

برآورد پارامترهای ژنتیکی در برنج با استفاده از روش‌های مختلف دای آلل گریفینگ

رحیم هنرنژاد^۱

چکیده

شش وارته ایرانی برنج به نام‌های بینام، دمسیاه، شاه پسند، سپیدرود، خزر و والد ۴۶ در سال ۱۳۶۸ در موسسه تحقیقات برنج کشور در رشت به صورت طرح دای آلل کامل با یکدیگر تلاقی و نتاج F1 آنها به همراه والدین در قالب یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی در کرت‌هایی به طول ۵ متر و عرض ۰/۷۵ متر با فاصله بوته ۲۵ × ۲۵ سانتی‌متر (۶۰ بوته در هر کرت) و در سه تکرار ارزیابی شدند. بخشی از نتایج این تحقیق در سال ۱۳۷۳ به صورت یک طرح نیمه دای آلل منتشر گردیده و از اطلاعات مربوط به طرح دای آلل کامل، با به کارگیری روش‌های چهارگانه گریفینگ، برای پژوهش حاضر استفاده گردید. نتایج به دست آمده مورد تجزیه واریانس قرار گرفت و با توجه به معنی‌دار بودن واریانس ژنوتیپ‌ها، از میانگین‌های موجود مشتمل بر ۶ والد، ۱۵ تلاقی مستقیم و ۱۵ تلاقی معکوس به منظور برآورد واریانس‌های ژنتیکی و ترکیب‌پذیری صفات، با روش‌های چهارگانه گریفینگ تجزیه دای آلل به عمل آمد. تجزیه واریانس ساده در هر یک از چهار روش دای آلل گریفینگ روی عملکرد دانه در گیاه و صفات زراعی دیگر نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها تفاوت‌های معنی‌داری در سطح ۱٪ وجود دارد. بدین ترتیب می‌توان نتیجه گرفت که توان ژنتیکی لازم در ژنوتیپ‌های مورد بررسی وجود دارد. تجزیه واریانس ترکیب‌پذیری نشان داد که در هر چهار روش دای آلل ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) لاین‌ها از نظر تمامی صفات معنی‌دار می‌باشد. این امر حاکی از اهمیت واریانس افزایشی (V_A) در توارث این صفات است. در روش‌های ۱ و ۳ گریفینگ ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) تمامی صفات تحت بررسی معنی‌دار بود ولی در روش‌های ۲ و ۴ صفات وزن هزار دانه و تعداد پنجه در بوته تفاوت‌های معنی‌داری را از نظر ترکیب‌پذیری خصوصی نشان ندادند. این نتایج نشان داد که برای بیشتر صفات تحت بررسی به جز صفات مذکور جزء واریانس غالبیت (V_D) نیز مهم می‌باشد. تفاوت بین تلاقی‌های معکوس نیز در روش‌های ۱ و ۳ گریفینگ آزمون گردید که تمامی صفات مورد بررسی به استثنای تعداد دانه پوک در خوشه و نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج تفاوت معنی‌داری را نشان دادند. معنی‌دار بودن میانگین تلاقی‌های معکوس نشان داد که احتمال وجود آثار سیتوپلاسم پایه مادری وجود دارد. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی (h^2_{ns}) که نشان دهنده نسبت واریانس افزایشی (V_A) به واریانس فنوتیپی (V_P) می‌باشد به علت منفی بودن واریانس افزایشی (فقدان واریانس افزایشی) برای صفات تعداد دانه در خوشه و روزهای نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه معادل صفر بود. برای سایر صفات وراثت‌پذیری خصوصی متناسب با میزان واریانس افزایشی کم یا زیاد برآورد گردید. برای مثال وراثت‌پذیری خصوصی برای نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج برای چهار روش دای آلل بین ۶۵٪ تا ۷۱٪ و نسبتاً زیاد بود در حالی که صفاتی مانند طول خوشه و عملکرد دانه در گیاه در هر چهار روش دای آلل به برآورد وراثت‌پذیری نسبتاً کم منجر شد (۱۳٪ تا ۴۸٪). هم‌بستگی‌های موجود بین پارامترهای ژنتیکی (V_A , V_D , D , h^2_{ns}) برآورد شده با روش‌های چهارگانه دای آلل نوعاً قوی و از نظر آماری معنی‌دار بودند.

واژه‌های کلیدی: دای آلل، برنج، ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی، وراثت‌پذیری

۱. استاد زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان

مقدمه

برای ایجاد واریته‌های با کیفیت و کمیت مطلوب گیاهان زراعی، ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقی به منظور اتخاذ روش مناسب اصلاحی حائز اهمیت بسیار می‌باشد. چنین اطلاعاتی از طریق روش‌های ژنتیکی کمی نظیر تلاقی‌های دای آلل و غیره کسب می‌گردد که در دهه ۱۹۵۰ میلادی معرفی (۱۶، ۱۷ و ۱۹) و در دهه اخیر تکمیل گردیده (۱۴، ۱۵، ۱۸، ۲۲ و ۲۵) و کاربردهای فراوانی را در رابطه با اصلاح نباتات به منظور بهبود صفات کمی و کیفی گیاهان زراعی مختلف و هم‌چنین ایجاد مقاومت در مقابل عوامل بیماری‌زای مختلف پیدا کرده است (۳، ۶، ۷، ۱۱ و ۱۲). تلاقی‌های دای آلل یکی از متداول‌ترین و مهم‌ترین روش‌های تلاقی جهت پارامترهای ژنتیکی (جنبه تئوری استفاده از تلاقی‌های دای آلل) و قدرت ترکیب پذیری لاین‌ها (جنبه عملی استفاده از تلاقی‌های دای آلل) است. سنجش قابلیت ترکیب پذیری لاین‌ها در تولید واریته‌های هیبرید نقش مهمی را ایفا می‌نمایند (۳).

