

بررسی اثر ژن‌ها، ترکیب‌پذیری و همبستگی صفات در جمعیت‌های F2 توتون‌های تیپ بارلی

رحیم هنرنژاد^۱ و مردادویج شعاعی دیلمی^۲

چکیده

نتایج تجزیه واریانس دی آلل متشکل از ۷ والد و ۲۱ نتایج نسل F2 توتون‌های تیپ بارلی که در مرکز تحقیقات توتون گیلان - رشت در سال ۱۳۸۱ به صورت بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار کشت گردیده بود، حاکی از تفاوت‌های ژنتیکی بین ژنوتیپ‌ها و ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) معنی‌دار اکثر صفات موردن ارزیابی بود. بدین ترتیب وجود آثار افزایشی و غیرافزایشی (غالبیت) ژن‌ها در شکل‌گیری صفاتی مانند زمان شروع گل دهی، تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته، عملکرد برگ خشک، کیفیت ظاهری برگ‌ها و عکس العمل به پرونوسپورا مشخص گردید. تحلیل گرافیکی نتایج تلاقي‌های دی آلل در مورد درصد نیکوتین برگ‌ها نشان از وجود غالباً جزئی در شکل‌گیری این صفت داشت. پراکنش والدین در امتداد خط رگ‌سیون خاکی از بیشترین ژن‌ها غالب در واریته‌های جزئی در شکل‌گیری این صفت بود. همچنین بیشترین ژن‌های مغلوب در واریته‌های B.14 و B. TN 86 و B.BANKE و B.CDL 28 در ضمن مشخص شد که صفت نیکوتین کم برگ‌ها توسط ژن‌های غالب و نیکوتین زیاد توسط ژن‌های مغلوب کنترل می‌شود. همبستگی‌های ساده (فوتیبی) معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک توتون و اجزای آن نظیر شاخص سطح برگ ($r = 0.482^{**}$), زمان شروع گل دهی ($r = 0.440^{**}$), کیفیت ظاهری برگ‌ها ($r = 0.648^{**}$) و درصد ماده خشک برگ‌ها ($r = 0.656^{**}$) به دست آمد. تجزیه علیت انجام شده روی این همبستگی‌ها نشان داد که درصد ماده خشک، کیفیت ظاهری برگ‌ها (ازشش ریالی یک کیلو توتون) و همچنین شاخص سطح برگ دارای آثار مستقیم زیادی بر عملکرد برگ خشک توتون بوده و می‌تواند به عنوان صفات مناسب انتخاب برای افزایش عملکرد توتون در نظر گرفته شوند، در حالی که صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته و زمان شروع گل دهی آثار مستقیم چندانی بر عملکرد برگ خشک توتون ندارند. به هر حال این اجزای عملکرد در مجموع ۸۲٪ از تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه می‌نمایند.

نتایج تجزیه به عامل‌ها حاکی از این بود که صفات تعداد برگ در بوته، شاخص سطح برگ و ارتفاع بوته با بیشترین بار عاملی مثبت و معنی‌دار به عنوان عامل مورفوژوژیکی تا ۴۴٪ از تغییرات کل داده‌ها را توجیه می‌نمایند و در عامل دوم صفاتی مانند زمان شروع گل دهی، کیفیت ظاهری برگ‌ها و درصد ماده خشک برگ‌ها بیشترین بار عاملی مثبت و معنی‌دار را داشته و این دو عامل در مجموع ۶۵٪ از تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه می‌نمایند.

واژه‌های کلیدی: ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی، تجزیه علیت، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی، تجزیه به عامل‌ها

۱. استاد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت

۲. محقق مرکز تحقیقات توتون گیلان، رشت

مقدمه

عامل‌ها برای نخستین بار توسط چارلز اسپیرمن ابداع گردید. تجزیه به عامل‌ها اهدافی مشابه اهداف تجزیه به مؤلفه‌های اصلی را در بر دارد. در این روش در صورت امکان، هدف اصلی و توصیف مجموعه‌ای از P متغیر x₁, x₂ و XP بر حسب تعداد کمتری از شاخص‌ها یا عامل‌ها به منظور روشناندن رابطه بین این متغیرهاست.

یکی از اهداف مهم در اصلاح توتون، افزایش عملکرد برگ خشک در واحد سطح است. با توجه به رابطه عملکرد برگ خشک و خصوصیات مهم زراعی توتون، یافتن شاخص‌های مناسب می‌تواند جهت اعمال گزینش برای بهبود عملکرد برگ خشک توتون نقش بسزایی داشته باشد. بنابراین با استفاده از همبستگی و تجزیه علیت، با تعیین نقش و میزان سهم هر یک از اجزای مورد بررسی روی عملکرد برگ خشک توتون، می‌توان شاخص‌های مناسب انتخاب را برای اصلاح عملکرد برگ خشک در توتون مشخص نمود و از این شاخص‌ها در جهت انتخاب ژنتیک‌های برتر در نسل‌های در حال تفکیک استفاده کرد.

در اصلاح نباتات، همبستگی بین صفات از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است، زیرا میزان و نوع رابطه ژنتیکی یا غیر ژنتیکی بین دو یا چند صفت را اندازه‌گیری می‌کند. همبستگی فنوتیپی بین صفات مختلف ممکن است اصلاح‌گر آن را در گزینش غیرمستقیم برای صفات مهم از طریق صفات کم اهمیت که اندازه‌گیری آنها آسان‌تر است یاری نماید (۱).

هنرثزاد و شعاعی دیلمی (۸)، از طریق تلاقي‌های دی‌آل و تجزیه میانگین نسل‌ها صفات کمی و کیفی و همچنین ژنتیک مقاومت ارقام توتون در برابر بیماری سفیدک کرکی (۱۰) و نماتد مولد غده در ریشه توتون (۶ و ۲۱) را مورد بررسی قرار داده و آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها را در شکل‌گیری صفات مربوطه نشان دادند. با برآورد و راثت پذیری خصوصی به میزان ۳۴ تا ۸۵٪، امکان گزینش موفقیت آمیز لاین‌های مقاوم در برابر پرونوسپورا وجود داشته و نقش آثار افزایشی ژن‌ها در زمینه مقاومت در برابر عامل بیماری سفیدک کرکی چشم گیر

برای اصلاح ارقام پر محصول گیاهان زراعی نیاز به اطلاعات جامعه در مورد ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقي و همچنین ترکیب‌پذیری صفات مطلوب آنها می‌باشد که این امر از طریق استفاده از روش‌های ژنتیک کمی از جمله تلاقي‌های دی‌آل میسر می‌شود.

