0.01X_1 - 0.07X_2 + 0.002X_3$$

در این رابطه، Y عملکرد دانه، X_1 تا X_3 به ترتیب صفات میزان پرولین، دمای کانوپی و تعداد دانه پر در خوشه و عدد ۲/۳۱ نیز عرض از مبدأ رگرسیون است. در بررسی تجزیه رگرسیون گام به گام، صفایی چایکار و همکاران (۲۷) گزارش نمودند که در شرایط آبیاری مطلوب، صفات تعداد خوشه در بوته، میزان آب نسبی برگ (RWC)، طول برگ پرچم و تعداد خوشه‌چه در خوشه و در شرایط تنش، صفات تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه در بوته و میزان آب نسبی برگ به‌عنوان صفات مؤثر بر عملکرد شناسایی شدند. همچنین رحیمی و همکاران (۲۵) گزارش کردند که شش صفت ارتفاع بوته، تعداد دانه پوک در خوشه، طول دوره رویشی، طول خوشه، وزن هزار دانه و مساحت برگ پرچم تغییرات عملکرد را توجیه نمودند که دلیل برخی از اختلاف‌ها می‌تواند ناشی از شرایط محیطی و ارقام مورد آزمایش باشد. جهانی و همکاران (۹) گزارش کردند که صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد پنجه بارور در بوته، طول دانه و سطح برگ پرچم به‌عنوان مؤثرترین صفات بر عملکرد دانه وارد مدل رگرسیونی شدند.

تجزیه علیت

در تجزیه علیت تحت شرایط بدون تنش، عملکرد دانه به عنوان متغیر تابع و ۹ صفت انتخابی باقی مانده در مدل رگرسیونی به‌عنوان متغیر مستقل انتخاب شدند. طول برگ پرچم بیشترین اثر مستقیم مثبت (۱/۸۶) را بر عملکرد دانه داشت ولی به‌علت اثر غیرمستقیم منفی و بالا برخی صفات مانند تعداد خوشه در بوته (۱/۰۶-) و میزان کلروفیل b (۰/۴۱-) همبستگی طول برگ پرچم با عملکرد دانه کاهش (r = ۰/۲۰*) یافت. تعداد خوشه در بوته پس از طول برگ پرچم بیشترین اثر مستقیم مثبت (۱/۸۰) را بر عملکرد دانه داشت و بیشترین تاثیر منفی خود را بر عملکرد دانه از طریق طول برگ پرچم (۱/۱۰-) و میزان کلروفیل b (۰/۱۴-) اعمال کرد. تعداد دانه پر در خوشه دارای اثر مستقیم مثبت (۰/۳۷) بر عملکرد دانه بود و اثر غیرمستقیم آن از طریق طول برگ پرچم مثبت (۰/۲۳) و از طریق میزان کلروفیل b منفی و کم (۰/۱۹-) و از طریق سایر صفات ناچیز بود. میزان کلروفیل b دارای اثر مستقیم منفی و بالا (۰/۹۱-) بود ولی اثرات غیرمستقیم آن از طریق طول برگ پرچم (۰/۸۴) و تعداد خوشه در بوته (۰/۲۷) مثبت بود. تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی دارای اثر مستقیم منفی و بالا (۰/۶۱-) بود و اثر غیرمستقیم آن از طریق طول برگ پرچم مثبت (۰/۴۱) و از طریق سایر صفات ناچیز بود که به این ترتیب اثر غیرمستقیم آن را خنثی کرده و همبستگی کل غیر معنی‌دار شده است. طول خوشه دارای اثر مستقیم منفی (۰/۳۷-) بود و اثر غیرمستقیم آن از طریق طول برگ پرچم (۰/۴۸) و تعداد خوشه در بوته (۰/۲۰) مثبت و از طریق سایر صفات ناچیز بود.

