مجله علوم گیاهان زراعی ایران
دوره ۴۲، شماره ۲، ۱۳۹۰ (۳۴۷-۳۳۹)

تجزیه ژنتیکی خصوصیات فیزیکی و شیمیایی مرتبط با کیفیت دانه در ارقام برنج

علی قربانی‌پور[۱] و بابک ربیعی[۲]*
۱، ۲، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و دانشیار دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان
(تاریخ دریافت: ۸۹/۳/۲۵ - تاریخ تصویب: ۸۹/۱۱/۲۷)

چکیده

به منظور مطالعه نوع عمل ژن‌ها و نحوه توارث صفات فیزیکی و شیمیایی مرتبط با کیفیت ظاهری و پخت دانه برنج، تجزیه میانگین نسل‌ها با استفاده از تلاقی دو رقم برنج ایرانی به نام‌های دیلمانی و سپیدرود با خصوصیات کیفی متفاوت انجام شد. بذرهای والدینی به همراه بذر نسل‌های F_1، F_2، BC_1 و BC_2 در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه کشت شد و دوازده صفت فیزیکی و شیمیایی شامل طول و عرض شلتوک، نسبت طول به عرض شلتوک، درصد برنج سالم و خرد، طول و عرض دانه سفید، نسبت طول به عرض دانه سفید، وزن صد دانه، مقدار آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی‌شدن و مقدار پروتئین مورد ارزیابی قرار گرفتند. براساس نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها، برای کلیه صفات مورد مطالعه مدل افزایشی- غالبیت بهترین برازش را نشان داد و برای هیچ یک از صفات، اثرات متقابل بین مکانی (اپیستازی) معنی‌داری مشاهده نشد. برآورد درجه غالبیت ژن‌ها نیز نشان داد که صفات طول شلتوک و عرض دانه سفید تحت کنترل فوق غالبیت ژن‌ها، نسبت طول به عرض دانه و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن تحت کنترل غالبیت کامل ژن‌ها و سایر صفات مورد مطالعه تحت کنترل غالبیت ناقص ژن‌ها قرار دارند. میانگین وراثت‌پذیری عمومی صفات از ۰/۳۹ برای عرض شلتوک تا ۰/۹۳ برای درجه حرارت ژلاتینی شدن دانه و میانگین وراثت‌پذیری خصوصی صفات از ۰/۳۲ برای عرض شلتوک تا ۰/۷۶ برای مقدار آمیلوز متغیر بود. در مجموع نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که برای اصلاح جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود از نظر طول و عرض شلتوک، عرض دانه سفید، نسبت طول به عرض دانه سفید و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن بهتر است از پدیده هتروزیس و تولید هیبرید استفاده شود، اما برای سایر صفات مورد مطالعه، ابتدا می‌توان با انتخاب نتاج برتر حاصل از این تلاقی در طی چندین نسل، سهم ژن‌های با اثرات افزایشی را افزایش داد و سپس با تلاقی لاین‌های برتر در نسل‌های بالاتر، از اثرات غالبیت ژن‌ها نیز استفاده نمود.

واژه‌های کلیدی: برنج، تجزیه میانگین نسل‌ها، عمل ژن، کیفیت دانه، وراثت‌پذیری.

* نویسنده مسئول: بابک ربیعی تلفن: ۰۹۱۱-۱۳۷۷۹۴۴ E-mail: rabiei@guilan.ac.ir

مقدمه

افزایش عملکرد و بهبود کیفیت دانه برنج مهمترین اهداف اصلاحی در برنج می‌باشند که که هر یک از آنها به نحوی در تمامی برنامه‌های اصلاحی برنج مدنظر قرار می‌گیرند. کیفیت دانه برنج یک خصوصیت پیچیده است که تحت تأثیر ژنوتیپ گیاه، محیطی که در آن کاشته می‌شود و اثر متقابل ژنوتیپ×محیط قرار دارد (Juliano, 1971). کیفیت دانه برنج شامل کیفیت ظاهری، کیفیت تبدیل و کیفیت پخت است که تمامی آنها در بازارپسندی و ارزش اقتصادی برنج مؤثر می‌باشند (Juliano, 1971). کیفیت ظاهری به وسیله طول، عرض و نسبت طول به عرض دانه و کیفیت تبدیل توسط درصد برنج سالم و خرد مشخص می‌شوند، در حالی‌که کیفیت پخت برنج بیشتر با سه خصوصیت فیزیکی و شیمیایی نشاسته یعنی مقدار آمیلوز، غلظت ژل و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن آندوسپرم دانه برنج در ارتباط است (Juliano, 1971).

اگرچه در سال‌های اخیر مطالعات زیادی در مورد نحوه کنترل ژنتیکی کیفیت دانه برنج انجام شده است، اما هنوز هم در مورد اصلاح خصوصیات کیفی موفقیت زیادی بدست نیامده است. دلیل این امر همبستگی منفی و معنی‌دار بین عملکرد دانه و صفات کیفی دانه می‌باشد، به طوری که با افزایش عملکرد دانه، خصوصیات کیفی آن کاهش می‌یابند (Hosseini et al., 2005). در مطالعه‌ای که از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها انجام شد، نشان داد که مقدار آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن دانه برنج تحت کنترل هر دو عمل افزایشی و غالبیت ژن‌ها قرار دارند، در حالی که در توارث غلظت ژل، علاوه بر اثرات ساده افزایشی و غالبیت، اثرات اپیستازی هم مؤثر است (Nourozi et al., 2003). مطالعه دیگری از طریق تجزیه دای‌آلل در برنج مشخص نمود که در کنترل ژنتیکی مقدار آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن عمل افزایشی ژن‌ها و در کنترل غلظت ژل، هر دو عمل افزایشی و غیر افزایشی ژن‌ها مهم می‌باشند (Hosseini et al., 2005). تجزیه ژنتیکی صفات کیفی دانه در برنج از طریق لاین×تستر نیز نشان داد که مقدار آمیلوز تحت کنترل عمل غیر افزایشی ژن‌ها و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن تحت کنترل عمل افزایشی ژن‌ها قرار دارد (Maleki et al., 2006).

