

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

رحیم هنرنژاد^۱ و مرداویج 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 مورد ارزیابی بود. بدین ترتیب وجود آثار افزایشی و غیرافزایشی (غالبیت) ژن‌ها در شکل‌گیری صفاتی مانند زمان شروع گل‌دهی، تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته، عملکرد برگ خشک، کیفیت ظاهری برگ‌ها و عکس‌العمل به پرونوسپورا مشخص گردید. تحلیل گرافیکی نتایج تلاقی‌های دی آلل در مورد درصد نیکوتین برگ‌ها نشان از وجود غالبیت جزئی در شکل‌گیری این صفت داشت. پراکنش والدین در امتداد خط رگرسیون خاکی از بیشترین ژن‌ها غالب در واریته‌های B. CDL 28، B. BANKET و B. 21 هم‌چنین بیشترین ژن‌های مغلوب در واریته‌های B. 14 و B. TN 86 برای کنترل مقدار نیکوتین برگ‌ها بود. در ضمن مشخص شد که صفت نیکوتین کم برگ‌ها توسط ژن‌های غالب و نیکوتین زیاد توسط ژن‌های مغلوب کنترل می‌شود. هم‌بستگی‌های ساده (فنوتیپی) معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک توتون و اجزای آن نظیر شاخص سطح برگ ($r=0/484^{**}$)، زمان شروع گل‌دهی ($r=0/440^{**}$)، 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 (ارزش ریالی یک کیلو توتون) و هم‌چنین شاخص سطح برگ دارای آثار مستقیم زیادی بر عملکرد برگ خشک توتون بوده و می‌توانند به عنوان صفات مناسب انتخاب برای افزایش عملکرد توتون در نظر گرفته شوند، در حالی‌که صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، ارتفاع بوته و زمان شروع گل‌دهی آثار مستقیم چندانی بر عملکرد برگ خشک توتون ندارند. به‌رحال 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 مورفولوژیکی تا ۴۴٪ از تغییرات کل داده‌ها را توجیه می‌نمایند و در عامل دوم صفاتی مانند زمان شروع گل‌دهی، 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

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

اصول و مبانی این نوع تلاقی‌ها را جینکز (۲۲)، هیمن (۱۹) و ۲۰) 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 (۲، ۴، ۵، ۶، ۷، 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 حاصل‌گزینش هم‌زمان یا 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 حداکثر ارزش اقتصادی همیشه مورد نظر به‌نژادگران بوده است (۳). انتخاب گیاهان و ارقام مطلوب بر مبنای اجزای عملکرد از دیرباز مورد توجه و استفاده به‌نژادگران بوده است. اجزای عملکرد خصوصیات هستند که نوعاً هم‌بستگی بالایی را با آن داشته و قابلیت توارث بالایی دارند و اندازه‌گیری آنها نیز تا حدودی ساده و دقیق است. انتخاب بر مبنای اجزای عملکرد نوعی انتخاب بر مبنای مدل و یا شاخص است که به‌طور 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 پلاسما گیاهان دیده می‌شود، استفاده از روش‌های آماری چند متغیره مانند تجزیه به عامل‌ها را ایجاب می‌کند. تجزیه به

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 x_1, x_2, \dots, x_p بر حسب تعداد کمتری از شاخص‌ها یا عامل‌ها به منظور روشن کردن 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 اعمال‌گزینش 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 ژنوتیپ‌های 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).

هنرژاد و شعاعی دیلمی (۸)، از طریق تلاقی‌های دی آلل 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 وراثت‌پذیری خصوصی به میزان ۳۴ تا ۸۵٪، امکان‌گزینش موفقیت‌آمیز لاین‌های مقاوم در برابر پرونوسپورا وجود داشته و نقش آثار افزایشی ژن‌ها در زمینه مقاومت در برابر عامل بیماری سفیدک کرکی چشم‌گیر

بررسی‌های ژنتیکی پان‌دیا و سیلکی (۲۵) و هم‌چنین پان‌دیا و همکاران (۲۶) روی واریته‌های توتون گرمخانه‌ای حاکی از توارث‌پذیری عمومی بالا برای صفات آلکالوئید کل و درصد ازت است (به ترتیب ۹۴/۲٪ و ۷۳/۸٪). بنابراین گزینش برای این صفات با تکیه بر آثار افزایشی ژن‌ها می‌تواند موفقیت‌آمیز 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، عکس‌العمل به پرونوسپورا، درصد نیکوتین و برآورد وراثت‌پذیری خصوصی آنها و هم‌چنین تعیین هم‌بستگی مابین صفات مهم زراعی و عملکرد برگ خشک توتون از طریق تجزیه علیت و تجزیه به عامل‌ها برای دستیابی به معیارهای انتخاب مناسب برای بهبود عملکرد برگ خشک توتون 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 توتون تیپ بارلی به نام‌های Burery CDL 28، Burley TN 86، Burley Resistant، Burley 26، Burley 21، Burley 14، Burley Banket در سال ۱۳۷۹ در مزرعه آزمایشی مرکز تحقیقات توتون گیلان - رشت به صورت یک طرح نیمه‌دی آلل تلاقی و بذور هیبرید در پایان فصل زراعی جمع‌آوری 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 دوره‌های 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 ۵۰