جدول ۳- برآورد آثار مستقیم و غیر مستقیم صفات مورد مطالعه بر عملکرد دانه لاین‌های نوترکیب برنج تحت شرایط بدون تنش

Table3. Estimates of direct and indirect effects of studied traits on grain yield of rice recombinant inbred lines under non- stressed condition

صفات مستقل	اثر مستقیم	اثر غیر مستقیم									همبستگی صفات با عملکرد
		دمای کانوپی	تعداد خوشه در بوته	طول برگ پرچم	کلروفیل b	تعداد دانه پر در خوشه	شاخص کلروفیل	تعداد روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	پرولین	طول خوشه	
دمای کانوپی	۰/۰۹۵	۱	-۰/۶۹۵	-۰/۰۱۰	۰/۰۸۷	-۰/۰۸۸	-۰/۰۳۳	۰/۰۲۲	-۰/۰۰۲	۰/۰۲۷	-۰/۵۹۳**
تعداد خوشه در بوته	۱/۷۹۸	-۰/۰۳۸	۱	-۱/۱۰۴	-۰/۱۳۷	-۰/۰۰۶	۰/۰۲۳	-۰/۰۳۴	-۰/۰۱۵	-۰/۰۴۱	۰/۴۵۱**
طول برگ پرچم	۱/۸۶۳	-۰/۰۰۱	-۱/۰۶۵	۱	-۰/۴۱۱	۰/۰۴۶	-۰/۰۰۸	-۰/۱۳۷	۰/۰۰۸	-۰/۰۹۵	۰/۲۰۳*
کلروفیل b	-۰/۹۱۰	-۰/۰۱۰	۰/۲۶۹	۰/۸۴۲	۱	۰/۰۷۵	-۰/۰۰۴	۰/۰۴۸	-۰/۰۰۸	-۰/۰۱۵	۰/۲۹۱**
تعداد دانه پر در خوشه	۰/۳۶۹	-۰/۰۲۳	-۰/۰۲۹	۰/۲۳۴	-۰/۱۸۶	۱	۰/۰۱۳	-۰/۰۳۲	۰/۰۰	-۰/۰۶۶	۰/۲۸۴**
شاخص کلروفیل	۰/۱۷۵	-۰/۰۱۸	۰/۲۳۹	-۰/۰۸۱	۰/۰۱۸	۰/۰۲۹	۱	-۰/۰۳۹	-۰/۰۳۲	-۰/۰۳۷	۰/۲۵۶**
تعداد روز تا ۵۰ درصد گل‌دهی	-۰/۶۱۵	-۰/۰۰۴	۰/۰۹۷	۰/۴۱۳	۰/۰۷۱	۰/۰۱۹	۰/۰۱۱	۱	۰/۰۱۲	-۰/۰۵۰	-۰/۰۴۲ns
پرولین	-۰/۱۴۳	۰/۰۰۱	۰/۱۷۹	-۰/۱۱۰	-۰/۰۵۱	-۰/۰۰۱	۰/۰۳۹	۰/۰۵۴	۱	-۰/۰۰۹	-۰/۰۳۸ns
طول خوشه	-۰/۳۶۷	-۰/۰۰۸	۰/۱۹۷	۰/۴۷۸	-۰/۰۳۶	۰/۰۶۶	۰/۰۱۷	-۰/۰۸۴	-۰/۰۰۴	۱	۰/۲۶۳**