در آزمایش دیگری اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها برای کنترل درجه حرارت ژلاتینی‌شدن و اثر افزایشی ژن‌ها برای کنترل مقدار آمیلوز گزارش شد (Chenewu et al., 1998). گزارش دیگری در مورد نحوه کنترل ژنتیکی میزان پروتئین دانه برنج نشان داد که این صفت تحت کنترل اثرات اصلی ژنتیکی و اثرات متقابل ژنوتیپ و محیط قرار دارد (Shi et al., 1999). در آزمایش دیگری سهم بیشتر اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها در کنترل مقدار آمیلوز و سهم بیشتر اثر غالبیت ژن‌ها در کنترل میزان پروتئین دانه گزارش شد (Won et al., 2002). در تجزیه ژنتیکی دیگری در برنج نشان داده شد که مقدار آمیلوز بیشتر تحت کنترل اثر افزایشی و غلظت ژل تحت کنترل اثر افزایشی و اثرات اپیستازی افزایشی × افزایشی ژن‌ها قرار دارد (Lin et al., 2005). در مطالعه دیگری وراثت‌پذیری خصوصی بالایی برای مقدار آمیلوز و نسبت طول به عرض دانه به دست آمد و نتیجه‌گیری شد که این صفات تحت تأثیر اثر افزایشی ژن‌ها قرار دارند و روش انتخاب برای بهبود این صفات در جمعیت مورد مطالعه مؤثر می‌باشد (Vanaja & Babu, 2006). همچنین، مطالعه دیگری نشان داد که در کنترل صفات طول و عرض دانه، مقدار آمیلوز و قوام ژل در برنج، علاوه بر اثرات ساده افزایشی و غالبیت ژن‌ها اثرات متقابل بین مکانی (اپیستازی) نیز نقش دارند (Mahalingam & Nadarajan, 2010). چنانچه بررسی پژوهش‌های مختلف نشان می‌دهند، نمی‌توان یک نتیجه کلی برای تمامی جمعیت‌ها و ارقام برنج ارایه نمود، به طوری که مطالعات زیادی لازم است تا از ترکیب همه آنها به یک نتیجه منطقی دست یافت. اگرچه موفقیت‌های زیادی در زمینه معرفی ارقام پرمحصول به دست آمده است، اما تا کنون به‌نژادگران برنج به خصوص در داخل کشور نتوانسته‌اند ارقام مناسب و با کیفیت مشابه ارقام محلی را معرفی نمایند. به این دلیل پژوهش حاضر انجام شد که هدف از آن ارزیابی نحوه عمل ژن‌ها و توارث صفات فیزیکی و شیمیایی مرتبط با کیفیت دانه برای ارایه مناسب‌ترین روش اصلاح این خصوصیات بود.

مواد و روش‌ها

در این مطالعه، دو رقم برنج ایرانی به نام‌های دیلمانی و سپیدرود انتخاب و از دورگ‌گیری آنها در سال ۱۳۸۵ بذر F_1 به دست آمد. دلیل انتخاب این دو رقم این بود که دیلمانی یک رقم محلی کم محصول با کیفیت ظاهری، تبدیل و پخت مطلوب و سپیدرود یک رقم اصلاح شده پر محصول اما با خصوصیات کیفی نامطلوب است. در صورتی که بتوان کیفیت این رقم را اصلاح نمود، در این صورت می‌توان موفقیت بزرگی در معرفی یک رقم پرمحصول کیفی برداشت. بذرهای F_1 در سال ۱۳۸۶کشت و از خودگشنی بوته‌های حاصل، بذر F_2تهیه شد. همچنین بوته‌های نسل F_1 به عنوان والد گرده دهنده و پدری با هر دو والد اولیه (P_1و P_2) تلاقی داده شدند و نسل‌های تلاقی برگشتی (BC_1 و BC_2) تهیه شدند. به این ترتیب شش نسل برای ارزیابی خصوصیات ژنتیکی صفات مورد مطالعه به دست آمد. بذرهای هر نسل پس از ضدعفونی با هیپوکلریدسدیم ده درصد، به طور جداگانه در خزانه در سال ۱۳۸۷ کشت شدند و وقتی که اندازه نشاها به حدود ۳۰ سانتی‌متر رسید، به مزرعه پژوهشی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان منتقل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت شدند. برای رشد بهتر گیاهچه‌ها، کود نیتروژن از منبع اوره به مقدار ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار (دو سوم در ابتدای کاشت و باقیمانده آن در مرحله پنجه‌زنی) و کودهای فسفر و پتاس به ترتیب از منبع سوپر فسفات تریپل و سولفات پتاسیم به مقدار ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار در ابتدای کاشت مصرف شد.