نتایج بررسی‌های حسینی و همکاران (۴) که در قالب یک طرح نیمه دای آلل انجام پذیرفت، حاکی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین ارقام برنج و هم‌چنین ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) صفات والدین و هیبریدها بود. بدین ترتیب در تلاقی‌های مورد مطالعه، وجود واریانس افزایشی و غیرافزایشی (غالبیت) ژن‌ها در کنترل صفات مربوطه محرز گردید. صفت تعداد پنجه در هر بوته تحت کنترل اثرات غالبیت کامل ژن‌ها و صفات ارتفاع بوته و زمان نشا کاری تا ۵۰٪ خوشه دهی تحت کنترل ژن‌هایی با اثرات غالبیت جزئی بوده و قابلیت توارث خصوصی آنها ۰/۶۸ و ۰/۶۱ برآورد گردید. در مقابل صفات شاخص برداشت، وزن شلتوک هر بوته، طول دوره رشد و زمان نشا کاری تا رسیدگی کامل دانه‌ها توسط آثار فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شد و سهم اثرات غیرافزایشی بیشتر از سهم اثرات افزایشی ژن‌ها بود.

نتایج پژوهش‌های شوشی و هنرنژاد (۸) که به صورت یک نیمه دای آلل با ۵ لاین و رقم برنج انجام پذیرفت، نشان دهنده

نقش اثرات افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات تعیین کننده کیفیت در برنج بود. به همین ترتیب تجزیه ژنتیکی صفات تعداد دانه در خوشه، طول خوشه، تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و طول ساقه بیانگر سهم بیشتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت ژن‌ها در برنج بود. به همین دلیل نیز وراثت پذیری خصوصی برآورد شده برای این صفات نسبتاً زیاد و مویدی بر نتیجه‌گیری فوق بود.

موها پاترا و موهانتی (۲۰) دوازده رقم برنج را از نظر ترکیب‌پذیری و هتروزیس صفات مورد بررسی قرار دادند. نتایج تحقیقات نشان داد که ترکیب پذیری عمومی و خصوصی در تمامی صفات معنی‌دار بوده و در کنترل ژنتیکی صفات تعداد روزهای از کاشت تا شروع خوشه دهی، تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه در بوته هم واریانس افزایشی و هم واریانس غالبیت ژن‌ها سهم می‌باشند.

بررسی‌های ابوذر و همکاران (۱) که روی الگوی الکتروفورزی پروتئین‌های ذخیره‌ای ارقام برنج و داده‌های حاصل از اندازه‌گیری صفات کمی، از نظر دارا بودن تنوع ژنتیکی انجام پذیرفت، نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد مطالعه از نظر صفات مورد بررسی دارای تفاوت‌های معنی‌داری بوده و وراثت پذیری عمومی صفات از ۰/۸۸٪ برای تعداد پنجه کل و عرض برگ پرچم تا ۰/۹۹٪ برای زمان ظهور ۵۰٪ خوشه‌ها و زمان رسیدگی کامل دانه متغیر بود.

نعمت زاده و همکاران (۱۰) به وجود آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفاتی مانند ارتفاع بوته، تاریخ گل‌دهی، تعداد پنجه در بوته، عملکرد بوته، وزن هزار دانه و غیره در برنج اشاره دارد.

نتایج پژوهش‌های پور داود و ساچان (۳) که به منظور مقایسه بین برآورد پارامترهای ژنتیکی با روش‌های چهارگانه دای آلل گریفینگ (۱۶) انجام پذیرفت، نشان داد که روش اول گریفینگ نسبت به سایر روش‌ها برآورد بهتری از اجزای واریانس ژنتیکی را به دست می‌دهد.

پسونی و همکاران (۲۲) با بررسی رابطه بین برآورد

این پژوهش سعی گردید با بهره‌گیری از روش‌های چهارگانه دای آلل که توسط گریفینگ (۱۶) معرفی گردیده‌اند، نتایج یک تلاقی دای آلل کامل در گیاه برنج به صورت‌های مختلف تجزیه تحلیل گردیده و کارایی این روش‌ها در ارائه نتایج مستند، با توجه به حجم کار و صرف وقت برای هر یک از این روش‌ها مورد بررسی قرار گیرد.

مواد و روش‌ها

شش وارته ایرانی برنج به نام‌های بینام، دمسپاه، شاه پسند، سپیدرود، خزر و والد ۴۶ در سال ۱۳۶۸ در محل مؤسسه تحقیقات برنج کشور در رشت به صورت یک طرح دای آلل کامل با یکدیگر تلاقی و نتاج F1 آنها به همراه والدین در قالب یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی در کرت‌هایی به طول ۵ متر و عرض ۰/۷۵ متر با فاصله بوته 25×25 سانتی‌متر (۶۰ بوته در هر کرت) و در سه تکرار کشت شدند. بخشی از نتایج این تحقیق در سال ۱۳۷۳ به صورت یک طرح نیمه دای آلل منتشر گردیده و از اطلاعات مربوط به طرح دای آلل کامل، با به کارگیری روش‌های چهارگانه گریفینگ، برای پژوهش حاضر استفاده گردید.

از ژنوتیپ‌های مزبور ۱۰ صفت کمی به منظور برآورد ترکیب پذیری عمومی و خصوصی و هم‌چنین قابلیت توارث آنها انتخاب و با استفاده از میانگین ۱۰ نمونه برای هر صفت مورد ارزیابی قرار گرفتند. این صفات عبارت بودند از وزن شلتوک هر بوته (گرم)، وزن هزار دانه (گرم)، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد دانه پوک در خوشه، طول خوشه (سانتی‌متر)، تعداد پنجه در بوته، ارتفاع بوته (سانتی‌متر)، زمان نشا کاری تا ظهور اولین خوشه (روز)، زمان نشا کاری تا رسیدگی کامل دانه (روز) و نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج.