ns، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ آثارباقیمانده=۰/۲۱

اثر مستقیم سایر صفات وارد شده در مدل رگرسیون بر عملکرد دانه کم بود (جدول ۳). با توجه به نتایج حاصل از ضرایب همبستگی و تجزیه علیت تحت شرایط آبیاری نرمال توصیه می‌شود که صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه به منظور دستیابی به لاین‌های با عملکرد بالا در لاین‌های نوترکیب مورد مطالعه استفاده شوند. گولان و همکاران (۷)، راویندرا بابو و همکاران (۲۶) و کیوندو و کیونداگرامی (۱۲) نیز اثر مستقیم مثبت و بالا تعداد پنجه روی عملکرد دانه را گزارش نمودند. بیشترین اثر غیرمستقیم مثبت بر عملکرد مربوط به‌میزان کلروفیل b از طریق طول برگ پرچم (۰/۸۴) و بعد از آن طول خوشه از طریق طول برگ پرچم (۰/۴۸) بود و بیشترین اثر غیرمستقیم منفی را تعداد خوشه در بوته از طریق طول برگ پرچم (۱/۱۰-) بر عملکرد اعمال کرد. صفایی چایکار و همکاران (۲۷) گزارش کردند که در شرایط تنش رطوبتی بیشترین اثر غیرمستقیم مثبت بر عملکرد شلتوک مربوط به صفت تعداد دانه پر در خوشه از طریق تعداد خوشه در بوته بود.

جدول ۴-برآورد آثار مستقیم وغیر مستقیم صفات مورد مطالعه بر عملکرد دانه لاین‌های نوترکیب برنج تحت شرایط بدون تنش

Table 4. Estimates of direct and indirect effects of studied traits on grain yield of rice recombinant inbred lines under non- stressed condition

صفات مستقل	اثر مستقیم	اثر غیر مستقیم			همبستگی صفات با عملکرد
		پرولین	دمای کانوپی	تعداد دانه پر در خوشه	
پرولین	۰/۲۹۰	۱	۰/۲۱۴	۰/۱۱۲	۰/۶۱۶**
دمای کانوپی	-۰/۵۶۷	-۰/۱۱۰	۱	۰/۰۸۵	-۰/۵۹۲**
تعداد دانه پر در خوشه	۰/۴۲۸	۰/۰۷۶	-۰/۱۱۳	۱	۰/۳۹۱**

**: معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ ، اثرات باقیمانده= ۰/۵۶۴

تحت شرایط تنش، عملکرد دانه به‌عنوان متغیر تابع و ۳ صفت انتخابی در مدل رگرسیونی به‌عنوان متغیر مستقل انتخاب شدند (جدول ۴). نتایج نشان داد که تعداد دانه پر در خوشه بیشترین اثر مستقیم مثبت (۰/۴۳) را بر عملکرد دانه داشت و اثر غیرمستقیم آن از طریق دمای کانوپی منفی (۰/۱۱-) و از طریق میزان پرولین مثبت و ناچیز (۰/۰۸) بود. میزان پرولین اثر مستقیم مثبت و کم (۰/۲۹) را بر عملکرد دانه داشت و اثر غیرمستقیم مثبت از طریق دمای کانوپی (۰/۲۱) و تعداد دانه پر در خوشه (۰/۱۱) بر عملکرد دانه داشت. دمای کانوپی دارای اثر مستقیم منفی (۰/۵۷-) بود و اثر غیرمستقیم آن از طریق میزان پرولین (۰/۱۱-) منفی و از طریق تعداد دانه پر در خوشه (۰/۰۸) مثبت بود. با توجه به نتایج حاصل از ضرایب همبستگی و تجزیه علیت توصیه می‌شود که تحت‌شرایط تنش خشکی، صفات تعداد دانه پر در خوشه و میزان پرولین به‌منظور دستیابی به لاین‌های با عملکرد بالا در لاین‌های نوترکیب مورد مطالعه استفاده شوند. گولان و همکاران (۷)، نانداں و همکاران (۲۱) و کیوندو و کیونداگرامی (۱۲) در بررسی تجزیه علیت نشان دادند که تعداد دانه در خوشه اثر مستقیم مثبت و بالا روی عملکرد دانه در بوته داشت. همچنین، صفایی چایکار و همکاران (۲۷) در بررسی تجزیه علیت نشان دادند که در هر دو شرایط محیطی نرمال و تنش خشکی، تعداد خوشه در بوته بیشترین اثر مستقیم مثبت را بر عملکرد شلتوک داشت. از طرف دیگر، رحیمی و همکاران (۲۵) گزارش کردند بیشترین تأثیر مستقیم مثبت بر عملکرد دانه را صفت طول دوره رویشی و بیشترین تأثیر مستقیم منفی را صفت طول خوشه داشت. بلوچزهی و کیانی (۳) گزارش کردند که بیشترین اثرات مستقیم مثبت به‌ترتیب مربوط به صفات تعداد پنجه بارور و تعداد کل دانه در خوشه بود و تعداد دانه پر در خوشه بیشترین اثر غیرمستقیم مثبت را بر عملکرد دانه داشت. جهانی و همکاران (۹) گزارش کردند که بیشترین میزان ارتباط مستقیم مثبت و بالا مربوط به صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه پر در خوشه و تعداد پنجه بارور در بوته بود و به‌عنوان معیار انتخاب غیرمستقیم برای بهبود عملکرد دانه معرفی شدند.

