

مطالعه پارامترهای ژنتیکی صفات مرتبط با آندوسپرم در تلاقی‌های برنج

شعله کیانی^{۱*}، نادعلی باباییان جلودار^۱، غلامعلی رنجبر^۱، سیدکمال کاظمی تبار^۱ و محمد نوروزی^۲

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۷/۶/۱۷؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۷/۱۲/۲۶)

چکیده

به منظور مطالعه نحوه عمل ژن در ارقام برنج از لحاظ کیفیت پخت برای صفاتی نظیر درجه حرارت ژلاتینه شدن، غلظت ژل و میزان آمیلوز، چهار رقم برنج با سطوح متفاوتی از صفات، مورد مطالعه قرار گرفتند. ده جمعیت والدین، F_1 ، RF_1 ، BC_1 ، RBC_1 ، BC_2 ، RBC_2 ، F_2 و RF_2 با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها و در شرایط آزمایشگاه برای دو تلاقی سنگ طارم × گرده و $IRRI_2 \times IR_{229}$ مورد ارزیابی قرار گرفتند. معنی‌دار شدن یکی از آثار متقابل یعنی $[i]$ ، $[j]_1$ ، $[j]_2$ ، $[i]_2$ ، $[i]_1$ ، $[j]$ در برای صفات مورد بررسی نشان داد که علاوه بر عمل ژن افزایشی - غالبیت، اثر متقابل غیر آلی دو ژنی نیز وجود دارد به جز برای صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن در تلاقی سنگ طارم × گرده. در حالت دو ژنی، اپیستازی از نوع مضاعف برای صفت غلظت ژل در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ مشاهده گردید. آثار سیتوپلاسمی و اثر متقابل سیتوپلاسمی / هسته‌ای برای صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز، در هر دو تلاقی معنی‌دار بودند. توارث‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب در دامنه ۷۷٪ تا ۹۹٪ و ۵٪ تا ۹۳٪ برای کلیه صفات برآورد گردیدند. در تجزیه آماری اجزای واریانس، برای تمام صفات و تلاقی‌ها واریانس افزایشی معنی‌دار بود. معنی‌دار شدن اجزای F' و F'' (کوواریانس افزایشی × غالبیت) به طور غیر مستقیم نشان‌دهنده وجود اثر غالبیت ژن‌هاست. انجام دورگ‌گیری و گزینش در نسل‌های تفکیک بالاتر برای صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز و اعمال گزینش در نسل‌های اولیه برای صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن در برنامه اصلاحی این صفات موثر است.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین نسل‌ها، صفات آندوسپرم، عمل ژن، کیفیت دانه، برنج

مقدمه

شروع به انبساط می‌کنند. میزان درجه حرارت ژلاتینه شدن از $55^{\circ}C$ تا $79^{\circ}C$ درجه سانتی‌گراد متغیر است. ارقامی با درجه حرارت ژلاتینه شدن $55^{\circ}C$ الی $69^{\circ}C$ به عنوان درجه حرارت ژلاتینه شدن پایین با نمره ۶ و ۷ و ارقام با درجه حرارت ژلاتینه شدن $70^{\circ}C$ الی $74^{\circ}C$ به عنوان درجه حرارت ژلاتینه شدن متوسط با نمره ۴ و ۵ و ارقام با

میزان آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت ژلاتینه شدن از صفات مهم کیفیت پخت برنج هستند. درجه حرارت ژلاتینه شدن عبارت از مدت زمان لازم جهت پخت دانه‌های برنج می‌باشد (۱۰)، این صفت از خصوصیات فیزیکی نشاسته است که در آن مولکول‌های نشاسته به طور غیر قابل برگشتی در آب گرم

۱. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، استاد و استادیاران زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

۲. عضو هیئت علمی مؤسسه تحقیقات برنج کشور، آمل

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: shlhkiani@yahoo.com

درجه حرارت ژلاتینه شدن 75°C الی 79°C به عنوان ارقام با درجه حرارت ژلاتینه شدن بالا با نمره ۲ و ۳ طبقه‌بندی می‌شوند (۱۵). در ارقام با درجه حرارت ژلاتینه شدن بالا، برنج پخته شده سفت و خشک می‌شود. در صورتی که در ارقام با درجه حرارت ژلاتینه شدن پایین، برنج پخته شده حالت چسبنده دارد. از روی این خاصیت به طور مستقیم می‌توان به چگونگی پخت ارقام پی برد. میزان آمیلوز در آندوسپرم دانه برنج متغیر می‌باشد که این تغییرات بعد از پختن برنج با اشکال مختلف نمایان می‌شود. میزان آمیلوز نقش بسیار تعیین کننده‌ای در کیفیت پخت و مصرف برنج دارد. میزان آمیلوز برای ارقام مختلف به سه دسته طبقه‌بندی می‌شوند، میزان درصد کم آمیلوز مقادیر کمتر از ۲۰ درصد و میزان متوسط بین ۲۰ تا ۲۵ درصد و میزان بالای آن مقادیر بالای ۲۵ درصد است (۱۶) که مقدار کم آن در برنج سبب می‌شود که برنج پس از پخت چسبنده و لعابدار گردیده و انبساط حجمی پیدا نکند، در حالی که مقدار زیاد آمیلوز (آمیلوز بالا) موجب می‌گردد که برنج بعد از پخت سفت و خشک شود. بنابراین مهم‌ترین میزان آن حد متوسطی از میزان آمیلوز می‌باشد که در این حالت برنج بعد از پخت نرم و مرطوب مانده و پس از سرد شدن سخت نمی‌شود. غلظت ژل، نشان‌دهنده میزان چسبندگی خمیر سرد شده آرد برنج پخته شده می‌باشد که به عنوان یک شاخص برای ارزیابی بافت برنج طبخ شده به کار می‌رود. ارقام برنج از لحاظ غلظت ژل که بر اساس حرکت پیوسته ژل در طول آزمایش و بر پایه تک دانه تعیین می‌شود، به سه گروه نرم (با طول ژل ۱۶-۳۲ میلی‌متر)، متوسط (با طول ژل ۲۴-۳۶ میلی‌متر) و سخت (با طول ژل ۳۷-۶۰ میلی‌متر) تقسیم می‌شوند (۳ و ۳۱). بررسی‌ها نشان داده که دو رقم برنج با آمیلوز یکسان، ممکن است دارای کیفیت پخت متفاوتی باشند. در این حالت رقم با غلظت ژل نرم‌تر نسبت به ارقام دیگر ترجیح داده می‌شود. ارقام برنج طبخ شده با غلظت ژل سخت در مقایسه با ارقام با غلظت ژل نرم، سریع‌تر سفت و سخت می‌گردند. ولی ارقام با غلظت ژل نرم، به صورت ملایم و سبک (ظریف) پخته شده و حتی بعد از سرد شدن نیز نرم

باقی می‌مانند. بنابراین مصرف کنندگان، ارقام با غلظت ژل نرم تا متوسط را ترجیح می‌دهند. از این رو محققان سعی می‌نمایند تا ارقام پر محصول همراه با غلظت ژل نرم را تولید نمایند. اصلاح برای تهیه ارقام برنج، که دارای کیفیت مطلوب و عملکرد بالا باشند، از اهداف مهمی است که لازمه آن شناخت ژنتیکی ارقام مورد بررسی می‌باشد. میزان آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت ژلاتینه شدن از خصوصیات هستند که دارای بافت تریپلوئیدی می‌باشند، بنابراین مدل‌های متداول تجزیه ژنتیکی دیپلوئیدی نمی‌تواند به طور موثر برای این صفات به کار گرفته شوند. مدل‌های تریپلوئیدی زیادی برای تجزیه صفات کمی از آندوسپرم توسط برخی از محققان از قبیل: گیل (۹)، بوجیو و همکاران (۲) و هویدونگ (۱۲) ارائه شده است ولی همگی آنها دارای محدودیت‌ها و پیش فرض‌هایی می‌باشند. مدل پونی و همکاران (۲۵) بهترین مدل از پنج جزء افزایشی، غالبیت، اپیستازی، سیتوپلاسمی و مادری را ارائه می‌نماید و می‌تواند اختلاف بین نسل‌ها و تلاقی متقابل آنها را بیان کند.

