Cereal Biotechnology and Biochemistry

Razi University

Homepage: https://cbb.razi.ac.ir

Assessing gene action and heterosis for quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) using North Carolina III mating design

Mehrzad Allahgholipour[1] & Alireza Haghighi Hasanalideh[2] ✉

[1] Associate Professor of Rice Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran.

[2] ✉ Assistant Professor of Rice Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran. E-mail: haghighi.ag@gmail.com

ABSTRACT

Introduction: Due to the future demand for rice, as a food required by humans, it is necessary to produce new cultivars whose yield exceeds the existing cultivars. Success in any breeding program depends on selecting appropriate genotypes as parents in the crossing program. Estimating genetic parameters such as heritability, gene effect, and the relationship between traits is fundamental to developing the most beneficial breeding method. Various mating designs such as the North Carolina I, II, and III designs are used to estimate genetic diversity and variance components. This study was performed to evaluate heterosis, genetic parameters, gene effect, and heritability of important quantitative traits in rice using the North Carolina III mating design.

Materials and methods: In this study, two cultivars, Deylamani and Gilaneh, were used for the North Carolina III mating design according to the results of a study using microsatellite markers. After the crosses were performed, the progenies from the North Carolina III mating design were planted with their parents in a randomized complete block design with three replications. Prior to evaluation, off-type plants were removed, and then the mean of observations per plot was used for statistical analysis. SPSS and Excel softwares were used to analyze variance and estimate NCIII genetic parameters.

Results: Estimation of additive and dominance variances indicated the presence of additive and non-additive effects in genetic control of grain yield, 100-grain weight, plant height, number of panicles per plant, number of spikelet per panicle, panicle length, and number of filled grains per panicle. Non-additive effects played an essential role in plant height, the number of panicles per plant, and the number of filled grains per panicle. The overdominance phenomenon was observed in grain yield, 100-grain weight, plant height, number of panicles per plant, number of spikelet per panicle, panicle length, and number of filled grains per panicle. In grain yield, the range of heterosis was -12.64% for the cross of F2 No. 1 × Gilaneh up to 38.5% for the cross of F2 No. 11 × Deylamani. For plant height, the highest relative heterosis based on the average parent to reduce plant height was seen at the cross of F2 No. 9 × Deylamani (-11.4%).

Conclusion: The results of this study indicate the existence of additive and non-additive effects in genetic control of grain yield, 100-seed weight, plant height, number of panicles per plant, number of spikelets, panicle length, and filled grain number per panicle. On the other hand, in genetic control of grain yield, 100-grain weight, number of spikelets per panicle, and panicle length, additive effects had a greater role. However, in addition to additive effects, non-additive effects were also involved in genetic control of grain yield, 100-grain weight, number of panicles, and panicle length. The study of heterosis also showed the existence of superior offspring in the studied traits and the possibility of using them in breeding programs.

Keywords: Genetic effect, Heritability, Heterosis.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 13/07/2021, **Revised:** 23/12/2021, **Accepted:** 26/12/2022, **Published online:** 26/03/2022

Cite this article: Allahgholipour, M. & Haghighi Hasanalideh, A. (2022). Assessing gene action and heterosis for quantitative traits in rice (*Oryza sativa* L.) using North Carolina III mating design. Cereal Biotechnology and Biochemistry. 1 (1). 51-65. DOI: 10.22126/cbb.2022.1952

© The Author(s).

Publisher: Razi University

10.22126/cbb.2022.1952

بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

Homepage: https://cbb.razi.ac.ir

ارزیابی عمل ژن و هتروزیس صفات کمی در برنج (*Oryza sativa* L.) با استفاده از طرح تلاقی کارولینای شمالی III

مهرزاد اله‌قلی‌پور[1] و علیرضا حقیقی حسنعلیده [2]✉

[1]دانشیار مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران.

[2]✉استادیار مؤسسه تحقیقات برنج کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران. رایانامه: haghighi.ag@yahoo.com

چکیده

هدف: با توجه به تقاضای آتی برنج، به عنوان غذای مورد نیاز انسان، تولید ارقام جدیدی که عملکرد آن‌ها از ارقام موجود فراتر رود ضروری است. موفقیت در هر برنامه اصلاحی به انتخاب ژنوتیپ‌های مناسب به عنوان والدین در برنامه تلاقی بستگی دارد. تخمین پارامترهای ژنتیکی از جمله وراثت‌پذیری، عملکرد ژن و ارتباط بین صفات به منظور تدوین سودمندترین روش اصلاحی، بسیار مهم است. برای برآورد تنوع ژنتیکی و اجزای واریانس از طرح‌های تلاقی مختلف مانند طرح‌های کارولینای شمالی I، II و III استفاده می‌شود. این پژوهش به منظور ارزیابی هتروزیس، پارامترهای ژنتیکی، عملکرد ژن و وراثت‌پذیری صفات کمی مهم در برنج با استفاده از طرح تلاقی کارولینای شمالی III انجام شد

روش پژوهش: در این تحقیق از دو رقم دیلمانی و گیلانه با توجه به نتایج حاصل از پژوهشی با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره، برای تلاقی به روش طرح سوم کارولینای شمالی استفاده شد. پس از انجام تلاقی‌های مورد نظر، نتاج به‌دست‌آمده از طرح تلاقی کارولینای شمالی به همراه والدین آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار کشت شد. قبل از ارزیابی، بوته‌های خارج از تیپ حذف، سپس میانگین مشاهدات در هر کرت برای تجزیه‌های آماری مورد استفاده قرار گرفتند. برای تجزیه و تحلیل واریانس و برآورد پارامترهای ژنتیکی NCIII از نرم افزارهای SPSS و Excel استفاده شد.

یافته‌ها: برآورد واریانس‌های افزایشی و غالبیت نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه بود. در صفات ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته و تعداد دانه پر در هر خوشه، اثرات غیرافزایشی نقش مهمی داشتند. در صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه، پدیده فوق غالبیت مشاهده شد. در صفت عملکرد دانه، محدوده هتروزیس بین ۱۲/۶۴- درصد برای تلاقی F_2 No. 1 × گیلانه تا ۳۸/۵ درصد برای تلاقی F_2 No. 11 × دیلمانی بود. برای ارتفاع بوته، بیشترین هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین برای کاهش ارتفاع بوته، در تلاقی F_2 No. 9 × دیلمانی (۱۱/۴- درصد) دیده شد.

