

بررسی ژنتیکی برخی از صفات مورفولوژیکی برنج با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها

پیمان شریفی^۱، حمید دهقانی^{۲*}، علی مومنی^۳ و محمد مقدم^۴
۱، ۲، دانشجوی سابق دکتری و دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس
۳، عضو هیات علمی موسسه تحقیقات برنج کشور، ۴، استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز
(تاریخ دریافت: ۸۷/۸/۲۰ - تاریخ تصویب: ۸۹/۲/۲۹)

چکیده

به منظور بررسی چگونگی عمل ژن‌ها، وراثت‌پذیری و برآورد تعداد عوامل مؤثر در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و برخی از صفات مرتبط با آن در برنج، نسل‌های P₁، P₂، F₁، F₂، BC₁ و BC₂ حاصل از تلاقی‌های IRFAON-215 × شاه‌پسند و صالح × IRFAON-215 تهیه و در شرایط مزرعه و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کاشته شدند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌ها از نظر صفات مورد مطالعه وجود داشت. همچنین هتروزیس و پس‌روی خویش‌آمیزی در صفات بررسی شد و هتروزیس مثبت معنی‌دار برای عملکرد دانه، ارتفاع گیاه، طول خوشه و وزن صد دانه مشاهده گردید. تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات با استفاده از مدل شش پارامتری نشان داد که طول و عرض دانه در تلاقی اول و طول دانه در تلاقی دوم فقط تحت تأثیر اثر افزایشی قرار داشتند. در حالی که صفات وزن صد دانه، ارتفاع گیاه و عملکرد دانه در تلاقی اول و عرض و شکل دانه، وزن صد دانه، عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی در تلاقی دوم توسط اثرات غیر افزایشی تحت تأثیر قرار گرفتند. مقدار درجه غالبیت بیانگر وجود اثر فوق غالبیت برای طول و شکل دانه، وزن صد دانه و ارتفاع گیاه در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند و وزن صد دانه و شکل دانه در تلاقی صالح × IRFAON-215 بود و برای سایر صفات در هر دو تلاقی درجاتی از غالبیت ناقص مشاهده گردید. برای عملکرد دانه و صفاتی که سهم عمل غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل آنها بیشتر بود، امکان بهره‌گیری از هتروزیس با استفاده از مواد اصلاحی مطالعه شده در تحقیق حاضر وجود دارد.

واژه‌های کلیدی: برنج، تجزیه میانگین نسل‌ها، عمل ژن، مدل ژنتیکی، وراثت‌پذیری، هتروزیس.

مقدمه

کشور ما در زمره یکی از وارد کنندگان این محصول در جهان می‌باشد (FAO, 2007). بنابراین، تأمین نیاز آینده کشور از طریق تولید ارقام پرمحصول و با کیفیت مطلوب ضروری است. تولید برنج بخش قابل توجهی از برنامه تأمین غذایی و خودکفایی را در بر دارد و در بیش از

برنج یکی از مهمترین گیاهان زراعی در جهان می‌باشد و یک غله عمده غذایی برای بیش از ۵۰٪ مردم جهان است. با وجود این که در مناطقی از ایران به کشت و تولید این گیاه استراتژیک پرداخته می‌شود، ولی

نسل‌ها انجام پذیرفته است. Honarnejad & Torang (2002) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها نشان دادند که در توارث صفات عملکرد دانه، ارتفاع گیاه، تعداد پنجه و طول خوشه اثر افزایشی، غالبیت و همچنین اثر متقابل غیرآلی ژن‌ها دخالت دارند. همچنین در آزمایشی دیگر Honarnejad (1994) در بررسی تعدادی از صفات برنج مشاهده نمود که در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه در گیاه و طول خوشه سهم اثر غالبیت بیشتر از سهم اثر افزایشی بود. آزمایش Cruz et al. (2006) که به صورت تجزیه میانگین نسل‌ها روی شش رقم حساس و مقاوم به سرما انجام پذیرفت، نشان‌دهنده اثرهای غالبیت و اثر متقابل غیرآلی در رشد ساقچه‌چه تحت تأثیر تیمار سرمایی بود. همچنین در تحقیق Roy & Panawar (1993) با مدل شش پارامتری که جهت ارزیابی اثر ژن‌ها و اثر متقابل آنها انجام پذیرفت، مشخص شد که در رابطه با مقاومت ارقام به بیماری سوختگی باکتریایی در برنج اثر افزایشی و اثر غالبیت ژن‌ها و همچنین اثر متقابل افزایشی \times غالبیت وجود دارد. بر اساس گزارش Sharma & Mani (2001) سهم اثر غیرافزایشی ژن‌ها برای صفات تعداد روز تا ۵۰٪ گل‌دهی، ارتفاع گیاه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در بوته بیشتر بود. در مقابل برای شاخص برداشت و نسبت طولیل شدن دانه سهم اثر افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها تقریباً یکسان به دست آمد.

مطالعه حاضر با هدف بررسی ویژگی‌های ژنتیکی عملکرد دانه و برخی از اجزای آن در سه رقم برنج از قبیل تعداد ژن‌های کنترل کننده، نحوه توارث، میزان وراثت‌پذیری و درجه غالبیت ژن‌های کنترل کننده این صفات با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

عملیات مزرعه‌ای: نسل‌های مختلف حاصل از تلاقی ارقام IRFAON-215 \times شاه‌پسند و صالح IRFAON-215 \times در این تحقیق مورد استفاده قرار گرفتند. برای این منظور در بهار سال ۱۳۸۶ نسل‌های والدینی، F_۱، F_۲، BC_۱ و BC_۲ حاصل از این تلاقی‌ها به عنوان شش نسل (تیمار) که در طی سال‌های ۱۳۸۴ و ۱۳۸۵ تهیه

۱۴۰ میلیون هکتار از اراضی قاره آسیا و دیگر مناطق جهان کشت می‌شود. به علت محدود بودن زمین‌های قابل استفاده در زراعت برنج، تولید آن از طریق افزایش محصول در واحد سطح مدنظر قرار می‌گیرد (Verma & Srivastava, 2004). جهت نیل به این هدف آگاهی از ویژگی‌های ژنتیکی عملکرد دانه و صفات مرتبط با آن شامل تعداد ژن‌های کنترل کننده و نحوه توارث هر یک از آنها می‌تواند راهکاری مناسب برای تعیین روش اصلاحی مناسب برای افزایش تولید در واحد سطح باشد. از مناسب‌ترین روش‌ها برای فراهم آوردن این اطلاعات تجزیه دای‌آل و تجزیه میانگین نسل‌ها می‌باشد. اما در حالی که تجزیه دای‌آل در مورد چند تلاقی در یک زمان بحث می‌نماید، تجزیه میانگین نسل‌ها به طور اختصاصی عمل کرده و اهمیت نسبی اثرهای ژنتیکی، به ویژه اثر اپیستازی، را با استفاده از میانگین نسل‌های متفاوت حاصل از یک تلاقی مشخص می‌سازد (Kang, 1994). بدین منظور با انجام تلاقی بین لاین‌های خالص و تهیه بذر نسل‌های F_۱، F_۲، BC_۱ و BC_۲ و از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها می‌توان روابط ژنتیکی موجود در درون و بین نسل‌ها و در نتیجه اثرهای ژنتیکی افزایشی، غالبیت و اثر متقابل بین مکان‌های ژنی را برآورد نمود (Mather & Jinks, 1977).

هتروزیس یا بنیه هیبرید مبین پیشرفت و برتری هیبریدهای F_۱ تولید شده از تلاقی دو لاین اینبرد در مقایسه با والد برتر، متوسط والدین یا یک واریته شاهد است. هتروزیس عموماً به غالبیت، فوق غالبیت یا اثر متقابل غیرآلی در برخی یا تمامی مکان‌های ژنی کنترل کننده یک صفت نسبت داده می‌شود. پس‌روی خویش‌آمیزی که بیانگر کاهش نمود نتاج تولید شده از خویش‌آمیزی است، ناشی از افزایش هموزیگوسی در نسل‌های در حال تفرق (برای مثال F_۲) می‌باشد (Mather & Jinks, 1982). در برنج استفاده از هتروزیس برای عملکرد دانه و اجزای تشکیل دهنده آن توسط بسیاری از محققین از جمله Virmani et al. (2003)، Alam et al. (2004) و Nuruzzaman et al. (2002) مورد بررسی قرار گرفته است.