صفات مورد بررسی در این تحقیق، دوازده صفت مهم فیزیکی و شیمیایی شامل طول، عرض و نسبت طول به عرض شلتوک، طول، عرض و نسبت طول به عرض دانه سفید، درصد برنج سالم و خرد، وزن صد دانه، مقدار آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی‌شدن و مقدار پروتئین بودند. برای اندازه‌گیری صفات مورد مطالعه، از والدین و نسل F_1 ۵۰ بذر، برای نسل‌های تلاقی برگشتی (BC_1 و BC_2) ۱۵۰ بذر و برای نسل F_2 ۳۰۰ بذر از هر کرت به طور تصادفی انتخاب شد (Kumar & Khush, 1988). برای این منظور، ابتدا دانه‌ها برداشت شدند و رطوبت آنها به وسیله دستگاه رطوبت‌سنج بذر (Kiyaseisakufho, Japan., Kett 147D) اندازه‌گیری شد و پس از رساندن رطوبت دانه‌ها به ۱۳ تا ۱۴ درصد، به وسیله دستگاه پوست‌کن آزمایشگاهی ساتاک (Satake) به برنج قهوه‌ای و سپس با استفاده از دستگاه سفیدکن آزمایشگاهی (M.C. Gill. Mill) به برنج سفید تبدیل شدند. پس از جداسازی دانه‌های سالم از شکسته، طول، عرض و نسبت طول به عرض دانه‌های سفید سالم (دانه‌هایی که بیش از دو سوم طول خود را حفظ نموده بودند) با استفاده از کولیس اندازه‌گیری شدند. وزن دانه-های سفید سالم و خرد هر کرت به طور جداگانه توزین و درصد برنج سالم و خرد به دست آمد. وزن صد دانه نیز با انتخاب صد دانه سفید سالم از هر کرت اندازه‌گیری شد. برنج‌های سفید بدست آمده از مرحله سفید کردن دانه‌ها به کمک آسیاب (Will-L-Bug) به آرد تبدیل شدند و برای اندازه‌گیری مقدار آمیلوز (Juliano, 1971)، درجه حرارت ژلاتینی‌شدن (Little, 1958) و مقدار پروتئین دانه‌ها (Wright & Wilkinson, 1993) مورد استفاده قرار گرفتند. پس از ارزیابی صفات و بررسی توزیع نرمال داده‌ها به وسیله آزمون‌های چولگی و کشیدگی، تجزیه واریانس بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام گردید و در صورت وجود تفاوت معنی‌دار بین نسل‌ها، تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس مدل زیر انجام شد (Mather & Jinks, 1982):

$$y = m + \alpha[d] + \beta[h] + \alpha^2[i] + 2\alpha\beta[j] + \beta^2[l] \quad (۱$$

در این رابطه، y میانگین یک نسل، m میانگین کل نسل‌ها، $[d]$ اثرات افزایشی ژن‌ها، $[h]$ اثرات غالبیت ژن‌ها، $[i]$ اثرات اپیستازی افزایشی×افزایشی ژن‌ها، $[j]$ اثرات اپیستازی افزایشی×غالبیت ژن‌ها، $[l]$ اثرات اپیستازی غالبیت×غالبیت ژن‌ها و α، β، α^2، $2\alpha\beta$ و β^2 ضرایب اثرات ژنتیکی فوق می‌باشند.

برای بررسی اثرات اپیستازی (اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی)، از آزمون مقیاس (Scaling Test) استفاده شد (Kearsey & Pooni, 1998; Mather & Jinks, 1982). علاوه بر آن، مدل سه، چهار و پنج پارامتری با استفاده از آزمون مقیاس مشترک (Joint Scaling Test) بررسی و بهترین مدل توجیه کننده

تغییرات هر یک از صفات تعیین شد. آنگاه اجزای ژنتیکی مربوط به هر صفت (m، d، h، i، j و l) با استفاده از میانگین شش نسل مورد مطالعه از طریق جبر ماتریس برآورد شد و سپس معنی‌دار بودن آنها به وسیله آزمون t مورد بررسی قرار گرفت. واریانس افزایشی، غالبیت و محیطی کنترل‌کننده تنوع هر صفت نیز به وسیله روابط ۲ الی ۴ محاسبه شدند (Mather & Jinks, 1982):

$$D = 4V_{F2} - 2(V_{BC1} + V_{BC2}) \quad (۲$$

$$H = 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - V_E) \quad (۳$$

$$V_E = \frac{(V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})}{3} \quad (۴$$

در این روابط، D واریانس افزایشی، H واریانس غالبیت و V_E واریانس محیطی یا جزء غیر ژنتیکی واریانس فنوتیپی صفات مورد مطالعه و V_{P1}، V_{P2}، V_{F1}، V_{F2}، V_{BC1} و V_{BC2} واریانس فنوتیپی نسل‌های مختلف می‌باشند. وراثت‌پذیری عمومی (h_b^2) صفات با استفاده از روابط ۵ (Mahmud & Krammer, 1951)، ۶ (Allard, 1960) و ۷ (Kearsey & Pooni, 1998) و وراثت‌پذیری خصوصی (h_n^2) صفات با استفاده از روابط ۸ (Warnner, 1952) و ۹ (Kearsey & Pooni, 1998) برآورد شدند.

$$h_b^2 = \frac{(D + H)}{(D + H + V_E)} \quad (۵$$

$$h_b^2 = \frac{[V_{F2} - \sqrt{V_{P1} \times V_{P2}}]}{V_{F2}} \quad (۶$$

$$h_b^2 = \frac{(V_{F2} - V_E)}{(V_{F2})} \quad (۷$$

$$h_n^2 = \frac{D}{(D + H + V_E)} \quad (۸$$

$$h_n^2 = \frac{[2V_{F2} - (V_{BC1} + V_{BC2})]}{V_{F2}} \quad (۹$$

متوسط درجه غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده هر صفت نیز از طریق رابطه $\sqrt{\frac{H}{D}}$ برآورد شد (Mather & Jinks, 1982). برای محاسبه حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده هر صفت نیز از روابط ۱۰ و ۱۱ (Lande, 1982) و روابط ۱۲ الی ۱۶ (Mather, 1949) استفاده و سپس میانگین حاصل از همه روش‌ها محاسبه شد. برآورد تمامی پارامترها و محاسبات مربوطه از طریق Proc iml نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۱ انجام شد.

$$n = \frac{(\overline{P}_1 - \overline{P}_2)^2}{4[V_{BC1} - 0.5(V_{F1} + V_{P1})]} \quad (۱۰$$

$$n = \frac{(\overline{P}_1 - \overline{P}_2)^2}{8(V_{F2} - V_{F1})} \quad (۱۱$$

$$n = \frac{(\overline{P}_1 - \overline{P}_2)^2}{8[V_{F2} - (0.5V_{F1} + 0.25V_{P1})]} \quad (۱۲$$

$$n = \frac{(\overline{P}_1 - \overline{P}_2)^2}{8(V_{BC1} + V_{BC2})} \quad (۱۳$$

$$n = \frac{(\overline{P}_1 - \overline{P}_2)^2}{8[(V_{BC1} + V_{BC2}) - (V_{F1} + 0.5V_{P1} + 0.5V_{P2})]} \quad (۱۴$$

$$n = \frac{(\overline{F}_1 - \overline{P}_1)^2}{4[V_{BC1} - 0.5(V_{F1} + V_{P1})]} \quad (۱۵$$

$$n = \frac{(\overline{F}_1 - \overline{P}_2)^2}{4[V_{BC2} - 0.5(V_{F1} + V_{P2})]} \quad (۱۶$$