نتیجه‌گیری: نتایج حاصل از این پژوهش نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه، طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه است. از طرف دیگر در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه و طول خوشه، اثرات افزایشی نقش بیشتری داشتند. با این حال، در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه و طول خوشه، علاوه بر اثرات افزایشی، اثرات غیرافزایشی نیز دخالت داشتند. همچنین بررسی هتروزیس حاکی از وجود نتاج برتر از والدین در صفات مورد بررسی و امکان استفاده از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی بود.

واژه‌های کلیدی: اثر ژنتیکی، وراثت‌پذیری، هتروزیس

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله: دریافت: ۱۴۰۰/۰۴/۲۲ **اصلاح:** ۱۴۰۰/۱۰/۰۲ **پذیرش:** ۱۴۰۰/۱۰/۰۵، **انتشار آنلاین:** ۱۴۰۱/۰۱/۰۶

استناد: اله‌قلی‌پور، م. و حقیقی حسنعلیده، ع. (۱۴۰۱). ارزیابی عمل ژن و هتروزیس صفات کمی در برنج (*Oryza sativa* L.) با استفاده از طرح تلاقی کارولینای شمالی III. بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات. ۱ (۱). ۶۵-۵۱. DOI: 10.22126/cbb.2022.1952

ناشر: دانشگاه رازی

© نویسندگان.

مقدمه

برنج (Oryza sativa L.) مهم‌ترین غذای حدود دو سوم جمعیت جهان است. از نظر تولید در جهان، رتبه دوم را در بین غلات دارد. با افزایش جمعیت، تقاضا برای غلات روز به روز افزایش می‌یابد. بیش از ۹۰ درصد برنج در آسیا به‌عنوان ماده غذایی اصلی تولید و مصرف می‌شود که ۳۵ تا ۶۰ درصد کالری مورد نیاز را تأمین می‌کند (Rahaman, 2016). با توجه به تقاضای آتی برنج به عنوان غذای مورد نیاز انسان، نیاز به تولید ارقام جدیدی است که عملکرد آن‌ها از ارقام موجود فراتر رود. تنوع موجود در جمعیت، پیش شرط مهم بهبود هر محصول است (Tejaswini *et al.*, 2016). عملکرد یک صفت کاملاً پیچیده است که توسط ژن‌های متعدد، اثرات متقابل بین آن‌ها و محیط کنترل می‌شود (Makwana *et al.*, 2018). با توجه به افزایش جمعیت پیش‌بینی شده در جهان و برای تأمین نیاز غذایی در آینده، نیاز فوری به اقدامات لازم برای افزایش عملکرد برنج وجود دارد. تولید ارقام برنج با عملکرد بالا بدون اطلاع از ساختار ژنتیکی آن‌ها غیرممکن است (Rahaman, 2016). کاربرد موفقیت‌آمیز رویه‌های بیومتریک برای درک ساختار ژنتیک صفات کمی به اصلاح‌گران کمک می‌کند تا برنامه‌های اصلاحی هدفمند و موفقیت‌آمیزی را طراحی و اجرا کنند (Nayak *et al.*, 2016). استراتژی‌های کلاسیک اصلاحی نقش بسیار مهمی در غربال‌گری، تولید هیبریدهای پر بازده، بهره‌برداری از هتروزیس و همچنین ارزیابی ترکیب‌پذیری ارقام مختلف دارند. مهم‌ترین نکته برای اصلاح‌گران، انتخاب والدین و هیبریدهای آن‌ها است (Kumar *et al.*, 2017). از تعداد زیادی تلاقی که هر ساله در برنامه‌های اصلاحی انجام می‌شود، فقط چند ترکیب انتخاب می‌شود. این بدان معنی است که در این‌گونه برنامه‌های اصلاحی، اتلاف نیروی انسانی، زمان و هزینه زیادی وجود دارد و بازده پایین است. بنابراین، کشف رویکردهای جایگزین برای افزایش کارایی انتخاب و پیش‌بینی عملکرد ترکیبات والدینی بسیار مهم است (Soni *et al.*, 2017). هدف نهایی تولیدکنندگان برنج هیبرید، تولید یک رقم ایده‌آل با بالاترین عملکرد دانه است. از آنجا که والدین واجد صفات زراعی مطلوب همیشه صفات خود را به فرزندان منتقل نمی‌کنند، اصلاح‌گران اغلب با تلاقی یک لاین خالص با چند لاین دیگر، پتانسیل انتقال صفات لاین مورد نظر را ارزیابی می‌کنند (Zhou *et al.*, 2017). فن‌آوری برنج هیبرید یکی از گزینه‌های عملی برای تأمین نیاز غذایی ۸۵۲ میلیون تنی در سال ۲۰۳۵ است (Khush, 2013). علت برتری هیبریدها نسبت به والدین، پدیده هتروزیس است که به‌صورت درصد بیان می‌شود و با افزایش یا کاهش در مقدار میانگین هیبرید F1 نسبت به والد بهتر (هتروبلتیوزیس)، نسبت به میانگین والدین و نسبت به رقم استاندارد (هتروزیس استاندارد) ارزیابی می‌شود (Fonseca & Patterson, 1968). رویکرد اصلاحی هتروزیس، ابزاری برای ارزیابی تلاقی‌های مختلف و

