

بررسی ترکیب‌پذیری لاین‌ها و ارقام برنج با استفاده از تجزیه دی‌آل

سید مصطفی صادقی^{۱*}، حبیب‌الله سمیع‌زاده^۲ و مهرزاد‌الله قلی‌پور^۳

۱، عضو هیأت علمی دانشگاه آزاد اسلامی لاهیجان، ۲، استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه گیلان،

۳، عضو هیأت علمی مؤسسه تحقیقات برنج

(تاریخ دریافت: ۸۷/۵/۱۹ - تاریخ تصویب: ۸۸/۱/۳۰)

چکیده

به منظور بررسی عمل ژن‌ها و ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در ۳ لاین و ۳ رقم برنج از لحاظ صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور در بوته، تعداد دانه در خوشه، طول دوره رشد، ارتفاع بوته، طول خوشه، طول برگ پرچم، طول و عرض دانه از طرح دی‌آل کراس 6×6 یک طرفه استفاده گردید. در سال ۱۳۸۲ والدین و نتاج حاصل از آنها در قالب طرح بلوكهای کامل تصادفی با سه تکرار در مؤسسه تحقیقات برنج کشور واقع در رشت، کشت گردیدند. نتایج تجزیه واریانس حاکی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین ژنوتیپ‌ها برای تمامی صفات بود. نتایج تجزیه دی‌آل بر اساس روش دوم گربفینگ نشان داد که اثر ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) برای همه صفات در سطح آماری ۱٪ معنی‌دار است. نسبت میانگین مربعات GCA به SCA در مورد صفات تعداد پنجه بارور، طول برگ پرچم، طول و عرض دانه معنی‌دار بود. در نتیجه برای این صفات بیشترین سهم واریانس ژنتیکی به واریانس افزایشی اختصاص دارد. قابلیت وراثت‌پذیری خصوصی آنها به ترتیب $0/52$ ، $0/53$ ، $0/65$ و $0/68$ برآورد شد. برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در خوشه، طول دوره رشد، ارتفاع بوته و طول خوشه اثر غیرافزایشی ژن‌ها نقش مهمی داشت و تحلیل گرافیکی نتایج نشان داد که کنترل ژنتیکی این صفات بصورت فوق غالب است.

واژه‌های کلیدی: ترکیب‌پذیری، برنج، دی‌آل، عمل ژن، وراثت‌پذیری.

و 1954a, b; Jinks, 1954; Jinks & Hyman, 1953)

سپس توسط محققین دیگر تکمیل گردید (Wright, 1984; Pooni et al., 1985)

Sawant & Sharma (1992) برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در خوشه و وزن صد دانه اثر افزایشی ژن را مهم تلقی کرده و روش‌های اصلاح مبتنی بر گزینش را برای اصلاح این صفات پیشنهاد دادند. در حالیکه در صفات طول خوشه، تعداد روز تا گلدهی و طول دوره رشد اثر غیر افزایشی ژن‌ها را مهم، و روش‌های مبتنی بر دو رگ‌گیری و انتخاب در نسل‌های تفکیک را پیشنهاد دادند. در مطالعه‌ای در قالب طرح دی‌آل در

مقدمه

نیاز آینده کشور به تأمین برنج با تکیه بر منابع داخلی از طریق تولید واریته‌های پرمحصول و با کیفیت مطلوب قابل تصور می‌باشد. اصلاح ارقام برنج به منظور افزایش عملکرد آنها نیز مستلزم شناخت ساختار ژنتیکی، ترکیب‌پذیری ارقام زراعی و میزان وراثت‌پذیری در آنها است.

تلaci های دی‌آل یکی از روش‌های معمول در گیاهان خودگشن برای دستیابی به این گونه اطلاعات می‌باشد (Farshadfar, 1996). اصول این روش در دهه Griffing, 1956a, b; Hayman, ۱۹۵۰ میلادی بیان

صفت تعداد پنجه در بوته وراثت‌پذیری خصوصی متوسط و صفات تعداد روز تا رسیدگی کامل و عملکرد دانه وراثت‌پذیری خصوصی کمی را داشتند. Hoseyni et al. (2002) در یک طرح دی‌آلل یک طرفه 8×8 هفت صفت کمی را مورد ارزیابی قرار دادند و نتایج حاکی از وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین ارقام و همچنین ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی میان والدین و هیبریدها بود. در این بررسی سهم اثرات غیرافزایشی بیشتری برای صفات شاخص برداشت، وزن شلتوك در بوته، طول دوره رشد زمان نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه‌ها گزارش شد. بنابراین گزینش براساس این صفات را با موفقیت همراه ندانستند. با توجه به تحقیقات ارائه شده، به نظر می‌رسد که به دلیل تغییر در نوع مواد ژنتیکی به کار رفته و همچنین تغییر محیط آزمایش، روند یکسانی از نظر ماهیت کنترل ژنتیکی برای صفات گوناگون در پنجه وجود ندارد. از آنجائیکه بررسی عمل و تظاهر ژن‌ها در محیط‌های مختلف متفاوت بوده و همچنین اثر متقابل ژنتیک در محیط نیز در بررسی ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی دخیل است، لذا در تحقیق حاضر علاوه بر بررسی قابلیت ترکیب‌پذیری لاین‌ها و ارقام مورد بررسی از نظر صفات مختلف و چگونگی کنترل صفات توسط ژن‌ها، جهت انتخاب دقیق برنامه به نزدیک صورت گرفت تا بر این اساس بتوان با استفاده از روش‌های دورگ‌گیری و بررسی نسل‌های در حال تفکیک آنها و یا ایجاد ارقام دورگ به ایدیو‌تیپ مناسب کشت در منطقه مورد ارزیابی دست یافت.