اصول و مبانی این نوع تلاقي‌ها را جینکر (۲۲)، هیمن (۱۹) و همچنین گریفینگ (۱۷ و ۱۸) در دهه ۱۹۵۰ میلادی ارائه نموده و از آن پس این روش‌ها در بسیاری از گیاهان زراعی با موفقیت به کار گرفته شد و نتایج ارزشمندی به دست آمد (۴، ۲، ۵، ۶، ۹، ۱۱ و ۲۱). برای معرفی یک رقم جدید زراعی، خصوصیات بسیاری در نظر گرفته می‌شوند که اکثر آنها با یکدیگر و با عملکرد همبستگی بالایی دارند. ارقام اصلاح شده گیاهان زراعی حاصل گزینش هم‌زمان با غیرهم‌زمان برای چندین صفت هستند. بدیهی است که ارزش اقتصادی یک رقم به صفات مختلف آن بستگی دارد. بنابراین چگونگی اعمال انتخاب برای چندین صفت به منظور حصول حداقل ارزش اقتصادی همیشه مورد نظر به نژادگران بوده است (۳). انتخاب گیاهان و ارقام مطلوب بر مبنای اجزای عملکرد از دیرباز مورد توجه و استفاده به نژادگران بوده است. اجزای عملکرد خصوصیاتی هستند که نوعاً همبستگی بالایی را با آن داشته و قابلیت توارث بالایی دارند و اندازه گیری آنها نیز تا حدودی ساده و دقیق است. انتخاب بر مبنای اجزای عملکرد نوعی انتخاب بر مبنای مدل و یا شاخص است که به طور عمده مبتنی بر ضرایب همبستگی بین صفات مرفولوژیکی با یکدیگر و با عملکرد است. اگرچه این همبستگی‌ها در تعیین مؤلفه‌های اصلی که بر عملکرد تأثیر می‌گذارند، کمک مؤثری می‌نمایند، ولی اهمیت نسبی آثار مستقیم و غیرمستقیم و عواملی که قابل اندازه‌گیری و مشاهده نیستند را نشان نمی‌دهند. نگرش منطقی برای طبقه‌بندی نمونه‌های حاوی تنوع بالا مانند آنچه در ژرم پلاسم گیاهان دیده می‌شود، استفاده از روش‌های آماری چند متغیره مانند تجزیه به عامل‌ها را ایجاب می‌کند. تجزیه به

بررسی‌های ژنتیکی پاندیا و سیلکی (۲۵) و همچنین پاندیا و همکاران (۲۶) روی واریته‌های توتوون گرمخانه‌ای حاکی از توارث پذیری عمومی بالا برای صفات آلکالوئید کل و درصد ازت است (به ترتیب ۹۴٪ و ۷۳٪/۸). بنابراین گزینش برای این

صفات با تکیه بر آثار افزایشی ژن‌ها می‌تواند موفقیت آمیز باشد.

هدف از این بررسی ارزیابی میزان ترکیب‌پذیری صفاتی مانند زمان شروع گل‌دهی، شاخص سطح برگ، تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته، عملکرد برگ خشک، کیفیت ظاهری و درصد ماده خشک برگ‌ها، عکس العمل به پرونوسپورا، درصد نیکوتین و برآورد وراثت‌پذیری خصوصی آنها و همچنین تعیین همبستگی مابین صفات مهم زراعی و عملکرد برگ خشک توتوون از طریق تجزیه علیت و تجزیه به عامل‌ها برای دست‌یابی به معیارهای انتخاب مناسب برای بهبود عملکرد برگ خشک توتوون می‌باشد.

گیاهان پتاسیم را از محلول خاک جذب می‌کنند. این ذخیره به اندازه‌ای نیست که بتواند نیاز گیاهان را در فصل رشد تأمین نماید، که باید به وسیله سایر شکل‌های تبادلی و به سختی تبادلی یا به وسیله اضافه کردن کود تأمین شود (۱۸).

مواد و روش‌ها

تعداد ۷ واریته توتوون تیپ بارلی به نام‌های 28 Burley CDL ، 86 Burley TN ، 26 Burley Resistant ، 21 Burley 21 ، 14 Burley Banket ، 1379 در سال مرزعه آزمایشی مرکز تحقیقات توتوون گیلان - رشت به صورت یک طرح نیمه‌دی آلل تلاقی و بذور هیبرید در پایان فصل زراعی جمع آوری گردید. در سال ۱۳۸۰ دو رگه‌های نسل اول به همراه والدین کشت، و از آنها تجزیه دی آلل به عمل آمد که نتایج آن در گزارش دیگری ارائه گردیده است (۱۲) و بنابراین از ذکر جزئیات آن در این بخش صرف‌نظر شده است.

در سال ۱۳۸۱ دورگه‌های نسل F2 به همراه والدین (۷) واریته و ۲۱ هیبرید در قالب یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار با فاصله ۱۰۰ سانتی‌متر بین ردیف‌ها و

بود. همچنین با وجود آثار غالیت جزئی در کنترل ژنتیکی صفت مقاومت به نماتد و برآورد وراثت پذیری خصوصی به میزان ۵۹ تا ۶۱٪، امکان گزینش لاین‌های مقاوم به نماتد نیز به خوبی فراهم بود (۱۱ و ۱۲). همچنین تحلیل گرافیکی نتایج نشان داد که در کنترل ژنتیکی صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، زمان نشا کاری تا شروع گل‌دهی غالیت جزئی وجود داشته و با توجه به آثار افزایشی ژن‌ها و قابلیت توارث نسبتاً زیاد، بازدهی انتخاب برای این صفات می‌تواند زیاد باشد. در مقابل در کنترل ژنتیکی ارتفاع بوته، شاخص سطح برگ و عملکرد برگ خشک توتوون آثار فوق غالیت ژن‌ها نقش تعیین کننده‌ای دارد. بنابراین با توجه به توارث پذیری نسبتاً کم، پیشرفت ژنتیکی و بازدهی گزینش برای آن گونه صفات ناچیز خواهد بود. تحلیل گرافیکی نتایج حاکی از وجود غالیت جزئی در کنترل ژنتیکی صفات تعیین کننده کیفیت برگ توتوون بود. بنابراین با توجه به سهم عملده واریانس افزایشی، می‌تواند گزینش برای درصد نیکوتین کم و کیفیت ظاهری مطلوب لاین‌ها (ارزش ریالی بیشتر توتوون) موفقیت آمیز باشد.

گزارش مورتی و همکاران (۲۴) در مورد نتایج بررسی عملکرد و اجزای آن و همچنین مقدار آلکالوئید واریته‌های توتوون و نسل F1 آنها حاکی از واریانس معنی‌دار ترکیب‌پذیری عمومی برای کلیه صفات مورد ارزیابی و ترکیب‌پذیری خصوصی معنی‌دار برای عملکرد، تعداد برگ‌های قابل استفاده و زمان گل‌دهی بوده و برای صفاتی مانند عملکرد، آلکالوئید کل و ارتفاع بوته آثار افزایشی ژن‌ها تعیین کننده بوده‌اند. بررسی‌های لگ و کالینز (۲۳) روی جمعیت‌های توتوون تیپ بارلی و ویرجینیا حاکی از وجود هتروزیس برای ارتفاع بوته، طول برگ و عملکرد است و واریانس افزایشی برای صفات مذکور و همچنین تعداد و عرض برگ‌ها معنی‌دار ارزیابی شده است، در حالی‌که زمان گل‌دهی واریانس غالیت قابل توجهی را نشان می‌داد. بررسی‌های چن (۱۴) نشان‌دهنده وجود آثار افزایشی، غالیت و اپیستازی ژن‌ها در رابطه با توارث عملکرد برگ توتوون می‌باشد.

عکس العمل گیاه (شدت عالیم) = طبیعت گسترش آلدگی + (نوع واکنش × درجه آلدگی).

مقدار نیکوتین برگ توتون با روش استاندارد کورستا (CORESTA) و به صورت تقطیر انجام گردید. درصد ماده خشک برگ‌ها از نسبت عملکرد برگ خشک به عملکرد برگ سبز توتون به دست آمد.