پتانسیل آن‌ها برای بهره‌برداری تجاری در شرایط مختلف محیطی است. به‌طور کلی هتروزیس مثبت برای عملکرد و اجزای عملکرد و هتروزیس منفی برای صفاتی مانند روز تا گلدهی و ارتفاع گیاه مطلوب است (Nuruzzaman *et al.*, 2002). موفقیت در هر برنامه اصلاحی به انتخاب ژنوتیپ‌های مناسب به عنوان والدین در برنامه تلاقی بستگی دارد (Rahaman, 2016). ارزیابی هتروزیس در شناسایی ترکیبات هتروتیک برای استفاده در برنامه‌های اصلاحی کلاسیک کمک می‌کند تا طیف گسترده‌ای از تنوع در نسل‌های در حال تفکیک ایجاد شود (Makwana *et al.*, 2018). از دیدگاه اصلاح‌گران، تخمین پارامترهای ژنتیک از جمله وراثت‌پذیری، عملکرد ژن و ارتباط بین صفات به منظور تدوین سودمندترین روش اصلاحی، بسیار مهم است (Nugraha *et al.*, 2016). در نظر گرفتن واریانس افزایشی و غالبیت برای پیشنهاد یک راهکار مناسب اصلاح برای انتخاب در بین لاین‌های خالص و یا بهره‌برداری از هتروزیس مفید است (Haghighi Hasanalideh et al.. 2017). تلاقی گیاهانی که به طور تصادفی در نسل در حال تفکیک با صفات متنوع انتخاب شده‌اند، نه تنها در ایجاد تنوع بیشتر از طریق قطع لینکاژ مفید است؛ بلکه باعث ایجاد جمعیت‌های جدید با فراوانی زیاد ترکیبات نادر می‌شود. قبل از اینکه که چنین جمعیتی برای بهبود ژنتیکی استفاده شود، راهکار کارآمد به‌نژادی باید تدوین شود. برای این منظور، اطلاعات در مورد ساختار ژنتیکی مورد نیاز است (Bainade *et al.*, 2014). اطلاعات در مورد مقدار اجزای مختلف تنوع ژنتیکی در تعیین بهترین روش تلاقی و انتخاب برای یک مجموعه خاص از ارقام در شرایط خاص مهم است. دامنه وسیع تنوع و مقادیر بالای وراثت‌پذیری برای برخی صفات، ظرفیت خوبی برای بهبود از طریق یک برنامه انتخاب درون جمعیتی را نشان می‌دهد. بهبود عملکرد به شناخت نوع عملکرد ژن، وراثت آن و همچنین کنترل ژنتیکی صفات مرتبط بستگی دارد. همچنین انتخاب روش های اصلاحی برای بهبود ژنتیکی یک محصول به ماهیت و میزان تنوع ژنتیکی موجود بستگی دارد (Hadini *et al.*, 2015). برای برآورد تنوع ژنتیکی و اجزای واریانس از طرح‌های تلاقی مختلف مانند طرح‌های کارولینای شمالی I، II و III استفاده می‌شود. از طرح I کارولینای شمالی (NCI) معمولاً برای تخمین واریانس‌های افزایشی و غالبیت و همچنین برای ارزیابی انتخاب دوره‌ای استفاده می‌شود. این طرح برای آزمایش‌های تکراردار به بذر کافی احتیاج دارد و از این رو در گیاهانی که فاقد توانایی لازم برای تولید مقادیر زیادی بذر هستند، کاربرد عملی ندارد. طرح کارولینای شمالی I یک طرح آشیانه‌ای است که والدین غیر مشترک در والدین مشترک قرار دارند. این طرح بیشتر در مطالعات حیوانی کاربرد دارد. در طرح کارولینای شمالی II، هر یک از اعضای گروهی از والدین که به عنوان والد نر استفاده می‌شوند، با هر یک از اعضای گروه دیگری از والدین که به عنوان والد ماده استفاده می‌شوند، تلاقی داده می‌شوند. طرح کارولینای

شمالی II یک طرح تلاقی شبه فاکتوریل است که برای ارزیابی ترکیب‌پذیری لاین‌های اینبرد استفاده می‌شود. این طرح بیشتر برای گیاهانی سازگار است که دارای چندین گل هستند؛ به‌طوری که هر گیاه می‌تواند به طور مکرر به عنوان نر و ماده استفاده شود. در طرح کارولینای شمالی III، یک نمونه تصادفی از گیاهان F2 با دو والدی که F2 از آن‌ها منشعب می‌شود ، تلاقی داده می‌شوند. ون و همکاران (Wen *et al.*, 2015) با اجرای طرح کارولینای شمالی II گزارش کردند که رتبه‌بندی عوامل موثر بر هتروزیس به ترتیب غالبیت، غالبیت × غالبیت، فوق غالبیت و غالبیت کامل است. از آنجایی که طرح شماره سه در بین طرح‌های کارولینای شمالی قدرتمندترین محسوب می‌شود (Acquaah, 2009). ژو و همکاران (Zhou *et al.*, 2017) با استفاده از طرح‌های شماره دو و سه کارولینای شمالی در برنج بیان کردند که هر دو نوع اثر ژن برای وراثت صفات زراعی مهم است. صفات ارتفاع بوته، روز تا خوشه‌دهی و وزن هزار دانه، عمدتاً توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شوند. صفات تعداد دانه پر، عملکرد و تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، عمدتاً بواسطه اثرات غیرافزایشی کنترل می‌شوند. آن‌ها همچنین نشان دادند که پدیده فوق غالبیت در بروز هتروزیس در صفات تعداد دانه پر و عملکرد دانه کمک می‌کند. دی مورایس و همکاران (De Morais *et al.*, 2017) اعلام کردند که اثرات ژنتیکی غیرافزایشی برای بیان عملکرد، روز تا گلدهی و ارتفاع بوته از اهمیت بیشتری برخوردار است. لی و همکاران (Li *et al.*, 2015) از طرح شماره سه کارولینای شمالی برای درک مبانی ژنتیکی هتروزیس استفاده کردند. آن‌ها گزارش دادند که سهم نسبی اجزای ژنتیکی در صفات مختلف، متفاوت است. فوق غالبیت، مهم‌ترین عامل مؤثر در عملکرد، وزن هزار دانه، طول خوشه و ارتفاع بوته بود. با توجه به مطالب فوق، این پژوهش برای ارزیابی هتروزیس، پارامترهای ژنتیکی، عملکرد ژن و وراثت‌پذیری صفات کمی مهم در برنج انجام شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش طی سال‌های ۹۵-۱۳۹۳ در مؤسسه تحقیقات برنج کشور واقع در رشت انجام گرفت. دو رقم دیلمانی و گیلانه با توجه به نتایج حاصل از پژوهشی با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره، برای تلاقی به روش طرح سوم کارولینای شمالی انتخاب شدند (Allahgholipour *et al.*, 2014). در سال اول، دو لاین طارم دیلمانی و گیلانه و جمعیت F_2 حاصل از تلاقی آن‌ها، برای تلاقی به روش طرح سوم کارولینای شمالی کشت شدند. از دو لاین مورد نظر، به‌عنوان والد مادری و از تک بوته‌های F_2 به‌عنوان والد پدری استفاده شد. در سال دوم، نتاج به‌دست‌آمده از طرح تلاقی کارولینای شمالی به همراه والدین آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در مزرعه آزمایشی مؤسسه تحقیقات برنج کشور به‌صورت تک نشاء کشت گردید. تمامی مراقبت‌های لازم طی رشد و نمو گیاهان از قبیل آبیاری، کود دادن، وجین، کنترل آفات و بیماری‌ها

انجام شد. خصوصیات زراعی - مورفولوژیکی مطالعه شده، شامل صفاتی مانند عملکرد دانه (تن در هکتار) با رطوبت ۱۴ درصد، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد دانه پر در هر خوشه، وزن صد دانه (گرم) با رطوبت ۱۳ درصد، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، ارتفاع بوته (سانتی‌متر)، طول خوشه (سانتی‌متر) و تعداد دانه پر در هر خوشه بود. تمامی ارزیابی‌ها روی ۲۰ بوته تصادفی از هر کرت انجام شد. برآورد عملکرد دانه برای هر رقم از داخل هر کرت و با حذف حاشیه‌ها صورت پذیرفت. قبل از ارزیابی، بوته‌های خارج از تیپ حذف، سپس میانگین مشاهدات در هر کرت برای تجزیه‌های آماری مورد استفاده قرار گرفتند. تجزیه واریانس و برآورد پارامترهای ژنتیکی محاسبه شده با استفاده از روش ارائه شده هالاوئر و همکاران (Hallauer *et al.*, 2010) انجام شد.