در برنج مطالعات متعددی روی صفات متفاوت با استفاده از روش‌های مختلف از جمله تجزیه میانگین

$$\left(\frac{\bar{F}_1 - \text{HPV}}{\text{HPV}}\right) \times 100$$

در روابط فوق MPV و HPV به ترتیب برابر با ارزش متوسط والدین تلاقی موردنظر ($\text{MPV} = \frac{P_1 + P_2}{2}$) و ارزش والد برتر می‌باشد. اختلاف میانگین F_1 از متوسط ارزش والدین (MPV) و ارزش والد برتر (HPV) برای هر کدام از صفات با استفاده از آزمون t مطابق با روابط زیر مورد آزمون قرار گرفت:

آزمون t برای هتروزیس بر اساس متوسط والدین (Wynne et al., 1970):

$$t = \frac{\bar{F}_1 - \text{MP}}{\sqrt{\frac{3}{8}\sigma_e^2}}$$

آزمون t برای هتروزیس بر اساس والد برتر (Roy, 2000):

$$t = \frac{\bar{F}_1 - \text{HP}}{\sqrt{\frac{1}{2}\sigma_e^2}}$$

σ_e^2 ، برآورد واریانس اشتباه؛ \bar{F}_1 ، میانگین ارزش افراد نسل اول؛ MP، ارزش متوسط والدین در تلاقی و HP، ارزش والد برتر در تلاقی می‌باشند.

برای محاسبه پس‌روی ژنتیکی (Kang, 1994) و آزمون معنی‌داری آن (Alam et al., 2004) از روابط زیر استفاده گردید:

پس‌روی ژنتیکی (ID):

$$\text{ID} = [(\bar{F}_1 - \bar{F}_2) / \bar{F}_1] \times 100$$

آزمون t برای پس‌روی ژنتیکی:

$$t = \frac{\text{ID}}{\sqrt{\sigma_{F_1}^2 + \sigma_{F_2}^2}}$$

که در آن ID نشانگر پس‌روی ژنتیکی و $\sigma_{F_1}^2$ و $\sigma_{F_2}^2$ به ترتیب واریانس میانگین F_1 و F_2 را نشان می‌دهد.

برای تجزیه میانگین نسل‌ها از روش Mather & Jinks (1977) استفاده شد. برای برآورد پارامترهای ژنتیکی به دلیل تفاوت واریانس‌ها در هر نسل، از روش حداقل مربعات وزنی^۱ استفاده شد. مناسبترین وزن از

گردیده بودند، در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه موسسه تحقیقات برنج کشور 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 پایین تر از سطح دریای آزاد و بافت خاک سیلتی رسی با $\text{pH} = 6/5$ کشت شدند. در هر تکرار هر یک از والد‌ها و نسل F_1 در ۴ ردیف، نسل‌های BC_1 و BC_2 در ۶ ردیف و نسل F_2 در ۱۰ ردیف به طول ۳ متر کشت شدند. فاصله ردیف‌ها و همچنین فاصله بوته‌ها در روی ردیف‌ها ۲۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. کلیه مراقبت‌های لازم در طول مرحله داشت صورت پذیرفت و صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه طول، عرض و شکل دانه در هر دو تلاقی، تعداد روز از نشاکاری تا آغاز خوشه‌دهی در تلاقی صالح IRFAON-215× و ارتفاع گیاه و طول خوشه در تلاقی IRFAON-215× شاه‌پسند مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند. از هر کرت پس از حذف اثر حاشیه‌ای نمونه‌برداری، ۱۰ بوته از والدین P_1 ، P_2 و نسل F_1 در هر تکرار (در مجموع ۳۰ بوته در ۳ تکرار) و در نسل‌های BC_1 ، BC_2 و F_2 به ترتیب ۲۷، ۲۰ و ۲۱۰ بوته در هر تکرار (در مجموع ۳ تکرار در ۸۱، ۶۰ و ۲۱۰ بوته) برای یادداشت‌برداری صفات اندازه‌گیری شدند.

تجزیه‌های آماری: پس از آزمون‌های نرمال بودن داده‌ها، نسل‌های موجود برای صفات مختلف مورد تجزیه واریانس قرار گرفتند و با مشاهده تفاوت معنی‌دار در بین نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها برای صفات انجام شد.

هتروزیس مطلق (بر اساس تفاضل بین مقادیر F_1 و میانگین والدین یا والد برتر) و درصد هتروزیس یا هتروزیس نسبی (نسبت هتروزیس مطلق بر میانگین والدین یا والد برتر) بر روی میانگین داده‌ها با استفاده از روابط زیر محاسبه گردید (Matzinger, 1963):

هتروزیس مطلق نسبت به متوسط والدین:

$$\bar{F}_1 - \text{MPV}$$

هتروزیس نسبی نسبت به متوسط والدین:

$$\left(\frac{\bar{F}_1 - \text{MPV}}{\text{MPV}}\right) \times 100$$

هتروزیس مطلق نسبت به والد برتر:

$$\bar{F}_1 - \text{HPV}$$

هتروزیس نسبی نسبت به والد برتر:

$$E = \frac{\sigma_{P1}^2}{4} + \frac{\sigma_{P2}^2}{4} + \frac{\sigma_{F1}^2}{2}$$

$$A = 4\sigma_{F2}^2 - 2(\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2)$$

$$D = 4(\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2 - \sigma_{F2}^2 - E)$$

$$F = \sigma_{BC2}^2 - \sigma_{BC1}^2$$

در روابط فوق جزء E غیر قابل توارث (محیطی)، A جزء افزایشی واریانس، D جزء غالبیت واریانس و F بخش ناشی از همبستگی a و d در برآیند تمام مکان‌های ژنی می‌باشند. مقدار مثبت پارامتر F نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب اکثراً در والدی هستند که مقدار بیشتری از صفت اندازه‌گیری شده (نسبت به والد دیگر) را دارد و مقدار منفی این پارامتر بیانگر این است که ژن‌های غالب بیشتر در والد دارای ارزش کمتر، برای صفت مورد نظر، قرار دارند. سپس با استفاده از اجزاء فوق پارامتر درجه غالبیت ($\sqrt{D/A}$) محاسبه شد و همچنین پارامتر F/\sqrt{DA} برای نشان دادن وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده صفات محاسبه گردید (Mather & Jinks, 1977).

برای محاسبه وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی از روابط زیر استفاده شد (Kearsey & Pooni, 1996):

$$h_B^2 = \frac{\sigma_{F2}^2 - \sigma_E^2}{\sigma_{F2}^2}$$

(Warner, 1952):

$$h_N^2 = \frac{2\sigma_{F2}^2 - (\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2)}{\sigma_{F2}^2}$$

تعداد عوامل مؤثر با استفاده از روابط و روش‌های ارائه شده توسط Wright (1968)، Lande (1981) و Mather & Jinks (1982) محاسبه شد و میانگین آن‌ها به عنوان متوسط تعداد عوامل مؤثر^۲ مورد استفاده قرار گرفت. همچنین بازده ژنتیکی در سه شدت گزینش ۵، ۱۰ و ۲۰ درصد با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید (Hallauer & Miranda, 1988):

$$GS = h_N^2 * \sqrt{\sigma_p^2} * k$$

که در آن GS، بازده ژنتیکی؛ h_N^2 ، وراثت‌پذیری خصوصی؛ σ_p^2 ، واریانس فنوتیپی و k، شدت انتخاب را

تقسیم تعداد افراد آن خانواده به واریانس خانواده (V_X) محاسبه شد (Mather & Jinks, 1977) که در تجزیه واریانس استفاده گردید. کفایت مدل افزایشی-غالبیت از طریق آزمون مقیاس مشترک وزنی^۱ با استفاده از آزمون کای اسکور مورد بررسی قرار گرفت. علاوه بر آزمون فوق آزمون‌های مقیاس انفرادی A، B، C و D نیز به شرح زیر برای بررسی کفایت مدل استفاده شدند:

$$A = 2\overline{BC}_1 - \overline{P}_1 - \overline{F}_1$$

$$VA = 4\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{P1}^2 + \sigma_{F1}^2$$

$$B = 2\overline{BC}_2 - \overline{P}_2 - \overline{F}_1$$

$$VB = 4\sigma_{BC2}^2 + \sigma_{P2}^2 + \sigma_{F1}^2$$

$$C = 4\overline{F}_2 - 2\overline{F}_1 - \overline{P}_1 - \overline{P}_2$$

$$VC = 16\sigma_{F2}^2 + 4\sigma_{F1}^2 + \sigma_{P1}^2 + \sigma_{P2}^2$$

با توجه به اینکه دو تلاقی برگشتی در آزمایش وجود داشت و برای تهیه نسل‌های BC₁ و BC₂، بوته‌های F₁ به عنوان والد مادری استفاده شده بود، آزمون مقیاس انفرادی D به صورت زیر انجام پذیرفت:

$$D = 2\overline{F}_2 - \overline{BC}_1 - \overline{BC}_2$$

$$VD = 4\sigma_{F2}^2 + \sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2$$

در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی در مدل شش پارامتری با روش Hayman (1958) و استفاده از روابط زیر برآورد شدند و معنی‌دار بودن آنها با آزمون t مورد بررسی قرار گرفت.

$$m = \overline{F}_2$$

$$a = \overline{BC}_1 - \overline{BC}_2$$

$$d = -\frac{\overline{P}_1}{2} - \frac{\overline{P}_2}{2} + \overline{F}_1 - (4\overline{F}_2) + [2(\overline{BC}_1 + \overline{BC}_2)]$$

$$aa = -(4\overline{F}_1) + [2(\overline{BC}_1 + \overline{BC}_2)]$$

$$ad = -\frac{\overline{P}_1}{2} + \frac{\overline{P}_2}{2} + \overline{BC}_1 - \overline{BC}_2$$

$$dd = \overline{P}_1 + \overline{P}_2 + (2\overline{F}_1) + (4\overline{F}_2) - [4(\overline{BC}_1 + \overline{BC}_2)]$$

همچنین اجزای واریانس براساس روش Mather & Jinks (1982) به صورت زیر برآورد گردیدند:

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات مورد بررسی (جدول ۱) نشان‌دهنده وجود تفاوت معنی‌دار بین تیمارها (نسل‌ها) از نظر کلیه صفات برای هر دو تلاقی بود. بنابراین، امکان تجزیه و تحلیل ژنتیکی این صفات به روش تجزیه میانگین و واریانس نسل‌ها وجود داشت.