مواد و روش‌ها

این بررسی در سال ۱۳۸۱-۸۲ در مؤسسه تحقیقات پنجه کشور واقع در رشت انجام گرفت. در این آزمایش ۳ لاین و ۳ رقم پنجه به نام‌های IR36، لاین ۵۰، لاین کیفی ۴، دیلمانی، بیانم و قشنگه به صورت طرح دی‌آلل یک طرفه با یکدیگر تلاقی داده شدند و نتایج آنها به همراه والدین در قالب طرح بلوهای کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. ارقام قشنگه، دیلمانی و بیانم از ارقام بومی گیلان بوده که اولی به دلیل زودرسی و دو رقم دیگر علاوه بر زودرسی، از نظر کیفیت پخت عالی و عطر وطعم، مورد توجه می‌باشند. IR36 به عنوان یکی

برنج، میانگین مربعات ترکیب‌پذیری خصوصی و عمومی معنی‌داری را برای صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه بارور در بوته، طول خوش، طول و عرض برگ پرچم، تعداد دانه در خوش و عملکرد دانه گزارش کردند و اظهار داشتند که بین ارقام و هیبریدها از نظر صفات مورد بررسی تنوع ژنتیکی زیادی وجود دارد & Sarvki (1996) در یک بررسی بروی ۶ رقم برج به روش دی‌آلل، ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌داری برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در خوش، طول خوش و تعداد خوش در بوته گزارش کردند، همچنین بزرگ‌تر بودن میانگین مربعات ترکیب‌پذیری عمومی نسبت به میانگین مربعات ترکیب‌پذیری خصوصی را حاکی از اهمیت عمل افزایشی ژن‌ها نسبت به اثرات غیر افزایشی در بروز این صفات دانستند (Danraj & Sheng, Singh et al., 1992) (1991) گزینش برای صفات ارتفاع بوته، تعداد روز تا شروع گلدهی و وزن هزار دانه را به دلیل وراثت‌پذیری Moria & Kinoshiata (1991) یک طرح دی‌آلل کامل با ۵ رقم را اجرا کردند و سهم اثر افزایشی بیشتری را نسبت به اثر غالبیت ژن‌ها برای صفات دانه در خوش، طول خوش، طول ساقه و تعداد خوش در بوته گزارش کردند ولی در مورد وزن صد دانه، طول و عرض دانه نتیجه بالعکس بود. Bagheri et al. (2001) میانگین ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌داری را برای صفات ارتفاع بوته، تعداد روز تا ۵٪ گلدهی، تعداد پنجه در بوته، تعداد دانه در خوش، طول و عرض دانه گزارش کردند و سهم اثرات افزایشی ژن را برای این صفات نسبت به اثرات غیر افزایشی ژن را مؤثرتر گزارش کردند. در این بررسی صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته و عملکرد دانه توارث‌پذیری خصوصی بالا و صفت طول خوش وراثت‌پذیری خصوصی متوسطی نشان دادند.

Honarnejad (1997) در یک بررسی دی‌آلل نتیجه گرفت که در شکل‌گیری صفات تعداد پنجه بارور و ارتفاع بوته افزایشی ژن‌ها و در کنترل ژنتیکی صفاتی مانند زمان رسیدگی کامل دانه و عملکرد دانه در بوته اثرات غیر افزایشی ژن‌ها سهم بیشتری دارند. همچنین در این بررسی ارتفاع بوته وراثت‌پذیری خصوصی بالا،

و غالبیت (F)، جزء مربوط به اثر افزایشی ژن‌ها (D) و میانگین درجه غالبیت^{۱/۲} (H_1/D) به روش هیمن برآورد شد (Hayman, 1954b). جهت تجزیه واریانس ساده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹ و برای تجزیه ژنتیکی و تعیین پارامترهای روش‌های Griffing و Hayman از نرم‌افزار Diallel که به زبان Qbasic تهیه گردیده است استفاده شد (Mark & James, 1994).

نتایج و بحث

تجزیه واریانس ساده صفات نشان داد که واریانس میانگین ژنوتیپ‌ها برای کلیه صفات در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار است. این امر نشان دهنده وجود تفاوت‌های ژنتیکی بین ارقام و هیبریدهای برنج برای صفات مورد ارزیابی است. به دلیل معنی‌دار بودن اختلافات بین ژنوتیپ‌ها برای تمام صفات تجزیه دی‌آلل به روش دوم گریفینگ انجام و نتایج آن در جدول ۱ ارائه شد.

تجزیه و تحلیل گرافیکی و برآورد پارامترهای ژنتیکی به روش هیمن

با توجه به اینکه برای کلیه صفات مورد بررسی ضریب رگرسیون مقادیر Wr (کوواریانس نتاج با والد مشترک) روی Vr (واریانس ردیفها) با عدد یک تفاوت معنی‌داری نشان نداد ولی با عدد صفر تفاوت معنی‌دار داشت، لذا فرضیات هیمن مبنی بر آنکه هر مکان ژنی دارای دو آلل است، ژن‌ها مستقل‌اً در والدها توزیع شده اند و اثر متقابل غیرآللی وجود ندارد، صدق می‌کند. بر این اساس برآورد برخی پارامترهای ژنتیکی (جدول ۲) و تجزیه گرافیکی تلاقی‌های دی‌آلل (شکل ۱) به روش هیمن انجام گرفت. در صفات تعداد پنجه بارور در بوته، طول برگ پرچم، طول دانه و عرض دانه، خط رگرسیون محور Wr را در بخش مثبت قطع کردند که نشان‌دهنده وجود اثر غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد (شکل ۱-الف، و، ز، ح) که در این حالت سهم اثرات افزایشی بیش از اثرات غیرافزایشی می‌باشد. بزرگتر بودن واریانس افزایشی (D) نسبت به واریانس غالبیت (H_1) در این صفات و کوچکتر بودن میانگین درجه غالبیت صفات تعداد پنجه بارور (۰/۸۶)، طول برگ پرچم (۰/۰۶۵)، طول دانه (۰/۴۹) و عرض دانه (۰/۰۷۲) از

از مهمترین ارقام اصلاح شده جهانی با عملکرد بالا مطرح بوده ولی در شرایط کشور ما دیررس می‌باشد. لاین ۵۰، با ارتفاع متوسط و عملکرد نسبتاً خوب و متوسط رس، یکی از لاین‌های معرفی شده از آزمایشهای مقایسه‌ای ایستگاه آمل است و لاین کیفی^۴ از لاین‌های ارسالی IRRI می‌باشد که به دلیل پاکوتاهی و کیفیت بالا مورد توجه است. صفات عملکرد دانه، تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در خوشة، طول دوره رشد، ارتفاع بوته، طول خوشه، طول برگ پرچم، طول و عرض دانه یادداشت برداری شد. تجزیه دی‌آلل براساس مدل دوم Griffing (1956a, b) به عمل آمد. اثرات ترکیب‌پذیری عمومی برای هر والد (gca_i) و ترکیب‌پذیری خصوصی برای هر دو رگ (sca_{ij}) محاسبه و آزمون معنی‌دار بودن آنها با استفاده از توزیع t استیوونت انجام شد. هم چنین از تقسیم واریانس ترکیب‌پذیری عمومی به خصوصی و آزمون آن با توزیع F به طور تقریب نوع اثر ژن‌ها مشخص شد. علاوه بر آن نسبت بیکر با استفاده از فرمول:

$$(1) \quad \text{Error! Objects cannot be created from editing field codes.} = \text{نسبت بیکر}$$