اجزای واریانس مورد انتظار در میانگین مربعات برای این طرح شامل واریانس نرها (σ^2_m) و واریانس اثر متقابل نرها با اینبرد لاین‌های والدینی (σ^2_{mp}) است (روابط ۱ و ۲). آزمون F برای این واریانس‌ها با خطا امکان‌پذیر است، اما آن‌ها از ساختار ژنتیکی نتاج و ارتباط آن‌ها با اجزای واریانس اطلاعاتی در اختیار نمی‌گذارند. کامستاک و رابینسون (Comstock & Robinson, 1952) ساختار ژنتیکی فرزندان را در غیاب لینکاژ (تفکیک مستقل) و اپیستازی تعریف کردند:

رابطه (۱) $$\sigma^2_m = (1/2)\sum pqa^2$$

رابطه (۲) $$\sigma^2_{mp} = \sum pqd^2$$

از آنجا که $p = q = 1/2$ برای جمعیت F_2 انتظار می‌رود، بنابراین، پارامترهای ژنتیکی برآورد شده بر اساس روابط ۳ و ۴ محاسبه می‌شوند:

رابطه (۳) $$\sigma^2_m\left[\frac{M_3 - M_1}{2r}\right] = (1/8)\sum a^2 = (1/4)\sigma^2_A$$

رابطه (۴) $$\sigma^2_{mp}\left[\frac{M_2 - M_1}{r}\right] = (1/4)\sum a^2 = \sigma^2_D$$

از برآورد اجزای واریانس σ^2_{mp} و σ^2_m، مقیاسی برای برآورد درجه غالبیت ژن‌ها به‌دست می‌آید. میانگین درجه غالبیت به کمک رابطه ۵ محاسبه شد:

رابطه (۵) $$[(M_2 - M_1)(M_3 - M_1)]^{1/2}$$

از اجزای برآورد شده در جدول ۱، برآورد وراثت‌پذیری به شرح زیر تعیین شد:

رابطه (۶) $$h^2 = 4\sigma^2_m / (\frac{\sigma^2}{r} + \sigma^2_{mp} + 4\sigma^2_m)$$

میزان هتروزیس به عنوان میانگین هتروزیس نسبت به والدین (MPH) بیان شد. برای ارزیابی هتروزیس از روابط ۷ الی ۹ استفاده شد:

رابطه (۷) $$MPH = \left[\frac{F_1 - MP}{MP}\right]100$$

رابطه (۸) $$SE = \sqrt{\frac{2MSE}{r}}$$

رابطه (۹) $$t = \left[\frac{F_1 - MP}{SE}\right]MPH$$

برای تجزیه و تحلیل واریانس و برآورد پارامترهای ژنتیکی NCIII از نرم افزارهای SPSS و Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس طرح شماره سه کارولینای شمالی (جدول ۲) نشان داد که میانگین مربعات والدین برای همه صفات مورد مطالعه بجز در تعداد خوشه در هر بوته، معنی‌دار است. بنابراین، بین میانگین فرزندان حاصل از F2 برای این صفات، تفاوت وجود دارد. همچنین، میانگین مربعات نرها برای همه صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود. لذا، میانگین فرزندان به دست آمده از گیلانه تفاوت معنی‌داری با فرزندان مشتق شده از دیلمانی برای این صفات داشتند. میانگین مربعات اثر متقابل نرها با والدین، برای همه صفات، معنی‌دار بود. بنابراین، ژنوتیپ‌های F2 نسبت به ژنوتیپ‌های دیلمانی و گیلانه واکنش متفاوتی نشان دادند. به عبارت دیگر، ارقام دیلمانی و گیلانه بر فرزندان تأثیر گذاشته‌اند.

جدول ۱- تجزیه واریانس نتاج طرح تلاقی کارولینای شمالی III.

Table 1. Analysis of variance for design III progenies.

منابع تغییر SOV	درجه آزادی df	میانگین مربعات MS	اجزای واریانس variance component
تکرار Replications	r-1[a]		
والدین (ماده) Parents (p)	1	M_4	$\sigma^2 + r\sigma^2_{mp} + rmk^2_p$
نرها Males (m)	m-1	M_3	$\sigma^2 + r\sigma^2_m$
اثرمتقابل نرها × ماده‌ها m × p	m-1	M_2	$\sigma^2 + r\sigma^2_{mp}$
خطا Error	(r-1)(2m-1)	M_1	σ^2

r و m به‌ترتیب نشان‌دهنده تعداد تکرار و تعداد نرها است.

r and m refer to number of replications and male plants, respectively.

بررسی پارامترهای ژنتیکی طرح کارولینای شمالی شماره سه (جدول ۳) نشان داد که واریانس اثر متقابل بین نرها و ماده‌ها و واریانس نرها برای همه صفات معنی‌دار بود. برآورد واریانس‌های افزایشی و غالبیت نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه است. برآورد واریانس افزایشی بیشتر از برآورد واریانس