پونی و همکاران (۲۶)، در بررسی نحوه عمل ژن روی صفت میزان آمیلوز در نسل‌های $P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1, BC_2$ و تلاقی متقابل آنها برای ده تلاقی برنج با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها دریافتند که آثار اپیستازی و سیتوپلاسمی نقش بسیار مهمی را در کنترل ژنتیکی این صفت دارند. تومار و ناندا (۳۱)، به منظور مطالعه صفت غلظت ژل در نسل‌های والدین، F_1, F_2, BC_1 و BC_2 حاصل از ده تلاقی دریافتند که در شش تلاقی عمل ژن‌ها به صورت تکمیلی و در سه تلاقی عمل ژن به صورت مضاعف است و در یک تلاقی نیز هیچ‌گونه نسبت ژنتیکی وجود نداشت. چان وو و همکاران (۴)، توارث‌پذیری صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن را به صورت مدل افزایشی- غالبیت همراه با اثر مادری گزارش کرده‌اند. یی و چانگ (۳۲)، دریافتند برخی از صفات مرتبط با کیفیت برنج تحت تأثیر اثرات سیتوپلاسمی می‌باشند. کی و همکاران (۲۸)، مشاهده کردند که اثرات مادری و اثرات سیتوپلاسمی ناچیزی روی صفات مرتبط

ژلاتینه شدن مورد بررسی قرار گرفت. بذره‌های حاصل، دو ماه پس از برداشت، جهت اندازه‌گیری صفات مورد بررسی به آزمایشگاه تعیین کیفیت منتقل و مورد تجزیه قرار گرفتند. برای اندازه‌گیری صفت دمای ژلاتینه شدن از روش لیتل و همکاران (۲۰)، اندازه‌گیری غلظت ژل از روش کاکامپانک و همکاران (۳) و زمان و همکاران (۳۴) و برای تعیین میزان آمیلوز از روش جولیانو (۱۳) استفاده شد. تعداد بذر مورد نیاز برای هر تجزیه برای والد‌ها و F_1 بین ۲۰-۳۰ عدد (هر ۱۰ عدد بذر یک تکرار) برای F_2 بین ۳۵۰-۴۰۰ بذر و برای هر تلاقی برگشتی ۴۰-۸۰ بذر (۱۶ و ۲۳) مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند.

تجزیه واریانس

برای انجام تجزیه ژنتیکی صفات مورد بررسی، ابتدا تجزیه واریانس ساده با طرح بلوک کاملاً تصادفی برای کلیه صفات در دو تلاقی مورد بررسی انجام شد. میانگین مشاهدات، اشتباه استاندارد و میزان t به منظور آزمون معنی‌دار شدن اختلاف بین والدین و خانواده‌های متقابل از جمله F_1, F_2, BC_1 و BC_2 در صفات مورد بررسی محاسبه گردید (SAS, Ver 7).

اثرات ژن

پارامترهای ژنتیکی و مدل‌های نهایی در صفات و تلاقی‌های مورد بررسی توسط روش کمترین توان‌های دوم وزنی برآورد و برازش داده شدند (۲۲ و ۲۵):

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

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 اشتباه استاندارد پارامترهای ژنتیکی، Y ، ماتریس ستونی میانگین هر نسل است. برازش مدل مناسب و تعیین مدل نهایی توسط آزمون مربع کای وزنی آزمون می‌شود (۲۱).

با شکل و ظاهر برنج تأثیر می‌گذارند. شی و همکاران (۲۹)، اثرات اپیستازی و سیتوپلاسمی را از عوامل مهم کنترل کننده صفات مرتبط با کیفیت برنج از جمله: میزان آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینه شدن دانسته و برای صفت غلظت ژل اثر غالبیت را معنی‌دار گزارش کردند.

هدف از این مطالعه بررسی نحوه توارث صفات کمی آندوسپرم برنج با استفاده از مدل‌های ژنتیکی می‌باشد. $[d]$: جزء افزایشی، $[h]_1$ و $[h]_2$: اجزای غالبیت برای AAa و Aaa و اجزای اثر متقابل، $[i] =$ اثر متقابل افزایشی $\times$ افزایشی، $[j]_1$ و $[j]_2 =$ اثر متقابل افزایشی $\times$ غالبیت و $[l]_1$ و $[l]_2 =$ اثر متقابل غالبیت $\times$ غالبیت از طریق میانگین‌های ده نسل یک تلاقی قابل برآورد می‌باشند و با داشتن نحوه توارث این صفات روش اصلاحی آنها تعیین خواهد شد.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش چهار رقم برنج با اسامی سنگ طارم، گرده، IR_{229} و $IRRI_2$ مورد بررسی قرار گرفتند (جدول ۱).

به منظور شناخت و مطالعه ژنتیکی و نحوه توارث‌پذیری آنها، در تابستان ۱۳۸۵ تلاقی‌های ممکن بین ارقام $(IRRI_2 \times IR_{229})$ و (گرده $\times$ سنگ طارم) به صورت متقابل انجام گرفت و بذره‌های F_1 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. آزمایش در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار و با کرت‌های 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. بدین ترتیب بذره‌های ده نسل $P_1, P_2, B_1(F_1 \times P_1), RF_2, F_2, RF_1(P_2 \times P_1), F_1(P_1 \times P_2), RB_1(RF_1 \times P_1), B_2(F_1 \times P_2)$ و $RB_2(RF_1 \times P_2)$ حاصل از دو تلاقی برای سه صفت میزان آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت

جدول ۱. مشخصات ارقام مورد مطالعه در این آزمایش

ارقام	منشاء	ارتفاع (سانتی متر)	GT	GC	AC
سنگ طارم	بومی (ایران)	پا بلند	۳/۳	۳۳/۸	۲۰/۴
گرده	بومی (ایران)	پا بلند	۶/۱	۴۵/۵	۲۱
IR ₂₂₉	IRRI	پا بلند	۶/۳	۱۹/۳	۲۷
IRRI ₂	IRRI	پا کوتاه	۷	۳۳/۲	۲۶/۸

GT = درجه حرارت ژلاتینه شدن GC = غلظت ژل AC = میزان آمیلوز IRRI = مؤسسه بین المللی تحقیقات برنج در فیلیپین

آزمون آثار سیتوپلاسمی

از آنجایی که آثار سیتوپلاسمی در نسل های متوالی ثابت هستند، باعث تفاوت های پایدار بین تلاقی های متقابل می گردند. چنین تفاوت هایی را در نسل های حاصل از یک تلاقی می توان به صورت زیر تشخیص داد (۱۴):

$$\bar{F}_2 - \overline{RF}_2, \quad \bar{B}_1 - \overline{RB}_1, \quad \bar{B}_2 - \overline{RB}_2$$

که بر اساس روش کمترین توان های دوم وزنی (۱۷ و ۲۱) و تخمین آماره مربع کای با دو درجه آزادی، پارامتر [c] برآورد می شود.