بدست آمد. $\sigma^2 Sca$ و $\sigma^2 gca$ به ترتیب برآورد واریانس ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی با استفاده از امید ریاضی میانگین مربعات می‌باشد. با استفاده از مدل دوم از روش دوم گریفینگ، مقادیر واریانس افزایشی Error! Objects cannot be created from editing (field codes) و غالیت ($\sigma^2 D$) و نیز وراثت‌پذیری خصوصی (h^2) صفات از طریق فرمول‌های زیر برآورد گردید (Griffing, 1956a):

$$(2) \quad \sigma^2 A = 2\sigma^2 gca$$

$$(3) \quad \sigma^2 D = \sigma^2 Sca$$

$$(4) \quad h^2 = \frac{\sigma^2 A}{\sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 e}$$

پارامترهای ژنتیکی همچون جزء مربوط به اثر غالبیت ژن‌ها (H_1). H_1 تصحیح شده که در ارتباط با توزیع ژن مطرح می‌گردد (H_2)، میانگین کوواریانس اثرات افزایشی

ژنوتیپ‌ها نمونه کوچکی از جامعه هستند، بنابراین برآورده اثرات ژنی و سایر پارامترهای ژنتیکی ممکن است برآورده اریب باشد. از طرف دیگر ممکن است به دلیل اثرات متقابل بین اثرات افزایشی و غیرافزایشی با محیط، لازم باشد در هر محیطی برآورده این اثرات بطور جداگانه صورت گیرد تا براساس آن راهکارهای اصلاحی پیشنهاد گردد.

با مشاهده میانگین درجه غالبیت در صفات عملکرد دانه (۱/۳۷)، تعداد دانه در خوشه (۱/۸۰)، طول دوره رشد (۱/۱۵)، ارتفاع بوته (۱/۱۲) و طول خوشه (۱/۲۶) و بزرگتر بودن واریانس غالبیت (H_1) نسبت به واریانس افزایشی (D) در این صفات می‌توان نتیجه گرفت که سهم اثرات غیر افزایشی در این صفات بالاتر از اثرات افزایشی است (جدول ۲). پایین بودن وراشت‌پذیری خصوصی صفات عملکرد دانه (۰/۰۲۳)، تعداد دانه در خوشه (۰/۰۲۰)، طول دوره رشد (۰/۰۱۶)، ارتفاع بوته (۰/۰۱۳) و طول خوشه (۰/۰۲۶) نیز عمل غیرافزایشی ژن‌ها را نشان می‌دهد (جدول ۴). خط رگرسیون نیز در این صفات محور Wr را در بخش منفی قطع کرده که

عدد یک، به همراه وراشت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالاً تعداد پنجه بارور (۰/۰۵۳)، طول برگ پرچم (۰/۰۵۲)، طول دانه (۰/۰۶۵) و عرض دانه (۰/۰۶۸)، همگی افزایشی بودن عمل ژن را در کنترل این صفات نشان می‌دهند (جدول ۲ و ۴). با توجه به نتایج بدست آمده روش‌های اصلاحی مبتنی بر گزینش از جمله گزینش توده‌ای و فردی و دورگ‌گیری و انتخاب در نسل‌های در حال تفکیک، برای این صفات می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. Bagheri et al. (1997) و Honarnejad (2001) اثر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات تعداد پنجه بارور، طول و عرض دانه مؤثر دانستند که با نتایج بدست آمده از تحقیق مطابقت دارد. Moria & Kinoshita (1991) و Koh (1987) اثر غیر افزایشی را در کنترل صفات طول و عرض دانه مؤثر دانستند. به نظر می‌رسد که به دلیل تغییر در نوع مواد ژنتیکی به کار رفته، و همچنین تغییر محیط آزمایش، روند یکسانی از نظر ماهیت کنترل ژنتیکی برای صفات طول و عرض برج وجود ندارد. بطور کلی ساختار ژنتیکی و نحوه توارث صفات می‌تواند وابسته به ژنوتیپ‌های مورد استفاده باشد، چرا که این

جدول ۱- تجزیه واریانس ژنوتیپ‌ها به قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) برای برخی صفات برج

میانگین مربوطات (MS)											منابع تغییرات آزادی
درجه	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در خوشه	طول دوره رشد	ارتفاع بوته	طول خوشه	طول برگ پرچم	عرض دانه	طول داره	ارتفاع بوته	میانگین مربوطات (MS)	
۰/۰۲۶	۰/۰۶۶	۰/۰۱	۱/۵۸۳	۰/۰۶۴	۲۲/۶۴	۲/۲۱	۵۵۹۸/۶۸	۰/۴۱	۲	تکرار	ژنوتیپ
۵/۶۳**	۰/۱۳۷**	۲/۱۶**	۲۶/۸۸**	۱۲/۱۵**	۵۱۲/۹۰**	۱۹/۱۹**	۲۵۸۵۱/۱۷**	۱۵/۲۳**	۲۰	قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA)	قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA)
۴/۱۱**	۰/۲۲۰**	۲/۰۱۱**	۳۵/۱۰۰**	۱۰/۰۵۲**	۷۶۲۶۰/۶۰**	۲۶/۴۸*	۲۶۷۳۶/۱۶**	۱۳/۶۸**	۵	قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA)	قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (GCA)
۱/۸۹۱**	۰/۰۲۱**	۰/۰۲۲**	۵/۰۲۸**	۴/۲۳۲**	۴۷۵۰/۰۰**	۲۰/۱۴**	۱۱۶۸۹/۱۷**	۴/۵۴**	۱۵	خطا	CV
۰/۳۹۳	۰/۰۰۳	۰/۰۷۰	۴/۵۲	۱/۰۳	۶/۵۸	۳/۴۰	۹۰۱۲/۱۵	۰/۳۰	۴۰		
۵/۱۰	۲/۲۴	۳/۲۵	۱۰/۱۰	۲/۲۵	۱۴/۲۵	۸/۲۵	۲/۳۰	۷/۲۰			
۰/۸۱	۰/۹۵	۰/۹۹	۰/۰۹۲	۰/۰۸۳	۰/۰۷۶	۰/۷۲	۰/۰۸۲	۰/۰۸۵			