غالبیت برای صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه و طول خوشه بود. بنابراین، اثر افزایشی سهم بیشتری در کنترل ژنتیکی این صفات دارد. با این حال، تفاوت اندک بین پارامترهای A و D برای عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه و طول خوشه، نشان‌دهنده وجود اثرات غیرافزایشی مضاف بر اثرات افزایشی، در کنترل ژنتیکی این صفات است. برای عملکرد دانه، نتایج مشابهی توسط شبیر و همکاران گزارش شده است (Shabbir *et al.*, 2017). درحالی‌که راجو و همکاران (Raju *et al.*, 2017) و گاتیاری و همکاران (Gahtyari *et al.*, 2017) تأثیر بیشتر اثرات غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه گزارش کردند. شارما و مانی (Sharma & Mani, 2008) اهمیت بیشتر اثرات افزایشی را در کنترل ژنتیکی طول خوشه گزارش کردند. در صفات ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته و تعداد دانه پر در هر خوشه، برآورد واریانس افزایشی کمتر از برآورد واریانس غالبیت بود. از این رو، اثرات غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات نقش مهمی دارند. در صفت ارتفاع بوته، نتایج مشابهی توسط پرادان و سینک (Pradhan & Singh, 2008) و پاتیل و همکاران (Patil *et al.*, 2012) گزارش شده است. در صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه، پدیده فوق غالبیت به دلیل برآورد بیشتر از یک متوسط درجه غالبیت (DD)، مشاهده شد. نتایج مشابهی برای متوسط درجه غالبیت توسط لی و همکاران (Li *et al.*, 2015) گزارش شده‌است. برآورد وراثت‌پذیری عمومی برای همه صفات مورد مطالعه بالا بود که نشان می‌دهد بیان این صفات بیشتر تحت تأثیر اثرات ژنتیکی است تا اثرات محیطی. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی برای همه صفات مورد مطالعه متوسط بود و وجود اثرا افزایشی را در کنترل ژنتیکی این صفات نشان داد. ری و همکاران (Ray *et al.*, 2014) گزارش کردند که عملکرد و اجزای آن توسط اثرات افزایشی و غیرافزایشی کنترل می‌شوند. شن و همکاران (Shen *et al.*, 2014) بیان کردند که که علت اصلی هتروزیس در ارتفاع بوته، غالبیت و اپیستازی است. هی و همکاران (He *et al.*, 2010) اثرات افزایشی را عامل اصلی هتروزیس در تعداد خوشه‌چه در هر خوشه می‌دانند.

بررسی هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین (جدول ۴) نشان داد که برای عملکرد دانه هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین به طور میانگین ۶/۸ درصد هتروزیس وجود داشت. محدوده هتروزیس بین ۱۲/۶۴- درصد برای تلاقی F_2 No. 1 × F_2 No. 11 گیلانه تا ۳۸/۵ درصد برای تلاقی F_2 No. 11 × دیلمانی بود. از این نتایج این‌گونه برداشت می‌شود که والد دیلمانی نسبت به والد گیلانه، موفقیت بیشتری در انتقال آلل‌های مطلوب خود برای افزایش عملکرد به نتاج داشته است. ژو و همکاران (Zhou *et al.*, 2017) اهمیت پدیده فوق غالبیت را در هتروزیس عملکرد گزارش کردند. شوبانا و

همکاران (Shobhana *et al.*, 2018)، مکوانا و همکاران (Makwana *et al.*, 2018)، پریانکا و جیسوال (Priyanka and Jaiswal, 2017)، دوی (Devi, 2017) و دن و همکاران (Dan *et al.*, 2015) نیز وجود هتروزیس و امکان استفاده از آن در عملکرد دانه برنج را گزارش نمودند. کومار و همکاران (Kumar *et al.*, 2017) دامنه هتروزیس نسبی بین ۴۸/۱۳- درصد تا ۱۰۰/۳۵ درصد را برای این صفت گزارش کردند.

جدول ۲- تجزیه واریانس صفاتی کمی در برنج به روش طرح تلاقی کارولینای شمالی شماره سه.

Table 2. Analysis of variance for quantitative traits in rice using NCIII.

منابع تغییر SOV	درجه آزادی df	میانگین مربعات Mean Square						
		عملکرد دانه GY	وزن صد دانه HGW	ارتفاع بوته PH	تعداد خوشه در هر بوته PN	تعداد خوشه‌چه در هر خوشه SP	طول خوشه PL	تعداد دانه پر در هر خوشه FGN
تکرار Replications	2	0.33^{ns}	0.04^{ns}	1.25^{ns}	4.09^{ns}	0.1^{ns}	0.01^{ns}	27.45^{ns}
والدین (ماده) Parents (p)	1	13.15**	2.24**	318.06**	0.54^{ns}	35.66**	16.19**	3293.62**
نرها Males (m)	14	1.18**	0.48**	119.39**	8.25**	2.21**	6.6**	839.31**
اثرمتقابل نرها × ماده‌ها m × p	14	1.06**	0.45**	187.78**	13.1**	1.67**	6.35**	940.02**
خطا Error	58	0.17	0.03	5.08	1.73	0.09	1.72	10.34

^{ns} ، * و **: به ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

^{ns}, * and **: non-significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

GY: Grain Yield, HGW: Hundred Grain Weight, PH: Plant Height, PN: Panicle Number (per plant), SP: Spikelet Number (per panicle), PL: Panicle Length, FGN: Filled Grain Number (per panicle).

برای وزن صد دانه، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین به طور میانگین ۱۷/۱۳ درصد بود. تلاقی‌های F_2 No. 10 × گیلانه (۹/۰۳-) و F_2 No. 13 × گیلانه (۶۰/۵۸ درصد) به ترتیب کم‌ترین و بیش‌ترین هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین را برای این صفت دارا بودند. این محدوده بالای هتروزیس مشاهده شده را می‌توان به وجود فوق غالبیت در کنترل ژنتیکی وزن صد دانه نسبت داد. کادر و همکاران (Kader *et al.*, 2015) با بررسی هتروزیس

گزارش کردند که دامنه هتروزیس در وزن صد دانه بین ۲۸/۸۸- تا ۶/۳۴ درصد قرار دارد.

جدول ۳- برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات کمی برنج در طرح تلاقی کارولینای شمالی شماره سه.

Table 3. Genetic parameters estimation of quantitative rice traits in NCIII.

پارامترهای ژنتیکی genetic parameters	عملکرد دانه GY	وزن صد دانه HGW	ارتفاع بوته PH	تعداد خوشه در هر بوته PN	تعداد خوشه‌چه در هر خوشه SP	طول خوشه PL	تعداد دانه پر در هر خوشه FGN
mp	0.3**	0.14**	60.9**	3.79**	0.53**	1.54**	309.89**
m	0.17**	0.07**	19.05**	1.09**	0.35**	0.81**	138.16**
A	0.67**	0.3**	76.21**	4.34**	1.41**	3.25**	552.64**
D	0.59**	0.28**	121.8**	7.58**	1.05**	3.08**	619.78**
DD	1.33*	1.37*	1.79^{ns}	1.87^{ns}	1.22^{ns}	1.38^{ns}	1.5^{ns}
h^2_b	0.88	0.95	0.97	0.87	0.96	0.79	0.99
h^2_n	0.47	0.49	0.38	0.32	0.55	0.40	0.47

mp= واریانس اثرمتقابل نرها در ماده‌ها، m= واریانس نرها، A= واریانس افزایشی، D= واریانس غالبیت، DD= متوسط درجه غالبیت، h^2_b= وراثت‌پذیری عمومی و h^2_n= وراثت‌پذیری خصوصی.