آزمون آثار اپیستازی

آثار اپیستازی معمولاً با انجام آزمون مقیاس مشخص می شود، در بافت تریپلوئید و بر اساس مدل پونی (۲۶)، حضور اپیستازی با مدل دو پارامتری m و h' ($h' = h_1 + h_2$) در چهار نسل $F' = \frac{1}{4}(\bar{F}_1 + \overline{RF}_1)$ ، $P' = \frac{1}{4}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)$ ، $F'_2 = \frac{1}{4}(\bar{F}_2 + \overline{RF}_2)$ ، $B'_2 = \frac{1}{4}(\bar{B}_2 + \overline{RB}_2 + \bar{B}_1 + \overline{RB}_1)$ تخمین زده شد و مقدار مربع کای با دو درجه آزادی برآورد شده است.

در صورت عدم کفایت مدل دو پارامتری m و h' (زمانی که مربع کای معنی دار می شود)، آزمون با مدل سه پارامتری m, h', i یا m, h', j که $m, h', j = [j]_1 - [j]_2$ می باشد، انجام می گیرد و مقدار مربع کای با یک درجه آزادی برآورد می شود. آزمون مقیاس مدل شانزده پارامتری، با تمام جزئیات بر اساس مدل متر وجینکز، (۲۱) و پونی و همکاران، (۲۵) انجام می گیرد. مراحل مختلف تجزیه با نرم افزار Minitab انجام شد.

اجزای واریانس

مطابق روش پرکینز و جینکز (۲۴) ابتدا مقایسه واریانس نسل های F_1, F_2, B_1, B_2 و نسل های متقابل آنها انجام گرفت که اختلافی ناشی از حالت دو طرفه بودن تلاقی ها را، به جز در حالت وجود آثار مادری نشان نمی دهند. واریانس های درون گروهی در نسل های P_1 و P_2 که نشان دهنده واریانس محیطی می باشد، اختلافات معنی داری را نشان می دهند. در صورت عدم اختلاف معنی دار برای نسبت واریانس در نسل های دو طرفه F_1, F_2, B_1 و B_2 واریانس نسل های متقابل، همگن فرض می شوند و برای تجزیه بیشتر ارزش تجمعی آنها برآورد می شود.

اجزای واریانس مطابق با مدل پونی و همکاران (۲۵) و پرکینز و جینکز (۲۴)، شامل ۶ جز D, F', F'', E_1, E_2 و E_3 می باشند. در این مدل ها، D (واریانس افزایشی)، F' و F'' (کوواریانس افزایشی $\times$ غالبیت) و E_1 = واریانس والد اول، E_2 = واریانس والد دوم و E_3 = واریانس نسل F_1 هستند. با استفاده از آزمون بارتلت و لون (۱ و ۱۹)، همگن بودن سه واریانس F_1, P_2, P_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 می یابد. در واقع سهم پارامتر جدید توسط جمع پارامترهایی که جایگزین آن می شوند، به دست می آید. اگر دو واریانس محیطی $E_1 = VP_1$ و $E_2 = VP_2$ با هم یک نواخت و با واریانس محیطی سوم یعنی $E_3 = VF_1$ نامتجانس باشند، در آن صورت این سه واریانس به صورت دو واریانس محیطی E_{12} و E_3 محاسبه می شود.

وراثت پذیری

برآورد وراثت پذیری عمومی با استفاده از روش واریانس جمعیت‌ها از طریق فرمول زیر قابل برآورد است:

$$\hat{\sigma}_g^2 = \hat{\sigma}_g^2 / (\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2)$$

که واریانس ژنتیکی ($\hat{\sigma}_g^2$) برابر تفاوت واریانس نسل F_2 ($\hat{\sigma}_{F_2}^2$) از واریانس محیطی ($\hat{\sigma}_e^2$) می‌باشد. واریانس محیطی از دو روش محاسبه گردید: (۱) بر اساس میانگین سه نسل والدین و F_1 :

$$\sigma_e^2 = \left(\frac{\hat{\sigma}_{P_1}^2 + \hat{\sigma}_{P_2}^2 + \hat{\sigma}_{F_1}^2}{3} \right)$$

(۲) واریانس محیطی برآورد شده از روش کمترین توان‌های دوم وزنی (۱۴).

وراثت پذیری خصوصی نیز از طریق فرمول زیر محاسبه شد (۸):

$$h^2 = [2\delta^2 F_2 - (\delta^2 BC_1 + \delta^2 BC_2)] / \delta^2 F_2$$

تعداد عامل‌های موثر

تعداد ژن‌های کنترل کننده صفات با استفاده از میانگین و واریانس نسل‌ها قابل برآورد است. سه فرمول برای برآورد تعداد ژن (GNF) استفاده گردید (۶ و ۱۸):

$$n_1 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8(\delta^2 F_2 - \delta^2 F_1)}$$

$$n_2 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8[\delta^2 F_2 - (0/5\delta^2 F_1 + 0/25\delta^2 P_1 + 0/25\delta^2 P_2)]}$$

$$n_3 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8[2\delta^2 F_2 - (\delta^2 BC_1 + \delta^2 BC_2)]}$$

نتایج و بحث

نتایج حاکی از آن است که بین کلیه نسل‌ها برای صفات مورد مطالعه، به جز در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای صفت دمای ژلاتینه شدن، اختلاف معنی‌داری وجود داشت. با توجه به میانگین مربعات نسل‌ها که در تمام موارد در سطوح احتمال یک درصد معنی‌دار شدند، می‌توان نتیجه گرفت که بین نسل‌ها از نظر صفات مورد بررسی تفاوت‌های ژنتیکی قابل ملاحظه‌ای وجود

دارد، در نتیجه امکان تجزیه و تحلیل بیشتر میسر می‌گردد (جدول ۲). نتایج میانگین صفات، اشتباه معیار و آماره t نشان داد که والدین اختلاف معنی‌داری با یکدیگر در تمامی صفات کیفی (درجه حرارت ژلاتینه شدن، غلظت ژل و میزان آمیلوز) به جز در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن (GT) دارند (جدول ۳). اختلافات معنی‌دار در همه تلاقی‌ها در صفات مورد نظر در فامیل‌های F_1 و RF_1 نشان‌دهنده حضور آثار مادری یا آثار دز ژن و یا هر دو است. در نسل‌های F_1 , BC_1 , BC_2 نیز اختلافات معنی‌داری بین تلاقی مستقیم و معکوس دیده شد که تعداد آنها کمتر از نسل F_1 بود.

آثار ژن

آزمون آثار سیتوپلاسمی

نتایج، حاکی از آن است که پارامتر [c] در دو تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده و $IRRI_2 \times IR_{229}$ در سه صفت مورد بررسی معنی‌دار بود (جدول ۴). معنی‌دار شدن مربع کای با دو درجه آزادی نشان‌دهنده این است که پارامتر [c] به تنهایی نمی‌تواند کلیه اختلافات بین نسل‌های F_2 , B_1 , B_2 و تلاقی‌های معکوس را نشان دهد. در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ در دو صفت غلظت ژل و میزان آمیلوز مطمئناً پارامتر [c] مسئولیت بروز اختلاف معنی‌دار در نسل‌های در حال تفرق و معکوس آنها را بر عهده دارد و پارامترهای دیگری همچون اثر متقابل بین سیتوپلاسم و هسته نیز به دلیل معنی‌دار شدن مربع کای احتمالاً باید در مدل نهایی وجود داشته باشند (جدول ۴).