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۱٪ و ۵٪

جدول ۲- برآورد برخی از پارامترهای ژنتیکی به روش هیمن برای صفات مورد ارزیابی برج

پارامتر	صفت	تعداد پنجه بارور	تعداد دانه در خوشه	دوره رشد	طول دوره رشد	ارتفاع بوته	طول خوشه	طول برگ پرچم	عرض دانه	طول داره	عملکرد	
											دانه	دانه
D		۱۵/۹۸**	۱۲/۱۵**	۱/۲/۹۵	۱۲/۱۵**	۱۸۵/۰۰**	۱/۳۱/۳۲	۸۹/۲/۴**	۱۲/۰/۵۷	۱/۱۲/۵۷	۱۱۲/۵۱**	۷/۳۷**
H_1		۱۱/۸۲**	۱۱/۸۲**	۳/۹/۵۷**	۳/۹/۵۷**	۱۵۹/۹**	۱/۲۳/۹۵	۱۱۹/۲**	۱/۳۰/۹۵	۱/۱۲/۵۷**	۲۱۲/۸۲**	۳/۸۶**
H_2		۹/۶۹**	۹/۶۹**	۱۵/۵۸**	۱۵/۵۸**	۱۱۵/۷۸**	۱/۲۱/۹۴	۱۵۱/۹۸**	۱/۳۲/۹۵	۱/۱۲/۵۷	۱۹۵/۹۸**	۲/۹۸**
F		۴/۲۵±۲/۱۲	۴/۲۵±۲/۱۲	۱۶/۲۸**	۱۶/۲۸**	۱۶/۲۸**	۱/۱۲	۲/۰/۹۵	۲/۰/۹۵	۲/۰/۹۵	۷/۱/۶۴**	۴/۱۸±۲/۲۳
$(H_1/D)^{1/2}$		۱/۸۶	۱/۸۰	۱/۱۵	۱/۱۵	۱/۱۲	۱/۱۲	۰/۴۹	۰/۶۵	۱/۱۶	۰/۳۷	

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۱٪ و ۵٪

D: جزء مربوط به اثر افزایشی ژن‌ها

H₁ و H₂: جزء مربوط به اثر غالبیت ژن‌ها

F: میانگین کوواریانس اثرات افزایشی و غالبیت

(H_i/D)^{1/2}: میانگین درجه غالبیت

حدواسط قرار گرفتند (شکل ۱- ج). برای صفت ارتفاع بوته مشاهده می‌گردد که والدین بینام و دیلمانی بیشترین ژن‌های غالب و لاین‌های IR36 و کیفی ۴ بیشترین ژن‌های مغلوب را داشته و لاین ۵۰ و قشنگه وضعیت حدواسط دارند (شکل ۱- د). در صفت طول خوشه لاین‌های IR36 و ۵۰ همچون صفات تعداد دانه در خوشه و طول دوره رشد بیشترین ژن‌های غالب را دارا بوده ولی بیشترین ژن‌های مغلوب متعلق به ارقام دیلمانی و قشنگه بود و ارقام بینام و لاین کیفی ۴ از این نظر در حد واسطه قرار گرفتند (شکل ۱- ه). پراکنش والدین برای طول برگ پرچم در امتداد خط رگرسیون نشانگر بیشترین ژن‌های غالب برای لاین ۵۰ و بیشترین ژن‌های مغلوب برای رقم دیلمانی می‌باشد و لاین‌ها و ارقام دیگر در وضعیت حدواسط قرار دارند (شکل ۱- و). رقم قشنگه برای صفات طول دانه و عرض دانه بیشترین ژن‌های غالب را نشان داد در حالیکه بیشترین ژن‌های مغلوب را برای صفات طول دانه و عرض دانه به ترتیب به لاین IR36 و لاین ۵۰ اختصاص پیدا کرد و بقیه لاین‌ها و ارقام در حدواسط قرار گرفتند (شکل ۱- ز، ح). صفت عملکرد دانه نیز از نظر ژن‌های غالب و مغلوب در والدین وضعیت مشابه با صفت طول خوشه نشان داد (شکل ۱- ط).

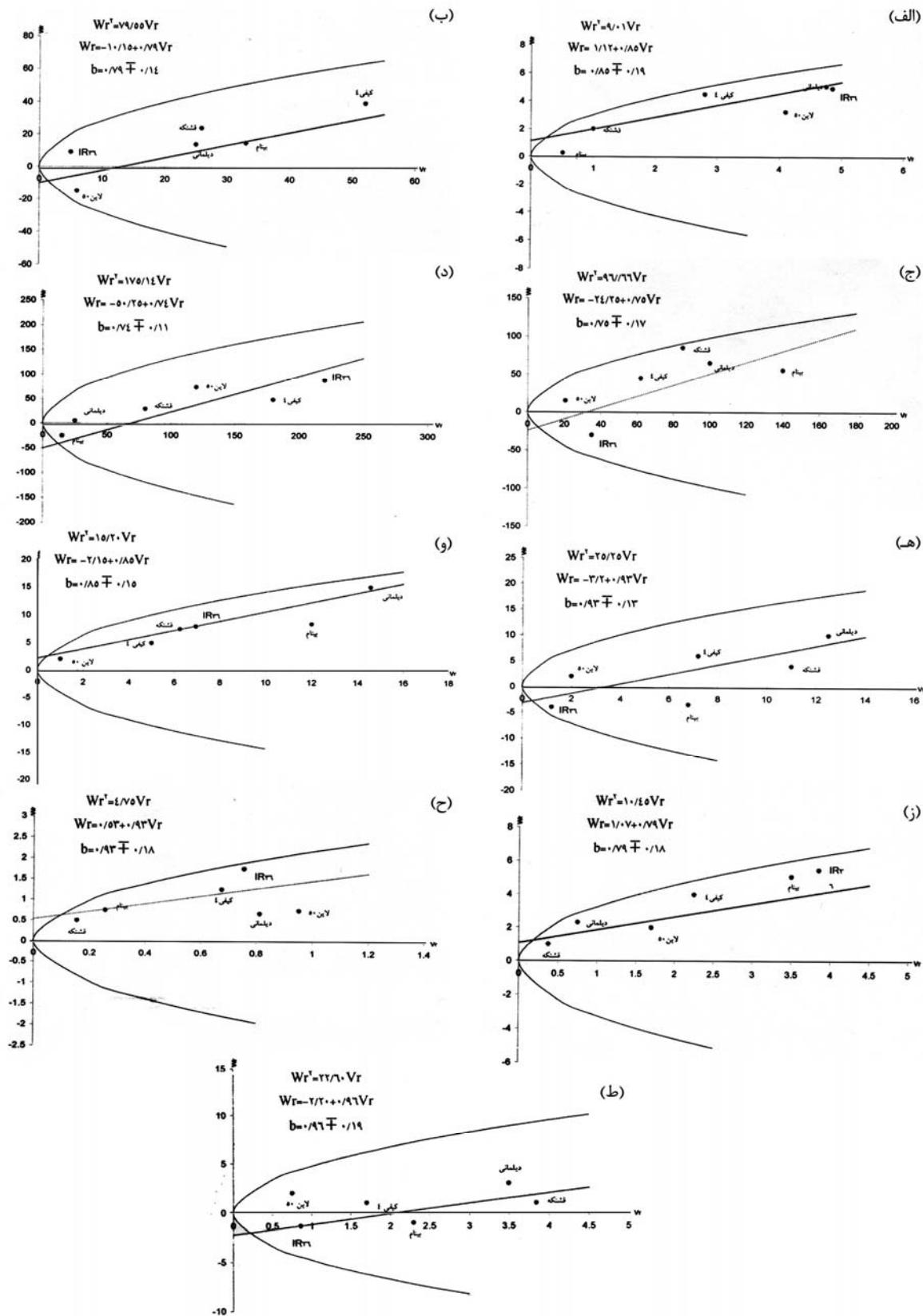
تجزیه قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی والدین و خصوصی تلاقي‌ها به روش گرييفينگ