^{ns} ، * و **: به‌ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

mp= m × p variance, m= male variance, A= Additive variance, D= Dominance variance, DD= Average degree of dominance, h^2_b = Broad sense heritability and h^2_n = Narrow sense heritability.

^{ns}, * and **: non-significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

پریانکا و جیسوال (Priyanka & Jaiswal, 2017) و ژو و همکاران (Zhou *et al.*, 2017) نیز وجود هتروزیس در وزن صد دانه و امکان استفاده از آن در برنامه‌های اصلاحی را گزارش کردند. کومار (Kumar *et al.*, 2017) دامنه هتروزیس نسبی بین ۳۲/۸۰- درصد تا ۱۵/۶۳ درصد را برای این صفت گزارش کردند. برای ارتفاع بوته، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین به‌طور میانگین ۴/۷۲ درصد بود. بیشترین هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین برای کاهش ارتفاع بوته، در تلاقی F_2 No. 9 × دیلمانی (۱۱/۴- درصد) و بیشترین هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین برای افزایش ارتفاع بوته، در تلاقی F_2 No. 7 × گیلانه (۱۵/۴۷ درصد) دیده شد. دوی (Devi, 2017) و مکوانا و همکاران (Makwana *et al.*, 2018) نیز وجود هتروزیس منفی برای ارتفاع بوته را گزارش کردند. بررسی هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین برای تعداد خوشه در هر بوته (جدول ۴) نشان داد که برای این صفت، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین در دامنه‌ی ۸/۳۶- درصد در تلاقی F_2 No. 4 × گیلانه و ۲۵/۹ درصد در تلاقی F_2 No. 8 × دیلمانی بروز یافت. برای تعداد خوشه‌چه در هر خوشه، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین در دامنه

۱۸/۹۷- درصد در تلاقی F_2 No. 7 × دیلمانی و ۳۲/۵۶ درصد در تلاقی F_2 No. 13 × گیلانه بروز یافت. بررسی هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین برای طول خوشه نشان داد که برای این صفت، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین در دامنه ۷/۹۱- درصد در تلاقی F_2 No. 6 × دیلمانی و ۱۵/۶ درصد در تلاقی F_2 No. 10 × گیلانه بروز یافت.

جدول ۴- هتروزیس (درصد) نسبت به میانگین والدین برای صفات کمی در نتاج حاصل از طرح تلاقی کارولینای شمالی شماره سه.

Table 4. Heterosis (%) over mid-parent (MPH) for quantitative traits in the rice progenies of the NCIII.

تلاقی‌ها Crosses	عملکرد دانه GY	وزن صد دانه HGW	ارتفاع بوته PH	تعداد خوشه در هر بوته PN	تعداد خوشه‌چه در هر خوشه SP	طول خوشه PL	تعداد دانه پر در هر خوشه FGN
F_2 No. 1 × *Deylamani*	13.96^{ns}	-7.53**	10.79**	4.32^{ns}	8.72*	-2.33^{ns}	18.79**
F_2 No. 2 × *Deylamani*	20.11^{ns}	0.34^{ns}	4.93**	19.43**	1.54**	8.53*	20.92**
F_2 No. 3 × *Deylamani*	10.06*	2.7**	-0.39^{ns}	1.44^{ns}	-0.51^{ns}	-5.74^{ns}	-0.21^{ns}
F_2 No. 4 × *Deylamani*	18.99*	13.75**	13.33**	2.16^{ns}	-8.72*	-2.33^{ns}	7.91**
F_2 No. 5 × *Deylamani*	-3.91^{ns}	9.74**	-5.93*	3.6^{ns}	-15.9**	-0.77^{ns}	-12.88**
F_2 No. 6 × *Deylamani*	13.97^{ns}	30.61**	5.39**	2.88^{ns}	-2.56^{ns}	-7.91**	0.73^{ns}
F_2 No. 7 × *Deylamani*	18.44*	20.11**	0.92^{ns}	9.35*	-18.97**	7.29^{ns}	-5.69*
F_2 No. 8 × *Deylamani*	16.2**	-4.9^{ns}	13.16**	8.16**	13.72**	1.31^{ns}	20.39**
F_2 No. 9 × *Deylamani*	-10.61**	0.9^{ns}	-11.4**	25.9**	2.57^{ns}	0.16^{ns}	40.27**
F_2 No. 10 × *Deylamani*	18.99*	1.73^{ns}	11.43**	8.89*	16.64**	-0.46^{ns}	18.82**
F_2 No. 11× *Deylamani*	38.55**	8.91^{ns}	5.54**	18.96**	2.28^{ns}	12.14**	20.57**
F_2 No. 12 × *Deylamani*	5.03*	10.16^{ns}	-1.58^{ns}	6.23^{ns}	8.35**	-5.55^{ns}	-0.18^{ns}
F_2 No. 13 × *Deylamani*	27.37**	-5.87^{ns}	15.23**	6.46**	-6.38*	-0.16^{ns}	8.94**
F_2 No. 14 × *Deylamani*	6.14^{ns}	-6.84^{ns}	-5.29*	10.28**	-7.36^{ns}	1.52^{ns}	-11.87**

F_2 No. 15 × *Deylamani*	17.32**	44.44**	6.03**	-3.56^{ns}	3.01^{ns}	-5.23**	1.19*
F_2 No. 1 × *Gilaneh*	-12.64**	31.84**	3.14^{ns}	-6.36*	3.42^{ns}	-0.79^{ns}	-19.32**

ادامه جدول ۴- هتروزیس (درصد) نسبت به میانگین والدین برای صفات کمی در نتاج حاصل از طرح تلاقی کارولینای شمالی شماره سه.

Continue the Table 4. Heterosis (%) over mid-parent (MPH) for quantitative traits in the rice progenies of the NCIII.