به‌طورکلی نتایج این پژوهش حاکی از این است که نمی‌توان تنها با تکیه بر همبستگی بین صفات مورد بررسی و

عملکرد دانه معیارهای مناسبی برای انتخاب به منظور بهبود عملکرد دانه یافت و بررسی ارتباط با روش‌های آماری همچون تجزیه رگرسیون گام به گام برای یافتن صفات مؤثر بر عملکرد دانه و متعاقباً انجام تجزیه ضرایب مسیر به‌منظور فهم اثرات مستقیم و غیرمستقیم متغیرهای مستقل بر عملکرد دانه ضروری می‌باشد. در این تحقیق تحت شرایط تنش خشکی دو صفت تعداد دانه پر در خوشه و میزان پرولین و تحت شرایط آبیاری نرمال صفات تعداد خوشه در بوته، طول برگ پرچم و تعداد دانه پر در خوشه دارای بیشترین میزان ارتباط مستقیم با عملکرد دانه بودند. بنابراین می‌توان این صفات را به‌عنوان معیار انتخاب غیرمستقیم برای بهبود عملکرد دانه معرفی و به‌منظور استفاده در پروژه‌های اصلاحی برنج توصیه گردند.

منابع

1. Abarshahr, M., B. Rabiei and H. Samizadeh-Lahigi. 2011. Assessing genetic diversity of rice varieties under drought stress conditions. Notulae Scientia Biologicae, 3: 114-123.
2. Bagheri, N., N. Babaeian-Jelodar and A. Pasha. 2011. Path coefficient analysis for yield and yield components in diverse rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. Biharean Biologist, 5(1): 32-35.
3. Balouchzaehi, A.B. and Gh. Kiani. 2013. Determination of selection criteria for yield improvement in rice through path analysis. Journal of Crop Breeding, 5(12): 75-84 (In Persian).
4. Bates, I.S., R.P. Waldern and I.D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline water stress studies. Plant and Soil, 39: 205-207.
5. Bonnet, M., O. Camares and P. Veisseire. 2000. Effects of zinc and influence of Acremonium lolii on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. CV Apollo). Journal of Experimental Botany, 51: 945-953.
6. Cha-Um, S., S. Yooyongwech and K. Supaibulwatana. 2010. Water deficit stress in the reproductive stage of four indica rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. Pakistan Journal of Botany, 42(5): 3387-3398.
7. Guolan, L., M. Hanwei, L. Hongyan, Y. Xinqiao, Z. Guihua and L. Lijun. 2010. Sensitivities of rice grain yield and other panicle characters to late-stage drought stress revealed by phenotypic correlation and QTL analysis. Molecular Breeding, 25: 603-613.
8. Hasan, M.J., M.U. Kulsum, A. Akter, A.S.M. Masuduzzaman and M.S. Ramesha. 2013. Genetic variability and character association for agronomic traits in hybrid rice (*Oryza sativa* L.). Bangladesh Journal of Plant Breeding and Genetetic, 24(1): 45-51.
9. Jahani, M., Gh.A. Nematzadeh and Gh. Mohammadi Nejad. 2015. Evaluation of agronomic traits associated with grain yield in rice (*Oryza sativa*) using regression and path analysis. Journal of Crop Breeding, 7(16): 115-122 (In Persian).