اطلاعات به دست آمده مورد تجزیه واریانس قرار گرفت و با توجه به معنی دار بودن واریانس ژنوتیپ‌ها از میانگین‌های موجود مشتمل بر ۶ والد، ۱۵ تلاقی مستقیم و ۱۵ تلاقی معکوس با روش‌های چهارگانه گریفینگ تجزیه دای آلل به عمل آمد. مجموع مربعات ژنوتیپ‌ها به کمک فرمول‌های

ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی و برآورد واریانس‌های افزایشی و غالبیت در چهار روش گریفینگ با استفاده از مدل تصادفی از طریق نظری و آزمایش‌های مزرعه‌ای اظهار داشتند که در روش اول گریفینگ امید ریاضی میانگین مربعات ترکیب پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب با تعاریف کلی واریانس‌های افزایشی و غالبیت همخوانی دارد. آنها به این نتیجه رسیدند که روش اول همواره به طور مناسبی واریانس‌های افزایشی و غالبیت را برآورد می‌نماید، اما روش‌های ۲، ۳ و ۴ تنها در حالتی که تعداد والدین شرکت کننده در تلاقی‌ها ۲۰ والد باشد، می‌تواند برآورد نزدیکی از این واریانس‌ها را به دست دهد. سینگ و پارودا (۲۴) با مقایسه روش‌های مختلف تجزیه تلاقی‌های دای آلل اظهار داشتند که در روش دوم گریفینگ متفاوت از سایر روش‌ها بوده و این روش نتوانسته است نتایج واضحی از واریانس افزایشی و غالبیت را در مقایسه با سایر روش‌ها نشان دهد.

فرشادفر اظهار می‌دارد که استفاده از نسل‌های والدینی در تجزیه دای آلل سبب می‌شود که برآورد واریانس‌های ترکیب پذیری دارای اریبی رو به بالا در روش‌های ۱ و ۲ باشد و این مطلب بدان دلیل است که درجه غالبیت کم و بیش در روش‌های ۱ و ۲ مشابه است، اما در روش چهار دای آلل کمتر می‌باشد (۹). این مطالب این جمله گریفینگ را تایید می‌کند که بیان داشت: روش‌های ۱ و ۲ یعنی دای آلل کامل و نیمه دای آلل که شامل والدین هستند شرایطی را فراهم می‌آورند که برآورد واریانس‌های ترکیب پذیری دارای اریبی باشد. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اگر بخواهیم برآورد صحیح و نارایی را از واریانس‌های ترکیب پذیری داشته باشیم روش ۴ گریفینگ بر سایر روش‌ها ارجحیت دارد.

انجام تلاقی‌های دای آلل مستلزم صرف وقت و هزینه زیادی بوده و برای حصول نتایج دقیق و معتبر انتخاب روش انجام تلاقی‌های دای آلل بسیار مهم است. با توجه به این که شناخت ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) و هم‌چنین برآورد نسبتاً دقیق و ناریب پارامترهای ژنتیکی مانند واریانس افزایشی (V_A) و غیرافزایشی (V_D) صفات برای موفقیت یک پروژه اصلاح نباتی حایز اهمیت بسیار می‌باشد، در

هر چهار روش دای آلل (جدول‌های ۲ تا ۵) ترکیب پذیری عمومی (GCA) لاین‌ها از نظر تمامی صفات معنی‌دار می‌باشد. این امر حاکی از اهمیت واریانس افزایشی (V_A) در توارث این صفات است. در روش‌های ۱ و ۳ گریفینگ ترکیب پذیری خصوصی تمامی صفات تحت بررسی معنی‌دار بود (جدول ۲ و ۴) ولی در روش‌های ۲ و ۴ (جدول ۳ و ۵) صفات وزن هزار دانه و تعداد پنجه در بوته تفاوت‌های معنی‌داری را از نظر ترکیب پذیری خصوصی (SCA) نشان ندادند، که این امر می‌تواند به علت ناچیز بودن نسبی سهم واریانس غالبیت (V_D) در کل واریانس ژنتیکی (V_G) بوده باشد. این نتایج نشان داد که برای شکل‌گیری بیشتر صفات تحت بررسی به جز صفات فوق‌الذکر، علاوه بر واریانس افزایشی (V_A)، جزء واریانس غالبیت (V_D) نیز مهم می‌باشد.

به وجود ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) و به طبع آن واریانس افزایشی (V_A) و غالبیت (V_D) در کنترل صفات مختلف گیاهان زراعی محققین دیگر (۱، ۳، ۴، ۱۱ و ۱۲) نیز اشاره داشته‌اند.

با توجه به ضرایب بیکر (جدول ۲ تا ۵) که نشان‌دهنده نسبت واریانس افزایشی (V_A) به کل واریانس ژنتیکی (V_G) می‌باشد، ملاحظه می‌گردد که صفاتی مانند وزن هزار دانه، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد پنجه در بوته، ارتفاع بوته و نسبت طول به عرض دانه ضرایب نسبتاً بالایی داشته و این صفات هم‌زمان دارای GCA قابل ملاحظه و معنی‌دار هستند. لذا وراثت پذیری خصوصی برآورد شده برای این صفات نیز در جدول ۶، به استثنای صفت تعداد دانه پر در خوشه، بالاترین مقدار را به خود اختصاص داده‌اند. لذا به نظر می‌رسد، این صفات عمدتاً تحت کنترل عوامل ژنتیکی بوده و کمتر تحت تأثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرند.

تفاوت بین تلاقی‌های مستقیم و معکوس نیز از طریق روش‌های ۱ و ۳ آزمون گردید (جدول ۲ و ۴) و مشخص شد که در روش ۱ و ۳ تمامی صفات مورد بررسی باستثناء تعداد دانه پوک در خوشه و نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج تفاوت معنی‌داری دارند. معنی‌دار بودن تلاقی‌های معکوس نشان داد که احتمال وجود اثرات سیتوپلاسم پایه مادری وجود دارد.

مربوطه به دو جزء ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) تفکیک و اثرات ترکیب پذیری عمومی برای هر والد و ترکیب پذیری خصوصی برای هر تلاقی برآورد گردید. برای آزمون معنی‌دار بودن GCA و SCA از توزیع t استفاده شد. به کمک جدول تجزیه واریانس دای آلل مقدار واریانس افزایشی با توجه به صحت پیش فرض‌های مدل گریفینگ با دو برابر نمودن واریانس ترکیب پذیری عمومی به دست آمد ($V_A = 2 V_g$) و واریانس غالبیت از واریانس ترکیب پذیری خصوصی برآورد گردید ($V_D = V_s$). از مقادیر فوق‌الذکر برای تخمین قابلیت توارث خصوصی (h^2_{ns}) استفاده شد. ضرایب هم‌بستگی ساده بین پارامترهای ژنتیکی مانند واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، میانگین درجه غالبیت و وراثت پذیری خصوصی نیز برآورد گردید.