واريانس‌های ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) برای کلیه صفات مورد مطالعه در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار گردیدند (جدول ۱). این نتایج نشان از تأثیر توأم اثرات افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها در کنترل این دسته از صفات بود. نتایج بررسی های دیگر نیز حاکی از وجود اثر افزایشی و غیر افزایشی برای این صفات (Sarvki & Burtakur, 1996; Honarnejad, 1997; Bagheri et al., 2002; Hoseyni et al., 2002) نسبت بیکر برای صفات مورد مطالعه در جدول ۱ نشان داده شده است. نزدیک شدن نسبت بیکر به یک، سهم بیشتر اثرات افزایشی را نسبت به اثرات غیرافزایشی در

نشان از فوق غالبیت عمل ژن و تأییدی دیگر بر غیرافزایشی بودن اثر ژن‌ها در این صفات می‌باشد (شکل ۱- ب، ج، د، ه). بنابراین در مورد این صفات استفاده از روش تولید هیبرید و بهره‌برداری از قابلیت هتروزیس می‌تواند در رسیدن به اهداف اصلاحی مؤثر باشد. Honarnejad (1997) و Hoseyni et al. (2002) اثر غیر افزایشی را در کنترل صفات طول دوره رشد و عملکرد دانه و Sawant & Sharma (1992) در صفات طول دوره رشد و طول خوشه مؤثر دانستند در حالیکه Singh et al. (1992) صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در خوشه و طول خوشه را تحت کنترل اثر افزایشی دانسته اند. به نظر می‌رسد در خصوص این صفات نیز براساس محیط آزمایش و نوع مواد ژنتیکی مورد استفاده، ماهیت ژنتیکی کنترل صفات دچار تغییر می‌گردد. F (میانگین کوواریانس اثرات افزایشی و غالبیت) معنی‌دار برای صفات تعداد دانه در خوشه، طول دوره رشد و عملکرد دانه بیانگر اعتبار غالبیت ژن‌ها و مثبت بودن آن فراوانی بیشتر آلل‌های غالب را نسبت به مغلوب در این صفات نشان می‌دهد، در حالیکه در صفت طول خوشه F منفی و معنی‌دار بیانگر اعتبار غالبیت ژن‌ها و فراوانی بیشتر آلل‌های مغلوب نسبت به غالب در کنترل این صفت است (جدول ۲). پراکنش والدها در اطراف خط رگرسیون برای صفت تعداد پنجه بارور نشان داد که ارقام بینام و قشنگه بیشترین ژن‌های غالب و لاین IR36 و دیلمانی بیشترین ژن‌های مغلوب را در بوته دارا بوده و ژن‌های غالب و مغلوب دو رقم دیگر در یک وضعیت حدواسط قرار دارند (شکل ۱- الف). پراکنش والدها در اطراف خط رگرسیون برای صفت تعداد دانه در خوشه نشان از وجود بیشترین ژن‌های غالب در لاین‌های IR36 و ۵۰ می‌باشد و لاین کیفی ۴ نیز بیشترین ژن‌های مغلوب را به خود اختصاص داده و ارقام دیگر وضعیت حدواسطی را از این نظر نشان دادند (شکل ۱- ب). برای صفت طول دوره رشد نیز همچون تعداد دانه در خوشه لاین‌های IR36 و ۵۰ بیشترین ژن‌های غالب را به خود اختصاص دادند ولی بیشترین ژن‌های مغلوب را رقم بینام دارا بوده و ارقام دیگر از نظر ژن‌های غالب و مغلوب در یک وضعیت

اثرات ترکیب‌پذیری عمومی ارقام و لاین‌ها (gca_i) برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ نشان داده شده است. با توجه به معنی‌دار شدن gca_i در دو جهت مثبت

کنترل صفات طول برگ پرچم، طول دانه و عرض دانه را در مقایسه با صفات دیگر نشان می‌دهد.



شکل ۱- خط رگرسیون Wr روی، سهمی محدود کننده آن به همراه پراکنش والدها برای تعداد پنجه بارور (الف)، تعداد دانه در خوشه (ب)، طول دوره رشد (ج)، ارتفاع بوته (د)، طول خوشه (ه)، طول برگ پرچم (و)، طول دانه (ز)، عرض دانه (ح) و عملکرد دانه (ط)

جدول ۳- مقادیر ترکیب‌پذیری عمومی والدها (gca_i) و خصوصی دورگ‌ها (sca_{ij}) برای صفات مورد ارزیابی در برنج