10. Jnandabhiram, C. and B. Sailen Prasad. 2012. Water stress effects on leaf growth and chlorophyll content but not the grain yield in traditional rice (*Oryza sativa* L.) genotypes of Assam, India II. Protein and Proline Status in Seedlings under PEG Induced Water Stress. American Journal of Plant Sciences, 3: 971-980.
11. Kumar, R. and R. Kujur. 2003. Role of secondary traits in improving the drought tolerance during flowering stage in rice. Indian Journal of Plant Physiology, 8: 236-240.
12. Kundu, S. and S. Kundagrami. 2015. Estimation of path coefficient analysis to identify the yield contributing traits in rice (*Oryza sativa* L.) under saline and non-saline coastal regions of West Bengal. Journal of Advances in Biology, 8(1): 1433-1438.
13. Lafitte, H.R., A. Ismail and J. Bennet. 2004. Abiotic stress tolerance in rice for Asia: progress and the future, in New directions for a diverse planet: Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane. Australia.
14. Lafitte, H.R., G. Yongsheng, S. Yan and Z.K. Li. 2007. Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: the case of rice. Journal of Experimental Botany, 58: 169-175.
15. Lestari, A.P., B. Abdollah, A. Junaedi and H. Aswidinnoor. 2010. Yield stability and adaptability of aromatic new plant type (NPT) rice lines. Indonesian Journal of Agronomy, 38(3): 199-204.
16. Lichtenthaler, H.K. and A.R. Wellburn. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. Biochemical Society Transactions, 11: 591-592.
17. Lum, M.S., M.M. Hanafi, Y.M. Rafii and A.S.N. Akmar. 2014. Effect of drought stress on growth, proline and antioxidant enzyme activities of upland rice. The Journal of Animal & Plant Sciences, 24(5): 1487-1493.
18. Maisura, A., M.A. Chozin, I. Lubis, A. Junaedi and H. Ehara. 2014. Some physiological character responses of rice under drought conditions in a paddy system. ISSAAS Journal, 20(1): 104-114.
19. Manivannan, P., C.A. Jaleel, B. Sankar, A. Kishurekumar, R. Somasundaram, G.M. Lakshmanan and R. Panneerselvam. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 59: 141-149.
20. Momenyzadeh, T., H. Najafi Zarrini, M. Norouzi and A. Nabipour. 2015. Study of genotype×environment interaction in some pure lines of rice in Mazandaran province. Journal of Crop Breeding, 7(16): 168-175 (In Persian).
21. Nandan, R., D. Sweta and S.K. Singh. 2010. Character association and path analysis in rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. World Journal of Agricultural Sciences, 6(2): 201- 206.
22. Ouk, M., J. Basnayake, M. Tsubo, S. Fukai, K. Fischer, M. Cooper and H. Nesbitt. 2006. Use of drought response index for identification of drought tolerant genotypes in rainfed lowland rice. Field Crops Research, 99: 48-58.