برای تجزیه آماری نتایج دی آلل از متدهای دوم گریفینگ (۱۷) و (۱۸) استفاده شد و سپس مقادیر ترکیب پذیری عمومی (GCA) برای هر والد و ترکیب پذیری خصوصی (SCA) برای هر تلافی برآورد شد و معنی‌دار بودن آنها به کمک توزیع t مورد آزمون قرار گرفت.

با تفکیک اجزای واریانس مقادیر واریانس افزایشی و واریانس غالبیت برآورد و مقادیر قابلیت توارث خصوصی صفات تخمین زده شد. برای شناخت اثر ژن‌ها از مدل افزایشی - غالبیت همین (۱۹) و (۲۰) استفاده شد و پس از اطمینان از تحقق شرایط تعیین شده برای تجزیه دی آلل از روش تحلیل گرافیکی همین (۱۹) و (۲۰) بهره گرفته شد. از دیاگرام انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالبیت ($Wr + Vr$) برای (میانگین صفر و واریانس یک) و میانگین والدین (Yr) برای شناخت ماهیت ژن‌های کترول کننده درصد نیکوتین استفاده شد. در دیاگرام مربوطه اصطلاح "مغلوب - منفی" به معنی ژن‌های مغلوبی است که باعث کاهش صفت گردیده و اصطلاح "غالب - مثبت" به معنی ژن‌های غالی هستند که موجبات افزایش صفت مورد اندازه‌گیری را فراهم می‌نمایند. برای مقایسات میانگین‌ها از واریته 21 Burley که در گیلان کشت می‌گردد، به عنوان شاهد استفاده و روش LSD به کار گرفته شد. ضریب بیکر که نشان دهنده نسبت واریانس افزایشی به کل واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) می‌باشد، و حداقل آن یک است، به کمک فرمول پیشنهادی بیکر (۱۳) برآورد گردید. به‌منظور شناخت روابط موجود بین صفات مورد مطالعه همبستگی ساده فتویپی آنها برآورد گردید. از رگرسیون گام به گام برای مطالعه طبیعت و نوع روابط بین متغیرهای مستقل (صفات

سانسیتی متر بین بوته‌ها که برای توتون‌های تیپ بارلی معمول می‌باشد، در ردیف‌های ۱۰ متری کشت (۲۰ بوته برای هر والد و ۱۰۰ بوته برای هر نتاج نسل F2) و از آنها به‌منظور برآورد ترکیب پذیری عمومی و خصوصی و تجزیه دی آلل به روش گریفینگ (۱۷ و ۱۸) استفاده شد. یادداشت برداری‌های لازم در مورد برخی از صفات کمی و تعیین کننده کیفیت والدین و نتاج مانند زمان شروع گل‌دهی، ارتفاع بوته، شاخص سطح برگ، تعداد برگ در بوته، عملکرد برگ خشک توتون، کیفیت ظاهری برگ‌ها (ارزش ریالی یک کیلو توتون)، درصد ماده خشک برگ‌ها، میزان مقاومت واریته‌ها در مقابل عامل بیماری سفیدک کرکی (*Peronospora tabacina A.*) و همچنین درصد نیکوتین برگ‌ها مورد بررسی قرار گرفت. نتایج براساس میانگین ۵ مشاهده از هر ردیف حاصل شد. شاخص سطح برگ از محاسبه سطوح برگ‌های هر بوته و تقسیم آن بر سطح خاکی که هر یک از بوتهای توتون بارلی اشغال می‌کند (۰/۵ متر مربع) به دست آمد. کیفیت ظاهری برگ‌ها با معیارهای رایج در شرکت دخانیات ایران برای کیفیت توتون ارزیابی و محاسبه شد، به ترتیبی که مقیاس ۱ نمایانگر بهترین کیفیت و ۴ نشان‌دهنده نازل‌ترین کیفیت برگ‌ها بوده باشد. بررسی میزان آلدگی به پرونوسپورا طبق متدهای استاندارد مرکز همکاری‌های مربوط به تحقیقات توتون، کورستا (CORESTA) و به‌شرح زیر انجام پذیرفت (۱۵).

۱. درجه آلدگی: به وسیله مساحتی از سطح برگ که به‌وسیله انگل اشغال می‌شود، بیان می‌گردد.

۲. نوع واکنش: شدت اسپوردهی قارچ را نشان می‌دهد.

۳. طبیعت گسترش آلدگی: معلوم می‌دارد که آیا انگل به نزدیکی دستهای آوندی رسیده است (آلدگی سیستمیک). هر یک از پارامترها با نمرات ۱ تا ۵ مشخص می‌شوند، به ترتیبی که ۱ کمترین و ۵ بیشترین تظاهرات پارامتر مورد ارزیابی را نشان می‌دهد.

عکس‌المعل گیاه (شدت عالیم) از تلفیق سه برآورد فوق الذکر و به شرح زیر به دست می‌آید:

بودن مجموع مربعات ترکیب‌پذیری خصوصی صفات (به استثنای شاخص سطح برگ) چنین به نظر می‌رسد، آثار غیرافزایشی (غالبیت) ژن‌ها نیز در شکل‌گیری صفات نقش دارند که این نتایج در راستای نتایج بررسی‌های انجام شده قبلی (۷، ۸ و ۱۲) می‌باشد و چن (۱۴) نیز به آن اشاره دارد. از ضریب بیکر که نشان دهنده نسبت واریانس ترکیب‌پذیری عمومی (افزایشی) به کل واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) بوده و حداکثر آن یک می‌باشد، چنین می‌توان استنباط نمود که سهم هر یک از آثار افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها یکسان نمی‌باشد و مثلاً در مورد درصد ماده خشک برگ‌ها سهم آثار غیرافزایشی ژن‌ها زیاد بوده و بنابراین ضریب بیکر با حداکثر آن تفاوت زیادی دارد (۰/۴۳)، در حالی‌که این ضریب برای صفاتی مانند شاخص سطح برگ (۰/۷۱)، تعداد برگ در بوته (۰/۷۸)، ارتفاع بوته (۰/۸۱)، عملکرد برگ خشک (۰/۷۸)، کیفیت ظاهری برگ‌ها (۰/۸۸) و عکس العمل به پرونوسپورا (۰/۸۰) به حداکثر آن بسیار نزدیک‌تر می‌باشد. برآورد وراثت‌پذیری خصوصی صفات حاکی از ناچیز بودن نسبی آنها است. برای مثال وراثت‌پذیری خصوصی برای تعداد برگ در بوته (۱۵٪)، ارتفاع بوته (۲۰٪)، عملکرد برگ خشک (۱۲٪)، کیفیت ظاهری برگ‌ها (۳۶٪) و بالاخره عکس العمل به پرونوسپورا (۱۸٪)، برآورد گردیده است. این امر باعث خواهد شد که گزینش در نسل‌های در حال تفکیک از بهره‌وری کافی برخوردار نبوده و با موفقیت کمی همراه باشد، زیرا به نظر می‌رسد نقش عوامل محیطی در شکل‌گیری این صفات بسیار بیشتر از عوامل ژنتیکی است. بنابراین گزینش تنها در مورد صفاتی می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد که دارای واریانس افزایشی قابل ملاحظه‌ای هستند.