صفت	پنجه بارور	تعداد	در خوشه	طول دوره	ارتفاع بوته	طول خوشه	طول برگ	عرض دانه	دانه	عملکرد دانه
				(سانتی متر)	(سانتی متر)	(سانتی متر)	(سانتی متر)	(میلی متر)	عرض دانه	عملکرد دانه
لاین کیفی ۴	-۰/۹۳۷**	۳/۲۲	۱/۰۹۸*	-۳/۱۴۰	۰/۶۴۰	-۰/۵۷۹**	-۰/۰۲۴	-۰/۰۷۶**	-۰/۰۷۶	کیلوگرم در متراربع
لاین ۵۰	۲/۲۵۷**	-۵/۸۴**	-۱۶/۸۵**	-۸/۸۹۴**	۱/۱۹۳**	۰/۴۶۳**	-۰/۱۶۵**	-۰/۲۸۶*	-۰/۲۸۶	
قشنگه	-۰/۶۵۳**	۰/۱۲۰	-۲۶/۶۱**	-۱/۰۵۰	-۱/۳۰۹**	-۰/۹۱۶**	-۰/۲۳۱**	-۰/۱۳۵	-۰/۱۳۵	
دیلمانی	۰/۱۹۸*	-۳/۴۵	-۲۹/۷۴**	۵/۶۸۲*	-۰/۴۳۸	۰/۰۲۱۶	-۰/۰۴۱	-۰/۰۵۴۹**	-۰/۰۵۴۹**	
بینام	-۰/۰۵۰۸*	۰/۲۶	-۳۰/۸۴**	-۸/۶۱**	-۱/۷۲۱**	۰/۲۷۸	-۰/۰۸۰	-۰/۰۹۴	-۰/۰۹۴	
IR36	-۰/۳۵۲	۷/۲۵**	۲۳/۸۹**	-۵/۹۱۰*	-۵/۴۴۸**	۰/۷۵۹	-۰/۰۸۰	-۰/۰۹۶**	-۰/۰۹۶**	
SE(gca_i)	۰/۲۰۶	۲/۲۵۱	۵/۲۵۱	۲/۶۲۱	۰/۹۲۵	-۰/۱۲۳	-۰/۰۵۴	-۰/۱۴۰	-۰/۱۴۰	
لاین کیفی ۴ × لاین ۵۰	-۱/۶۰۳*	۱/۲۵۰	۱۰/۱۴۰*	-۰/۰۲۱	-۲/۴۱۹**	-۰/۰۹۵	-۰/۰۴۷**	-۱/۰۴۷**	-۱/۰۴۷**	
لاین کیفی ۴ × قشنگه	۰/۱۵۸*	-۲/۲۵۰	-۶/۴۷۵	۱۴/۴۲۸**	۰/۹۴۷*	-۰/۲۱۹**	-۰/۱۹۲**	-۱/۹۲۶**	-۱/۹۲۶**	
لاین کیفی ۴ × دیلمانی	-۱/۰۱۶*	۴/۱۲**	-۱۰/۳۹۰*	۳/۱۷۵	۲/۴۳۱**	۴/۶۱۹**	-۰/۰۴۷	-۰/۰۷۴۴**	-۰/۰۷۴۴**	
لاین کیفی ۴ × بینام	۰/۶۱۰	۱/۷۵۰	۴/۲۶۱	۱/۵۵۴	-۰/۷۶۸**	-۰/۰۹۰*	-۰/۱۰۲	-۰/۰۸۲۲*	-۰/۰۸۲۲*	
لاین کیفی ۴ × IR36	۳/۰۶۷**	۵/۴۶**	۴/۷۳۳	-۱۰/۷۵**	-۴/۳۰۲**	-۰/۰۵۳	-۰/۰۷۲۶	-۱/۰۴۰	-۱/۰۴۰	
لاین ۵۰ × قشنگه	-۳/۳۸۸**	-۴/۲۵**	-۴/۲۵	۳/۲۳۱	۱/۷۰۳*	-۰/۰۲۲	-۰/۰۷۷	-۱/۱۶۲۸**	-۱/۱۶۲۸**	
لاین ۵۰ × دیلمانی	-۱/۰۳۸*	-۳/۶۸*	-۱۰/۳۸*	۲۵/۱۲۳**	۱۱/۱۹۵**	۰/۰۱۹	-۰/۰۷۵	-۰/۰۴۱	-۰/۰۴۱	
لاین ۵۰ × بینام	-۱/۰۵۰۹**	۰/۱۲۶	۲۳/۴۵۶**	۸/۵۴۹**	-۳/۲۰۱	-۰/۰۳۷۵**	-۰/۰۱۵۱**	-۰/۰۹۷۲*	-۰/۰۹۷۲*	
لاین ۵۰ × IR36	۰/۰۷۸	۸/۲۵**	-۸/۸۴۸	-۹/۹۷۹**	-۲/۱۲۴**	-۳/۲۰۱	-۰/۰۱۵۱**	-۰/۰۹۰۱**	-۰/۰۹۰۱**	
قشنگه × دیلمانی	-۱/۳۹۷*	-۱/۲۰۲	-۲۶/۶۵۱**	-۰/۲۵۹	-۰/۰۸۰	-۰/۰۹۲*	-۰/۰۶۶	-۰/۰۹۰۱**	-۰/۰۹۰۱**	
قشنگه × بینام	۱/۷۳۹**	-۰/۴۹۵	-۱۰/۹۸۹	-۰/۱۵۴	-۰/۰۲۹۰	-۰/۰۱۳۸**	-۰/۰۱۵۳**	-۰/۱۱۵۳**	-۰/۱۱۵۳**	
قشنگه × IR36	۱/۵۸۹**	۴/۲۵۶*	۲۱/۷۷۷**	۳/۹۷۱	-۰/۰۴۰	-۰/۰۴۲۲	-۰/۰۰۵۵	-۰/۰۶۱۸	-۰/۰۶۱۸	
دیلمانی × بینام	۱/۳۸۸*	۱/۱۲۵	۱۸/۲۰۶**	-۳/۰۴۸	-۴/۱۵۳**	-۰/۰۷۷*	-۰/۰۱۱۰*	-۰/۰۵۳۰	-۰/۰۵۳۰	
دیلمانی × IR36	۰/۰۶۳۲	۲/۱۱۷	-۳/۴۴۳	۶/۵۱۱*	-۰/۰۵۶۱	-۰/۰۰۱۵	-۰/۰۰۱۰	-۰/۰۳۲*	-۰/۰۳۲*	
دیلمانی × بینام	-۰/۰۱۹۶	۴/۲۲۰**	۴/۹۰۰۲	-۰/۰۷۷**	۱/۹۵۹**	۲/۲۸۳**	-۰/۰۰۱۶	-۰/۰۷۵۳	-۰/۰۷۵۳	
SE (sca_{ij})	۰/۴۹۱	۱/۴۲۵	۵/۰۲۰	-۰/۰۳۵	-۰/۰۲۴	-۰/۱۰۹	-۰/۰۳۷۸	-۰/۰۳۷۸	-۰/۰۳۷۸	