جدول ۲ میانگین و خطای استاندارد هر یک از صفات را در نسل‌های مختلف نشان می‌دهد. همان‌طور که ملاحظه می‌شود در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند، دو والد شاه‌پسند و IRFAON-215 به ترتیب بالاترین و پایین‌ترین میانگین طول دانه را داشتند. بیشترین و کمترین میانگین صفت عرض دانه به ترتیب مربوط به والد شاه‌پسند و تلاقی برگشتی نسل اول با والد IRFAON-215 بود. بیشترین و کمترین میانگین برای شکل دانه به ترتیب به والد IRFAON-215 و نسل دوم متعلق بود. والد IRFAON-215 و تلاقی برگشتی نسل اول با والد شاه‌پسند به ترتیب پایین‌ترین و بالاترین میزان وزن صد دانه را داشتند. برای صفات عملکرد دانه، ارتفاع گیاه و طول خوشه، نسل اول (F1) بیشترین میانگین را داشت. در حالی که کمترین عملکرد دانه مربوط به نسل دوم (F2) بود و برای ارتفاع گیاه و طول خوشه پایین‌ترین میانگین به والد IRFAON-215 اختصاص یافت. در تلاقی صالح × IRFAON-215، والد صالح و تلاقی برگشتی نسل اول با والد صالح بیشترین

نشان می‌دهند (مقدار k بنا بر قرارداد برای شدت انتخاب ۱۰ و ۲۰ درصد به ترتیب برابر با ۲/۰۶، ۱/۷۶ و ۱/۴ می‌باشند). (Wright, 1968)

$$EF1 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2 \times \{1.5 - [2 \times \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_1}{\bar{P}_2 - \bar{P}_1} \times (1 - \frac{\bar{F}_1 - \bar{P}_1}{\bar{P}_2 - \bar{P}_1})]\}}{8 \times [\sigma_{F2}^2 - \frac{\sigma_{P1}^2 + \sigma_{P2}^2 + (2 \times \sigma_{F1}^2)}{4}]}$$

(Mather & Jinks, 1982)

$$EF2 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{(2 \times \sigma_{F2}^2) - (\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2)}$$

(Lande, 1981)

$$EF3 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8 \times [\sigma_{F2}^2 - \frac{\sigma_{P1}^2 + \sigma_{P2}^2 + (2 \times \sigma_{F1}^2)}{4}]}$$

(Lande, 1981)

$$EF4 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8 \times [(2 \times \sigma_{F2}^2) - (\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2)]}$$

(Lande, 1981)

$$EF5 = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{[8 \times (\sigma_{BC1}^2 + \sigma_{BC2}^2 - \sigma_{F1}^2)] - \frac{(\sigma_{P1}^2 + \sigma_{P2}^2)}{2}}$$

تمامی محاسبات و تجزیه و تحلیل‌های آماری به کمک فرمول‌ها و روابط ذکر شده در قسمت فوق، توسط نرم افزارهای Excel و SPSS انجام گرفت.

جدول ۱- تجزیه واریانس ساده صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی‌های IRFAON-215 × شاه‌پسند و صالح × IRFAON-215

میانگین مربعات صفات							تلاقی		منابع تغییرات	df	طول دانه (cm)	عرض دانه (cm)	شکل دانه	وزن صد دانه (gr)	عملکرد دانه (gr)	ارتفاع گیاه (cm)	طول خوشه (cm)
IRFAON-215 × شاه‌پسند	صالح × IRFAON-215																
تکرار	تکرار	۲	۲	۰/۱۰	۰/۱۰	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۱
تیمار (نسل)	تیمار (نسل)	۵	۵	۱/۰۹۹**	۰/۰۴۶**	۰/۱۶۲**	۰/۵۹۹**	۱۶۶/۸**	۷۹۷/۷**	۲۲/۸۵**	۰/۰۳۴	۰/۰۰۳	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۱۰/۵۰	۴۵/۳	۱/۵۴
خطا	خطا	۱۰	۱۰	۰/۰۳۴	۰/۰۰۳	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۱۰/۵۰	۴۵/۳	۱/۵۴	۰/۰۳۴	۰/۰۰۳	۰/۰۰۹	۰/۰۰۵	۱۰/۵۰	۴۵/۳	۱/۵۴
ضریب تغییرات (/)	ضریب تغییرات (/)			۱/۷۰	۲/۰۹	۲/۲۹	۱/۹۸	۸/۷۹	۴/۴۳	۳/۶۳	۱/۷۰	۲/۰۹	۲/۲۹	۱/۹۸	۸/۷۹	۴/۴۳	۳/۶۳
تکرار	تکرار	۲	۲	۰/۳۹	۰/۰۰۱	۰/۰۰۸	۰/۰۰۹	۴۴/۴	۰/۹۴	۰/۹۴	۰/۳۹	۰/۰۰۱	۰/۰۰۸	۰/۰۰۹	۴۴/۴	۰/۹۴	۰/۹۴
تیمار (نسل)	تیمار (نسل)	۵	۵	۰/۷۰۲**	۰/۰۸۵**	۰/۴۸**	۰/۰۹۷**	۳۲۷/۶**	۱۵۲/۳۴**	۱۵۲/۳۴**	۰/۷۰۲**	۰/۰۸۵**	۰/۴۸**	۰/۰۹۷**	۳۲۷/۶**	۱۵۲/۳۴**	۱۵۲/۳۴**
خطا	خطا	۱۰	۱۰	۰/۰۱۸	۰/۰۰۴	۰/۰۱۲	۰/۰۱۵	۴۶	۳/۲۳	۳/۲۳	۰/۰۱۸	۰/۰۰۴	۰/۰۱۲	۰/۰۱۵	۴۶	۳/۲۳	۳/۲۳
ضریب تغییرات (/)	ضریب تغییرات (/)			۱/۲۷	۸/۴۰	۲/۴۵	۴/۰۶	۱۵/۵۷	۱/۹۱	۱/۹۱	۱/۲۷	۸/۴۰	۲/۴۵	۴/۰۶	۱۵/۵۷	۱/۹۱	۱/۹۱

** بیانگر معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪.

جدول ۲- میانگین و خطای معیار صفات اندازه‌گیری شده در تلاقی‌های IRFAON-215 × شاه‌پسند و صالح × IRFAON-215 در نسل‌های مختلف