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین نسل‌های مختلف از نظر صفات مورد مطالعه وجود دارد (جدول۱)، و از اینرو تجزیه ژنتیکی صفات از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها امکان پذیر می‌باشد. اجزای ژنتیکی مربوط به صفات مورد مطالعه در جدول ۲ ارایه شده است. کای اسکوئر مدل سه پارامتری برای تمامی صفات غیر معنی‌دار بود که بیانگر مناسب بودن مدل ساده افزایشی- غالبیت شامل m، [d] و [h] برای تبیین تنوع صفات مورد مطالعه بوده و نشان داد که هیچ نوع اثرات متقابل غیرآللی و بین مکانی معنی‌دار در کنترل تغییرات این صفات وجود ندارد. بر اساس نتایج آزمون t-student، اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها برای تمامی صفات به جز عرض و نسبت طول به عرض شلتوک و طول و عرض دانه سفید معنی‌دار بود که به نظر می‌رسد در کنترل ژنتیکی آنها هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها مهم بودند.

برآورد اثرات ژنتیکی صفات مورد مطالعه (جدول۲) نشان داد که برای وزن صد دانه، مقدار آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی‌شدن و مقدار پروتئین، اثر افزایشی [d] بیشتر از اثر غالبیت ژن‌ها [h] بود، در حالی‌که برای طول شلتوک، درصد برنج سالم و خرد و نسبت طول به عرض دانه سفید، مقادیر [h] بزرگتر از [d] بود. در مقابل، برای

عرض و نسبت طول به عرض شلتوک و طول و عرض دانه سفید، اثر افزایشی ژن‌ها غیر معنی‌دار و تنها اثر غالبیت ژن‌ها معنی‌دار بود (جدول ۲). اگرچه برآورد اثرات افزایشی و غالبیت ژن‌ها تا حدود زیادی می‌تواند نحوه کنترل ژنتیکی صفات را مشخص نماید، اما نتیجه قطعی پس از برآورد اجزای واریانس، درجه غالبیت ژن‌ها و وراثت‌پذیری خصوصی صفات مشخص خواهد شد. در آزمایشی که از طریق لاین× تستر انجام شد (Maleki et al., 2006)، وجود اثر افزایشی معنی‌دار ژن‌ها در کنترل مقدار آمیلوز گزارش گردید که با نتایج این تحقیق مطابقت داشت. محققین دیگری نیز همانند این تحقیق، وجود اثر افزایشی ژن‌ها را در کنترل صفات مقدار آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی شدن دانه برنج گزارش نمودند (Chenewu et al., 1998; Hosseini et al., 2005; Lin et al., 2005)، در حالی‌که در تعداد دیگری از آزمایش‌ها، علاوه بر اثر افزایشی، اپیستازی افزایشی×افزایشی ژن‌ها نیز در کنترل این صفات گزارش شده است (Shi et al., 1997; Verma et al., 2003; Mahalingam & Nadarajan, 2010). در آزمایش دیگری (Kato, 1991)، اثر غالبیت ناقص ژن‌ها در کنترل طول دانه برنج گزارش شد که با نتایج این تحقیق مطابقت نداشت. طول دانه برنج یکی از صفات بسیار مهم مربوط به کیفیت ظاهری دانه‌ها می‌باشد که افزایش آن تأثیر زیادی در افزایش ارزش اقتصادی برنج دارد، به طوری که اکثر مصرف‌کنندگان برنج‌های با دانه‌های بلند را ترجیح می‌دهند.

جدول۱- خلاصه تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه در ارقام برنج

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		طول شلتوک (میلی‌متر)	عرض شلتوک (میلی‌متر)	نسبت طول به عرض شلتوک	طول دانه سفید (میلی‌متر)	عرض دانه سفید (میلی‌متر)	نسبت طول به عرض دانه سفید
تکرار	۲	۰/۰۲^{ns}	۰/۰۱۱^{ns}	۰/۰۳^{ns}	۰/۰۰۱۳^{ns}	۰/۰۰۱۵^{ns}	۰/۰۰۲۶^{ns}
نسل	۵	۰/۰۵۵**	۰/۰۵**	۰/۰۱۶*	۰/۰۳۷*	۰/۰۱۶**	۰/۰۴۸*
خطای آزمایش	۱۰	۰/۰۳	۰/۰۰۵	۰/۰۱۴	۰/۰۱	۰/۰۰۲۶	۰/۰۱۴
ضریب تغییرات (درصد)	-	۱/۷۳	۳/۱۱	۲/۷۸	۱/۴۱	۲/۵۸	۳/۳

ادامه جدول ۱-

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		درصد برنج سالم	درصد برنج خرد	وزن صد دانه (گرم)	درصد آمیلوز	درجه حرارت ژلاتینی شدن	درصد پروتئین
تکرار	۲	۰/۰۰۰۴^{ns}	۰/۰۰۰۴^{ns}	۰/۰۰۰۷^{ns}	۳/۶۳^{ns}	۰/۰۷^{ns}	۰/۹۱^{ns}
نسل	۵	۰/۰۰۹**	۰/۰۰۹**	۰/۰۲۳**	۲۱/۵۴*	۷/۵۵**	۴/۱۹*
خطای آزمایش	۱۰	۰/۰۰۱۱	۰/۰۰۱۱	۰/۰۰۱۲	۳/۹۱	۰/۲	۱/۱۲
ضریب تغییرات (درصد)	-	۳/۹	۲۷/۲۸	۲/۱۲	۱۱/۶۹	۹/۹۶	۱۲/۳۴

ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۲- برآورد اثرات ژنتیکی کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه در ارقام برنج با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها

صفت	m	[d]	[h]	χ^2
طول شلتوک (میلی‌متر)	۱۰/۲۹**	۰/۰۸**	۰/۲۲**	۰/۰۵^{ns}
عرض شلتوک (میلی‌متر)	۲/۴۵**	-۰/۰۳^{ns}	۰/۲*	۰/۰۱^{ns}
نسبت طول به عرض شلتوک	۴/۲**	۰/۰۰۱^{ns}	-۰/۲۴**	۰/۰۰۱^{ns}
درصد برنج سالم	۰/۸۸**	۰/۰۲۷**	۰/۱۱**	۰/۰۰۴^{ns}
درصد برنج خرد	۰/۱۲**	۰/۰۳۴**	-۰/۱۱**	۰/۰۲^{ns}
طول دانه سفید (میلی‌متر)	۷/۰۶**	-۰/۰۱۶^{ns}	۰/۰۰۹**	۰/۰۱^{ns}
عرض دانه سفید (میلی‌متر)	۱/۹۸**	۰/۰۱۴^{ns}	۰/۱۴**	۰/۰۱^{ns}
نسبت طول به عرض دانه سفید	۳/۶**	۰/۰۴*	-۰/۲۲**	۰/۰۱^{ns}
وزن صد دانه (گرم)	۱/۶۷**	۰/۱**	۰/۰۹**	۰/۰۱۴^{ns}
درصد آمیلوز	۱۷/۱۶**	۳/۸۳**	۰/۹۵**	۰/۵۵^{ns}
درجه حرارت ژلاتینی‌شدن	۵/۲۵**	۱/۸۹**	۰/۶۴**	۱/۸۹^{ns}
درصد پروتئین	۸/۴۴**	۱/۳۳**	۰/۸۵**	۰/۳^{ns}

ns غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

m، [d] و [h] به ترتیب میانگین جمعیت، اثر افزایشی و اثر غالبیت ژن‌ها می‌باشند.

اجزای تنوع برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ ارایه شده است. نتایج حاصل نشان داد که برای صفات نسبت طول به عرض شلتوک، درصد برنج سالم و خرد، طول دانه سفید، وزن صددانه، مقدار آمیلوز و مقدار پروتئین سهم واریانس افزایشی بیشتر از واریانس غالبیت بود که نشان‌دهنده اهمیت واریانس افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد. بنابراین بر اساس نتایج حاصل از این آزمایش، انتخاب نتاج برتر در نسل‌های اولیه حاصل از تلاقی دیلمانی و سپیدرود می‌تواند روش مناسبی برای اصلاح این صفات باشد. در مقابل، طول شلتوک و عرض دانه سفید که درجه غالبیت آنها به ترتیب ۱/۲۹ و ۱/۵۳ برآورد شد، تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها قرار داشتند و نقش اثر افزایشی در کنترل تنوع این صفات ناچیز بود. بنابراین روش انتخاب روش مناسبی برای اصلاح این صفات در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود نبوده و انجام عمل دورگ‌گیری در جهت نیل به اهداف اصلاحی مورد نظر روش مؤثرتری از انتخاب خواهد بود. درجه غالبیت ژن‌ها برای درجه حرارت ژلاتینی شدن و نسبت طول به عرض دانه سفید نزدیک به یک برآورد شد که نشان‌دهنده اثر غالبیت کامل ژن‌ها در کنترل این صفات بود. بنابراین برای اصلاح این صفات در جمعیت مورد مطالعه، ابتدا می‌توان سهم ژن‌های با اثرات افزایشی را از طریق انتخاب نتاج برتر در نسل‌های اولیه افزایش داد و سپس با دورگ‌گیری بین لاین‌های انتخابی از اثر غالبیت ژن‌ها نیز استفاده نمود. در آزمایشی (Won et al., 2002)، سهم واریانس افزایشی برای مقدار آمیلوز بیشتر از واریانس غالبیت برآورد شد که با نتایج این تحقیق مطابقت داشت، اما بر خلاف این آزمایش، برای میزان پروتئین سهم واریانس غالبیت بیشتر از واریانس افزایشی بود.

متوسط وراثت‌پذیری عمومی صفات از حداقل ۰/۳۹ برای عرض شلتوک تا حداکثر ۰/۹۳ برای درجه حرارت ژلاتینی شدن و متوسط وراثت‌پذیری خصوصی صفات از حداقل ۰/۳۲ برای عرض شلتوک تا حداکثر ۰/۷۶ برای مقدار آمیلوز دانه متغیر بود. همچنین متوسط وراثت‌پذیری خصوصی برای صفاتی نظیر درصد برنج سالم و خرد، وزن صد دانه و درصد پروتئین نسبتاً بالا بود و نشان داد که اثر افزایشی ژن‌ها نقش مهمی در کنترل تنوع این صفات داشته و انجام عمل انتخاب در نسل‌های در حال تفکیک برای اصلاح این صفات در جمعیت مورد مطالعه مؤثر خواهد بود. در مقابل، متوسط وراثت‌پذیری خصوصی صفاتی مثل طول و عرض شلتوک و عرض دانه سفید نسبتاً پایین و در توافق با نتایج جدول ۳ در مورد برآورد اجزای واریانس و درجه غالبیت ژن‌ها بود. به‌طوری که انجام عمل انتخاب برای اصلاح این صفات تقریبا مؤثر نبوده و بهتر است از پدیده هتروزیس و تولید هیبرید استفاده شود تا این صفات را که اهمیت زیادی در بازارپسندی و ارزش اقتصادی برنج دارند، اصلاح نمود. در بین صفات مورد مطالعه، صفات طول شلتوک، عرض دانه سفید و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن سه صفتی بودند که مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی آنها تفاوت زیادی از هم داشت، به عبارت دیگر وراثت‌پذیری عمومی نسبتاً بالا و بر عکس وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً پایینی داشتند. از آنجا که وراثت‌پذیری عمومی نسبت کل واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) به فنوتیپی و وراثت‌پذیری خصوصی فقط نسبت واریانس افزایشی به فنوتیپی را نشان می‌دهد و از طرف دیگر اثرات متقابل بین ژن‌ها (اپیستازی) برای این صفات معنی‌دار نبود، بنابراین می‌توان گفت که سهم واریانس غالبیت در توجیه تنوع فنوتیپی این صفات نسبتاً بالا بود. مشاهده جدول ۳ و مقایسه واریانس‌های افزایشی و غالبیت و درجه غالبیت ژن‌ها نیز این موضوع را تأیید می‌نماید. از اینرو، چنانچه قبلاً نیز گفته شد بهترین روش برای اصلاح این صفات در جمعیت مورد مطالعه روش تولید هیبرید است. در آزمایش‌های دیگری نیز وراثت‌پذیری عمومی بالایی برای درصد پروتئین (Shi et al., 1999)، و وراثت‌پذیری خصوصی بالایی برای نسبت طول به عرض دانه (شکل دانه) و مقدار آمیلوز (Vanaja & Babu, 2006) گزارش شده است که با نتایج این تحقیق مطابقت داشت. در مقابل در تحقیق دیگری، وراثت‌پذیری خصوصی پایینی برای مقدار آمیلوز برآورد شد (Won et al., 2002) که با نتایج تحقیق حاضر مغایرت داشت.

تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه نیز با استفاده از روش‌های مختلف برآورد شد و در جدول ۵

ارایه گردید. توضیح اینکه روش‌های مختلف ارایه شده در این جدول، حداقل تعداد ژن‌های کنترل‌کننده هر صفت را برآورد می‌کنند. محاسبه میانگین حاصل از روش‌های مختلف نشان داد که تعداد ژن‌های کنترل‌کننده درجه حرارت ژلاتینی شدن حداقل ۹ ژن، وزن صد دانه حداقل ۷ ژن، درصد آمیلوز حداقل ۳ ژن و درصد پروتئین حداقل ۲ ژن بود و برای سایر صفات مورد مطالعه هم حداقل یک ژن برآورد شد. این نتیجه نشان داد که بیشتر صفات مرتبط با کیفیت دانه در برنج اساساً صفات کمی می‌باشند که به وسیله چندین ژن کنترل می‌شوند. در آزمایشی که برای بررسی نحوه توارث میزان آمیلوز دانه برنج انجام شد، وجود تنها یک ژن بزرگ اثر در کنترل آن گزارش گردید (Kush & Kumar, 1988). همچنین، نتایج حاصل از پژوهش‌های دیگر در مورد درجه حرارت ژلاتینی شدن در برنج، وجود دو ژن را در کنترل توارث آن نشان داد که با نتایج این تحقیق مطابقت نداشت (Chen et al., 1992; Shu et al., 2006). در پژوهش‌های دیگری که از طریق تجزیه QTL (Quantitative Trait Loci) روی خصوصیات تعیین کننده کیفیت دانه در برنج انجام شد، مشخص گردید که مقدار آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی شدن و قوام ژل، اساساً توسط یک تا دو ژن بزرگ اثر که روی کروموزم شماره ۶ برنج قرار دارند و چندین ژن کوچک اثر که در نواحی مختلف ژنوم پراکنده‌اند، کنترل می‌شوند (He et al., 1999; Yan et al., 2001; Umemoto et al., 2002). در آزمایش دیگری که برای شناسایی QTLهای کنترل‌کننده طول، عرض و نسبت طول به عرض دانه در یک جمعیت F_2 برنج انجام شد، به ترتیب ۵، ۷ و ۶ QTL شناسایی گردید (Rabiei et al., 2004). همچنین، تجزیه QTL صفات طول، عرض، نسبت طول به عرض دانه و وزن صد دانه در یک جمعیت تلاقی برگشتی پیشرفته برنج نشان داد که به ترتیب ۶، ۴، ۳ و ۸ QTL کنترل این صفات را بر عهده دارند (Fotokian, 2008).

به طور کلی اثرات ژنتیکی برآورد شده برای صفات فیزیکی و شیمیایی مورد مطالعه در این تحقیق نشان داد که طول شلتوک، عرض دانه سفید و درجه حرارت ژلاتینی‌شدن تحت کنترل اثر فوق غالبیت ژن‌ها، نسبت طول به عرض شلتوک تحت کنترل اثر غالبیت کامل ژن‌ها و سایر صفات مورد مطالعه هم تحت کنترل غالبیت نسبی ژن‌ها قرار دارند. متوسط وراثت‌پذیری خصوصی صفات هم از ۰/۳۲ برای عرض شلتوک تا ۰/۷۶ برای مقدار آمیلوز متغیر بود. بر اساس نتایج این تحقیق پیشنهاد می‌شود که برای اصلاح طول و عرض شلتوک، عرض دانه سفید، نسبت طول به عرض دانه سفید و درجه حرارت ژلاتینی شدن در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام دیلمانی و سپیدرود از روش تولید هیبرید استفاده شود، اما برای سایر صفات مورد مطالعه بهتر است ابتدا نتاج مطلوب در طی چند نسل انتخاب شوند تا از اثر افزایشی ژن‌ها استفاده شود و سپس با تلاقی

جدول ۳- اجزای واریانس و درجه غالبیت ژن‌های کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه در ارقام برنج

صفت	واریانس افزایشی	واریانس غالبیت	واریانس محیطی	درجه غالبیت
طول شلتوک (میلی‌متر)	۰/۴۸	۰/۸	۰/۲	۱/۲۹
عرض شلتوک (میلی‌متر)	۰/۰۲۴	۰/۰۰۸	۰/۰۳	۰/۵۸
نسبت طول به عرض شلتوک	۰/۲۶	۰/۰۰۰۱	۰/۱۱	۰/۰۲
درصد برنج سالم	۰/۰۰۲۸	۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۰۵	۰/۳۸
درصد برنج خرد	۰/۰۰۲۶	۰/۰۰۰۸	۰/۰۰۰۵	۰/۵۵
طول دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۱۶	۰/۰۴	۰/۰۷	۰/۵
عرض دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۰۶	۰/۱۴	۰/۰۱۶	۱/۵۳
نسبت طول به عرض دانه سفید	۰/۲۶	۰/۲۴	۰/۰۵	۰/۹۶
وزن صد دانه (گرم)	۰/۰۰۳۶	۰/۰۰۰۸	۰/۰۰۰۴	۰/۴۸
درصد آمیلوز	۱۲/۴۶	۰/۲۴	۱/۵۱	۰/۴۲
درجه حرارت ژلاتینی‌شدن	۰/۴۸	۰/۴۹۲	۰/۰۳۷	۱/۰۱
درصد پروتئین	۲/۳۶	۰/۵۶	۰/۵۳	۰/۴۹