در شکل ۱ نتایج تحلیل گرافیکی داده‌های دی‌آل به روش پیشنهادی هیمن (۱۹ و ۲۰) برای درصد نیکوتین نشان داده است. با توجه به این‌که رگرسیون V_T (واریانس ردیف‌های) بر روی Wr (کوواریانس والدین و ردیف‌ها) معادل یک بوده و با آن تفاوت معنی‌دار نداشته و با صفر تفاوت معنی‌دار دارد ($0/15 + 1/0 = b$)، بنابراین انطباق داده‌ها با مدل افزایشی - غالبیت هیمن

زراعی و اجزای عملکرد) و متغیر وابسته (عملکرد برگ خشک توتوون) استفاده شد و در نهایت تجزیه علیت (تجزیه ضرایب مسیر) عملکرد برگ خشک توتوون به اجزای مربوطه با استفاده از روش دی وی ولو (۱۶) به صورت آثار مستقیم و غیرمستقیم در سطح فنوتیپی انجام پذیرفت. بدین منظور از نرم‌افزار MATLAB، MINITAB و SPSS بهره گرفته شد. برای تجزیه به عامل‌ها از نرم‌افزار SPSS و با استفاده از تکنیک تجزیه به مولفه‌های اصلی و چرخش عامل‌ها به روش وریماکس (Varimax rotation) استفاده شد. در هر عامل اصلی و مستقل ضرایب عالی ۰/۵۰ به بالا معنی‌دار در نظر گرفته شدند. بزرگ‌ترین ضریب عاملی در هر عامل یا مجموعه‌ای از صفات معنی‌دار که در یک عامل از نظر مورفو‌لوزیکی و فیزیولوزیکی متمایز و مهم می‌باشند، برای نام‌گذاری عامل‌ها مورد استفاده قرار گرفت. علامت ضریب عاملی مشخص کننده رابطه خطی آن با آن صفات در هر عاملی اصلی است. برای تهیه ماتریس ضرایب عاملی، آن تعداد از عامل‌ها که ریشه مشخصه آنها بزرگ‌تر از یک بود انتخاب شدند. تجزیه به عامل‌ها بر روی میانگین صفات انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس دی‌آل در جدول ۱ مندرج است. بین ژنوتیپ‌های مورد ارزیابی تفاوت‌هایی از نظر صفات اندازه‌گیری شده مشاهده می‌گردد که از نظر آماری معنی‌دار می‌باشند. بدین ترتیب می‌توان چنین استنباط نمود که ژنوتیپ‌ها دارای توان ژنتیکی متفاوتی از نظر صفات مورد اندازه‌گیری هستند. بنابراین ضرایط برای انجام تجزیه دی‌آل و تفکیک مجموع مربعات ژنوتیپ‌ها به مجموع مربعات ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) صفات فراهم می‌باشد.

واریانس ترکیب‌پذیری عمومی به استثنای شاخص سطح برگ و درصد ماده خشک در همه موارد معنی‌دار بوده و حاکی از این امر است که در شکل‌گیری صفات یاد شده آثار افزایشی و وراثت‌پذیر ژن‌ها نقش دارند. بنابراین با توجه به معنی‌دار

جدول ۱. تجزیه واریانس دی آلل ۲۸ ژنوتیپ (۷ واریته و ۲۱ هیرید F2) توتون

منابع تغییرات	درجات آزادی	زمان شروع گلدهی (روز)	شاخص سطح برگ	تعداد برگ در بوته	ارتفاع بوته
تکرارها	۲	۳۸/۸۱	۱۶/۰۴ *	۱۵/۷۶	۲۳۸/۲۵
ژنوتیپ ها	۲۷	۵۵۴/۴۵ *	۷/۲۳ *	۲۸/۹۴ *	۸۹۷/۰۰ *
ترکیب پذیری عمومی (GCA)	۶	۱۴۹/۱۵ *	۲/۷۸	۱۴/۶۴ *	۵۰۴/۵۷ *
ترکیب پذیری خصوصی (SCA)	۲۱	۱۹۵/۰۰ *	۲/۳۰	۸/۲۲ *	۲۴۰/۲۵ *
خطا	۵۴	۶۹/۷۳	۴/۰۳	۱۴/۰۷	۲۶۹/۵۹
ضریب بیکر (۱)	---	۰/۶۰	۰/۷۱	۰/۷۸	۰/۸۱
وراثت پذیری خصوصی	---	(+)	۰/۰۵	۰/۱۵	۲۰/۰

منابع تغییرات	درجات آزادی	عملکرد برگ	کیفیت ظاهری	درصد ماده	عكس العمل به بیماری سفیدک
تکرارها	۲	۰/۳۴۸۶	خشک	خشک برگ ها	۰/۸۶۹
ژنوتیپ ها	۲۷	۰/۰۵۰۹ *	۶/۲۷ *	۲/۲۲۹ *	۱/۳۳۴ *
ترکیب پذیری عمومی (GCA)	۶	۰/۲۵۴ *	۴/۷۹ *	۰/۳۲۹	۰/۷۲۸ *
ترکیب پذیری خصوصی (SCA)	۲۱	۰/۱۴۳ *	۱/۳۱ *	۰/۸۶۱ *	۰/۳۶۴ *
خطا	۵۴	۰/۱۵۴۲	۱/۱۳	۰/۶۳۱	۰/۲۳۹
ضریب بیکر ^۱	-	۰/۷۸	۰/۸۸	۰/۴۳	۰/۸۰
وراثت پذیری خصوصی	-	۰/۱۲	۰/۳۶	(+)	۰/۱۸

$$1. \quad \bar{O}_2_{SCA} + 2\bar{O}_2_{GCA} / 2\bar{O}_2_{GCA}$$

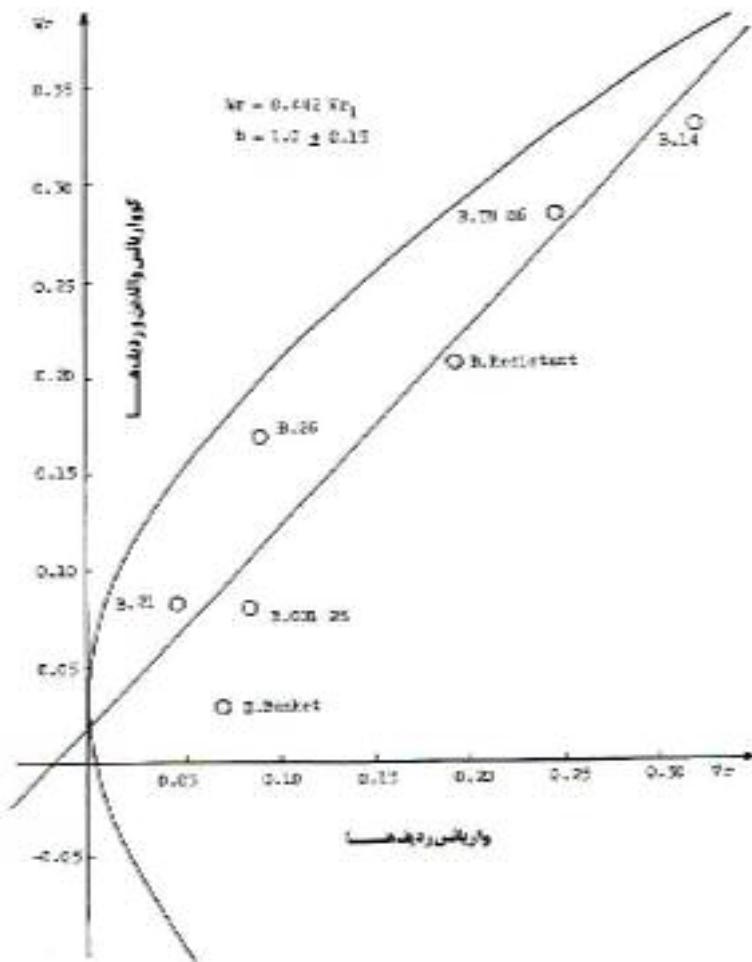
* : معنی دار در سطح احتمال ۰.۵٪

(+) : به علت فقدان واریانس (مقدار عددی منفی آن) برآورد وراثت پذیری خصوصی که نشان دهنده نسبت واریانس افزایشی به واریانس فتوتیپی می باشد، ممکن نگردید.