تلاقی								شاه‌پسند × IRFAON-215
نسل	طول دانه (cm)	عرض دانه (cm)	شکل دانه	وزن صد دانه (gr)	عملکرد دانه (gr)	ارتفاع گیاه (cm)	طول خوشه (cm)	
P1	۰/۱۲±۱۱/۴۲	۰/۰۲±۲/۸۵	۰/۰۵±۴/۰۱	۰/۰۴±۳/۷۹	۱/۸۴±۳۸/۲	۱/۸۴±۱۶۲/۴۳	۰/۴۸±۳۲/۶۷	
P2	۰/۰۹±۹/۸۴	۰/۰۲±۲/۶۴	۰/۰۴±۳/۷۳	۰/۰۳±۲/۷۸	۲/۱۹±۴۴/۱۸	۰/۹۴±۱۲۱/۵۳	۰/۵۷±۳۱/۵۳	
F1	۰/۰۸±۱۰/۳۹	۰/۰۳±۲/۷۸	۰/۰۵±۳/۷۴	۰/۰۳±۳/۵۴	۲/۳۴±۵۳/۶۱	۱/۹۲±۱۶۶/۷۷	۰/۵۳±۳۹/۲۹	
F2	۰/۰۴±۱۰/۹۱	۰/۰۱±۲/۵۷	۰/۰۳±۴/۲۸	۰/۰۲±۳/۵۸	۰/۸۷±۳۱/۲۸	۱/۱۹±۱۵۰/۲۷	۰/۲۷±۳۴/۶	
BC1	۰/۰۶±۱۱/۱۸	۰/۰۲±۲/۶۶	۰/۰۴±۴/۲۲	۰/۰۳±۴/۰۱	۱/۵۱±۳۸/۵۴	۱/۴۶±۱۵۹/۵۳	۰/۴۱±۳۲/۶۲	
BC2	۰/۰۸±۱۰/۲۶	۰/۰۳±۲/۵۳	۰/۰۷±۴/۰۷	۰/۰۴±۳/۱۴	۱/۶۵±۴۲/۹۵	۲/۶۵±۱۴۷/۹۱	۰/۵۲±۳۴/۴۱	
تعداد روز تا خوشه‌دهی								شاه‌پسند × IRFAON-215
نسل	طول دانه (cm)	عرض دانه (cm)	شکل دانه	وزن صد دانه (gr)	عملکرد دانه (gr)	تعداد روز تا خوشه‌دهی	تعداد روز تا خوشه‌دهی	
P1	۰/۰۹±۹/۸۴	۰/۰۲±۲/۶۴	۰/۰۴±۳/۷۳	۰/۰۳±۲/۷۸	۲/۱۹±۴۴/۶	۰/۱۲±۱۰۳/۵۶	۰/۱۲±۱۰۳/۵۶	
P2	۰/۰۹±۱۱/۰۶	۰/۰۳±۲/۴۵	۰/۰۷±۴/۵۴	۰/۰۳±۲/۸۸	۲/۶۴±۳۹/۰۳	۰/۲۹±۸۱/۴۶	۰/۲۹±۸۱/۴۶	
F1	۰/۱۰±۱۰/۵۹	۰/۰۳±۲/۶۹	۰/۰۶±۳/۹۶	۰/۰۵±۳/۱۷	۲/۷۰±۶۷/۰۱	۰/۴۲±۹۵/۱	۰/۴۲±۹۵/۱	
F2	۰/۰۴±۱۰/۴۹	۰/۰۱±۲/۳۴	۰/۰۳±۴/۵۱	۰/۰۲±۳/۰۹	۱/۱۶±۳۸/۴۹	۰/۱۹±۹۳/۵۰	۰/۱۹±۹۳/۵۰	
BC1	۰/۰۶±۱۰/۱۷	۰/۰۲±۲/۲۹	۰/۰۵±۴/۴۶	۰/۰۲±۲/۷۸	۱/۶۹±۴۷/۰۹	۰/۲۱±۹۵/۹۶	۰/۲۱±۹۵/۹۶	
BC2	۰/۰۸±۱۱/۰۶	۰/۰۲±۲/۳۳	۰/۰۶±۴/۸۳	۰/۰۴±۳/۱۲	۱/۸۵±۴۶/۱۹	۰/۳۴±۹۳/۹۸	۰/۳۴±۹۳/۹۸	

(۰/۴۱/۶۰)، طول خوشه (۰/۱۱/۹۴)، ارتفاع گیاه (۰/۹/۸۹) و عرض دانه (۰/۷/۵۵) ملاحظه گردید. در تلاقی صالح × IRFAON-215 هتروزیس مثبت معنی‌دار برای وزن صد دانه و عملکرد دانه مشاهده شد. بیشترین میزان هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین و والد برتر مربوط به صفت عملکرد دانه (به ترتیب ۶۱/۰۶ و ۵۱/۶۷) بود و همچنین این تلاقی در مقایسه با تلاقی اول میزان هتروزیس بیشتری داشت. پس‌روی ژنتیکی مثبت معنی‌دار در این تلاقی برای صفات عرض دانه (۰/۱۳/۰۱) و عملکرد دانه (۰/۴۲/۵۶) مشاهده شد. در هر دو تلاقی شکل دانه به ترتیب با ۱۴/۴۴- و ۱۳/۸۹- کمترین پس‌روی ژنتیکی یا به عبارتی پس‌روی ژنتیکی منفی معنی‌دار را در تلاقی اول و دوم به خود اختصاص دادند که نشان‌دهنده ثبات بالاتری در این صفت در قیاس با نسل اول (F1) بود و به عبارتی دیگر مبین بهبود شکل دانه در F2 در مقایسه با F1 بود (Roy, 2000).

نتایج مربوط به برآورد پارامترها در مدل سه پارامتری به روش وزنی در جدول ۴ ارائه شده است. در هر دو تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند و صالح × IRFAON-215 پارامتر m برای کلیه صفات معنی‌دار

طول دانه را داشت و کمترین میانگین طول دانه مربوط به رقم IRFAON-215 بود. همچنین رقم IRFAON-215 کمترین مقادیر صفات شکل دانه و وزن صد دانه را به خود اختصاص دادند. در حالی که برای این صفات بیشترین مقدار به ترتیب به تلاقی برگشتی نسل اول با والد صالح و نسل اول (F1) متعلق بود. در این تلاقی نیز بیشترین و کمترین میزان عملکرد دانه به ترتیب در نسل اول و دوم مشاهده شد. بیشترین و کمترین تعداد روز تا خوشه‌دهی به ترتیب مربوط به والدین IRFAON-215 و صالح بود.

در جدول ۳ نتایج مربوط به بررسی هتروزیس نسبی و مطلق بر اساس میانگین والدین و والد برتر و همچنین پس‌روی ژنتیکی ارائه شده است. در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند، برای صفات عملکرد دانه، ارتفاع گیاه و طول خوشه هتروزیس مثبت و معنی‌دار بر اساس میانگین والدین و والد برتر مشاهده گردید. بیشترین میزان هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین و والد برتر مربوط به صفت عملکرد دانه (به ترتیب ۳۰/۱۵ و ۲۱/۳۴) بود. در این تلاقی پس از عملکرد دانه بیشترین میزان هتروزیس به صفات طول خوشه و ارتفاع گیاه اختصاص یافت. برای صفات عملکرد دانه

ژنی معنی‌دار شوند، ممکن است که واقعاً بیش از دو مکان ژنی در کنترل آن صفت نقش داشته باشد و در نتیجه اثرات متقابل رتبه‌های بالاتر وجود داشته باشد، اما بدلیل وجود لینکاژ بین مکان‌های ژنی، به اشتباه اثر متقابل دو ژنی نشان داده شود. برای حل این مسئله و یافتن دلیل واقعی تناقض موجود مبنی بر کفایت مدل و عدم معنی‌دار بودن اثرات متقابل غیرآلی، استفاده از نسل‌های پیشرفته‌تر و آزمون‌های کمیت مانند Z ، Y و X (برای بررسی وجود اثرات متقابل سه‌ژنی) و A_1 ، A_2 و A_3 (برای ارزیابی اثرات متقابل ژن‌ها) پیشنهاد می‌شود. بنابراین با توجه به اینکه در این آزمایش فقط از سه نسل BC_1 ، BC_2 و F_2 (علاوه بر نسل‌های پایه P_1 ، P_2 و F_1) استفاده شد، اثرات متقابل غیرآلی فقط در مورد دو مکان ژنی مورد بررسی قرار گرفته است، عدم معنی‌دار بودن اثرهای اپیستازی دو ژنی می‌تواند ناشی از عدم بررسی اثرات متقابل غیرآلی در تعداد مکان‌های ژنی بیشتر، اثرات مادری و لینکاژ جنسی باشد.

نتایج حاصل از مدل شش پارامتری شامل اثرات متقابل غیرآلی در جدول ۶ ارایه گردیده است. پارامتر m برای کلیه صفات در هر دو تلاقی معنی‌دار بود. همان طور که ملاحظه می‌گردد، پارامتر $[a]$ در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند برای صفات طول و عرض دانه، وزن صد دانه و ارتفاع گیاه معنی‌دار بود. این پارامتر در تلاقی صالح × IRFAON-215 برای طول و شکل دانه، وزن صد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی معنی‌دار گردید. پارامتر غالبیت $[d]$ در تلاقی اول برای عملکرد دانه و ارتفاع گیاه و در تلاقی دوم برای عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی معنی‌دار بود و با توجه به این که علامت این پارامتر مثبت بود می‌توان اظهار داشت که آللهایی که عملکرد دانه را در هر دو تلاقی و ارتفاع گیاه و تعداد روز تا خوشه‌دهی را به ترتیب در تلاقی‌های اول و دوم افزایش می‌دهند، باید نسبت به آللهایی که آنرا کاهش می‌دهند، غالب باشند (Mather & Jinks, 1977). اثر متقابل افزایشی × افزایشی $[aa]$ در تلاقی اول فقط برای عملکرد دانه و در تلاقی دوم برای وزن صد دانه، عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی معنی‌دار بود. اثر متقابل غالبیت × غالبیت $[dd]$ در تلاقی صالح × IRFAON-215 برای عرض دانه، شکل دانه و تعداد روز