آزمون آثار اپیستازی

مقدار مربع کای با دو درجه آزادی در تمام تلاقی‌ها و برای کلیه صفات به جز تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده برای صفت دمای ژلاتینه شدن در سطح یک درصد معنی‌دار بود، لذا مدل افزایشی- غالبیت به جز در تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده در بقیه موارد مناسب نمی‌باشد. به دلیل عدم کفایت مدل دو پارامتری m و h' در دو

جدول ۲. نتایج تجزیه واریانس برای صفات غلظت ژل، درجه حرارت ژلاتینه شدن و میزان آمیلوز مورد بررسی در آندوسپرم برنج

غلظت ژل (GC)		درجه حرارت ژلاتینه شدن (GT)		میزان آمیلوز (AC)	
سنگ طارم×گرده	IR ₂₂₉ ×IRRI ₂	سنگ طارم×گرده	IR ₂₂₉ ×IRRI ₂	سنگ طارم×گرده	IR ₂₂₉ ×IRRI ₂
منابع تغییرات			میانگین مربعات		
درجه آزادی	۹	۳۹/۲۷**	۴۵/۵۴**	۲/۵۳۲**	۰/۲۷۴ n.s
نسل	۹	۳۹/۲۷**	۴۵/۵۴**	۲/۵۳۲**	۰/۲۷۴ n.s
اشتباه	۱۸	۱/۰۹	۰/۹۹۵	۰/۱۴۱	۰/۲
ضریب تغییرات		۲۰/۶۴	۱۷/۳۶	۱۷/۵۰	۱۶/۹۰
		۷/۶۶	۷/۳۶	۷/۳۶	۷/۳۶

** و n.s: به ترتیب اختلاف معنی دار در سطح احتمال یک درصد و غیر معنی دار

جدول ۳. میانگین نسل ها و برآورد t برای آزمون معنی دار بودن تفاوت بین والدین و نسل های B2, B1, F2, F1 با نسل های متقابل آنها در تلاقی های مختلف برای سه صفت مورد نظر

صفت	GT		GC		AC
فامیل ها	سنگ طارم×گرده	سنگ طارم×گرده	IRRI2×IR229	گرده × سنگ طارم	IR229×IRRI2
P1	۶/۲	۴۵/۵	۳۳/۲	۲۲/۸۹	۲۷/۱۶
±S.E	± ۰/۰۸	± ۰/۳۸	± ۰/۳	± ۰/۰۸	± ۰/۲۱
P2	۳/۳	۳۳/۸	۱۹/۳	۱۹/۹۱	۲۴/۸۵
±S.E	± ۰/۱۷	± ۰/۰۸	± ۰/۲۲	± ۰/۲	± ۰/۰۸
t	۱۵/۲۱**	۲۹/۸۵**	۳۷/۱۲**	۱۳/۵۴**	۷/۲۶**
F1	۴/۸	۳۵/۸	۲۲/۸	۲۲/۴۷	۲۹/۱۱
±S.E	± ۰/۲۲	± ۰/۵۱	± ۰/۴۶	± ۰/۴۷	± ۰/۲۹
RF1	۳/۷	۳۴/۱۶	۲۱/۳	۲۵/۲۱	۲۶/۳۲
±S.E	± ۰/۱۷	± ۰/۲۲	± ۰/۴۶	± ۰/۲۲	± ۰/۲۸
t	۴/۲۲**	۳/۰۲**	۲/۳**	۵/۲۶**	۶/۹۷**
F2	۴/۹۳	۳۵/۲۴	۲۳/۰۴	۲۰/۲۸	۲۵/۲۹
±S.E	± ۰/۰۶	± ۰/۲۸	± ۰/۳	± ۰/۲۱	± ۰/۱۷
RF2	۴/۵	۳۴/۱۶	۲۲/۶۴	۲۱/۹۵	۲۷/۲۱
±S.E	± ۰/۰۷	± ۰/۲۷	± ۰/۲۴	± ۰/۲۱	± ۰/۱۷
t	۵/۰۵**	۲/۷۸**	۱/۳ n.s	۵/۷۹**	۱۹/۵**
B1	۵/۵	۳۸/۲۴	۲۴/۹۸	۲۰/۲۲	۲۶/۵۴
±S.E	± ۰/۲	± ۱/۰	± ۰/۶۱	± ۰/۲۹	± ۰/۲۹
RB1	۴/۹۵	۳۶/۹۷	۲۴/۴۲	۲۱/۷۱	۳۰/۲۸
±S.E	± ۰/۱۹	± ۰/۶۵	± ۰/۶۶	± ۰/۲۴	± ۰/۵۵
t	۲/۵۳**	۱/۱۲ n.s	۰/۶۴ n.s	۴/۳**	۶/۰۳**
B2	۴/۴۵	۳۴/۰۷	۲۱/۵۱	۲۰/۱	۲۵/۴۵
±S.E	± ۰/۱۱	± ۰/۱۹	± ۰/۲۴	± ۰/۴۷	± ۰/۳
RB2	۳/۸	۳۳/۷۳	۱۹/۸۵	۱۹/۹۳	۲۶/۸
±S.E	± ۰/۱۴	± ۰/۱۸	± ۰/۱۵	± ۰/۴۶	± ۰/۴۲
t	۲/۵۷**	۱/۰۷ n.s	۵/۵۴**	۰/۲۶ n.s	۲/۶۲**

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد n.s: عدم اختلاف معنی دار

GT = درجه حرارت ژلاتینه شدن GC = غلظت ژل AC = میزان آمیلوز IRRI = مؤسسه بین المللی تحقیقات برنج در فیلیپین

جدول ۴. آزمون اثر سیتوپلاسمی و آثار متقابل آن با ژن‌های هسته‌ای

صفت	تلاقی	[c]	χ^2 (۲)
GT	سنگ طارم×گرده	$0/23 \pm 0/04$	$0/93^{n.s}$
GC	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	$0/73 \pm 0/08$	$7/43^{***}$
	سنگ طارم×گرده	$0/38 \pm 0/17$	$1/04^{n.s}$
AC	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	$-1/41 \pm 0/13$	$19/02^{***}$
	سنگ طارم×گرده	$-0/75 \pm 0/17$	$0/62^{n.s}$

*: معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد n.s: عدم اختلاف معنی‌دار

درجه حرارت ژلاتینه شدن و غلظت ژل دارای آل‌های کاهنده و غالب است و والد IR₂₂₉ در صفت غلظت ژل دارای آل‌های کاهنده ولی در صفت میزان آمیلوز دارای آل‌های افزایشنده با اثر غالبیت بود (۷).