تجزیه آماری با نرم افزار Diallel انجام پذیرفت. برآورد اجزای واریانس در روش‌های مختلف گریفینگ به کمک فرمول‌های ارائه شده توسط سینگ و چودری (۲۵) و احمدی (۲) صورت گرفت. ضریب بیکر از فرمول: $2 MS_{GCA} / 2 MS_{GCA} + MS_{SCA}$ به دست آمد.

نتایج و بحث

در جدول ۱ میانگین صفات مورد بررسی در ارقام برنج درج گردیده است. با توجه به این جدول ملاحظه می‌گردد که ارقام برنج در برخی از صفات مورد بررسی، در مقایسه با شاهد (واریته بینام) دارای تفاوت‌های قابل ملاحظه‌ای می‌باشند.

تجزیه واریانس دای آلل در هر یک از چهار روش دای آلل گریفینگ بر روی عملکرد دانه در گیاه و صفات زراعی دیگر (جدول ۲ تا ۵) نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها تفاوت‌های معنی‌داری در سطح ۱٪ وجود دارد. بدین ترتیب می‌توان نتیجه گرفت که توان ژنتیکی لازم در ژنوتیپ‌ها از نظر صفات مورد بررسی وجود دارد.

نتایج تجزیه واریانس پژوهش‌های دیگر (۱، ۱۱، ۱۲ و ۱۳) نیز حاکی از وجود تفاوت‌های اساسی و معنی‌دار در صفات مورد ارزیابی بوده است. تجزیه واریانس ترکیب پذیری نشان داد که در

جدول ۳. خلاصه نتایج تجزیه واریانس دای آل (میانگین مربعات) صفات زراعی واریته‌های برنج (روش ۲ گریفینگ)

منبع تغییرات	درجات آزادی	عملکرد دانه	وزن هزار دانه	تعداد دانه	تعداد دانه پوک	طول خوشه	تعداد پنجه	ارتفاع بوته	نشاکاری تا ظهور اولین خوشه	نسبت عرض طول به
تکرارها	۲	۲۸۷**	۵	۵۴۹*	۱۱۱	۵	۳۰	۱۹	۲۷**	۴
ژنوتیپ‌ها	۲۰	۴۰۳**	۲۹**	۱۸۲۷**	۳۷۰۲**	۳۶**	۸۸**	۱۰۷۱**	۹۶**	۱۸۰**
GCA	۵	۶۹۰**	۹۲**	۹۹۹**	۶۹۳۳**	۴۶**	۲۵۷**	۲۷۳۸**	۲۱۴**	۶۰۴**
SCA	۱۵	۳۰۷**	۸	۲۱۰۳**	۲۶۲۵**	۳۳**	۳۲	۵۱۶**	۵۶**	۳۸**
خطا	۴۰	۶۵	۵	۱۳۸	۲۳۴	۵	۲۷	۳۷	۵	۱۲
ضریب بیکر	-----	۰/۲۸	۰/۸۹	۰/۰	۰/۳۱	۰/۱۰	۰/۹۱	۰/۵۴	۰/۴۳	۰/۸۵

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪. GCA: ترکیب پذیری عمومی SCA: ترکیب پذیری خصوصی

جدول ۴. خلاصه نتایج تجزیه واریانس دای آل (میانگین مربعات) صفات زراعی واریته‌های برنج (روش ۳ گریفینگ)

منبع تغییرات	درجات آزادی	عملکرد دانه در گیاه	وزن هزار دانه	تعداد دانه	تعداد دانه پوک	طول خوشه	تعداد پنجه	ارتفاع بوته	نشاکاری تا ظهور اولین خوشه	نسبت عرض طول به
تکرارها	۲	۳۲۴**	۳	۴۸۹**	۲۱۴	۸	۸۹*	۱۳	۸۱**	۰
ژنوتیپ‌ها	۲۹	۷۲۸**	۳۰**	۲۰۹۲**	۴۸۲۶**	۳۶**	۶۷**	۱۶۶**	۹۱**	۱۶۵**
GCA	۵	۱۴۳۷**	۴۸**	۱۶۵۳**	۱۳۱۱۹**	۷۱**	۱۳۳**	۳۲۳۸**	۲۷۱**	۷۱۷**
SCA	۹	۱۰۰۰**	۲۵**	۵۱۹۵**	۷۵۲۹**	۴۶**	۵۸**	۴۱۰**	۸۷**	۱۱۳**
Recip.	۱۵	۳۲۹**	۲۸**	۳۷۸**	۲۳۶**	۱۸**	۵۱*	۱۵۶**	۳۴**	۱۳
خطا	۵۸	۳۹	۵	۱۰۶	۲۶۲	۵	۲۰	۳۳	۶	۰
ضریب بیکر	-----	۰/۱۸	۰/۳۶	۰/۰	۰/۲۸	۰/۲۳	۰/۴۹	۰/۷۹	۰/۵۳	۰/۸۵

* و **: به ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪. GCA: ترکیب پذیری عمومی SCA: ترکیب پذیری خصوصی Recip: تلاقی‌های معکوس

جدول ۵. خلاصه نتایج تجزیه واریانس دای آلل (میانگین مرعات) صفات زراعی واریته‌های برنج (روش ۴ گریفینگ)