ژن های مغلوب را نشان می دهد. به نظر می رسد در واریته های B.21 و B.26 B.CDL و B.CD. B.21 و B.CDL ژن های غالب برای کنترل مقدار نیکوتین برگ ها بیش از ژن ها مغلوب بوده و واریته B.TN 86 و B.Resis از ژن های مغلوب کنترل کننده نیکوتین بیش از ژن های غالب هستند. در شکل ۲ انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالیت (Wr + Vr) و میانگین والدین (Yr) برای صفت درصد نیکوتین برگ واریته های توتون نشان داده شده است که مؤید نتیجه گیری های فوق می باشد.

در این شکل ارقام B. Banket 28، B.CDL 21 و B. 26 در محدوده "غالب - منفی" دیاگرام قرار گرفته و با

محرز گردیده و آثار متقابل غیرآلی (اپیستازی) وجود ندارد و بنابراین تجزیه داده ها به روش هیمن بلامانع به نظر می رسد. قطع محور Wr توسط خط رگرسیون در بخش مشتبه حاکی از وجود آثار غالیت جزئی ژن ها در شکل گیری صفت درصد نیکوتین برگ هاست که این نتیجه موید نتایج بررسی های قبلی (۸) است. در چنین شرایطی سهم افزایشی و وراثت پذیری ژن ها بیش از آثار غیرافزایشی ژن ها بوده و امکان انجام یک گرینش موفقیت آمیز برای لاین های با نیکوتین کم یا زیاد فراهم خواهد بود. پراکنش والدین در امتداد خط رگرسیون حاکی از بیشترین ژن های غالب واریته B. Banket برای کنترل میزان نیکوتین برگ هاست، در حالی که واریته B. 14 بدین منظور بیشترین

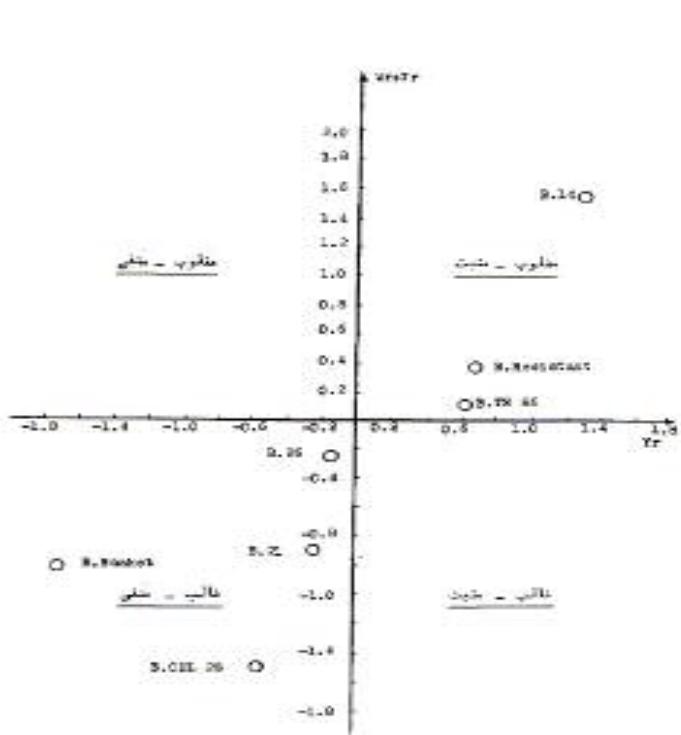


شکل ۱. خط رگرسیون Wr ، Vr و سهمی محدود کننده Wr2 به همراه پراکنش والدین درصد نیکوتین برگ

مغلوب بوده باشد. نظیر چنین نتایجی در بررسی‌های قبلی هنوزاد و شعاعی دیلمی (۸) بر روی واریته‌های تیپ ویرجینیا نیز مشاهده شده است.

جهت مشخص شدن روابط همبستگی صفات مورد اندازه‌گیری مبادرت به برآورده همبستگی‌های ساده (فنتیپی) بین آنها گردید که نتایج آن در جدول ۲ مندرج می‌باشد. هم چنان‌که از این جدول مشهود است، بین عملکرد برگ خشک توتون و صفاتی مانند شاخص سطح برگ ($r = 0.482^{**}$), زمان نشا کاری تا شروع گل‌دهی ($r = 0.440^{*}$), کیفیت ظاهری (ارزش یک کیلو توتون). ($r = 0.648^{**}$) و بالاخره درصد ماده خشک برگ‌ها ($r = 0.676^{**}$) همبستگی‌هایی وجود دارد که از نظر

درصد نیکوتین نسبتاً کم خود (به ترتیب ۰/۵۴، ۱/۳۱، ۱/۵۳ و ۰/۱۶) و ژن‌های غالب خود برای کترول درصد نیکوتین، می‌توانند موجبات کاهش درصد نیکوتین نتاج را فراهم نمایند، در حالی که ارقام B. TN 86، B. Resistant و B. 14 در محدوده "مغلوب - مثبت" دیاگرام قرار گرفته‌اند. به عبارت دیگر این ارقام با نیکوتین نسبتاً زیاد خود (به ترتیب ۲/۱۰، ۲/۱۵ و ۰/۲۵۷) و ژن‌های مغلوب خود برای کترول درصد نیکوتین برگ‌ها، باعث افزایش درصد نیکوتین برگ در نتاج خواهند شد. بدین ترتیب به نظر می‌رسد صفت درصد نیکوتین کم (از جمله در واریته B. Banket) در کترول ژن‌های غالب و درصد نیکوتین زیاد (از جمله در واریته B. 14) در کترول ژن‌های



شکل ۲. انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالیت ($Wr + Vr$) و میانگین والدین (Yr) برای صفت درصد نیکوتین برگ واریتهای توتون

شکل گیری عملکرد خشک توتون اطلاعات چندانی به دست نمی‌دهند، بنابراین مبادرت به تجزیه علیت (تجزیه ضرایب مسیر) گردید. برای مشخص شدن اهمیت هر یک از اجزای مورد اندازه گیری بر شکل گیری عملکرد برگ خشک توتون ابتدا عملکرد به عنوان متغیر وابسته (y) و سایر صفات به عنوان متغیرهای مستقل (x) تلقی و رگرسیون گام به گام به عمل آمد که نتایج آن در جدول ۳ مندرج می‌باشد. در این بررسی درصد ماده خشک برگ‌های توتون به عنوان اولین صفت وارد مدل گردید و به دلیل معنی دار بودن ضریب رگرسیون آن در مدل باقی ماند. اساس انتخاب اولین متغیر مستقل در این روش، داشتن بیشترین ضریب همبستگی با متغیر وابسته می‌باشد (جدول ۲، $r = 0.656^{**}$). این صفت به تنهایی 43% از تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه کرد. پس از آن به ترتیب صفات کیفیت ظاهری برگ‌ها (ارزش ریالی یک کیلو