23. Pirdashti, H., Z.T. Sarvestani, G. Nematzadeh and A. Ismail. 2004. Study of water stress effects in different growth stage on yield components of different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. New directions for a diverse planet: Proceeding of 4th International Crop Science Congress, 952-956 pp., Brisbane, Australia.
24. Pirdashti, H., Z. Tahmasebi Sarvestani and M.A. Bahmanyar. 2009. Comparison of physiological responses among four contrast rice cultivars under drought stress conditions. Academy of Science, Engineering and Technology, 49: 52-53.
25. Rahimi, M., B. Rabiei, M. Ramezani and S. Movafegh. 2010. Evaluation of agronomic traits and determine the variables to improve rice yield. Iranian Journal of Field Crops Research, 8(1): 111-119 (In Persian).
26. Ravindra Babu, V., K. Shreya, K. Singh Dangi, G. Usharani and A. Siva Shankar. 2012. Correlation and Path Analysis Studies in Popular Rice Hybrids of India. International Journal of Scientific and Research Publications, 2(3): 1-5.
27. Safaei Chaeikar, S., H. Samizadeh, B. Rabiei and M. Esfahani. 2009. Correlation of Agronomic Traits Under optimum irrigation and water stress in Rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Sciences and Technology of Agriculture and Natural Resources, 13(48): 91-105 (In Persian).
28. SAS-Institute-Inc. 2010. Base SAS 9.2. Procedures Guide: Statistical Procedures, Third Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc.
29. Singh, A.K., A.K. Mall, P.K. Singh and O.P. Verma. 2010. Interrelationship of genetics parameters for quantitative and physiological traits under irrigated and drought conditions. Oryza, 47(2): 142-147.
30. Soares, A.A., M. De souse Sousa Reis, V. De Oliveira Cornella P. Cesar Soares, A. Rodrigues Vieira and M. Alves de souza. 2007. Stability of upland rice lines in Minas Gerais, Brazil. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 7: 394-398.
31. SPSS-Inc. 2010. IBM SPSS statistics 19 core system user's guide. USA: SPSS Inc., an IBM Company Headquarters.
32. Tourneux, C., A. Devaux, M.R. Camacho, P. Mamani and J.F. Ledent. 2003. Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): Water relations, physiological parameters. Agronomi, 23: 181-190.
33. Wu, N., Y. Guan and Y. Shi. 2011. Effect of water stress on physiological traits and yield in rice backcross lines after anthesis. Energy Procedia, 5: 255-260.
34. Zinali, H., E. Naser-Abadi, H. Hossein-zadeh, R. Chugan and M. Sabokdast. 2004. Factor analysis on hybrid of cultivar grain maize. Iranian Journal Agricalture Science, 36: 4. 895-902 (In Persian).

Evaluation of Path Analysis for Yield and Yield Components in Rice (*Oryza Sativa* L.) Under Normal and Drought Stress Conditions

Maryam Danesh Gilevaei[1], Habibollah Samizadeh[2] and Babak Rabiei[3]

1 and 3- Ph.D. Studant and Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan
2- Professor, Department of Biotechnology, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, (Corresponding author: hsamizadeh@guilan.ac.ir)
Received: September 4, 2016 Accepted: February 19, 2017

Abstract

In order to determine the relations between different characteristics with grain yield of rice lines, an experiment carried out with 150 F_8 recombinant inbred lines derived from a cross between two Iranian rice varieties Sepidroud (drought susceptible variety, male parent) and Gharib (drought tolerant variety, female parent) along with 6 varieties as check varieties based on Augment design using Randomized Complete Block Design (RCBD) with 4 replications in two environments (stress and non–stress conditions) in the research farm of Faculty of Agriculture, University of Guilan in 2013-14 growing season. Results of variance Analysis showed that there were significant differences among lines for all studied traits. Stepwise regression for grain yield as dependent variable and other traits as independent variables showed that canopy temperature, number of panicle per plant, flag leaf length, chlorophyl b, number of filled grain per panicle, SPAD number, days to 50% flowering, proline content and panicle length (R^2 = 60%) under non–stress conditions and proline content, canopy temperature and number of filled grain per panicle (R^2 = 56%) under stress conditions were able to explain more effective portion of the variance. In the path analysis for grain yield the maximum positive direct effects were related to flag leaf length, number of panicle per plant and number of filled grain per panicle under non-stress conditions and number of filled grain per panicle and proline content under stress conditions that showed important characteristics in relation to grain yield.

Keywords: Drought Stress, Grain Yield, Path Analysis, Rice, Stepwise Regression