بود. پارامتر $[a]$ در تلاقی اول برای صفات طول، عرض و شکل دانه، وزن صد دانه، عملکرد دانه و ارتفاع گیاه و در تلاقی دوم برای طول، عرض و شکل دانه، وزن صد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی معنی‌دار شد. پارامتر $[d]$ در تلاقی اول برای عرض دانه، وزن صد دانه، ارتفاع گیاه و طول خوشه و در تلاقی دوم برای عرض و شکل دانه، وزن صد دانه، عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی معنی‌دار گردید. نتایج آزمون‌های مقیاس انفرادی A ، B ، C و D حاکی از آن بود که در مورد کلیه صفات مورد بررسی در هر دو تلاقی حداقل یکی از کمیت‌ها معنی‌دار هستند که بیان‌کننده عدم کفایت مدل ساده افزایشی- غالبیت بود (جدول ۵). آماره کای‌اسکور در آزمون مقیاس مشترک وزنی نیز برای تمام صفات در هر دو تلاقی معنی‌دار شد (جدول ۴). بنابراین، نتایج هر دو آزمون نشان داد که برازش مدل ساده افزایشی- غالبیت قادر به توجیه تمامی اثرهای ژنتیکی صفات بررسی شده نبوده و به عبارتی بیانگر عدم کفایت مدل و لزوم افزودن اثر اپیستازی و بررسی مدل شش پارامتری بود. از این رو تجزیه به روش شش پارامتری انجام شد. با وجود این که هر دو آزمون عدم کفایت مدل را نشان دادند، لیکن آزمون مقیاس مشترک عدم کفایت مدل را به نحو بارزتری نشان می‌دهد (Mather & Jinks, 1977). با وجود آنکه آزمون‌های کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای تمامی صفات معنی‌دار بود، برای برخی از صفات هیچ کدام از اثرهای اپیستازی (افزایشی × افزایشی، غالبیت × غالبیت و افزایشی × غالبیت) معنی‌دار نشدند، در این رابطه Kearsley & Pooni (1996) اظهار داشته‌اند که اگر آزمون‌های کفایت مدل افزایشی- غالبیت معنی‌دار شوند و در نتیجه مدلی با اثر متقابل دو ژنی مناسب تشخیص داده شود، اما با این وجود اثرات متقابل غیرآلی معنی‌دار نباشند، یکی از سه دلیل زیر می‌تواند مسبب این موضوع باشد. اول اینکه، عواملی علاوه بر اثرات متقابل غیر آلی مانند اثرات مادری و پیوستگی جنسی ممکن است وجود داشته باشد. دلیل دوم می‌تواند ناشی از وجود اثرات متقابل غیرآلی رتبه‌های بالاتر مانند اثرات متقابل سه ژنی ($aA \times aA$ ، $aB \times aB$ ، $aC \times aC$ ، $aB \times aC$ ، $aB \times aB$ ، $aC \times aC$ و $dA \times dB \times dC$) و حتی بالاتر باشد. دلیل آخر اینکه حتی اگر اثرات متقابل دو

جدول ۳- هتروزیس مطلق و نسبی براساس متوسط والدین و والد برتر و پسروی ژنتیکی برای صفات اندازه گیری شده در تلاقی های IRFAON-215 × شاهپسند و صالح × IRFAON-215

تلاقی							پارامتر
طول خوشه (cm)	ارتفاع گیاه (cm)	عملکرد دانه (gr)	وزن صد دانه (gr)	شکل دانه	عرض دانه (cm)	طول دانه (cm)	
۳۲/۱۰	۱۴۱/۹۸	۴۱/۱۹	۳/۲۹	۳/۸۷	۲/۷۵	۱۰/۶۳	متوسط والدین
۷/۱۹	۲۴/۷۹	۱۲/۴۲	۰/۲۶	-۰/۱۳	۰/۰۳	-۰/۲۴	هتروزیس مطلق براساس متوسط والدین
۲۲/۴۰**	۱۷/۴۶**	۳۰/۱۵**	۷/۷۶	-۳/۳۶	۱/۲۸	-۲/۲۶	هتروزیس نسبی براساس متوسط والدین
۶/۶۲	۴/۳۴	۹/۴۳	-۰/۲۵	-۰/۲۷	-۰/۰۷	-۱/۰۳	هتروزیس مطلق براساس والد برتر
۲۰/۲۶**	۲/۶۶*	۲۱/۳۴**	-۶/۶۰	-۶/۷۳	-۲/۴۶	-۹/۰۲	هتروزیس نسبی براساس والد برتر
۱۱/۹۴**	۹/۸۹**	۴۱/۶۵**	-۱/۱۳	-۱۴/۴۴**	۷/۵۵**	-۵/۰۰	پسروی ژنتیکی

تلاقی							پارامتر
تعداد روز تا خوشه دهی	عملکرد دانه (gr)	وزن صد دانه (gr)	شکل دانه	عرض دانه (cm)	طول دانه (cm)	تعداد روز تا خوشه دهی	
۹۲/۵۲	۴۱/۶۲	۲/۸۳	۴/۱۴	۲/۵۵	۱۰/۴۵	متوسط والدین	
۲/۵۸	۲۵/۴۱	۰/۳۴	-۰/۱۸	۰/۱۵**	۰/۱۴	هتروزیس مطلق براساس متوسط والدین	
۲/۷۹	۶۱/۰۶**	۱۲/۰۱**	-۴/۲۳	۵/۷۰	۱/۳۴	هتروزیس نسبی براساس متوسط والدین	
-۸/۴۶	۲۲/۸۳	۰/۲۹	-۰/۵۸	۰/۰۵	-۰/۴۷	هتروزیس مطلق براساس والد برتر	
-۸/۱۷	۵۱/۶۷**	۱۰/۰۷**	-۱۲/۷۸	۱/۸۹	-۴/۲۵	هتروزیس نسبی براساس والد برتر	
۱/۶۸	۴۲/۵۶**	۲/۵۲	-۱۳/۸۹**	۱۳/۰۱**	۰/۹۴	پسروی ژنتیکی	

** بیانگر معنی دار در سطح احتمال ۱٪.

جدول ۴- برآورد پارامترهای مختلف در برازش سه پارامتری برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی برنج

تلاقی	صفت	m	[a]	[d]	χ²
IRFAON-215 × شاهپسند	طول دانه (cm)	۱۰/۸۶**	۰/۸۸**	-۰/۱۹	۳۶/۰۳**
	عرض دانه (cm)	۲/۷۱**	۰/۱۰**	-۰/۱۶**	۸۲/۹۸**
	شکل دانه	۴/۰۲**	۰/۱۸**	۰/۰۸	۱۳۹/۶۳**
	وزن صد دانه (gr)	۳/۳۷**	۰/۵۹**	۰/۳۰**	۹۴/۸۳**
	عملکرد دانه (gr)	۳۵/۷۸**	۲/۵۵*	۳/۱۸	۱۱۱/۸۳**
	ارتفاع گیاه (cm)	۱۴۰/۵۸**	۱۹/۰۲**	۲۳/۲۱**	۱۳/۴۵**
	طول خوشه (cm)	۳۱/۴۰**	-۰/۰۹	۶/۲۷**	۳۹/۱۰**
IRFAON-215 × صالح	طول دانه (cm)	۱۰/۳۶**	۰/۴۳**	۰/۰۵	۶۶/۱۰**
	عرض دانه (cm)	۲/۴۶**	۰/۱۰**	-۰/۱۶**	۲۱۰/۸۷**
	شکل دانه	۴/۳۳**	۰/۴۷**	۰/۱۵*	۱۴۳/۷۱**
	وزن صد دانه (gr)	۲/۸۱**	۰/۱۴**	۰/۳۲**	۱۲۳/۵۳**
	عملکرد دانه (gr)	۳۶/۳۲**	۲/۷۸	۱۷/۲۳**	۳۸/۶۱**
	تعداد روز تا خوشه دهی	۹۳/۱۴**	۹/۹۷**	۰/۷۶*	۴۶۹/۶۷**

* و **: به ترتیب نشان دهنده معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

می دهند که برای اغلب صفات مورد بررسی مدل های برازش شده وابسته به والد های مورد تلاقی بودند، اما برای عملکرد دانه در هر دو تلاقی فقط پارامتر های غالبیت و اثر متقابل افزایشی × افزایشی معنی دار شدند. برای صفت عرض و شکل دانه در تلاقی IRFAON-215

تا خوشه دهی معنی دار بود، ولی در تلاقی دیگر برای هیچکدام از صفات معنی دار نشد. همچنین اثر متقابل افزایشی × غالبیت [ad] در تلاقی اول برای وزن صد دانه و در تلاقی دوم برای عرض دانه، وزن صد دانه و تعداد روز تا خوشه دهی اثر معنی دار نشان داد. این نتایج نشان

بیانگر اهمیت انتخاب والدین در بررسی صفات مورد مطالعه می‌باشد.