آماری قابل ملاحظه و معنی دار می‌باشند. این صفات که عمدتاً به عنوان اجزای عملکرد توتون محسوب می‌شوند، بین خود نیز همبستگی‌های معنی داری را نشان می‌دهند که از جمله آنها می‌توان به همبستگی‌های بین تعداد برگ در بوته و شاخص سطح برگ ($r = 0.558^{**}$ ، $r = 0.408$)، تعداد برگ و ارتفاع بوته ($r = 0.435$) و بالاخره تعداد برگ و کیفیت ظاهری برگ‌ها ($r = 0.608$) اشاره نمود. هم‌چنین همبستگی‌های معنی داری بین شاخص سطح برگ و ارتفاع بوته ($r = 0.430$ ، زمان شروع گل‌دهی ($r = 0.597^{**}$)) مشاهده می‌گردد. مانند چنین همبستگی‌هایی بین صفات مرغولوژیکی توسط لگ و کالیتر (۲۳) نیز گزارش گردیده است. با توجه به این که این همبستگی‌های ساده در مورد روابط علت و معلولی و هم‌چنین آثار مستقیم یا غیرمستقیم صفات بر

جدول ۲. همبستگی‌های ساده (فتوتیپ) بین صفات مورد بررسی ژنوتیپ‌های توتون

صفات	عملکرد برگ خشک (تن / هکتار)	تعداد برگ در بوته	شاخص سطح برگ (سانتی متر)	ارتفاع بوته (سانتی متر)	زمان شروع گل دهی (روز)	کیفیت ظاهری	درصد ماده خشک برگ‌ها
عملکرد برگ خشک	۱	۰/۳۱۴	۰/۴۸۲ **	۰/۰۲۲	۰/۴۴۰ *	۰/۶۴۸ **	۰/۶۵۶ **
تعداد برگ در بوته	-	۱	۰/۵۵۸ **	۰/۴۰۸ *	۰/۴۳۵ *	۰/۶۰۸ **	۰/۰۰۵
شاخص سطح برگ	-	-	۱	۰/۴۳۰ *	۰/۲۹۲	۰/۳۳۶	۰/۰۵۳
ارتفاع بوته	-	-	-	۱	۰/۱۴۶	۰/۰۷۵	-۰/۰۳۴
زمان شروع گل دهی	-	-	-	-	۱	۰/۵۹۷ **	۰/۲۳۹
کیفیت ظاهری	-	-	-	-	-	۱	۰/۲۲۸
درصد ماده خشک	-	-	-	-	-	-	۱

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

جدول ۳. نتایج رگرسیون گام به گام عملکرد برگ خشک توتون (y) با دیگر متغیرهای مورد بررسی (x) در ژنوتیپ‌های توتون

مرحله	صفات مستقل	عرض از مبدأ	ضرایب رگرسیون برای صفات				خطای معيار S.E.	ضرایب تجمعی (R2)		
			درصد ماده		شاخص سطح					
			درصد ماده خشک (x1)	کیفیت ظاهری برگ (x2)	کیفیت ظاهری برگ‌ها (x3)	شاخص سطح خشک (x1)				
۱	درصد ماده خشک (x1)	-۰/۷۱۱	۰/۲۵۱	-	-	-	۰/۳۱	۰/۴۳		
۲	کیفیت ظاهری برگ‌ها (x2)	-۱/۲۰۶	۰/۲۰۵	۰/۱۵۱	-	-	۰/۲۳	۰/۶۹		
۳	شاخص سطح برگ (x3)	-۱/۸۴	۰/۲۰۸	۰/۱۲۰	۰/۰۸۲۶	-	۰/۲۰	۰/۷۸		

مستقیم این صفت بر عملکرد برگ خشک منفی و ناچیز بوده ($-0/2063 = p$) و همبستگی موجود به صورت غیرمستقیم از طریق تأثیر صفاتی مانند شاخص سطح برگ ($0/2596 = p$) و کیفیت ظاهری برگ‌ها ($0/3206 = p$) بر عملکرد برگ خشک ایجاد گردیده است. وجود همبستگی معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک و شاخص سطح برگ ($0/482 ** = r$) به میزان زیادی ناشی از آثار مستقیم شاخص سطح برگ بر عملکرد می‌باشد ($0/4491 = p$) و آثار غیرمستقیم آن از طریق سایر صفات ناچیز و قابل اغماض می‌باشد.

توتون) و شاخص سطح برگ وارد مدل گردیدند و به دلیل معنی‌دار بودن ضرایب رگرسیون آنها از طریق آزمون t در مدل باقی ماندند و حدود ۷۸٪ تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه کردند.

با توجه به نتایج تجزیه رگرسیون گام به گام مبادرت به تجزیه علیت گردید که نتایج آن در جدول ۴ و شکل ۳ مندرج می‌باشد.

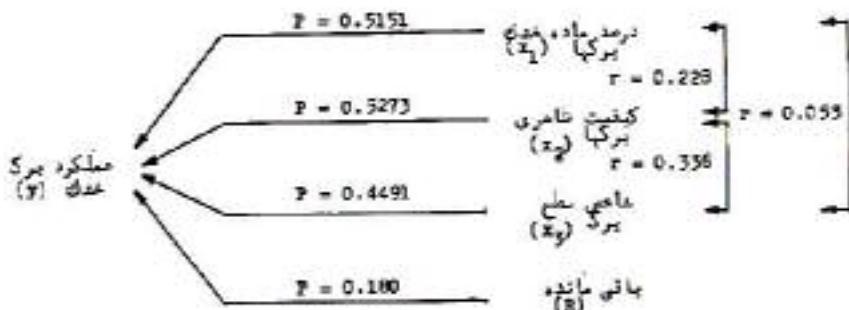
هم‌بستگی موجود بین تعداد برگ در بوته و عملکرد برگ خشک توتون معنی‌دار نمی‌باشد ($0/314 = r$ ، جدول ۲). آثار

جدول ۴. میزان آثار مستقیم و غیر مستقیم اجزاء عملکرد برگ خشک توتون

صفات	تعداد برگ در بوته	شاخص سطح برگ	ارتفاع بوته	زمان شروع گلدهی	کیفیت ظاهري برگها	درصد ماده خشک	هم بستگي با عملکرد (r _p)
تعداد برگ در بوته	-۰/۲۰۶۳	۰/۲۵۹۶	-۰/۰۴۳۰	۰/۰۱۰۴	۰/۳۲۰۶	۰/۰۰۲۶	۰/۳۱۴
شاخص سطح برگ	-۰/۱۱۵۱	۰/۴۴۹۱	-۰/۰۴۵۴	-۰/۰۰۷	۰/۱۷۷۱	۰/۰۲۷۳	۰/۴۸۲ **
ارتفاع بوته	-۰/۰۸۴۲	۰/۱۹۳۱	-۰/۱۰۵	-۰/۰۰۳۵	۰/۰۳۹۵	-۰/۰۲۱۹۹	۰/۰۲۲
زمان شروع گلدهی	-۰/۰۸۹۷	۰/۱۳۱۱	-۰/۰۱۰۴	-۰/۰۲۳۹	۰/۳۱۴۸	۰/۱۲۳۱	۰/۴۴۰ *
کیفیت ظاهری	-۰/۱۲۵۴	۰/۱۵۰۹	-۰/۰۰۷۹	-۰/۰۱۴۳	۰/۵۲۷۳	۰/۱۱۷۴	۰/۶۴۸ **
درصد ماده خشک	-۰/۰۰۱۰	۰/۰۲۳۸	۰/۰۰۳۶	-۰/۰۰۵۷	۰/۱۲۰۲	۰/۵۱۵۱	۰/۶۵۶ **

* و **: معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ = باقی مانده R² = ۰/۸۲

اعداد روی قطر نشان دهنده آثار مستقیم صفت مربوطه بر عملکرد برگ خشک توتون می‌باشند.