اثر ژن افزایشی در دو تلاقی و سه صفت مورد بررسی به غیر از صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز در تلاقی IRRI₂×IR₂₂₉ بزرگ‌تر از اجزای غالبیت بوده که اهمیت این اثر را در صفات مورد بررسی نشان می‌دهد که مطابق با گزارش‌های شی و همکاران (۲۹) و چان وو و همکاران (۴) می‌باشد. تفاوت مقدار [d] در بین صفات و تلاقی‌ها نشان‌دهنده میزان تجمع ژن‌ها در لاین‌های والدینی می‌باشد. از طرفی مقدار [h]₁ در بیشتر موارد از [h]₂ بزرگ‌تر بود که حاکی از این موضوع است که یک آل غالب، اغلب نمی‌تواند جبران دو آل مغلوب را برای بیان کامل صفت داشته باشد (۱۴) که این حالت بیشتر در دو صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن و غلظت ژل دیده می‌شود ولی در صفت آمیلوز در یک تلاقی مقدار [h]₁ کوچک‌تر از [h]₂ و در تلاقی دیگر یعنی IRRI₂×IR₂₂₉ تفاوت جزئی بین [h]₁ و [h]₂ وجود دارد که موید این نکته است که برای صفت آمیلوز، در تلاقی‌های ذکر شده یک آل غالب می‌تواند کاهش ناشی از آل‌های مغلوب را جبران کند و در بیان کامل صفت کافی می‌باشد. پونی و همکاران (۲۶)، در بررسی صفت آمیلوز در ده تلاقی به این نتیجه رسیدند که در هشت مورد [h]₁ کوچک‌تر از [h]₂ بوده که نشان‌دهنده آن است که یک آل غالب برای بیان کامل صفت کافی می‌باشد. نتایج تجزیه میانگین

تلاقی مورد نظر برای صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز آزمون با مدل سه پارامتری m, h', i یا m, h', j انجام داده شد و مقدار مربع کای با یک درجه آزادی برآورد شد. مدل m, h', i برای دو تلاقی سنگ طارم×گرده و IRRI₂×IR₂₂₉ در صفت میزان آمیلوز و تلاقی سنگ طارم×گرده در صفت غلظت ژل و همچنین مدل m, h', j برای تلاقی IRRI₂×IR₂₂₉ در صفت غلظت ژل مناسب نبوده و مدل کفایت نکرده که این نتیجه، موید این است که اجزای اپیستازی معنی‌دار دیگری نیز در مدل نهایی باید وجود داشته باشند (جدول ۵).

برآورد پارامترهای ژنتیکی

تجزیه آثار ژن نشان داد که آثار افزایشی ژن‌ها در همه صفات و تلاقی‌های مورد بررسی معنی‌دار و مقدار آن نیز بسته به نوع تلاقی و صفت متفاوت بود (جدول ۶). مثبت بودن علامت [d] (اثر افزایشی) نشان‌دهنده این است، که P_1 والد برتر در صفت مورد نظر می‌باشد، یعنی بیشترین تعداد ژن را برای افزایش دادن صفت مورد نظر داراست. اجزای غالبیت ($[h]_1, [h]_2$) تقریباً در همه صفات معنی‌دار بوده و جهت آن برای صفات درجه حرارت ژلاتینه شدن و غلظت ژل منفی و برای صفت میزان آمیلوز مثبت می‌باشد که به ترتیب غالبیت منفی و مثبت این صفات را نشان می‌دهد. در واقع منفی بودن پارامترهای اجزای غالبیت مبین آن است که P_2 دارای آل‌های کاهش دهنده صفت مورد نظر است و غالبیت در جهت والد با ارزش (یا اندازه) پایین می‌باشد. بدین ترتیب والد سنگ طارم برای دو صفت

جدول ۵. برآورد های مربع کای دو با برای آزمون آثار متقابل غیر آلی در صفات غلظت ژل، دمای ژلاتینه شدن و میزان آمیلوز

صفت	تلافی	آزمون ایستازی	برآورد اجزاء				برازش نکویی مدل
			m	[h']	[i]	[j']	
		$\chi^2_{(2)}$					$\chi^2_{(1)}$
GT	گرده×سنگ طارم	۳/۲۶ ^{n.s}	۴/۸۳	-۰/۶۶	—	—	—
			±۰/۰۹	± ۰/۳۶			
GC	گرده×سنگ طارم	۸۸/۵۲**	۳۵/۸۱	-۲/۷۱	۳/۸۲	—	۳/۸۴**
			±۰/۴۶	± ۱/۲۱	±۰/۴۷		
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۲۰/۵۱**	۲۶/۱۵	-۱۲/۰۶	—	۹/۶۳	۵/۳۷**
			± ۰/۲۳	±۰/۰۹		± ۲/۴۷	
AC	گرده×سنگ طارم	۵۶/۹۴**	۱۸/۳	۱۰/۲۶	۳/۰۸	—	۶/۴۵ **
			± ۰/۴۲	± ۱/۱۸	±۱/۳۷		
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۱۰/۴۵ **	۲۵/۱۷	۵/۱	۰/۸۸	—	۵/۵۵**
			± ۰/۳۸	± ۱/۱۵	± ۰/۴		

*: معنی دار در سطح احتمال یک درصد n.s: عدم معنی دار

جدول ۶. برآوردهای پارامترهای ژنتیکی میانگین نسل ها برای صفات دمای ژلاتینه شدن، غلظت ژل و میزان آمیلوز (در حالت تریپلوئیدی)

صفت	میزان آمیلوز		غلظت ژل		درجه حرارت ژلاتینه شدن	
	IR ₂₂₉ ×IRRI ₂	گرده × سنگ طارم	IR ₂₂₉ ×IRRI ₂	گرده × سنگ طارم	گرده × سنگ طارم	پارامتر
m	۲۳/۷۹ ± ۰/۳۵	۲۰/۹۴ ± ۰/۱۸	۲۶/۳۵ ± ۰/۱۷	۳۴/۴۲ ± ۰/۱۶	۴/۶۵ ± ۰/۰۷	گرده × سنگ طارم
[d]	۲/۰۴ ± ۰/۱۵	۲/۶۷ ± ۰/۱۵	۶/۱۶ ± ۰/۲۲	۵/۵۴ ± ۰/۲	۱/۲۷ ± ۰/۰۸	گرده × سنگ طارم
[h] ₁	۵/۳۵ ± ۰/۵۳	—	-۸/۲۹ ± ۰/۷۲	—	-۰/۵۱ ± ۰/۱۹	گرده × سنگ طارم
[h] ₂	۴/۶۴ ± ۰/۶۹	۱/۲۲ ± ۰/۳۹	-۴/۹ ± ۰/۵۳	۱/۲۸ ± ۰/۲۹	—	گرده × سنگ طارم
[i]	۲/۲ ± ۰/۳۵	۰/۴۶ ± ۰/۲۲	—	۵/۲۲ ± ۰/۲۵	—	گرده × سنگ طارم
[j] ₁	—	۳/۴۵ ± ۱/۱۵	—	-۴/۳۹ ± ۰/۹۳	—	گرده × سنگ طارم
[j] ₂	۷/۸۱ ± ۱/۲۵	-۸/۷۷ ± ۰/۷۴	-۸/۰۶ ± ۱/۵۲	—	—	گرده × سنگ طارم
[l] ₁	—	—	۲/۱۸ ± ۰/۹	—	—	گرده × سنگ طارم
[l] ₂	—	—	—	—	—	گرده × سنگ طارم
[l]	—	—	—	—	—	گرده × سنگ طارم
[c]	-۰/۸۹ ± ۰/۱۱	-۰/۷۸ ± ۰/۱۱	۰/۷۵ ± ۰/۱۳	۰/۳ ± ۰/۱	۰/۲۵ ± ۰/۰۳۹	گرده × سنگ طارم
[z]F ₂	—	—	-۰/۵۳ ± ۰/۲۳	—	—	گرده × سنگ طارم
[z]B ₁	-۰/۹۳ ± ۰/۳۲	—	—	—	—	گرده × سنگ طارم
[z]B ₂	—	۰/۸۶ ± ۰/۳۶	—	—	—	گرده × سنگ طارم
[hm]	—	—	—	—	۰/۱۸ ± ۰/۰۸	گرده × سنگ طارم
[dm]	—	—	—	—	—	گرده × سنگ طارم
χ^2	۱/۶۹	۲/۸۲	۲/۲	۲/۹۹	۵/۶۷	
d.f	۲	۲	۲	۴	۵	

* χ^2 ها غیر معنی دار ($P > ۰/۰۵$) بود ولی تمام اجزای برآورد شده معنی دار ($P \leq ۰/۰۵$) است.