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

می‌توان از این ارقام به عنوان یک ترکیب شونده مناسب در جهت اصلاح طول دوره رشد گیاه استفاده کرد (جداوی ۳ و ۴). اگرچه اصلاح نباتات در افزایش عملکرد واریته‌های زودرس موفقیت‌های زیادی داشته است، مع ذلك این واقعیت را نباید نادیده گرفت که تلفیق صفت زودرسی با عملکرد در برنج، تاکنون با موفقیت اندکی روبرو بوده و بیشترین محصول قابل تولید در واریته‌های دیررس امکان پذیر است. با این حال پیشنهاد می‌گردد جهت تولید لاین‌ها با عملکرد بالا و طول دوره رشد کوتاه، با استفاده از تلاقی مرکب بین لاین IR36 با ارقام بینام، دیلمانی، قشنگه و لاین ۵۰ حداقل تنوع زنتیکی را ایجاد کرده و با توجه به وراثت‌پذیری پایین این صفات، با استفاده از آزمون زود هنگام نتاج، با اطمینان

و منفی در تمامی صفات، می‌توان اظهار داشت که والدین از قابلیت انتقال میزان بالا و پایین صفت برخوردار هستند، بدین نحو که در مواردی که افزایش اندازه یک صفت مورد نظر باشد، بایستی به مقادیر مثبت gca_i توجه گردد. لاین IR36 بالاترین مقدار gca_i صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در خوشه و طول دوره رشد در جهت مثبت دارا بود (جداوی ۳ و ۴). بنابراین می‌توان از آن به عنوان یک لاین واجد ترکیب‌پذیری عمومی مناسب جهت تولید دورگی که دارای تعداد دانه در خوشه بالا و عملکرد بالا به همراه طول دوره رشد طولانی باشد، استفاده کرد. به منظور کوتاه کردن طول دوره رشد ارقام دیلمانی، بینام، قشنگه و لاین ۵۰ به ترتیب دارای بیشترین gca_i منفی و معنی‌دار بودند که

صفات در جدول ۳ ارائه شده است. برای هر کدام از صفات مورد بررسی ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت و منفی معنی دار مشاهده می‌گردد. همانطور که مشاهده می‌شود دورگ قشنگه \times لاین کیفی ۴ دارای بالاترین مثبت معنی دار برای عملکرد دانه است. این دورگ برای صفات تعداد پنجه بارور، طول خوش، ارتفاع بوته، طول برگ پرچم، طول دانه و عرض دانه نیز مقادیر sca_{ij} مثبت و معنی داری را دارا بود. بعد از آن، تلاقي دیلمانی sca_{ij} مثبت و معنی داری را دارا بود. برای صفت عملکرد دانه از sca_{ij} بالا و \times قشنگه برای صفت عملکرد دانه از sca_{ij} معنی داری برخوردار بود. این تلاقي به دلیل دارا بودن بیشترین sca_{ij} منفی و معنی دار برای صفت طول دوره رشد و با توجه به اهمیت بیشتر اثر غیر افزایشی نسبت به افزایشی در این دو صفت، می‌تواند برای تولید هیرید پرمحصول و با طول دوره رشد کوتاه مورد توجه قرار گیرد. هیرید $IR36 \times$ لاین کیفی ۴ دارای بالاترین sca_{ij} مثبت و معنی دار برای صفات تعداد پنجه بارور و تعداد دانه در خوش می‌باشد ولی برای عملکرد دانه sca_{ij} معنی داری را نشان نداد.

نتیجه گیری کلی

بطورکلی بر اساس نتایج تجزیه هیمن و گریفینگ، با توجه به اهمیت بیشتر اثر غیر افزایشی ژن‌ها در خصوص صفات تعداد دانه در خوش، طول دوره رشد، ارتفاع بوته، طول خوش و عملکرد دانه، به منظور اصلاح این صفات تولید واریته‌های هیرید و استفاده از هتروزیس و برای بقیه صفات روش‌های مبتنی بر گزینش می‌تواند

بیشتری نسبت به انتخاب بوته‌های واجد این دو صفت اقدام نمود. همچنین استفاده از روش تلاقي برگشتی تغییر یافته، بطوری که والد IR36 به عنوان والد دوره‌ای و ارقام بینام، دیلمانی، قشنگه و لاین ۵۰ به عنوان والد دهنده عمل نماید، شاید بتواند ما را در رسیدن به این مهم یاری کند، چرا که در خیلی از موارد، مشخص شده است که یک یا شمار اندکی از آلل، اثرهای اصلی را روی زودرسی دارند و این روش می‌تواند این آلل‌ها را در افرادی که به اندازه کافی شبیه والد دوره‌ای هستند، تشییت نماید (Pakniyat & Shoorideh, 2007).

برای صفت ارتفاع بوته بیشترین gca_i منفی و معنی دار به لاین ۵۰ اختصاص دارد که می‌تواند به عنوان ترکیب شونده مناسب در جهت کاهش ارتفاع بوته در دورگ‌گیری‌ها مورد استفاده قرار گیرد. برای صفات طول و عرض دانه نیز لاین ۵۰ با gca_i مثبت و معنی دار برای طول دانه و gca_i منفی و معنی دار برای عرض دانه می‌تواند در دورگ‌گیری‌ها به عنوان یک ترکیب‌شونده مطلوب مورد استفاده قرار گیرد (جداول ۳ و ۴).

همانطور که در جدول ۳ برای اکثر صفات مشاهده می‌گردد، ترکیب‌پذیری عمومی معیار قابل اعتمادی برای برآورد ترکیب‌پذیری خصوصی یک واریته نیست. این قابلیت اطمینان وقتی بدست می‌آید که تعداد والدین بیشتری در دی‌آل شرکت کنند بطوریکه هر والد در تعداد زیادی ترکیب بررسی شود، معهذا احتمال اینکه یک والد با ترکیب‌پذیری عمومی خوب، از ترکیب‌پذیری خصوصی خوبی برخوردار باشد، به مراتب بیشتر از یک والد با ترکیب‌پذیری عمومی ضعیف است. مقادیر ترکیب‌پذیری خصوصی دورگ‌ها (sca_{ij}) برای هر یک از

جدول ۴- نسبت میانگین مربعات GCA به SCA نوع عمل ژن، واریانس افزایشی، واریانس غالبیت، وراثت‌پذیری خصوصی، بهترین ترکیب شونده و ترکیب برای صفات مورد ارزیابی در برنج