نتایج حاصل از برآورد اجزای واریانس در جدول ۷ آورده شده است. مقدار درجه غالبیت بیانگر وجود اثر فوق غالبیت برای طول و شکل دانه، وزن صد دانه و ارتفاع گیاه در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند و وزن صد دانه و شکل دانه در تلاقی صالح × IRFAON-215 بود و برای سایر صفات در هر دو تلاقی درجاتی از غالبیت ناقص مشاهده گردید. مقدار مثبت پارامتر F در

× شاه‌پسند فقط اثرات آلی معنی‌دار بودند، ولی در تلاقی صالح × IRFAON-215 برای این صفات اثرات متقابل غیرآلی نیز معنی‌دار به دست آمدند. در توارث صفات وزن صد دانه نیز در هر دو تلاقی با وجود این که اثرات اپیستازی حایز اهمیت بودند، ولی نوع اثرات اپیستازی متفاوت بود، به طوری که در تلاقی اول توارث وزن صد دانه تحت کنترل اثر متقابل افزایشی × غالبیت بود، ولی در تلاقی دوم علاوه بر این نوع اثر متقابل، اثر متقابل افزایشی × افزایشی نیز معنی‌دار بود. این موضوع

جدول ۵- آزمون‌های مقیاس A، B، C و D برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی برنج

تلاقی	صفت	A	B	C	D
IRFAON-215 × شاه‌پسند	طول دانه (cm)	۰/۵۹**	۰/۲۹	۱/۶۰**	۰/۳۶**
	عرض دانه (cm)	-۰/۳۱**	-۰/۳۶**	-۰/۷۷**	-۰/۰۵
	شکل دانه	۰/۶۹**	۰/۶۷**	۱/۹۰**	۰/۲۷**
	وزن صد دانه (gr)	۰/۶۹**	-۰/۰۴	۰/۶۷**	۰/۰۱
	عملکرد دانه (gr)	-۱۴/۶۷**	-۱۱/۸۳*	-۶۴/۳۶**	-۱۸/۹۳**
	ارتفاع گیاه (cm)	-۱۰/۱۴*	۷/۵۲	-۱۶/۴۲*	-۶/۹۰
IRFAON-215 × صالح	طول دانه (cm)	-۰/۰۹	۰/۴۷*	-۰/۱۲	-۰/۲۵
	عرض دانه (cm)	-۰/۷۵**	-۰/۴۸**	-۱/۱۱**	۰/۰۶
	شکل دانه	۱/۲۳**	۱/۱۶**	۱/۸۵**	-۰/۲۷*
	وزن صد دانه (gr)	-۰/۳۹**	۰/۱۹*	۰/۳۶**	۰/۲۸**
	عملکرد دانه (gr)	-۱۷/۰۳**	-۱۳/۵۱*	-۶۳/۲۶**	-۱۶/۳۶**
	تعداد روز تا خوشه‌دهی	-۶/۷۴**	۱۱/۳۹**	-۱/۲۳	-۲/۹۴**

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

جدول ۶- برآورد پارامترهای مختلف در برآورد شش پارامتری برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی برنج

تلاقی	صفت	m	[a]	[d]	[aa]	[ad]	[dd]
IRFAON-215 × شاه‌پسند	طول دانه (cm)	۱۰/۹۱**	۰/۹۴**	-۰/۹۶	-۰/۷۲	۰/۱۵	-۰/۱۶
	عرض دانه (cm)	۲/۵۷**	۰/۱۳**	۰/۱۳	۰/۱۰	۰/۰۳	۰/۵۷
	شکل دانه	۴/۲۸**	۰/۱۵	-۰/۶۷	-۰/۵۴	۰/۰۱	-۰/۸۲
	وزن صد دانه (gr)	۳/۵۸**	۰/۸۸**	۰/۲۴	۰/۰۲	۰/۳۷**	-۰/۶۳
	عملکرد دانه (gr)	۳۱/۲۸**	۴/۴۱	۵۰/۲۲**	۳۷/۸۶**	۱/۴۲	-۱۱/۳۶
	ارتفاع گیاه (cm)	۱۵۰/۲۷**	۱۱/۶۲**	۳۸/۵۹*	۱۳/۸۰	-۸/۸۳	-۱۱/۱۸
IRFAON-215 × صالح	طول دانه (cm)	۱۰/۴۹**	۰/۸۹**	۰/۶۴	۰/۵۰	۰/۲۸	-۰/۸۸
	عرض دانه (cm)	۲/۳۴**	-۰/۰۴	۰/۰۳	-۰/۱۲	-۰/۱۴*	۱/۳۵**
	شکل دانه	۴/۵۱**	۰/۳۷**	۰/۳۷	۰/۵۴	-۰/۰۴	-۲/۹۳**
	وزن صد دانه (gr)	۳/۰۹**	۰/۳۴**	-۰/۲۲	-۰/۵۶**	۰/۲۹**	۰/۷۶
	عملکرد دانه (gr)	۳۸/۴۹**	۰/۸۲	۵۸/۱۳**	۳۲/۷۲**	-۱/۷۶	-۲/۱۸
	تعداد روز تا خوشه‌دهی	۹۳/۵۰**	۱/۹۸**	۸/۴۶**	۵/۸۸**	-۹/۰۷**	-۱۰/۵۳*

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

وراثت‌پذیری عمومی در تلاقی اول دارای دامنه‌ای از ۰/۷۱ در ارتفاع گیاه تا ۰/۱۰ در عملکرد دانه بود (جدول ۷). برای تلاقی دوم بالاترین وراثت‌پذیری عمومی (مربوط به صفات شکل دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی) ۰/۵۶ و کمترین میزان مربوط به صفات طول و عرض دانه (۰/۲۶) بود. همچنین بیشترین و کمترین وراثت‌پذیری خصوصی در تلاقی اول به ترتیب مربوط به صفات عرض دانه (۰/۵۳) و عملکرد دانه (۰/۰۷) بود. در حالی که در تلاقی صالح IRFAON-215 × بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی به صفت تعداد روز تا خوشه‌دهی (۰/۴۱) و کمترین مقدار به صفت شکل دانه (۰/۱۴) تعلق داشت. وراثت‌پذیری بدست آمده در این تحقیق در مقایسه با سایر مطالعات متفاوت بوده است، برای مثال میزان وراثت‌پذیری خصوصی برای صفت ارتفاع گیاه در مقایسه با نتایج Verma & Srivastava (2004) کمتر برآورد گردید، این اختلاف می‌تواند به تفاوت در والدین انتخابی در آزمایشات مختلف و همچنین تأثیر عوامل محیطی متفاوت بر روی صفات در شرایط مختلف نسبت داده شود. البته وجود تفاوت زیاد بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی بیانگر اهمیت غالبیت در کنترل صفات می‌باشد. بنابراین تفاوت بین نتایج تحقیقات مختلف از نظر میزان وراثت‌پذیری خصوصی می‌تواند به نوع اثرهای افزایشی، غالبیت و اپیستازی نیز نسبت داده شود.

تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند برای طول، عرض و شکل دانه و ارتفاع گیاه مبین این مطلب بود که ژن‌های غالب عمدتاً در والد شاه‌پسند که مقدار بیشتری از صفات مذکور را در مقایسه با والد دیگر داشتند، قرار گرفته‌اند. در عین حال، برای عملکرد دانه مقدار بیشتر صفت مربوط به والد IRFAON-215 متعلق بود که نشان از وجود آل‌های غالب بیشتر در این والد می‌باشد. در تلاقی صالح IRFAON-215 × نیز علامت مثبت برای صفات عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی در ارتباط با این شاخص به دست آمد. با توجه به این که مقدار بیشتر این صفات در والد IRFAON-215 مشاهده شد، می‌توان گفت که آل‌های غالب عمدتاً در این والد تجمع یافته‌اند.

قدر مطلق پارامتر $F/\sqrt{(HD)}$ برای صفات طول، عرض و شکل دانه، وزن صد دانه، ارتفاع گیاه و طول خوشه در تلاقی IRFAON-215 × شاه‌پسند و صفات عرض و شکل دانه، عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی در تلاقی صالح IRFAON-215 × نشان‌دهنده وجود تفاوت در علامت و بزرگی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مذکور بود. از طرفی برای باقیمانده صفات در دو تلاقی که قدر مطلق این پارامتر بزرگتر از یک بود، بیانگر عدم تفاوت در بزرگی و علامت ژن‌های مسئول این صفات در مکان‌های مختلف است.