منبع تغییرات	درجات آزادی	عملکرد دانه در گياه	وزن هزار دانه	تعداد دانه پر خوشه	تعداد دانه پوک خوشه	طول خوشه	تعداد پنجه در بوته	ارتفاع بوته	نشاكارى تا ظهور اولين خوشه	نشاكارى تا رسيدگى كامل دانه	نسبت طول به عرض دانه
تكرارها	۲	۳۰۶**	۲	۳۶۸	۸۸	۳	۶۴	۱۵	۳۰**	۰	۰
ژنوتیپ‌ها	۱۴	۵۵۲**	۲۴**	۲۰۰۴**	۳۸۵۴**	۳۰**	۷۹**	۸۷۱**	۱۰۲**	۲۰۵**	۱۵۴**
GCA	۵	۱۰۳۴**	۵۲**	۶۹۵**	۴۶۱۴**	۳۸**	۱۵۶**	۱۶۹۷**	۱۳۹**	۸۰**	۳۶۲**
SCA	۹	۲۸۵**	۸	۲۲۳۱**	۳۴۳۳**	۲۶**	۳۶	۴۱۲**	۸۱**	۲۷۵**	۳۸**
خطا	۲۸	۵۸	۶	۱۲۸	۲۳۴	۶	۲۰	۳۷	۶	۰	۰
ضريب بيكر	-----	۰/۶۲	۰/۸۹	۰/۰	۰/۱۶	۰/۲۴	۰/۷۹	۰/۶۳	۰/۲۸	۰/۰	۰/۸۷

** : معنی دار در سطح احتمال ۱٪. GCA : ترکیب پذیری عمومی SCA : ترکیب پذیری خصوصی

جدول ۶. برآورد واریانس‌های افزایشی، غالبیت، میانگین درجه غالبیت و وراثت پذیری خصوصی با روش‌های مختلف گریفینگ برای ۱۰ صفت زراعی در برنج

اجزاء ژنتیکی	روش‌های دای آلل گریفینگ	عملکرد دانه در گياه	وزن هزار دانه	تعداد دانه پر خوشه	تعداد دانه پوک خوشه	طول خوشه	تعداد پنجه در بوته	ارتفاع بوته	نشاكارى تا ظهور اولين خوشه	نشاكارى تا رسيدگى كامل دانه	نسبت طول به عرض دانه
واریانس غالبیت	۱	۱۲۹/۶۶	۲/۵۳	۷۱۶/۰۶	۱۰۴/۵۵	۷/۷۳	۴/۸۱	۹۱/۲۶	۱۱/۴۴	۷۰/۶۹	۰/۰۱۴
V _D	۲	۸۰/۶۰	۰/۸۳	۶۵۴/۹۴	۷۹۶/۹۸	۹/۳۵	۱/۷۷	۱۵۹/۷۶	۱۷/۱۳	۶۵/۲۵	۰/۰۰۸۶
واریانس افزایشی	۳	۱۶۰/۲۳	۳/۳۳	۸۴۸/۱۵	۱۲۱۱/۲۵	۶/۹۰	۶/۴۱	۶۲/۹۰	۱۳/۴۸	۸۳/۰۵	۰/۰۱۷
V _A	۴	۸۲/۷۵	۰/۸۷	۸۶۷/۵۹	۱۰۶۶/۰۷	۶/۵۹	۵/۱۸	۱۲۵/۱۴	۲۴/۹۸	۹۱/۵۷	۰/۰۰۸۳
میانگین درجه غالبیت	۱	۲۵/۴۴	۳/۸۳	-۱۳۱/۹۶	۵۱۵/۹۲	۱/۷۴	۱۰/۳۸	۲۱۰/۵۲	۱۴/۸۵	-۳/۵۷	۰/۰۴۹
V _{D/V_A}	۲	۳۱/۹۲	۷/۰۵	-۹۱/۹۴	۳۵۸/۹۶	۱/۰۹	۱۸/۷۱	۱۸۵/۲۳	۱۳/۱۸	۲/۳۲	۰/۰۴۷
وراثت	۳	۳۶/۴۴	۱/۸۸	-۲۹۵/۱۴	۴۶۵/۸۱	۲/۰۷	۶/۱۷	۲۳۵/۶۵	۱۵/۴۱	-۲۵/۴۴	۰/۰۵۰
پذیری خصوصی	۴	۱۲۴/۹۱	۷/۲۷	-۳۳۹/۳۸	۱۹۶/۸۸	۲/۰۴	۱۹/۹۸	۲۱۴/۲۴	۹/۷۶	-۳۲/۵۱	۰/۰۵۴
h ² _{ms}	۱	۳/۱۹	۱/۱۵	-۳/۲۹	۱/۹۸	۲/۹۸	۰/۹۶	۰/۹۳	۱/۴۴	-۶/۲۸	۰/۷۷
	۲	۲/۲۵	۰/۴۹	-۳/۸۷	۲/۱۱	۴/۱۴	۰/۴۳	۱/۳۱	۱/۶۱	۷/۵۰	۰/۶۰
	۳	۲/۹۸	۱/۸۸	-۲/۳۹	۲/۲۸	۲/۵۸	۱/۴۴	۰/۷۳	۱/۳۲	-۲/۵۵	۰/۸۲
	۴	۱/۱۰	۰/۴۹	-۲/۲۶	۳/۲۹	۲/۵۴	۰/۷۲	۱/۰۸	۲/۲۶	-۲/۳۷	۰/۵۵
	۱	۰/۱۳	۰/۳۵	۰/۰	۰/۲۹	۰/۱۲	۰/۲۷	۰/۶۳	۰/۴۷	۰/۰	۰/۶۷
	۲	۰/۱۸	۰/۵۵	۰/۰	۰/۲۶	۰/۰۷	۰/۴۰	۰/۴۸	۰/۳۸	۰/۰۳۴	۰/۶۹
	۳	۰/۱۵	۰/۸۱	۰/۰	۰/۲۴	۰/۱۵	۰/۱۹	۰/۷۱	۰/۴۴	۰/۰	۰/۶۵
	۴	۰/۴۸	۰/۵۲	۰/۰	۰/۱۳	۰/۱۴	۰/۴۴	۰/۵۷	۰/۲۴	۰/۰	۰/۷۱

رو (۲۳) علت برآورد منفی اجزای واریانس را کلا چهار مورد ذکر کرده است:

۱. مدل نامناسب آماری

۲. نمونه گیری نامناسب از جامعه

۳. اشتباه نمونه گیری

۴. طرح آماری نامناسب

به علت منفی بودن واریانس افزایشی برای صفات تعداد دانه در خوشه و نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه (باستثناء روش ۲ دای آلل) برآورد میانگین درجه غالبیت که نشان دهنده نسبت واریانس غالبیت به واریانس افزایشی می باشد برای صفات مذکور منفی به دست آمد (جدول ۶). میانگین درجه غالبیت که نشان دهنده نسبت واریانس غالبیت به واریانس افزایشی می باشد در هر چهار روش برای صفاتی مانند عملکرد دانه در گیاه، تعداد دانه های پوک در خوشه، طول خوشه (سانتی متر) و زمان نشاء کاری تا ظهور اولین خوشه (روز) از نوع فوق غالبیت و با درجات مختلف بود. برای صفاتی مانند وزن هزار دانه، تعداد پنجه در بوته و ارتفاع بوته (سانتی متر) بر حسب روش دای آلل از غالبیت جزئی تا فوق غالبیت متغیر بوده و در مورد صفت نسبت طول به عرض دانه قهوه ای برنج از نوع غالبیت جزئی با درجات مختلف بود.

فرشادفر (۹) اظهار می دارد که استفاده از نسل های والدینی در تجزیه دای آلل سبب می شود که برآورد واریانس های ترکیب پذیری دارای اریبی رو به بالا در روش های ۱ و ۲ باشد و این مطلب بدان دلیل است که درجه غالبیت کم و بیش در روش های ۱ و ۲ مشابه است، اما در روش چهار دای آلل کمتر می باشد. این مطالب این جمله گریفینگ را تایید می کند که بیان داشت: روش های ۱ و ۲ یعنی دای آلل کامل و نیمه دای آلل که شامل والدین هستند شرایطی را فراهم می آورند که برآورد واریانس های ترکیب پذیری دارای اریبی باشد.

مول و استور (۲۱) با مقایسه نتایج بسیاری از مطالعات معتقدند که اثر فوق غالبیت ژن ها در توارث عملکرد و سایر صفات زراعی مرتبط با آن در گیاه ذرت نقشی ندارد و اکثر نتایج

لیکن از آنجا که معنی دار بودن تلاقی های معکوس در روش گریفینگ دلیل قطعی آثار سیتوپلاسم پایه مادری نمی باشد، می توان با استفاده از روش هیمن (۱۷) اثرات تلاقی های معکوس را به آثار پایه مادری و اثرات غیر مادری شکسته و بدین ترتیب به طور مستقیم اثرات سیتوپلاسم پایه مادری را آزمون کرد. لیکن به منظور اجتناب از گستردگی زیاد مقاله، از انجام این تجزیه و تحلیل صرف نظر گردید.

نتایج مطالعات رضائی و امیری (۵) نشان داد که تجزیه واریانس جینکز و هیمن (۱۹) شیوه کامل تر تجزیه دای آلل به روش گریفینگ می باشد که اطلاعات بیشتری در رابطه با هتروزیس به دست داده و امکان آزمون اثرات پایه مادری را فراهم می سازد. با این وجود روش گریفینگ کمتر از روش هیمن و جینکز تحت تأثیر اریبی مدل ژنتیکی قرار می گیرد. ولی در نهایت به نظر می رسد زمانی که فرضیات مدل ژنتیکی دای آلل صادق هستند نتایج حاصل از دو روش گریفینگ (۱۶) و جینکز و هیمن (۱۹) قابل مقایسه خواهند بود.

بر اساس نتایج حاصل از تجزیه ترکیب پذیری عمومی و خصوصی واریانس های افزایشی (V_A) و غالبیت (V_D) محاسبه گردید (جدول ۶).

مقدار عددی برآورد واریانس غالبیت (V_D) برای تمامی صفات در چهار روش دای آلل مثبت بود. اما برآورد واریانس افزایشی (V_A) در صفات تحت بررسی نشان داد که هر چهار روش گریفینگ برای صفات تعداد دانه پر در خوشه و زمان نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه (روز) واریانس افزایشی منفی می باشد. نتایج بررسی های پور داود و ساچان (۳) در مورد گیاه کلزا نیز به وجود واریانس های منفی اشاره دارد، که می بایست به منزله عدم وجود واریانس مربوطه (افزایشی یا غالبیت) محسوب نمود.

در واقع با توجه به ماهیت واریانس می دانیم که مقدار عددی واریانس می بایست بزرگ تر یا برابر صفر باشد. اما از آنجا که واریانس افزایشی در روش های گریفینگ از طریق غیرمستقیم محاسبه می شود و در واقع برآوردی از واریانس افزایشی جامعه است، بنابراین چنین برآوردهای می توانند گاهی منفی باشند.

خصوصی با تکیه بر واریانس ژنتیکی برآورد شده با چهار روش دای آلل می‌توانند به نتایج متفاوتی منجر شوند. دامنه تغییرات برخی موارد نسبتاً ناچیز (۰/۶۵ تا ۰/۷۱) برای صفت نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج) و در موارد دیگر چشمگیر بود (۰/۱۳ تا ۰/۴۸) برای عملکرد دانه در گیاه).

بررسی‌های ابوذری و همکاران (۱) روی گیاه برنج، به وراثت پذیری عمومی صفات از ۸۸٪ برای تعداد پنجه کل و عرض برگ پرچم تا ۹۹٪ برای زمان ظهور ۵۰٪ خوشه‌ها و زمان رسیدگی کامل دانه اشاره دارد.

در جدول ۷ ضرایب هم‌بستگی بین پارامترهای ژنتیکی مانند واریانس افزایشی (V_A)، واریانس غالبیت (V_D)، میانگین درجه غالبیت (D) و وراثت پذیری خصوصی (h²_{ns}) صفات، برآورد شده با روش‌های چهارگانه گریفینگ (مستخرج از جدول ۶) نشان داده شده‌اند.