شکل ۳. نمودار علیت (مسیر) برای عملکرد برگ خشک توتون و خصوصیات زراعی موثر بر آن R: سهم بخش نامعلوم و یا آثار متغیرهای دیگر بر روی عملکرد برگ خشک توتون می‌باشد که در این بررسی منظور نشده‌اند.

هم بستگی قوی و معنی دار کیفیت ظاهری برگ‌ها (ارزش ریالی یک کیلو توتون) ($r = 0/648 **$) عمدتاً حاصل آثار مستقیم این صفت بر عملکرد بوده ($p = 0/5237$) و آثار غیر مستقیم این صفت از طریق صفات دیگر ناچیز می‌باشد و بنابراین صفت مناسبی برای افزایش عملکرد می‌باشد. از بین صفات مورد ارزیابی درصد ماده خشک برگ‌ها بالاترین هم بستگی را با عملکرد برگ خشک توتون نشان داده ($r = 0/656 **$) و آثار مستقیم این صفت بر شکل‌گیری عملکرد بسیار چشم‌گیر است ($p = 0/5151$) و آثار غیر مستقیم این صفت بر عملکرد برگ خشک توتون از طریق صفات دیگر چندان قابل توجه

بنابراین شاخص سطح برگ را می‌توان به عنوان معیار مناسبی برای افزایش عملکرد برگ خشک توتون به کار برد. گرچه هم بستگی بین زمان شروع گلدهی و عملکرد برگ خشک معنی دار می‌باشد (* $r = 0/440$)، ولی آثار مستقیم این صفت بر عملکرد منفی و بسیار ناچیز بوده ($p = -0/0239$) و هم بستگی موجود را باید ناشی از آثار غیر مستقیم این صفت از طریق صفاتی مانند شاخص سطح برگ ($0/1311$)، کیفیت ظاهری برگ‌ها ($0/3148$) و درصد ماده خشک برگ‌ها ($0/1231$) تلقی نمود. بنابراین صفت زمان شروع گلدهی به علت عدم آثار مستقیم قابل توجه، به عنوان معیار گزینش چندان مناسب نخواهد بود.

جدول ۵. نتایج تجزیه به عامل‌ها برای کلیه صفات مورد ارزیابی در ژنوتیپ‌های توتون

صفات	عامل ۱	عامل ۲	میزان اشتراک
تعداد برگ در بوته	۰/۷۶۲	۰/۴۱۳	۰/۷۵۲
ساختار سطح برگ	۰/۷۷۳	۰/۱۹۹	۰/۶۷۳
ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	۰/۷۷۸	-۰/۱۴۳	۰/۶۲۶
زمان شروع گل‌دهی (روز)	۰/۲۸۵	۰/۷۶۱	۰/۶۶۱
کیفیت ظاهری برگ‌ها	۰/۳۴۱	۰/۷۹۲	۰/۷۴۳
درصد ماده خشک برگ‌ها	-۰/۲۶۱	۰/۶۴۸	۰/۴۸۸
میزان واریانس (%)	۴۳/۹۱	۲۱/۱۹	---
واریانس تجمعی (%)	۴۳/۹۱	۶۵/۱۰	---

عامل مرفوولوژیکی نامید. در عامل دوم با واریانس ۲۱٪ صفاتی مثل زمان شروع گل‌دهی، کیفیت ظاهری برگ‌ها (ارزش ریالی یک کیلو توتون) و درصد ماده خشک برگ‌ها ضرایب عاملی مثبت و معنی‌دار هستند. با توجه به این‌که صفات مذکور به جنبه‌های فیزیولوژیکی و همچنین محتویی گیاه توتون مربوط می‌شوند، بنابراین عامل دوم را می‌توان عامل فیزیولوژیکی- محتویی نامید.

بین نتایج نجزیه به عامل‌ها و تجزیه علیت مشابهت‌های زیادی مشاهده می‌گردد. برای مثال صفاتی مانند ساختار سطح برگ، کیفیت ظاهری برگ‌ها و درصد ماده خشک برگ‌ها که در رگرسیون گام به گام وارد مدل گردیده و در تجزیه علیت آثار مستقیم قابل توجهی را برای شکل گیری عملکرد برگ خشک توتون نشان دادند، در تجزیه به عامل‌ها جزئی از عامل یک و دو بوده و بر صحت نتیجه‌گیری‌های قبلی دلالت دارند.

نتیجه‌گیری

وجود تفاوت‌های معنی‌دار بین ژنوتیپ‌ها از نظر صفات مورد اندازه‌گیری می‌تواند برای تحقق اهداف اصلاحی به‌منظور افزایش عملکرد برگ خشک توتون مورد استفاده قرار گیرد. تفکیک مجموع مربعات ژنوتیپ‌ها به ترکیب پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) نشان می‌دهد که در شکل گیری

نمی‌باشد. بنابراین صفت درصد ماده خشک معیار بسیار خوبی برای انتخاب به‌منظور افزایش عملکرد برگ خشک می‌تواند باشد. با توجه به آنچه که ذکر شد، صفاتی مانند ضریب سطح برگ، کیفیت ظاهری برگ‌ها (ارزش ریالی یک کیلو توتون) و بالاخره درصد ماده خشک برگ‌ها می‌توانند در مجموع ساختارهای گزینشی مناسبی برای افزایش عملکرد برگ خشک توتون بوده باشد.

نتایج تجزیه به عامل‌ها ر مورد کلیه صفات در جدول ۵ آمده است. در این تجزیه ۲ عامل اصلی و مستقل ۶۵٪ تغییرات کل داده‌ها را توجیه می‌نمایند. هر چه میزان واریانس عامل مستقلی بیشتر باشد، به اعتبار آن عامل در تفسیر تغییرات کل داده‌ها افزوده می‌شود. میزان اشتراک بخشی از واریانس \times (متغیر A) است که به عامل‌های مشترک مربوط می‌شود. همان‌طور که در جدول مربوطه دیده می‌شود، میزان اشتراک اکثر صفات نسبتاً بالاست که این امر نشان می‌دهد که تعداد فاکتور مورد انتخاب مناسب بوده و عامل‌های منتخب توانسته اند تغییرات صفات را به نحو مطلوبی توجیه نمایند.

در عامل اول با واریانس ۴۴٪ صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، ساختار سطح برگ و ارتفاع بوته ضرایب عاملی مثبت و معنی‌دار را به خود اختصاص داده‌اند. با توجه به این‌که صفات فوق الذکر بالاترین بار عاملی را دارا بوده و تعیین کننده مورفوولوژی گیاه توتون می‌باشند، می‌توان این عامل را به عنوان

گزینش به منظور افزایش عملکرد برگ خشک توتون
شاخص‌های مناسبی بوده باشد.