جدول ۴- وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات مورد مطالعه در ارقام برنج

صفت	وراثت‌پذیری عمومی*			میانگین	وراثت‌پذیری خصوصی**		میانگین
	۱	۲	۳		۱	۲	
طول شلتوک (میلی‌متر)	۰/۷۸	۰/۶۸	۰/۸۶	۰/۷۷	۰/۳۷	۰/۳۵	۰/۳۶
عرض شلتوک (میلی‌متر)	۰/۳۴	۰/۳۲	۰/۵۱	۰/۳۹	۰/۲۷	۰/۳۸	۰/۳۲
نسبت طول به عرض شلتوک	۰/۶۲	۰/۵۴	۰/۷	۰/۶۲	۰/۴۲	۰/۷	۰/۵۶
درصد برنج سالم	۰/۷۳	۰/۷۵	۰/۸۷	۰/۷۸	۰/۷	۰/۷۵	۰/۷۲
درصد برنج خرد	۰/۷۶	۰/۷۵	۰/۸۷	۰/۷۹	۰/۶۵	۰/۶۷	۰/۶۶
طول دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۵۷	۰/۵۶	۰/۷۴	۰/۶۲	۰/۵	۰/۵۹	۰/۵۴
عرض دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۸۹	۰/۸	۰/۹۲	۰/۸۷	۰/۳۷	۰/۲۸	۰/۳۳
نسبت طول به عرض دانه سفید	۰/۸۴	۰/۷۹	۰/۹	۰/۸۴	۰/۵۴	۰/۴۷	۰/۵
وزن صد دانه (گرم)	۰/۸۸	۰/۸۳	۰/۹۲	۰/۸۷	۰/۷۵	۰/۷۵	۰/۷۵
درصد آمیلوز	۰/۸۷	۰/۸۲	۰/۹	۰/۸۶	۰/۷۵	۰/۷۷	۰/۷۶
درجه حرارت ژلاتینی‌شدن	۰/۹۴	۰/۹۱	۰/۹۶	۰/۹۳	۰/۶	۰/۴۸	۰/۵۴
درصد پروتئین	۰/۸۶	۰/۷۱	۰/۸۵	۰/۸۱	۰/۶۴	۰/۶۸	۰/۶۶

* وراثت‌پذیری عمومی با روش‌های ۱ (Allard, 1960)، ۲ (Kearsey & Pooni, 1998) و ۳ (Mahmud & Krammer, 1951) برآورد شد.

** وراثت‌پذیری خصوصی با روش‌های ۱ (Kearsey & Pooni, 1998) و ۲ (Warnner, 1952) برآورد شد.

جدول ۵- برآورد تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه در ارقام برنج

صفت	نوع روش*							میانگین
	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	
طول شلتوک (میلی‌متر)	۰/۴۳	۰/۲	۰/۱۴	۰/۰۶	۰/۱	۰/۳۲	۰/۵	۰/۲۶
عرض شلتوک (میلی‌متر)	۰/۰۲	۰/۰۲	۰/۱	۰/۰۳	۰/۰۰۰۶	۳/۳۳	۰/۷	۰/۶
نسبت طول به عرض شلتوک	۰/۱۳	۰/۰۴	۰/۰۴	۰/۰۲	۰/۰۴	۰/۸۸	۰/۲	۰/۲۳
درصد برنج سالم	۱/۲	۰/۴	۰/۳۷	۰/۲۴	۰/۳۸	۱/۱۹	۲/۰۸	۰/۸۴
درصد برنج خرد	۱/۰۹	۰/۴۷	۰/۳۸	۰/۲۳	۰/۳۷	۱/۰۸	۲/۷۸	۰/۹
طول دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۰۱۴	۰/۰۰۰۱۷	۰/۰۰۰۰۵	۰/۰۰۰۱	۰/۰۰۶	۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۱
عرض دانه سفید (میلی‌متر)	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۲	۰/۰۰۰۰۱	۰/۰۰۱۴	۰/۰۰۶	۰/۰۰۰۷	۰/۰۰۹
نسبت طول به عرض دانه	۰/۰۰۶	۰/۰۰۳	۰/۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۲	۰/۰۴	۰/۰۱	۰/۰۰۹
وزن صد دانه (گرم)	۱۲/۰۵	۳/۶۸	۳/۳۱	۲/۲	۳/۵۱	۱۱/۳۶	۱۳/۲۵	۶/۹۹
درصد آمیلوز	۴/۲۶	۱/۳۵	۱/۲	۰/۸	۰/۸	۰/۵۹	۵/۳۵	۲/۰۵
درجه حرارت ژلاتینی‌شدن	۱۱/۶۴	۵/۴	۵/۰۶	۳/۲۷	۳/۲۷	۶/۶۳	۲۲/۹۲	۸/۴
درصد پروتئین	۳/۱۸	۱/۴۲	۰/۹۴	۰/۴۹	۰/۴۹	۰/۷	۳/۸۲	۱/۶۵

تعداد ژن‌ها با روش‌های ۱ و ۲ (Lande, 1981) و ۳ الی ۷ (Mather, 1949) برآورد شدند.

لاین‌های برتر در نسل‌های بالاتر از اثر غالبیت ژن‌ها نیز استفاده گردد.

سپاسگزاری

این مقاله از طرح پژوهشی مصوب شورای پژوهشی دانشگاه گیلان استخراج و بودجه آن توسط معاونت پژوهشی دانشگاه گیلان تأمین شده است. از کلیه همکارانی که ما را در اجرای این طرح یاری نمودند، به خصوص آقای مهندس حسام‌الدین حسینی و آقای حسن علیجانی کارشناسان گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان تشکر و قدردانی می‌گردد.