همان‌طور که ملاحظه می‌گردد، بین واریانس‌های افزایشی (V_A) برآورد شده هم‌بستگی‌های بسیار قوی ملاحظه می‌گردد که در سطح ۱٪ از نظر آماری معنی‌دار می‌باشند. میزان این هم‌بستگی‌ها ۹۶ تا ۹۸٪ برآورد گردیده است. به همین ترتیب بین واریانس‌های غالبیت (V_D) برآورد شده هم‌بستگی‌های معنی‌داری در سطح ۱٪ قابل مشاهده است. بدین ترتیب این پارامترها بین ۵۹ تا ۹۸٪ با یکدیگر هم‌بسته هستند.

هم‌بستگی‌های موجود بین میانگین درجه غالبیت (D) برآورد شده با چهار روش گریفینگ در برخی موارد در سطح ۱٪ معنی‌دار هستند، به ترتیبی که میزان این هم‌بستگی‌ها بین ۷۵ تا ۹۲٪ می‌باشد. هم‌بستگی‌های موجود بین وراثت پذیری‌های خصوصی (h²_{ns}) برآورد شده با روش‌های چهارگانه گریفینگ در همه موارد در سطح ۱٪ معنی‌دار بوده و میزان آنها بین ۵۹ تا ۹۲٪ می‌باشد.

بدین ترتیب ملاحظه می‌گردد که برآورد پارامترهای ژنتیکی با روش‌های چهارگانه گریفینگ نوعاً با یکدیگر ارتباط و هم‌بستگی تنگاتنگی داشته و تجزیه و تحلیل آنها نهایتاً به یک نتیجه گیری منجر می‌گردد که این نتیجه گیری با اظهارات چودری و همکاران (۱۳) در یک راستا قرار دارد. ایشان با

گزارش شده برای غالبیت یا فوق غالبیت احتمالاً از نوع کاذب هستند. رضائی (۶) در مطالعه خصوصیات ژنتیکی ریشه گندم و رضائی و منزوی کرباسی (۷) در مطالعه شاخص برداشت بر روی ۸ واریته گندم نیز استدلالی مشابه ارائه نموده‌اند.

چودری و همکاران (۱۳) با استفاده از هشت رقم ذرت روش‌های مختلف دای آلل گریفینگ را با یکدیگر مقایسه کردند. آنها نتیجه گرفتند که روش‌های دای آلل از نظر برآورد درجه غالبیت ترکیب پذیری عمومی و ترکیب پذیری خصوصی مشابه می‌باشند. این مطلب نشان دهنده آن است که این روش‌ها دارای سودمندی و کارایی یکسانی هستند. این استنتاج با این واقعیت بیان شد که اولاً در روش‌های دای آلل تصویر مشابهی از درجه غالبیت یعنی نسبت واریانس غالبیت به واریانس افزایشی مشاهده شده، ثانیاً الگوی درجه بندی اثرات ترکیب پذیری عمومی والدین در این روش‌ها مشابه بود و ثالثاً درجه بندی تلاقی‌ها بر اساس اثرات ترکیب پذیری خصوصی در روش‌های دای آلل مشابه بود.

تعداد ترکیبات لازم در روش چهارم دای آلل از بقیه کمتر خواهد بود P (P-1) / 2. لذا از نظر صرفه جویی در زمان و نیز کارگر و مراحل محاسبات روش چهارم دای آلل مناسب‌تر از بقیه روش‌هاست. همچنین استفاده از روش ۲ گریفینگ که مشتمل بر والدین و تلاقی‌ها می‌باشد، ضمن صرفه جویی در وقت و هزینه انجام آزمایشات صحرائی، امکان بررسی اثر ژن‌ها و تحلیل گرافیکی تلاقی‌های دای آلل و بالاخره برآورد پارامترهای ژنتیکی به روش همین (۱۷) را هم‌زمان با برآورد ترکیب پذیری عمومی و خصوصی لاین‌ها به روش گریفینگ (۱۶) فراهم می‌نماید.

برای صفات مورد ارزیابی وراثت پذیری خصوصی متناسب با میزان واریانس افزایشی کم یا زیاد برآورد گردید (جدول ۶). برای مثال وراثت پذیری خصوصی برای نسبت طول به عرض دانه قهوه‌ای برنج برای چهار روش دای آلل بین ۶۵٪ تا ۷۱٪ و نسبتاً زیاد بود در حالی که صفاتی مانند طول خوشه و عملکرد دانه در گیاه در هر چهار روش دای آلل به برآورد وراثت پذیری نسبتاً کم منجر شد (۷٪ تا ۴۸٪). برآورد وراثت پذیری

جدول ۷. ضرایب هم‌بستگی بین پارامترهای ژنتیکی برآورد شده با روش‌های چهارگانه دای آل گریفینگ

پارامتر	$V_{D(1)}$	$V_{D(2)}$	$V_{D(3)}$	$V_{D(4)}$	$V_{A(1)}$	$V_{A(2)}$	$V_{A(3)}$	$V_{A(4)}$	$D(1)$	$D(2)$	$D(3)$	$D(4)$	$h^2(1)$	$h^2(2)$	$h^2(3)$	$h^2(4)$
$V_{D(1)}$	۱															
$V_{D(2)}$		۱														
$V_{D(3)}$			۱													
$V_{D(4)}$				۱												
$V_{A(1)}$					۱											
$V_{A(2)}$						۱										
$V_{A(3)}$							۱									
$V_{A(4)}$								۱								
$D(1)$									۱							
$D(2)$										۱						
$D(3)$											۱					
$D(4)$												۱				
$h^2(1)$													۱			
$h^2(2)$														۱		
$h^2(3)$															۱	
$h^2(4)$																۱

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

(۱) تا (۴): پارامتر برآورد شده با روش‌های ۱ تا ۴ دای آل گریفینگ.

 V_D : واریانس غالبیت V_A : واریانس افزایشی D : میانگین درجه غالبیت h^2 : وراثت پذیری خصوصی

بتوان در مورد اثر ژن‌ها و سایر پارامترهای ارزشمند ژنتیکی نیز اطلاعاتی را به دست آورد (مثلاً روش دوم گریفینگ).