بررسی در این آزمایش با نتایج پونی (۲۵ و ۲۶)، شی و همکاران (۲۹) و چان وو و همکاران (۴) مطابقت دارد.

اجزای واریانس

نسبت واریانس‌ها در نسل‌های مختلف در جدول ۷، نشان داده شده است. نسبت واریانس‌های والدین اختلاف معنی‌داری را در همه صفات و در تلاقی‌های مورد بررسی به جز تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای صفت غلظت ژل نشان داد که عدم اختلاف معنی‌دار ناشی از اثر محیط می‌باشد و نه به دلیل اختلاف ناچیز بین دو والد از لحاظ صفت مورد نظر. واریانس نسل‌های متقابل، به صورت یک‌نواخت و همگن برای تجزیه بعدی فرض می‌شود و ارزش تجمعی این واریانس‌ها نیز در جدول ۸، نشان داده شده است.

از طریق آزمون بارتلت و لون (۱ و ۱۹)، همگن بودن سه واریانس P_1 ، P_2 ، F_1 بررسی شد که بر اساس آن در تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده برای صفت دمای ژلاتینه شدن و در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای صفت غلظت ژل، سه واریانس تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند لذا یک‌نواخت بودند. ولی در دو تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده و $IRRI_2 \times IR_{229}$ در صفت میزان آمیلوز و در تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده برای صفت غلظت ژل اختلاف معنی‌داری بین سه نسل دیده شد.

در تجزیه آماری اجزاء واریانس، برای تمام صفات و تلاقی‌ها واریانس افزایشی کاملاً معنی‌دار بوده و اجزای F' و F'' (کوواریانس افزایشی $\times$ غالبیت) نیز برآورد شد، در نتیجه حاصل ضرب بین اثر افزایشی (di) و اثر غالبیت (h_{i1} , h_{i2}) به دست آمد، معنی‌دار بودن آنها به طور غیر مستقیم نشان‌دهنده حضور اثر غالبیت بود.

مقادیر F' و F'' در دو تلاقی دمای ژلاتینه شدن و غلظت ژل منفی بوده که موید این مطلب است که آلل‌های والد کوچک‌تر از برتری بالایی نسبت به آلل‌های والد بزرگ‌تر برخوردارند (۱۴). در صفت میزان آمیلوز در هر دو تلاقی F' و F'' مثبت می‌باشند که ناشی از اهمیت بالای آلل‌های والد

نسل‌ها (جدول ۶) در مدل تریپلوئیدی نشان داد که برای صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز در دو تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده و $IRRI_2 \times IR_{229}$ حداقل یک اثر متقابل (اپیستازی) همراه با اثر سیتوپلاسمی مشاهده شد که دلیل بر عدم برآزش مدل افزایشی - غالبیت است. هم‌چنین اثر متقابل سیتوپلاسمی / مادری نیز در تلاقی $IRRI_2 \times IR_{229}$ برای هر دو صفت و در تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده فقط برای صفت میزان آمیلوز معنی‌دار گردید ولی برای صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن بهترین مدل، مدل پنج پارامتری افزایشی - غالبیت به همراه اثر سیتوپلاسمی و مادری نشان داده شد. از بین اثر اپیستاتیک معمولاً آثار متقابل افزایشی $\times$ افزایشی [i] و افزایشی $\times$ غالبیت [I]₂ معنی‌دار بودند و اثر متقابل غالبیت $\times$ غالبیت [I]₁ تنها در صفت غلظت ژل در تلاقی $IR_{229} \times IRRI_2$ معنی‌دار نشان داده شد. با توجه به معنی‌دار شدن دو جزء $[h]_1$ و $[I]_1$ و علامت مخالف بین آنها، اپیستازی از نوع مضاعف با نسبت ۱: ۱۵ در نسل F_2 بوده که با وجود اپیستازی از نوع مضاعف، اعمال گزینش تحت شرایط خودگشایی حداقل در نسل‌های اولیه موجب تثبیت یکنواختی نمی‌گردد. در باقی موارد نوع اپیستازی مشخص نیست به دلیل اینکه یا اثر غالبیت ژن ($[h]_1$, $[h]_2$) و یا اثر متقابل غالبیت $\times$ غالبیت ($[I]_1$, $[I]_2$) و $[I]$ معنی‌دار نبود. یکسان بودن علامت اثر متقابل $[j]_2$ و اثر غالبیت $[h]_2$ زمانی که هر دو معنی‌دار باشند اعم از مثبت یا منفی، در صفات غلظت ژل و میزان آمیلوز در تلاقی $IR_{229} \times IRRI_2$ مؤید این نکته است که اثر مستقیم $[h]_2$ روی F_1 توسط اثر تکمیل‌کنندگی $[j]_2$ افزایش می‌یابد (۲۵).

برای صفت میزان آمیلوز در هر دو تلاقی و غلظت ژل در تلاقی سنگ طارم $\times$ گرده معنی‌دار بودن اثر متقابل افزایشی $\times$ افزایشی [i] و اثر افزایشی [d] و موافق بودن علامت [i]، [d] نشان‌دهنده این است که اثر متقابل [i] عامل تکمیل‌کنندگی نسبت به [d] داشته و آثار متقابل ماهیت تکمیلی دارند، بدین ترتیب به سادگی از روش شجره‌ای می‌توان صفت مورد نظر را انتخاب نمود (۳۴). نتایج به دست آمده از صفات مورد

جدول ۷. نسبت واریانس‌ها در والدین F_1 , F_2 , B_1 , B_2 در تلاقی‌های مختلف برای سه صفت

صفت	تلاقی	P_1 در برابر P_2	F_1 در برابر RF_1	F_2 در برابر RF_2	B_1 در برابر RB_1	B_2 در برابر RB_2
GT	سنگ طارم×گرده	۴***	۱/۷۶ ^{n.s}	۱/۵**	۱/۰۸ ^{n.s}	۱/۳۷ ^{n.s}
GC	سنگ طارم×گرده	۲۱***	۵/۲۸**	۱/۹۸ ^{n.s}	۱/۵۹ ^{n.s}	۱/۱۶ ^{n.s}
	$IRRI_2 \times IR_{229}$	۱/۸۵ ^{n.s}	۱ ^{n.s}	۱/۴۷**	۱/۱۱ ^{n.s}	۲/۳**
AC	سنگ طارم×گرده	۶/۲۵***	۴/۵**	۱/۰۵ ^{n.s}	۱/۰۵ ^{n.s}	۱/۲۵ ^{n.s}
	$IRRI_2 \times IR_{229}$	۶/۸۹***	۱/۰۷ ^{n.s}	۱/۰۹ ^{n.s}	۴/۱**	۱/۹*