جدول ۷- برآورد اجزای تنوع برای صفات مورد مطالعه در دو تلاقی برنج

وراثت‌پذیری خصوصی	وراثت‌پذیری عمومی	F/ \sqrt{DA}	$\sqrt{D/A}$	F	E	D	A	صفت	تلاقی
۰/۱۰	۰/۱۸	۰/۱۳	۱/۲۴	۰/۰۱	۰/۲۷	۰/۱۰	۰/۰۶	طول دانه (cm)	IRFAON-215 × شاه‌پسند
۰/۵۳	۰/۵۶	۰/۴۴	۰/۳۵	۰/۰۱	۰/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۴	عرض دانه (cm)	
۰/۱۸	۰/۶۶	۰/۶۸	۲/۳۱	۰/۱۱	۰/۰۶	۰/۳۶	۰/۰۷	شکل دانه	
۰/۲۱	۰/۶۱	-۰/۰۸	۱/۹۶	-۰/۰۱	۰/۰۳	۰/۱۳	۰/۰۳	وزن صد دانه (gr)	
۰/۰۷	۰/۱۰	-۳/۲۴	۰/۸۳	-۶۱/۸۷	۱۴۳/۷۵	۱۵/۷۹	۲۳/۱۴	عملکرد دانه (gr)	
۰/۳۵	۰/۷۱	۰/۴۸	۱/۴۳	۱۴۴/۰۱	۸۷/۰۸	۴۲۴/۳۳	۲۰۸/۱۱	ارتفاع گیاه (cm)	
۰/۳۴	۰/۴۵	-۰/۱۱	۰/۸۰	-۰/۹۳	۸/۴۷	۶/۸۹	۱۰/۶۷	طول خوشه (cm)	
۰/۱۹	۰/۲۶	۱/۴۲	۰/۸۴	۰/۱۸	۰/۲۶	۰/۱۵	۰/۱۴	طول دانه (cm)	IRFAON-215 × صالح
۰/۲۰	۰/۲۶	۰/۰۰	۰/۸۲	۰/۰۰	۰/۰۳	۰/۰۱	۰/۰۱	عرض دانه (cm)	
۰/۱۴	۰/۵۶	۰/۴۴	۲/۴۲	۰/۰۸	۰/۱۲	۰/۴۳	۰/۰۷	شکل دانه	
۰/۱۵	۰/۲۹	۲/۳۹	۱/۳۸	۰/۰۴	۰/۰۵	۰/۰۴	۰/۰۲	وزن صد دانه (gr)	
۰/۳۱	۰/۳۲	۰/۳۹	۰/۰۷	۴/۹۹	۱۹۸/۱۳	۰/۸۹	۱۸۱/۲۸۶	عملکرد دانه (gr)	
۰/۴۱	۰/۵۶	۰/۹۲	۰/۸۴	۴/۸۸	۳/۳۹	۴/۴۷	۶/۳۴	تعداد روز تا خوشه‌دهی	

جدول ۸- تعداد عوامل ژنتیکی با استفاده از فرمول های مختلف و سود ژنتیکی گزینش

تلاقی	صفت	EF1	EF2	EF3	EF4	EF5	Efm	GS5%	GS10%	GS20%
IRFAON-215 × شاه‌پسند	طول دانه (cm)	۵/۴۸	۳۷/۰۹	۵/۲۴	۹/۲۶	۰/۸۴	۱۱/۵۷	۰/۱۲	۰/۱۰	۰/۰۸
	عرض دانه (cm)	۰/۲۴	۰/۹۵	۰/۲۲	۰/۲۴	۰/۱۶	۰/۳۶	۰/۲۳	۰/۱۹	۰/۱۵
	شکل دانه	۰/۱۱	۱/۱۸	۰/۰۸	۰/۲۹	۰/۰۴	۰/۳۴	۰/۱۶	۰/۱۴	۰/۱۱
	وزن صد دانه (gr)	۳/۰۲	۳۱/۲۹	۲/۶۸	۷/۸۲	۱/۱۹	۹/۲۰	۰/۱۲	۰/۱۰	۰/۰۸
	عملکرد دانه (gr)	۲/۷۵	۱/۵۵	۰/۲۹	۰/۳۹	۰/۰۴	۱/۰۰	۱/۸۸	۱/۶۱	۱/۲۸
	ارتفاع گیاه (cm)	۱/۷۳	۸/۰۴	۱/۰۰	۲/۰۱	۰/۵۶	۲/۶۷	۱۲/۴۳	۱۰/۶۲	۸/۴۵
IRFAON-215 × صالح	طول دانه (cm)	۱/۹۳	۱۰/۱۸	۱/۸۸	۲/۵۵	۰/۵۵	۳/۴۲	۰/۲۴	۰/۲۱	۰/۱۷
	عرض دانه (cm)	۰/۹۴	۲/۳۱	۰/۴۳	۰/۵۸	۰/۱۴	۰/۸۸	۰/۰۸	۰/۰۷	۰/۰۶
	شکل دانه	۰/۶۲	۸/۹۱	۰/۵۷	۲/۲۳	۰/۲۴	۲/۵۱	۰/۱۵	۰/۱۳	۰/۱۰
	وزن صد دانه (gr)	۱/۵۱	۰/۴۹	۰/۰۶	۰/۱۲	۰/۰۳	۰/۴۴	۰/۰۸	۰/۰۷	۰/۰۶
	عملکرد دانه (gr)	۱/۸۱	۰/۱۵	۰/۰۴	۰/۰۴	۰/۰۱	۰/۴۱	۱۰/۹۸	۹/۳۸	۷/۴۷
	تعداد روز تا خوشه‌دهی	۱۴/۶۱	۷۶/۹۴	۱۴/۲۳	۱۹/۲۳	۹/۰۵	۲۶/۸۱	۲/۳۶	۲/۰۱	۱/۶۰

EF1- EF5: تعداد عوامل مؤثر محاسبه شده بر اساس روش‌های مختلف (رایت، متر و سه روش لاند)، Efm: میانگین تعداد عوامل مؤثر محاسبه شده روش‌های فوق GS10%، GS20% و سود ژنتیکی حاصل از گزینش با شدت ۵، ۱۰ و ۲۰ درصد.

مبنی بر تأثیر اثر غیرافزایشی در کنترل عملکرد دانه هماهنگی دارد. همچنین Verma & Srivastava (2004) اظهار داشتند که برای کنترل ژنتیکی صفات ارتفاع گیاه و عملکرد دانه در بوته علاوه بر اثر افزایشی، اثر غالبیت نیز سهمیم است. همچنین Honarnejad & Torang (2002) بر وجود اثر متقابل غیرآلی در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه و ارتفاع گیاه تأکید نمودند. وجود اثرات غالبیت و اثر متقابل غالبیت × غالبیت معنی‌دار برای صفت تعداد روز تا خوشه‌دهی در تلاقی صالح × IRFAON-215 نشان می‌دهد که این صفت توسط اپیستازی مضاعف کنترل می‌شود (Kearsey & Pooni, 1996). اثر افزایشی و اثر متقابل غالبیت × غالبیت که برای شکل دانه در تلاقی صالح × IRFAON-215 معنی‌دار شد، می‌تواند منجر به افزایش صفت در نتاج هتروزایگوت گردد (Kearsey & Pooni, 1996).

مقدار بالای وراثت‌پذیری در این تحقیق برای صفت ارتفاع گیاه در تلاقی اول و تعداد روز تا خوشه‌دهی در تلاقی دوم قابل مقایسه با نتایج گزارش Verma & Srivastava (2004) و Hosseini et al. (2005) می‌باشد. همچنین نتایج مشاهده شده در این تحقیق با گزارش Sharma & Mani (2001) مبنی بر سهم بیشتر اثر غیرافزایشی ژن‌ها در کنترل صفات تعداد روز تا ۵۰٪ گل‌دهی، ارتفاع گیاه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در

تعداد عوامل مؤثر کنترل کننده صفات مورد بررسی و بازده ژنتیکی گزینش در جدول ۸ درج شده است. بیشترین و کمترین میانگین تعداد عوامل مؤثر برای تلاقی اول به ترتیب مربوط به طول دانه (۱۱/۵۷) و شکل دانه (۰/۳۴) بود. در تلاقی دوم تعداد روز تا خوشه‌دهی بیشترین تعداد عوامل مؤثر (۲۶/۸۱) را به خود اختصاص داد. همچنین این نتایج نشان دادند که ارتفاع گیاه در تلاقی اول و عملکرد دانه در تلاقی دوم بیشترین بازده ژنتیکی را در هر سه شدت گزینش ۵، ۱۰ و ۲۰ درصد دارا بودند.

مدل ساده افزایشی-غالبیت برای تمام صفات مطالعه شده به طور مناسب تنوع مشاهده شده را توجیه نمود، که می‌تواند دلیلی بر وجود اثرات متقابل غیرآلی (دو ژنی و یا حتی بیشتر) باشد. در بررسی مدل شش پارامتری همان طور که ملاحظه گرد، صفات طول و عرض دانه در تلاقی اول و طول دانه در تلاقی دوم فقط تحت تأثیر اثر افزایشی قرار داشتند. در حالی که وزن صد دانه، ارتفاع گیاه و عملکرد دانه در تلاقی اول و عرض و شکل دانه، وزن صد دانه، عملکرد دانه و تعداد روز تا خوشه‌دهی در تلاقی دوم توسط اثرات غیر افزایشی (غالبیت و یا اثرات اپیستازی) نیز تحت تأثیر قرار گرفتند. این نتایج با یافته‌های Acharya et al. (2000)، Hosseini et al. (2005) و Mumeni (1996)

فاکتورهای مؤثر در مقایسه با صفاتی که این اجزا معنی‌دار شده‌اند، واقعی‌تر می‌باشد و از اریب کمتری برخوردار می‌باشند. همچنین در مورد صفات عرض دانه، شکل دانه و طول خوشه در تلاقی اول و عرض دانه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در تلاقی دوم با وجودی که تعداد فاکتورهای مؤثر کمتر از یک برآورد شده است، اما با در نظر گرفتن وجود وراثت‌پذیری و اجزای واریانس که این صفات را جزء صفات کمی قلمداد می‌نماید، بایستی در کنترل ژنتیکی این صفات بیشتر از یک ژن وجود داشته باشد (Coates & White, 1998).