نتایج تجزیه به عامل‌ها تا حدود زیادی موید نتایج تجزیه علیت بوده و حاکی از این واقعیت است که دو عامل مرفو اوژیکی (تعداد برگ در بوته، شاخص سطح برگ و ارتفاع بوته) و فیزیولوژیکی - محتوی (زمان شروع گل‌دهی کیفیت ظاهری برگ‌ها و درصد ماده خشک برگ‌ها) در مجموع تا ۶۵٪ تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه نموده و با به کارگیری آنها در روند گزینش لاین‌های پرمحصول می‌تواند موفقیت انتخاب را افزایش دهد. بدین منظور به کارگیری روش پدیگری در نسل‌های در حال تفکیک قابل توصیه بوده و می‌تواند موجبات تثبیت صفات مورد توجه و موثر بر عملکرد برگ خشک توتون و نتیجتاً بالا بودن عملکرد آن را فراهم نماید.

اکثر صفات مورد نظر آثار افزایشی و غیرافزایشی (غالیت) ژن‌ها توأمًا نقش دارند.

وجود غالیت جزئی در شکل گیری صفت درصد نیکوتین برگ‌ها حاکی از آثار افزایشی و وراثت پذیر ژن‌ها بوده و این امر می‌تواند موجبات انتقال این صفت را به نتاج فراهم نماید. بدین ترتیب گزینش لاین‌های با درصد نیکوتین کم یا زیاد به میزان قابل توجهی میسر خواهد بود، مضاراً این‌که مقادیر کم نیکوتین برگ‌ها توتون توسط ژن‌های غالب و مقادیر زیاد آن توسط ژن‌های مغلوب کنترل می‌گردد.

برآوردهم‌بستگی‌های مثبت و معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک و اجزای آن می‌تواند به عنوان معیار مناسبی برای انتخاب مورد استفاده قرار گیرد. در این میان نتایج تجزیه علیت حاکی از بیشترین آثار مستقیم درصد ماده خشک، کیفیت ظاهری برگ‌ها و شاخص سطح برگ بوده و این صفات می‌توانند برای

منابع مورد استفاده

- چوگان، ر. ۱۳۷۲. مطالعه همبستگی عملکرد با اجزای عملکرد و تجزیه آنها از طریق روش علیت در سویا. پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز.
- رضائی، ع. ۱۳۶۹. بررسی زنتیکی خصوصیات ریشه در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۱ (۱ و ۲): ۲۴ - ۲۶.
- رضائی، ع. ۱۳۷۳. شاخص‌های انتخاب در اصلاح نباتات. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، مجموعه مقالات دومین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. دانشگاه تبریز.
- قاسمی، ف. ۱۳۵۹. تجزیه دی آللکراس درسوژا. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
- منزوی کرباسی راوری، ب و ع. رضائی. ۱۳۶۹. برآوردهم‌بستگی عملکرد برگ‌ها و وراثت پذیری درصد پروتئین و خصوصیات مرتبط با آن در گندم پائیزه (*Triticum aestivum* L.). مجله علوم کشاورزی ایران ۲۱ (۳ و ۴): ۳۴ - ۴۲.
- هنرنژاد، ر، م. شعاعی دیلمی. ۱۳۷۵. بررسی اثر ژن‌ها و قابلیت ترکیب برای مقاومت به نماد مولد غده در ریشه توتون. مجله دانش کشاورزی ۱ و ۲: ۵۱ تا ۶۵.
- هنرنژاد، ر، م. شعاعی دیلمی. ۱۳۷۵. تجزیه و تحلیل دی آلل برخی از صفات در رابطه با کمیت و کیفیت توتون. مجله علوم و صنایع کشاورزی ۱۰ (۱): ۳۴ تا ۴۸.
- هنرنژاد، ر، م. شعاعی دیلمی. ۱۳۷۶. اثر ژن‌ها و قابلیت ترکیب پذیری برخی از صفات کمی و کیفی واریته های توتون. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۸ (۴): ۱۲۱ تا ۱۴۵.
- هنرنژاد، ر. ۱۳۷۸. بررسی ترکیب پذیری صفات و اثر ژن‌ها در جمعیت‌های در حال تفکیک (F2) برنج (*Oryza sativa* L.). مجله علوم و صنایع کشاورزی ۱۳ (۱): ۵۳ تا ۶۵.

۱۰. هنرنژاد، ر.، م. شعاعی دیلمی و محروم مصباح. ۱۳۸۰. بررسی ژنتیکی پایداری در برابر عامل بیماری سفیدک دروغی توتون مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. ۵ (۲)، ۶۵ تا ۷۴.
۱۱. هنرنژاد، ر.، م. شعاعی دیلمی. ۱۳۸۱. بررسی آثار ژنی مقاومت به نماد مولد غده (*Meloidogyne incognita*) و سفیدک کرکی (*Peronospora tabacina A.*) در توتون‌های تیپ بارلی. مجله علوم و صنایع کشاورزی ۱۶ (۲) : ۱۴۳ تا ۱۵۱.
۱۲. هنرنژاد، ر.، م. شعاعی دیلمی. ۱۳۸۱. بررسی اثر ژن‌ها و ترکیب پذیری صفات کمی و کیفی توتون‌های تیپ بارلی. مجله دانش کشاورزی ۱۲ (۴) : ۳۵ تا ۲۳.
13. Baker, R.J. 1986. Selection Indicies in Plant Breeding. CRS Press inc. Boca Raton Florida.
14. Chen, S.Y. 1972. Genetic studies of leaf yield and nicotine content in *Nicotiana tabacum* L. Taiwan Agricultural Quarterly 8 (3): 124-132.
15. Delon, R. 1992. Sources of resistance to the tobacco blue mould (*Peronospora tabacina A.*). informations Bulletin of Coresta 3-4: 120-126.
16. Dewy, D.R. and K.H. Lu. 1959. A correlation and path coefficient analysis of component of crested wheat grass seed production. Agron. J. 51: 515-515.
17. Griffing, B. 1956. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10: 31-50.
18. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
19. Hayman, B.I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. Biomet. 10: 235-244.
20. Hayman, B.I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genet. 39: 789-809.
21. Honarnejad, R. and M. Shoai-Deylami. 2000. Investigation on the genetics of resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) in tobacco (*Nicotiana tabacum*). Contributions to Tobacco Res. 19/1.
22. Jinks, J.L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica*. Genet. 39: 767-788.
23. Legg, P.D., G.B. Collins. 1971. Genetic parameters in Burley populations of *Nicotiana tabacum* L. Tobacco international 173 (3): 23-30.
24. Murthy, A.S.K., N.C. Gopalachari, C.V. Rao and V.V.R. Rao, 1988. Combining ability in crosses involving flue-cured and non-flue-cured tobacco varieties. Tobacco Res. 14 (1): 6-15.
25. Pandeya, R.S. and B.F. Zilkey. 1981. Diallel genetic analysis of leaf and smoke characteristics in flue-cured tobacco. Tob. Chem. Res. Conf. 35: 6-15.
26. Pandeya, R.S., V.A. Dirks, G. Poushinsky and B.F. Zilkey. 1985. Quantitative genetic studies in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). Canad. J. Genet. and Cytol. 27 (1): 92-100.