*، ** و n.s: به ترتیب اختلاف معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد و عدم معنی‌دار

جدول ۸. واریانس‌های درون گروهی در تلاقی‌های مختلف

صفت	تلاقی	واریانس درون گروهی					
		P_1	P_2	F_1	F_2	B_1	B_2
GT	سنگ طارم×گرده	۰/۲۵	۰/۰۶۲۵	۰/۳۴۵	۱/۴۴	۱/۸۵	۰/۸۲۵
GC	سنگ طارم×گرده	۱/۳۱۲	۰/۰۶۲۵	۱/۳۷	۲۵/۷۷	۳۴/۹	۲/۱۲
	$IRRI_2 \times IR_{229}$	۰/۸۱۲۵	۰/۴۳۷	۱/۹۳۷	۲۹/۷۵	۲۹/۴۲	۲/۲
AC	سنگ طارم×گرده	۰/۰۶۴	۰/۴	۱/۳۴	۱۷/۰۲	۶/۴۴	۲۱/۵۲
	$IRRI_2 \times IR_{229}$	۰/۴۴۱	۰/۰۶۶۴	۰/۸۱۲۵	۱۱/۷۲	۹/۶۵	۱۳/۲

میزان آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت ژلاتینه شدن گزارش کردند. لازم به ذکر است که برآورد وراثت‌پذیری صفات فقط برای ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در این پژوهش و در شرایط آزمایش حاضر صادق است.

تعداد گروه‌های ژنی کنترل کننده صفات

برای سه صفت مورد نظر در دو تلاقی سنگ طارم×گرده و $IRRI_2 \times IR_{229}$ تعداد یک ژن برآورد شده است و فقط در تلاقی سنگ طارم×گرده در صفت دمای ژلاتینه شدن آن هم با کاربرد یک روش پنج ژن محاسبه شد (جدول ۱۱). تانگ و همکاران (۳۰)، غلظت ژل را تحت کنترل یک ژن اصلی با آلل‌های چند گانه در مکان‌های مشابه زنی و تحت تأثیر ژن‌های تغییر دهنده گزارش نموده‌اند. هو و چو (۱۱) و پوری و همکاران (۲۷)،

بزرگ‌تر نسبت به آلل‌های والد کوچک‌تر در تمام مقرهای ژنی می‌باشد. در اکثر تلاقی‌ها و صفات مورد بررسی همان طوری که انتظار می‌رفت در توارث صفات کیفی نقش واریانس محیطی ناچیز بوده و E_w جز غیر قابل توارث می‌باشد که از ۰/۰۶ تا ۱/۳۵ متغیر است (جدول ۹).

وراثت‌پذیری

وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در جدول ۱۰، آورده شده است که وراثت‌پذیری عمومی از ۰/۷۷ تا ۰/۹۹ متغیر بود، لذا عوامل محیطی سهم نسبتاً کمی در وراثت‌پذیری صفات داشت. از طرفی وراثت‌پذیری خصوصی با میانگین ۰/۴ سهم اثرات افزایشی ژن‌ها را در وراثت‌پذیری صفات مورد مطالعه نشان می‌دهد. مکنزی و روتگر (۲۳) وراثت‌پذیری بالایی را برای

جدول ۹. برآورد اجزای واریانس نسل‌ها و ارزش χ^2 برای آزمون کفایت مدل

صفت	تلاقی	D	F'	F''	E ₁	E ₂	E ₃	χ^2 (df)
GT	گرده×سنگ طارم	۲/۴۷	-۰/۹۴	-۰/۵۹	۰/۳۲	asE ₁	asE ₁	۱/۴۷(۲)
		±۰/۲۴	±۰/۲۴	±۰/۳۳	±۰/۰۸			
GC	گرده×سنگ طارم	۵۸/۹۸	-۳۷/۰۹	-۱۱/۰۳	۱/۳۵	—	asE ₁	۰/۴۵(۲)
		±۳/۳۳	±۲/۲۴	±۵/۸۹	±۰/۳۶			
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۶۴/۶۲	-۴۰/۶۶	—	۰/۶۲	asE ₁	asE ₁	۰/۰۰۱۳(۳)
		±۳/۱۳	±۲/۱۴		±۰/۱۴			
AC	گرده×سنگ طارم	۲۲/۵۶	۱۶/۱۸	۶/۴۳	۰/۰۷	asE ₁	۱/۳۵	۳/۰۹(۱)
		±۱/۸۷	±۴/۰۴	±۱/۴۵	±۰/۰۲		±۰/۴۴	
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۱۸/۶۱	۶/۳۴	—	۰/۵۸	۰/۰۶	asE ₁	۰/۴۳(۲)
		±۱/۵	±۳/۳۷		±۰/۱۵	±۰/۰۳		

D = واریانس افزایشی F' و F'' = کوواریانس افزایشی × غالبیت

E₁ = واریانس والد اول E₂ = واریانس والد دوم E₃ = واریانس نسل F₁

جدول ۱۰. برآورد وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مورد مطالعه در تلاقی‌های برنج

صفت	تلاقی	h ² (عمومی)					h ² (خصوصی)
		۱	۲	۳	۴	۵	
GT	گرده×سنگ طارم	۰/۷۷	—	—	—	—	۰/۱۴
GC	گرده×سنگ طارم	—	—	۰/۹۵	—	—	۰/۵۳
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۰/۹۷	—	—	—	—	۰/۹۳
AC	گرده×سنگ طارم	—	۰/۹۹	—	۰/۹۲	—	۰/۳۵
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	—	—	۰/۹۲	—	۰/۹۹	۰/۰۵

$$۱) E_W = \frac{P_1 + P_2 + F_1}{3} \quad ۲) E_{12} \quad ۳) E_{13} \quad ۴) E_3 \quad ۵) E_2$$

جدول ۱۱. برآورد تعداد ژن‌های کنترل کننده برای صفات غلظت ژل، درجه حرارت ژلاتینه شدن و میزان آمیلوز

در تلاقی‌های برنج به سه روش محاسباتی n₁، n₂ و n₃

صفت	تلاقی	n ₁	n ₂	n ₃
GT	گرده×سنگ طارم	۰/۹۶	۱/۰۰	۵/۱۲
GC	گرده×سنگ طارم	۰/۷۰	۰/۷۶	۱/۱۸
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۰/۸۶	۰/۸۵	۰/۸۶
AC	گرده×سنگ طارم	۰/۰۷	۰/۰۶	۰/۲۸
	IRRI ₂ ×IR ₂₂₉	۰/۰۶	۰/۰۶	۱/۱۳

صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن را تک ژنی دانستند. هدا و ردی (۱۰)، گزارش کردند که میزان آمیلوز تحت کنترل یک جفت ژن اصلی با چندین ژن کم اثر و یا تحت کنترل دو ژن می باشد. به نتایج روش های مختلف محاسبه حداقل تعداد ژن، بایستی با احتیاط نگاه شود، زیرا ممکن است چندین پیش فرض رعایت نشده باشد و لذا برآوردهای روش های مختلف هم آهنگ و یکسان نمی باشند. پس بایستی توجه شود که حضور لینکاژ، غالبیت یا آثار نامساوی در مکان های ژنی متفاوت باعث برآورد کمتر از حد واقع ژن های در حال تفرق خواهد گردید. از فرضیات دیگر در ارتباط با تعداد ژن ها، فرضیه وجود دو ژنوتیپ یا دو حد نهایت صفت مربوطه می باشد و فرضیه دیگر فقدان غالبیت و اپیستازی است که در این آزمایش رعایت نگردید.