تلاقی‌ها Crosses	عملکرد دانه GY	وزن صد دانه HGW	ارتفاع بوته PH	تعداد خوشه در هر بوته PN	تعداد خوشه‌چه در هر خوشه SP	طول خوشه PL	تعداد دانه پر در هر خوشه FGN
F_2 No. 2 × *Gilaneh*	2.2^{ns}	14.51**	4.59*	3.01^{ns}	31.61**	9.03^{ns}	28.62**
F_2 No. 3 × *Gilaneh*	-4.95**	5.41**	-1.21^{ns}	1^{ns}	11.92**	-0.16^{ns}	5.92**
F_2 No. 4 × *Gilaneh*	7.69*	28.81**	8.86*	-8.36**	18.13**	0.16^{ns}	-12.91**
F_2 No. 5 × *Gilaneh*	-3.85*	34.44*	6.28**	1.67*	7.77*	7.76^{ns}	14.25^{ns}
F_2 No. 6 × *Gilaneh*	-7.14^{ns}	22.6**	9.83**	7.69^{ns}	24.35**	4.6*	5.77^{ns}
F_2 No. 7 × *Gilaneh*	4.95^{ns}	38.92**	15.47**	1.67^{ns}	3.63*	7.45^{ns}	-6.44^{ns}
F_2 No. 8 × *Gilaneh*	-10.99*	26.64**	4.92*	-3.68^{ns}	20.21**	15.05**	-3.46^{ns}
F_2 No. 9 × *Gilaneh*	2.75^{ns}	21.01**	-7.03**	20.24**	6.82^{ns}	0.14^{ns}	26.43**
F_2 No. 10 × *Gilaneh*	-6.6^{ns}	-9.03**	4.89**	-6.9**	22.61**	15.6**	-0.34^{ns}
F_2 No. 11 × *Gilaneh*	-9.34^{ns}	50.47*	2.86^{ns}	-4.36*	5.95^{ns}	-0.5^{ns}	-17.99**
F_2 No. 12 × *Gilaneh*	10.44^{ns}	46.57*	5.34**	1.48^{ns}	26.88**	6.84*	29.16**
F_2 No. 13 × *Gilaneh*	6.59^{ns}	60.58**	5.7**	10.42*	32.56**	9.17*	29.42**
F_2 No. 14 × *Gilaneh*	12.64**	4.55^{ns}	10.18**	-6.14**	16.39**	1.54*	-13.59**
F_2 No. 15 × *Gilaneh*	1.65^{ns}	18.41**	5.56**	8.35*	14.49**	6.23^{ns}	12.24**

^{ns} ، * و **: به‌ترتیب غیر معنی‌دار، معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns, * and **: non-significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

GY: Grain Yield, HGW: Hundred Grain Weight, PH: Plant Height, PN: Panicle Number (per plant), SP: Spikelet Number (per panicle), PL: Panicle Length, FGN: Filled Grain Number (per panicle).

برای تعداد دانه پر در هر خوشه، هتروزیس نسبی بر اساس میانگین والدین در دامنه‌ی ۱۹/۳۲- درصد در تلاقی F_2 No. 1 × گیلانه و ۴۰/۲۷ درصد در تلاقی F_2 No. 8 × دیلمانی بروز یافت. نتایج مشابهی توسط دوی (Devi, 2017) گزارش شده است.

نتیجه‌گیری

از آنجایی که در انتخاب والدین دیلمانی و گیلانه برای تلاقی به روش طرح شماره سه کارولینای شمالی، علاوه بر تفاوت در صفات زراعی و مورفولوژیکی، از نتایج حاصل از نشانگرهای مولکولی ریزماهواره استفاده شده است، به نظر می‌رسد تفاوت کافی در بین والدین، برای اعتماد به نتایج به‌دست آمده - به‌ویژه بروز هتروزیس در نتاج - وجود داشته باشد. نتایج حاصل از این پژوهش نشان‌دهنده وجود اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه در هر بوته، تعداد خوشه‌چه طول خوشه و تعداد دانه پر در هر خوشه است. از طرف دیگر در کنترل ژنتیکی صفات عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه در هر خوشه و طول خوشه، اثرات افزایشی نقش بیشتری داشتند. با این حال، در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه، وزن صد دانه، تعداد خوشه‌چه و طول خوشه، علاوه بر اثرات افزایشی، اثرات غیرافزایشی نیز دخالت داشتند. همچنین بررسی هتروزیس حاکی از وجود نتاج برتر از والدین در صفات مورد بررسی و امکان استفاده از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی بود.

References

Acquaah, G. 2009. Principles of plant genetics and breeding. John Wiley & Sons.

Allahgholipour, M., Farshadfar, E., & Rabiei, B. 2014. Molecular characterization and genetic diversity analysis of different rice cultivars by microsatellite markers. Genetika, 46 (1), 187-198. https://doi.org/10.2298/GENSR1401187A

Bainade, P. S., Manjare, M. R., Deshmukh, S. G., & Kumbhar, S. D. 2014. Genetic analysis in green gram (Vigna radiata (L.) Wilczek) subjected to North Carolina mating design-I. The Bioscan, 9 (2), 875-878.

Comstock, R. E., & Robinson, H. F. 1952. Estimation of average dominance of genes. Heterosis, 2, 494-516.

Dan, Z., Hu, J., Zhou, W., Yao, G., Zhu, R., Huang, W., & Zhu, Y. 2015. Hierarchical additive effects on heterosis in rice (Oryza sativa L.). Frontiers in plant science, 6, 738. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00738

de Morais, O. P., Pereira, J. A., Melo, P. G. S., Guimarães, P. H. R., & de Morais, O. P. 2017. Gene action and combining ability for certain agronomic traits in red rice lines and commercial cultivars. Crop Science, 57 (3), 1295-1307. https://doi.org/10.2135/cropsci2015.11.0687

Devi, B. 2017. Magnitude of heterosis in some inter-Varietal crosses of Rice (Oryza sativa L.). Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 6 (2), 327-330.

Fonseca, S., & Patterson, F. L. 1968. Hybrid vigor in a seven-parent diallel cross in common winter wheat (Triticum aestivum L.). Crop Science, 8 (1), 85-88. https://doi.org/10.2135/cropsci1968.0011183X000800010025x

Gahtyari, N. C., Patel, P. I., Choudhary, R., Kumar, S., Kumar, N., & Jaiswal, J. P. 2017. Combining ability studies for yield, associated traits and quality attributes in rice for South Gujarat (Oryza sativa L.). Journal of Applied and Natural Science, 9 (1), 60-67. https://doi.org/10.31018/jans.v9i1.1151

Hadini, H., Nasrullah, N., Taryono, T., & Basunanda, P. 2015. Estimates of genetic variance component of an equilibrium population of corn. AGRIVITA, Journal of Agricultural Science, 37 (1), 45-50. https://doi.org/10.17503/Agrivita-2015-37-1-p045-050

Haghighi Hasanalideh, A., Farshadfar, E., & Allahgholipour, M. 2017. Genetic parameters and combining ability of some important traits in rice (Oryza sativa L.). Genetika, 49 (3), 1001-1014. https://doi.org/10.2298/GENSR1703001H

Hallauer, A. R., Carena, M. J., & Miranda Filho, J. D. 2010. Quantitative genetics in maize breeding (Vol. 6). Springer Science & Business Media.