صفات	$\frac{MS(GCA)}{MS(SCA)}$	نوع عمل	واریانس افزایشی ژن	واریانس افزایشی	واریانس غالبیت	بهترین ترکیب	بهترین دورگ	ترکیب شونده عمومی	ترکیب شونده خصوصی
تعداد پنجه بارور	۳/۰۱۲*	افزایشی	۲/۲۸۴	۴/۴۴۲	۰/۵۳	لاین ۵۰ \times IR36	+	لاین کیفی ۴	لاین کیفی ۴ \times IR36
تعداد دانه در خوش	۲/۲۸۷	غیرافزايشي	۳۷۶۱/۲۵۴	۸۶۸۵/۰۸۷	۰/۲۰	IR36 \times لاین	+	IR36	IR36 \times لاین
طول دوره رشد	۱/۳۱۵	غیرافزايشي	۴/۰۸۵	۱۹/۰۱۰	۰/۱۶	لاین ۵۰ \times دیلمانی	+	IR36	لاین کیفی ۴ \times دیلمانی
ارتفاع بوته	۱/۶۰۵	غیرافزايشي	۷۱۹/۷۵۰	۴۵۴۹/۸۰۷	۰/۱۳	دیلمانی + لاین کیفی ۴ \times قشنگه	+	دیلمانی + لاین کیفی ۴	-
طول خوش	۲/۴۸۸	غیرافزايشي	۲/۳۲۵	۳/۸۸۹	۰/۲۶	لاین ۵۰ \times لاین کیفی ۴	-	لاین کیفی ۴	- IR36
طول برگ پرچم	۶/۶۲۸**	افزايشي	۷/۴۳۰	۳/۷۷۴	۰/۵۲	لاین ۵۰ \times دیلمانی + لاین کیفی ۴ \times دیلمانی +	+	دیلمانی + لاین کیفی ۴ \times دیلمانی +	لاین کیفی ۴ \times دیلمانی +

+ لاین کیفی ۴ × لاین ۵۰	+ لاین ۵۰	.۰/۶۵	.۰/۱۹۷	.۰/۴۴۷	افزايشی	.۹/۰۹۹**	طول دانه		
+ لاین کیفی ۴ × قشنگه	+ قشنگه	.۰/۶۸	.۰/۰۲۰	.۰/۰۴۹	افزايشی	.۱۰/۴۷**	عرض دانه		
- IR36 × لاین ۵۰	- لاین ۵۰	.۰/۲۳	.۱/۷۹۳	.۰/۵۵۵	غيرافزايشی	.۲/۱۷۴	عملکرد دانه		
+ لاین کیفی ۴ × قشنگه	+ IR36				+ در جهت افزایش صفت	.۰/۱٪	* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۰/۵ و ۰/۱		
در جهت کاهش صفت									

لذا می‌تواند به عنوان یک ترکیب مناسب مورد توجه اصلاحگران قرار بگیرد. در جدول ۴ بهترین ترکیب شونده‌ها و بهترین دورگ برای هر کدام از صفات معرفی شده است که با بهره گیری از این اطلاعات و سایر نتایج این تحقیق اصلاح‌گران برنج می‌توانند نسبت به طراحی برنامه‌های اصلاحی اقدام نمایند.

مفید واقع گردد. لاینهای IR36 و کیفی ۴ به عنوان بهترین ترکیب شونده و تلاقی‌های لاین کیفی ۴ × قشنگه و قشنگه × دیلمانی به عنوان بهترین ترکیبات برای افزایش عملکرد معرفی شدند. با توجه به اینکه هیبرید قشنگه × دیلمانی علاوه بر افزایش عملکرد، از نظر کاهش طول دوره رشد نیز بهترین ترکیب شناخته شد،

REFERENCES

1. Bagheri, M. M., Taghiasad, H., Pakniyat, H. & Nematzadeh, G. (2002). A study of combining ability and heterosis in rice varieties. In: Proceedings of the 7th Iranian Crop Sciences Congress, 24-26 Aug., Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran, pp. 348.
2. Danraj, M. K. & Sheng, B. K. (1991). Combining ability for yield and yield components in rice (*Oryza sativa*). *Madras Agric J*, 75(4), 120-124.
3. Farshadfar, E. (2002). *Application of biometrical genetics in plant breeding* (vol. 1). Razi University Press. (In Farsi).
4. Griffing, B. (1956a). A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, 10, 31-50.
5. Griffing, B. (1956b). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust J Biol Sci*, 9, 463-493.
6. Hayman, B. I. (1954a). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 1, 235-244.
7. Hayman, B. I. (1954b). The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809.
8. Honarnejad, R. (1996). Estimation of gene effects and combining ability of some quantitative characteristics of rice by diallel cross. *Iranian Journal of Agricultural Science*, 27(2), 45-57.(In Farsi).
9. Hoseyni, M., Honarnejad, R. & Tarang, A. (2002). Estimation of gene effects and combining ability of some quantitative characteristics of rice by diallel cross. In: Proceedings of the 7th Iranian Crop Sciences Congress, 24-26 Aug., Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran, pp. 382.
10. Jinks, J. L. (1954). The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica*. *Genetics*, 39, 767-788.
11. Jinks, J. L. & Hayman, B. I. (1953). The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics Crop News*, 27, 48-54.
12. Koh, J. C. (1987). Studies on the combining ability and heterosis of F₁ hybrids using cytoplasmic-genetics male sterile line of rice (*Oryza sativa*). *Research Korea Republic*, 29(2), 1-21.
13. Mark, D. B. & James, G. C. (1994). DIALLEL: A microcomputer program for the simulation and analysis of diallel cross. *Agron J*, 86(1), 154-158.
14. Moria, B. L. & Kinoshita, M. K. (1991). Combining ability for yield components in rice (*Oryza sativa*). *Madras Agric J*, 75(9), 199-204.
15. Pakniyat, H. & Shoorideh, H. (2007). *Principles of Plant Breeding* (Vol. 1). Shiraz University Press. (In Farsi).
16. Pooni, H. S., Jinks, J. L. & Singh, R. K. 1984. Methods of analysis and the estimation of the genetics parameters from a diallel set of crosses. *Heredity*, 25, 243-253.
17. Sarvki, R. P. & Burtakur, M. K. (1996). Studies on the general and specific combining ability in rice. *IRRI*, 1(27), 25-32.
18. Sawant, B. P. & Sharma, S. (1992). Studies on the combining and heritability of F₁ hybrids of rice. *Paki. J Agric Res*, 98, 415-425.
19. Singh, N. K., Singh, N. B. & Tha, P. B. (1992). Combining ability analysis for yield components in rice. *Inter. Rice Res Newsletter*, 14(2), 119-123.
20. Wright, A. J. (1985). Diallel designs, analysis and reference populations. *Heredity*, 54, 307-311.