نتیجه گیری

در پژوهش حاضر از مدل ژنتیکی و تجزیه آماری پونی (۲۵)، استفاده شد، تا آثار ژنی و اجزای واریانس را برای صفات کمی آندوسپرم در ده نسل برای دو تلاقی برآورد کند. این مدل در مقایسه با مدل های متداول برای بافت تریپلوئید، علاوه بر برآورد کلیه آثار اپیستازی، سیتوپلاسمی و متقابل سیتوپلاسمی/هسته ای را برآورد و اختلاف بین هر نسل و نسل متقابل آن را بیان می کند. در این آزمایش، با ارائه مناسب ترین

مدل ژنتیکی برآزش داده شده برای صفات مورد بررسی، می توان برنامه ها و اهداف اصلاحی آنها را مشخص کرد. در مجموع، کنترل ژنتیکی صفات میزان آمیلوز و غلظت ژل پیچیده ولی صفت درجه حرارت ژلاتینه شدن دارای وراثت پذیری ساده ای بود. همچنین در نحوه توارث صفات میزان آمیلوز و غلظت ژل نه تنها آثار اپیستازی نقش مهم و موثری را ایفا کردند، بلکه اثر سیتوپلاسمی و اثر متقابل سیتوپلاسمی/هسته ای نیز بسیار تأثیر گذار بودند. برآورد وراثت پذیری خصوصی، تعداد فاکتورهای مؤثر و تخمین واریانس افزایشی همگی بر مبنای فرض های نبودن اپیستازی و لینکاژ محاسبه می گردند که در این جمعیت ها فرض نبودن اپیستازی کاملاً رد می شود (۲۱ و ۳۳). بدین ترتیب کوچک بودن وراثت پذیری خصوصی و تعداد فاکتورهای مؤثر می تواند به واسطه برآورد مقدار واریانس کوچک ناشی از اپیستازی، اشتباه نمونه برداری و اثرات محیطی برای صفات مورد نظر باشد (۵). کومار و سینگه (۱۷)، برآوردهای بسیار کوچک از فاکتورهای مؤثر را به دلیل حضور اثرات اپیستازی گزارش نمودند. بدین ترتیب در برنامه های اصلاحی می توان صفات میزان آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت ژلاتینه شدن را همانند صفات کمی مورد ارزیابی قرار داد و با توجه به نقش اثر سیتوپلاسمی در زمان انتخاب والدین، به نتایج قابل توجهی در اصلاح کیفیت برنج دست یافت.

منابع مورد استفاده

1. Bartlett, M. S. 1937. Some examples of statistical methods of research in agriculture and applied biology. J. R. Statist. Soc. Suppl. 4:137-83.
2. Bogoy, T. P., R. C. M. Lance, P. Chevalier and R. A. Nilan. 1988. Genetic models for quantitatively inherited endosperm characters. Heredity 60:61-67
3. Cagampang, G. B., C. M. Perez and B. O. Juliano. 1973. A gel consistency test for eating quality of rice. J. Sci. Fd. Agric. 24:1589-1594
4. Chenwu, X., Z. Aihong, A. Yan and Z. Q. Ingsen. 1998. Genetic analysis of quality traits in intersubspecies crosses of rice. Rice Abs. 21(2):5
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. Phytopathology 88:972-982.
6. Cokerham, C. C. 1988. Modification in estimating the number of genes for a quantitative character. Genetics 114:659-664
7. Falconer, D. S. 1989. Introduction to Quatitative Genetics. 3th ed., Logman Scientific & Technical, John Wiley & Sone Inc., USA.

8. Fehr, W. R. 1991. Principles of Cultivar Development. Vol. 1. Theory and Technique. Macmillan Pub. Co., New York.
9. Gale, M. D. 1976. High α -amylase breeding and genetical aspects of the problem. Cereal Res. Comm. 4:231-243.
10. Heda, G. D. and G. M. Reddy. 1986. Studies in the heritance of amylose content and gelatinization temperature in rice. Rice Abs. 9(6):261.
11. Heu, M. H. and Z. R. Choe. 1973. Inheritance of alkali digestibility of rice grain the indica $\times$ Japonica cross. *In* Korean, English summary. Korean J. Breed. 56:32-36.
12. Huidong, M. O. 1987. Genetic expression for endosperm traits. Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics. Sinaur Associates Inc., Massachusetts, PP. 478-487.
13. Juliano, B. O. 1971. A simplified assay for milled-rice amylose. Cereal Sci. Today 16:334-339.
14. Kearsy, M. J. and H. S. Pooni. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman & Hall. Pub., USA.
15. Khush, G. S., C. M. Paulo and N. M. Delacruz. 1979. Rice grain quality evaluation and improvement at IRRI. IRRI. PP:21-31.
16. Kumar, I. and G. S. Khush. 1987. Genetic analysis of different amylase levels in rice. Crop Sci. 27: 1167-1172.
17. Kumar S. and O. Singh. 1995. Inheritance of seed size in chick pea. J. Genet. Breed. 49: 99 –104.
18. Lande, R. 1981. The minimum number of gene contributing to quantitative variation between and within populations. Genetic 90:541-553
19. Levene, H. 1960. Robust tests for equality of variance in Contributions to probability and statistics. PP:287-292. *In*: I. Olkin, S. G. Ghurye, W. G. modaw and H. B. Mann (Eds.), Stanford University Press, Stanford.
20. Little, R. R., G. B. Hilder and E. H. Dawson. 1958. Differential effect of dilute alkali on 25 vareties of milled white rice. Cereal Chem. 35:111-126
21. Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. 3rd ed., Chapman and Hall, Landon.
22. Mather, K. and J. L. Jinks. 1977. Biometrical Genetics. Chapman and Hall, USA.
23. Mckenzie, K. S. and J. N. Rutger. 1983. Genetics of amylose content, alkali spreading scores and grain dimensions in rice. Crop Sci. 23:306-313
24. 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.
25. 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
26. 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
27. Puri, R. P. and E. A. Siddiq. 1980. Inheritance of Gelatinazation temperature rice. Indian J. Genet. 40:450-455
28. Qi, Z. B., B. J. Li., W. G. Yang and X. F. Wu. 1983. A study on the genetics of exterior quality and fat of the rice grains. Acta Genet Sin10: 452-458
29. Shi, C. H., J. Zhu, R. C. Zang and G. L. Chen. 1997. Genetic and heterosis analysis for cooking quality traits of indica rice in different environments. Theor. Appl. Genet. 95:249-300
30. Tang, S. X., Z. Y. Kang and Y. H. Yong. 1998. Genetic of gel consistency in the crosses between indica and japonica rice. Rice Abs. 21(1):9
31. Tomar, J. B. and J. S. Nanda. 1987. Genetics correlation studies of gel consistency in rice. Rice Abs. 10(5):256
32. Yi, X. P and F. Y. Chen. 1991. A study on genetic effect of cytoplasm on quality character of indica hybrid rice I. The analysis of out-looking characters and contents of amino acids. J. Guangxi Agric. College 10 : 25-32.
33. Warner, J. N. 1952. A method for estimating heritability. Agorn. J. 44:427-430.
34. Zaman, F. U., E. B. Siodia and A.B. Prasad. 1986. Genetical analysis consistency in rice. Rice Abs. 9:261.