He, Q., Zhang, K., Xu, C., & Xing, Y. 2010. Additive and additive× additive interaction make important contributions to spikelets per panicle in rice near isogenic (Oryza sativa L.) lines. Journal of Genetics and Genomics, 37 (12), 795-803. https://doi.org/10.1016/S1673-8527(09)60097-7

Kader, M. A., Patwary, A. K., Hossain, M. M., & Majumder, R. R. 2015. Study on heterosis of some experimental hybrids in rice. Scientia Agriculturae, 12 (3), 135-143. https://doi.org/10.15192/PSCP.SA.2015.12.3.135143

Khush, G. S. 2013. Strategies for increasing the yield potential of cereals: case of rice as an example. Plant Breeding, 132 (5), 433-436. https://doi.org/10.1111/pbr.1991

Kumar, S., Singh, N. K., Kumar, R., Singh, S. K., Nilanjaya, C. K., & Kumar, A. 2017. Heterosis studies for various morphological traits of rice under drought conditions. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 6 (10), 507-521. DOI: https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.610.062

Li, L., He, X., Zhang, H., Wang, Z., Sun, C., Mou, T., Li, X., Zhang, Y., & Hu, Z. 2015. Genomewide mapping reveals a combination of different genetic effects causing the genetic basis of heterosis in two elite rice hybrids. Journal of genetics, 94 (2), 261-270. https://doi.org/10.1007/s12041-015-0527-8

Makwana, R., Patel, V., Pandya, M., & Chaudhari, B. 2018. Inferences on magnitude and nature of gene effects for morpho-physiological traits in rice (Oryza sativa L.). International Journal of Pure and Applied Bioscience, 6, 1488-1493. http://dx.doi.org/10.18782/2320-7051.5530

Nayak, P., Sreedhar, M., SurenderRaju, C., & Vanisree, S. 2016. Heterosis and gene action studies involving aromatic lines for grain quality traits in rice. International Journal of Life Sciences, 4 (4), 517-528.

Nugraha, Y., Ardie, S. W., Ghulamahdi, M., Suwarno, S., & Aswidinnoor, H. 2016. Implication of gene action and heritability under stress and control conditions for selection iron toxicity tolerant in rice. AGRIVITA, Journal of Agricultural Science, 38 (3), 282-295. https://doi.org/10.17503/agrivita.v38i3.740

Nuruzzaman, M., Alam, M. F., Ahmed, M. G., Shohael, A. M., Biswas, M. K., Amin, M. R., & Hossain, M. M. 2002. Studies on parental variability and heterosis in rice. Pakistan Journal of Biological Sciences, 5, 1006-1009. https://doi.org/10.3923/pjbs.2002.1006.1009

Patil, P. P, Vashi, R. D., Lodam, V. A, Patil, S. R., & Patil, S. S. 2012. Combining ability for yield and component characters in rice (Oryza sativa L.). Agricultural Science Digest, 32 (1), 28-32.

Pradhan, S. K., & Singh, S. 2008. Combining ability and gene action analysis for morphological and quality traits in basmati rice. ORYZA-An International Journal on Rice, 45 (3), 193-197.

Priyanka, K., & Jaiswal, H. K. 2017. Heterosis studies for yield and yield related traits over seasons in boro rice. International Journal of Pure and Applied Bioscience, 5 (6), 1000-1009. http://dx.doi.org/10.18782/2320- 7051.5154

Rahaman, A. 2016. Study of nature and magnitude of gene action in hybrid rice (Oryza sativa L.) through experiment of line x tester mating design. International Journal of Applied Research, 2 (2), 405-410.

Raju, N. S., Senguttuvel, P., Prasad, A. H., Beulah, P., Naganna, P., Ali, S., & Rao, K. 2017. Combining ability and heterosis prediction for grain yield of parental lines and hybrids for heat tolerance in rice (Oryza sativa L.). Agriculture update, 12, 1213-1221. https://doi.org/10.15740/HAS/AU/12.TECHSEAR(5)2017/1213-1221

Ray, B. P., Sarker, M. & Saha, S. 2014. Combining ability and heterosis in inter-ecotypic classes of rice (Oryza sativa L.). Bulletin of the Institute of Tropical Agriculture, Kyushu University, 37 (1), 27-39.

Shabbir, G., Husnain, S., Mehdi, S. M., & Ehsan, M. 2017. Combining ability studies in rice through 6 × 6 diallel cross analysis. Journal of Agricultural Research, 55 (4), 591-600.

Sharma, R. K., & Mani, S. C. 2008. Analysis of gene action and combining ability for yield and its component characters in rice. ORYZA-An International Journal on Rice, 45 (2), 94-97.

Shen, G., Zhan, W., Chen, H., & Xing, Y. 2014. Dominance and epistasis are the main contributors to heterosis for plant height in rice. Plant Science, 215, 11-18. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.10.004

Shobhana, V. G., Ashokkumar, K., Karthikeyan, A., Kumar, R. N., Sheeba, A., & Vivekanandan, P. 2018. Heterosis analysis for yield in hybrids involving new plant type and indica lines of rice (Oryza sativa L.). International Journal of Chemical Studies, 6 (3), 3043-3049.

Soni, S. K., Yadav, V. K., Bhadana, V. P., Yadav, M. C., & Sundaram, R. M. 2017. Prediction of heterosis using hypervariable microsatellite markers in tropical japonica× indica rice hybrids. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 6 (10), 1419-1427.

Tejaswini, K. L. Y., Kumar, B. R., Mohammad, L. A., Raju, S. K., Srinivas, M., & Rao, P. R. 2016. Study of genetic parameters in F5 families of rice (Oryza sativa L.). International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology, 1 (4), 238592. https://doi.org/10.22161/ijeab/1.4.17

Wen, J., Zhao, X., Wu, G., Xiang, D., Liu, Q., Bu, S. H., Yi, C., Song, Q., Dunwell, J. M., Tu, J., Zhang, T., & Zhang, Y. M. 2015. Genetic dissection of heterosis using epistatic association mapping in a partial NCII mating design. Scientific Reports, 5 (1), 18376. https://doi.org/10.1038/srep18376

Zhou, H., Xia, D., Zeng, J., Jiang, G., & He, Y. 2017. Dissecting combining ability effect in a rice NCII-III population provides insights into heterosis in indica-japonica cross. Rice, 10 (1), 39. https://doi.org/10.1186/s12284-017-0179-9