سپاسگزاری

از مدیریت، مسئولین و کارکنان محترم مؤسسه تحقیقات برنج کشور - رشت که در اجرای این پژوهش کمال مساعدت و همکاری را مبذول داشتند، صمیمانه تشکر و قدردانی می‌گردد.

مقایسه روش‌های چهارگانه دای آلل نتیجه گرفتند که این روش‌ها از نظر برآورد پارامترهای ژنتیکی D , SCA , GCA مشابه بوده و دارای کارایی و سودمندی یکسانی هستند. بنابراین بجا خواهد بود، چنانچه در پژوهش‌های کاربردی اصلاح نباتات از روش‌های دای آللی استفاده شود که کمترین صرف وقت و هزینه را به همراه داشته (مثلاً روش چهارم گریفینگ) و یا با کارگیری هم‌زمان روش تحلیل گرافیکی پیشنهاد شده توسط هیمن (۱۷)، علاوه برآزمون انطباق داده‌ها با فرضیات دای آلل،

منابع مورد استفاده

۱. ابوذری، الف. م. ولیزاده، ر. هنرنژاد، و ح. فتوکیان. ۱۳۸۴. مقایسه گروه بندی ارقام برنج با استفاده از الکتروفورز SDS-PAGE پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه و داده‌های صفات کمی. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۵): ۱۲۵۱-۱۲۶۲.
۲. احمدی، م. ر. ۱۳۷۱. *ارزیابی صفات کمی در اصلاح نباتات* (ترجمه). وزارت کشاورزی، سازمان تحقیقات کشاورزی، نشریه شماره ۵.
۳. پورداود، س. س. و جی. ان. ساچان. ۱۳۸۱. برآورد پارامترهای ژنتیکی در کلزا با استفاده از روش‌های مختلف دای آلل گریفینگ. مجله علوم زراعی ایران ۴(۳): ۱۶۳-۱۷۵.
۴. حسینی، م.، ر. هنرنژاد و ع. ترنگ. ۱۳۸۴. برآورد اثر ژن‌ها و ترکیب پذیری برخی از صفات کمی برنج به روش دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۱): ۲۱-۳۲.
۵. رضائی، ع. و ر. امیری. ۱۳۷۷. لزوم توجه به مفروضات مدل ژنتیکی تجزیه دای آلل. علوم کشاورزی و منابع طبیعی ۲(۱): ۴۵-۶۳.
۶. رضائی، ع. م. ۱۳۶۹. بررسی ژنتیکی خصوصیات ریشه در گندم پائیزه. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۱(۱ و ۲): ۲۷-۳۹.
۷. رضائی، ع. م. و ب. منزوی کرباسی راوری. ۱۳۷۲. بررسی کنترل شاخص برداشت و عملکرد بیولوژیک در هشت واریته گندم پائیزه به روش تجزیه و تحلیل تلاقی‌های دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۴(۱): ۷-۱۷.
۸. شوشی دزفولی، آ.ع. و ر. هنرنژاد، ۱۳۸۴. تعیین عمل ژن‌ها و وراثت پذیری بعضی از صفات مرتبط با کیفیت برنج با استفاده از تجزیه و تحلیل گرافیکی دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۶(۴): ۸۱۳-۸۱۸.
۹. فرشادفر، ع. ۱۳۷۷. *کاربرد ژنتیکی کمی در اصلاح نباتات*. انتشارات طاق بستان، کرمانشاه.
۱۰. نعمت زاده، ق.، م. وهابیان، ع. خواجه نوری و ح. عباسخانی دوانلو. ۱۳۶۲. اثر ژن و قابلیت ترکیب پذیری برای صفات کمی و کیفی در برنج. اولین گردهمایی برنامه ریزی برنج کشور، گچساران، کهکیلویه و بویر احمد.
۱۱. هنرنژاد، ر. ۱۳۷۳. خصوصیات ژنتیکی و قابلیت ترکیب پذیری در ارقام برنج. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۵(۴): ۳۱-۵۰.
۱۲. هنرنژاد، ر. ۱۳۷۴. ژنتیک و برآورد قابلیت ترکیب پذیری برخی از خصوصیات کمی برنج. مجله زیتون ۱۲۵: ۱۴-۱۸.
13. Chaudhary, A. K., L. B. Chaudhary and K. C. Sharma. 2000: Combining ability of early generation inbred lines derived from maize populations. *Indian J. Genet. and Plant Breed.* 60 (1): 55-61.
14. Christie, B.R. and V.I. Shattuck. 1992. The diallel cross: Design, analysis and use for plant breeders. *Plant Breed. Rev.* 9: 9-36.
15. Christie, B.R., V.I. Shattuck and G.A. Dick. 1988. The diallel cross, its analysis and interpretation. *Univ. of Guelph*,

Ontario, 134 pp.

16. Griffing, B. 1956. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity* 10:31-50.
17. Hayman, B.I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10:235-244.
18. Hill, J., H.C. Becker and P.M.A. Tigerstedt. 1998: *Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding*. Chapman & Hall, London.
19. Jinks, J.L. and B.I. Hayman. 1953. The analysis of diallel crosses. *Maize Genet. Newl.* 27: 48-54.
20. Mohaptra, K.C. and K.K. Mohanty. 1986. Inheritance of some quantitative characters including heterosis in rice by combining ability analysis. *Rice Genetics IRRI, Manila, Philippines*. P. 579-591.
21. Moll, R.H. and C.W. Stuber. 1974. Quantitative genetics: Imperical results relevant to plant breeding. *Adv. Agron.* 26: 277-313.
22. Pooni, H. S., J.L. Jinks and R. K. Singh. 1984: Methods of analysis and the estimation of the genetic parameters from a diallel set of crosses. *Heredity* 52 (2): 243-253.
23. Roy, D. 2000. *Plant Breeding. Analysis and Exploitation of Variation*. NAROSA Pub. House, New Delhi.
24. Singh, O. and R.S. Paroda. 1984. A comparison of different diallel analysis. *Theor. Appl. Genet.* 67: 541-545.
25. Singh, R. K. and D. Chaudhary. 1985. *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Pub., New Delhi.