REFERENCES

1. Allard, R. W. (1960). *Principles of Plant Breeding*. John Willy and Sons. New York.
2. Chen, B. T., Peng, Z. M. & Xu, Y. (1992). Genetic analysis of rice gelatinization temperature. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 11, 115–119.
3. Chenewu, X., Aihong, A., Yan, A. & Ingsen, Z. (1998). Genetic analysis of quality traits in

intersubspecies crosses of rice. *Rice Abstract*, 21, 5.
4. Falconer, D. S. (1989). *Introduction to Quantitative Genetics*. 3rd ed. Longman. UK.
5. Fotokian, M. H. (2008). Genetics-statistical analysis of traits related to grain in rice (*Oryza sativa* L.). In: Proceedings of *the International Conference on Mathematical Biology*. 2007, ICMB07, AIP Conference Proceedings, pp. 192-196.
6. Hosseini, M., Honarnejad, R. & Tarang, A. R. (2005). Gene effects and combining ability of quantitative characteristics and grain quality of rice. *Journal of Agricultural Science*, 15(4), 253- 260. (In Farsi).
7. He, P., Li, S. G., Qian, Q., Ma, Y. Q., Li, J. Z., Wang, W. M., Chen, Y. & Zhu, L. H. (1999). Genetic analysis of rice grain quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 98, 502-508.
8. Juliano, B. O. (1971). A simplified assay of milled rice amylose. *Cereal Science Today*, 16, 334-339.
9. Kato, T. (1991). *Genetic analysis of grain size in rice*. Genetic Π. Second International Rice Genetic Symposium. IRRI, 844 p.
10. Kearsey, M. T. & Pooni, H. S. (1998). *Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman and Hall.
11. Kumar, I. & Khush, G. S. (1988). Inheritance of amylose content in rice. *Euphytica*, 38, 261-269.
12. Lande, R. (1981). The minimum number of genes contributing to quantitative variation between and within population. *Genetics*, 90, 541-553.
13. Lin, J., Shi, Ch., Wu, M. & Wu, J. (2005). Analysis of genetic effects for cooking quality traits of japonica rice across environments. *Plant Science*, 168(6), 1501-1506.
14. Little, R. R., Hilder, G. B. & Dawson, E. H. (1958). Differential effect of dilute alkali on 25 varieties of milled white rice. *Cereal Chemistry*, 35, 111-116.
15. Mahalingam, L. & Nadarajan, N. (2010). Genetic analysis of grain quality characteristics of two line rice hybrids. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 1(4), 983-988.
16. Mahmud, I. & Krammer, H. S. (1951). Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. *Agriculture Journal*, 43, 605-609.
17. Maleki, M., Nourozi, Z. & Photokian, M. H. (2006). Combining surveying related to cooking quality traits and gene action in rice hybrid varieties using line×tester method. In: Proceedings of *the 9thе Iranian Agronomy and Plant Breeding Congress,* 3-6 Sep. 2006, Tehran University (Aboureyhan), Tehran, Iran. (In Farsi).
18. Mather, K. (1949). *Biometrical Genetics*. Methuen, London, 162 p.
19. Mather, K. & Jinks, J. L. (1982). *Biometrical Genetics: The Study of Continuous Variation*. Chapman and Hall. London, 390 p.
20. Nourozi, M., Ghannadha, M. R. & Moumeni, A. (2003). Surveying related traits of rice cooking quality. *Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources of Khazar*, 1(3), 1-10. (In Farsi).
21. Rabiei, B., Valizadeh M., Ghareyazie, B., Moghaddam, M. & Ali, A. J. (2004). Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. *Euphytica,* 137, 325-332.
22. Shi, C. H., Zhu, J., Zang, R. C. & Chen G. L. (1997). Genetic and heterosis analysis for cooking quality trait of indica rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 95, 249-300.
23. Shi, Ch., Zhu, J., Yang, X., Yu, Y. & Wu, J. (1999). Genetic analysis for protein content in indica rice. *Euphytica*, 107, 135-140.
24. Shi, C., Zhu, J., Wu, J., & Fan, L. (2000). Genetic and genotype×environment interaction effects from embryo, endosperm, cytoplasm and maternal effect for rice. *Field Crops Research*, 68, 191-198.
25. Shu, X., Shen, Sh., Bao, J., Wu, D., Nakamura, Y. & Shu, Q. (2006). Molecular and biochemical analysis of the gelatinization temperature characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) starch granules. *Journal of Cereal Science*, 44(1), 40-48.
26. Umemoto, T., Yano, M., Satoh, H., Shomura, A. & Nakamura, Y. (2002). Mapping of a gene responsible for the difference in amylopectin structure between japonica-type and indica-type rice varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 104, 1-8.
27. Vanaja, T. & Babu, L. C. (2006). Variability in grain quality attributes of high yielding rice varieties (*Oryza sativa* L.) of diverse origin. *Journal of Tropical Agriculture,* 44(1-2), 61-63.
28. Verma, O. P., Santoshi, U. S. & Srivastava H. K. (2003). Governance of gene action and combining ability for certain grain quality traits in three diverse rice (*Oryza sativa* L.) growing ecosystems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 4(22), 63-78.
29. Warnner, J. N. (1952). A method for estimating heritability. *Agronomy Journal*, 44, 427-430.
30. Won, J. G., Yoshida, T. & Uchimura, Y. (2002). Genetic effect on amylose and protein content in crossed rice seeds. *Plant Production Science*, 5(1), 17-21.
31. Wright, W. D. & Wilkinson, D. R. (1993). Automated micro-kjeldahl nitrogen determination: A method. *American Environment Lab*, 2/93, 30-33.
32. Yan, C. J., Xu, C. W., Yi, C. D., Liang, G. H., Zhu, L. H. & Gu, M. H. (2001). Genetic analysis of gelatinization temperature in rice via microsatellite (SSR) markers. *Acta Genetica Sinica*, 33, 1-5.