برای عملکرد دانه هتروزیس قابل ملاحظه‌ای در هر دو تلاقی مشاهده گردید و از طرفی اثر متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت معنی‌دار نگردید. در نتیجه هتروزیس مشاهده شده نمی‌تواند ناشی از اثرات متقابل غیرآلی باشد (Kearsey & Pooni, 1996). برای صفت مذکور در غیاب اثر متقابل افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت و وجود هتروزیس مثبت معنی‌دار، اثر غالبیت [d] بالاتر از اثر افزایشی [a] بود. از یافته‌های فوق می‌توان استنباط نمود که اثر غالبیت برای برخی و یا تمام ژن‌ها بالاتر از اثر افزایشی است و همچنین ژن‌های کنترل‌کننده صفات بین والدین پراکنده هستند (Mather & Jinks, 1977). به عبارتی دیگر تمام آلل‌های افزایشنده در یکی از والدین وجود ندارند (Kearsey & Pooni, 1996). از مجموع شرایط فوق در هر دو تلاقی می‌توان جمع‌بندی نمود که هتروزیس مشاهده شده برای عملکرد دانه به عمل غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده این صفت ارتباط دارد در نتیجه امکان بهره‌گیری از ارقام فوق در برنامه‌های تولید هیبرید جهت نیل به عملکرد بالا وجود خواهد داشت.

بوته مشابه بود. اهمیت بیشتر اثر افزایشی ژن‌های کنترل‌کننده صفات طول و عرض دانه در تلاقی اول و طول دانه در تلاقی دوم، امکان‌پذیری جهت دستیابی به ژنوتیپ‌هایی با دانه‌های طویل را در هر دو تلاقی فراهم می‌آورد. برای عملکرد دانه و سایر صفات که سهم عمل غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل آنها بیشتر بود، امکان استفاده از تلاقی‌های دو والدی و در نتیجه، بهره‌گیری از هتروزیس وجود دارد.

برای برآورد حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات، چهار فرض شامل عدم وجود اثر متقابل غیرآلی، تساوی اختلاف‌های ژنی، پیوستگی کامل آلل‌های مشابه در والدین و عدم وجود لینکاژ بین ژن‌ها در نظر گرفته می‌شود، که اگر هر کدام از فرضیات فوق برقرار نباشند، تعداد فاکتورهای مؤثر کمتر از میزان واقعی برآورد می‌شوند (Mather & Jinks, 1977; Kearsey & Pooni, 1996). در تحقیق حاضر از چهار فرض فوق فقط فرض عدم وجود اپیستازی مورد بررسی قرار گرفته است، بنابراین برآورد حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات می‌تواند دارای اریب باشد و به همین دلیل از چندین روش برای برآورد آنها استفاده گردید، تا یک متوسط قابل قبول از حداقل تعداد ژن‌ها برای صفات مورد مطالعه ارائه گردد. با این وجود، از آنجا که برای تمام صفات به جز صفات طول، عرض و شکل دانه و طول خوشه در تلاقی اول و طول دانه در تلاقی دوم، حداقل یکی از اثرات غیر افزایشی معنی‌دار بودند، احتمالاً برآورد حداقل تعداد فاکتورهای مؤثر یا ژن‌ها در آنها از مقدار واقعی اریب خواهد داشت و کمتر از مقدار واقعی برآورد شده است. بنابراین برای چند صفت فوق که اپیستازی و غالبیت وجود نداشته است، برآورد حداقل تعداد

REFERENCES

1. Acharya, B., Swain, B. & Pande, K. (2000). Nature of gene action for yield and its components in lowland rices using diallel analysis. *Oryza*, 37, 76-78.
2. Alam, M. F., Khan, M. R., Nuruzzaman, M., Parvez, S., Swaraz, A. M., Alam, I. & Ahsan, N. (2004). Genetic basis of heterosis and inbreeding depression in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Zhejiang University Science*, 5, 406-411.
3. Coates, S. T. & White, D. G. (1998). Inheritance of resistance to gray leaf spot in crosses involving selected resistant inbred lines of corn. *Phytopathology*, 88, 972-982.
4. Cruz, R. P., Milach, S. C. K. & Luiz, C. F. (2006). Inheritance of rice cold tolerance at the germination stage. *Genetic and Molecular Biology*, 29, 314-320.
5. FAO. (2007). *FAO Annual statistics reports*. Available from: <http://faostat.fao.org/site/567>
6. Hallauer, A. R. & Miranda, J. B. (1988). *Quantitative genetics in maize breeding*. (2nd ed.). Ames (IA): Iowa State University Press. 486 pp.

7. Hayman, B. I. (1958). The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*, 12, 371-390.
8. Honarnejad, R. (1994). Genetic structure and combining ability of Iranian rice cultivars (*Oryza sativa* L.). *Iranian Journal of Agriculture Sciences*, 25, 31-50. (In Farsi).
9. Honarnejad, R. & Torang, A. R. (2002). Study of gene effects in controlling of some quantitative traits in rice. *Iranian Journal of Agriculture Sciences*, 32, 263-273. (In Farsi).
10. Hosseini, M., Honarnejad, R. & Torang, A. R. (2005). Estimation of gene effects and combining ability for some of quantitative traits in rice by diallel method. *Iranian Journal of Agriculture Sciences*, 36, 21-32. (In Farsi).
11. Kang, M. S. (1994). *Applied Quantitative Genetics*. Baton Rouge, LA, USA.
12. Kearsey, M. J. & Pooni, H. S. (1996). *The genetical analysis of quantitative traits*. (1st ed.). Chapman and Hall, London. 381 pp.
13. Lande, R. (1981). The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within populations. *Genetics*, 99, 541-553.
14. Mather, K. & Jinks, J. L. (1977). *Introduction to biometrical genetics*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY, pp.73-80.
15. Mather, K. & Jinks, J. L. (1982). *Biometrical genetics. The study of continuous variation*. (3rd ed.). Chapman and Hall, London: 396 pp.
16. Matzinger, D. F. (1963). Experimental estimates of genetic parameters and their applications in self fertilizing plants. In: W.D. Hanson and H.F. Robinson (Eds.). *Statistical Genetics and Plant Breeding*. No. 982. NAS-NRC.
17. Mumeni, A. (1996). *Study combining ability, gene action and correlations for most agronomic traits in rice Cultivars*. Ms.C. Thesis, Faculty of Agriculture, Tehran University.
18. Nuruzzaman, M., Alam, M. F., Ahmed, M. G., Shohael, M. A., Biswas, M. K., Amin, M. R. & Hossain, M. M. (2002). Studies on parental variability and heterosis in rice (*Oryza sativa* L.). *Pakistan Journal of Biological Science*, 5, 1006-1009.
19. Roy, A. & Panawar, D. (1993). Nature of gene interaction in the inheritance of quantitative characters in rice. *Annual Agriculture Research*, 14, 55-61.
20. Roy, D. (2000). Plant breeding analysis and exploitation of variation. Alpha Science International LTD, pp. 701.
21. Sharma, R. K. & Mani, S. C. (2001). Combining ability studies for grain yield and other associated characters in basmati rice (*Oryza sativa* L.). *Crop Improvement*, 28, 236-243.
22. Verma, O. P. & Srivastava, H. K. (2004). Genetic component and combining ability analyses in relation to heterosis for yield and associated traits using three diverse rice-growing ecosystems. *Field Crop Research*, 88, 91-102 pp.
23. Virmani, S. S., Mao, C. X. & Hardy, B. (2003). Hybrid rice for food security, poverty alleviation, and environmental protection. In: Proceedings of the 4th International Symposium on Hybrid Rice. Hanoi, Vietnam, 14-17 May 2002. Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute. 407 p.
24. Warner, J. N. (1952). A method for estimating heritability. *Agronomy Journal*, 44, 427-430.
25. Wright, S. (1968). The genetics of quantitative variability. In: Wright S. (Editor). *Evolution and Genetics of Populations*. 2nd ed. Volume 1. Chicago (IL): University of Chicago Press. p. 373-420.
26. Wynne, J. C., Eney, D. A. & Rice, P. H. (1970). Combining ability estimation in *Arachis hypogaea* L. II. Field performance of F1 hybrids. *Crop Science*, 10, 713-715.