بود. هم‌چنین با وجود آثار غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی صفت مقاومت به نماتد و برآورد وراثت‌پذیری خصوصی به میزان ۵۹ تا ۶۱٪، امکان‌گزینش لاین‌های مقاوم به نماتد نیز به‌خوبی فراهم بود (۱۱ و ۱۲). هم‌چنین تحلیل گرافیکی نتایج نشان داد که در کنترل ژنتیکی صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، زمان نشا‌کاری تا شروع گل‌دهی غالبیت 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 توتون آثار فوق‌غالبیت ژن‌ها نقش تعیین‌کننده‌ای دارند. بنابراین با توجه به توارث‌پذیری نسبتاً کم، پیشرفت ژنتیکی و بازدهی گزینش برای آن‌گونه صفات ناچیز خواهد بود. تحلیل گرافیکی نتایج حاکی از وجود غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی صفات تعیین‌کننده کیفیت برگ توتون بود. بنابراین با توجه به سهم عمده واریانس افزایشی، می‌تواند گزینش برای درصد نیکوتین کم و کیفیت ظاهری مطلوب لاین‌ها (ارزش ریالی بیشتر توتون) موفقیت‌آمیز باشد.

گزارش مورتی و همکاران (۲۴) در مورد نتایج بررسی عملکرد و اجزای آن و هم‌چنین مقدار آلکالوئید واریته‌های توتون 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 تعیین‌کننده بوده‌اند. بررسی‌های لگ و کالینز (۲۳) روی جمعیت‌های توتون 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 حالی که زمان گل‌دهی واریانس غالبیت قابل توجهی را نشان می‌داد. بررسی‌های چن (۱۴) نشان‌دهنده وجود آثار افزایشی، غالبیت و اپیستازی ژن‌ها در رابطه با توارث عملکرد برگ توتون می‌باشد.

سانتی 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 به منظور 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 بوته‌های 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 آلودگی به پرونوسپورا طبق متد استاندارد مرکز همکاری‌های مربوط به تحقیقات توتون، کورستا (CORESTA) و به شرح زیر انجام پذیرفت (۱۵).

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

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

۳. طبیعت گسترش آلودگی: معلوم می‌دارد که آیا انگل به نزدیکی دست‌های آوندی رسیده است (آلودگی 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.

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

عکس‌المعمل گیاه (شدت علائم) = طبیعت گسترش آلودگی + (نوع واکنش × درجه آلودگی).

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 متد 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 دی‌گرام انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالبیت ($Wt + Vt$) (میانگین صفر و واریانس یک) و میانگین والدین (Yt) برای شناخت ماهیت ژن‌های کنترل کننده درصد نیکوتین استفاده شد. در دی‌گرام مربوطه اصطلاح "مغلوب - منفی" به معنی ژن‌های مغلوبی است که باعث کاهش صفت گردیده و اصطلاح "غالب - مثبت" به معنی ژن‌های غالبی هستند که موجبات افزایش صفت مورد اندازه‌گیری را فراهم می‌نمایند. برای مقایسات میانگین‌ها از واریته Burley 21 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 حداکثر آن یک است، به کمک فرمول پیشنهادی بیکر (۱۳) برآورد گردید. به منظور شناخت روابط موجود بین صفات مورد مطالعه هم‌بستگی ساده فنوتیپی) آنها برآورد گردید. از رگرسیون گام به گام برای مطالعه طبیعت و نوع روابط بین متغیرهای مستقل (صفات

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، ۱۱ 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 عکس‌العمل به پرونسپورا (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 ۰/۱۵، ارتفاع بوته ۰/۲۰، عملکرد برگ خشک ۰/۱۲، کیفیت ظاهری برگ‌ها ۰/۳۶ و بالاخره عکس‌العمل به پرونسپورا ۰/۱۸، 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 دی آلل به روش پیشنهادی هیمن (۱۹ و ۲۰) برای درصد نیکوتین نشان داده است. با توجه به این‌که رگرسیون Vr (واریانس ردیف‌های) بر روی Wr (کوواریانس والدین و ردیف‌ها) معادل یک بوده و با آن تفاوت معنی‌دار نداشته و با صفر تفاوت معنی‌دار دارد ($b = 1/0 + 0/15$)، بنابراین انطباق داده‌ها با مدل افزایشی - غالبیت هیمن

زراعی و اجزای عملکرد) و متغیر وابسته (عملکرد برگ خشک توتون) استفاده شد و در نهایت تجزیه علیت (تجزیه ضرایب مسیر) عملکرد برگ خشک توتون 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 MINITAB، MATLAB 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 مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی متمایز و مهم می‌باشند، برای نام‌گذاری عامل‌ها مورد استفاده قرار گرفت. علامت ضریب عاملی مشخص‌کننده 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 دی آلل 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 شرایط برای انجام تجزیه دی آلل 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 هیبرید 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
ژنوتیپ‌ها	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
ضرب 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 (ارزش ریالی)	درصد ماده خشک برگ‌ها	عکس‌العمل به بیماری سفیدک
تکرارها	۲	۰/۳۴۸۶	۱۰/۰۷ *	۰/۲۲۶	۰/۸۶۹
ژنوتیپ‌ها	۲۷	۰/۵۰۲۹ *	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
ضرب بیکر ^۱	-	۰/۷۸	۰/۸۸	۰/۴۳	۰/۸۰
وراثت پذیری خصوصی	-	۰/۱۲	۰/۳۶	(+)	۰/۱۸

$$\bar{O}2_{SCA} + 2\bar{O}2_{GCA} / 2\bar{O}2_{GCA} \cdot 1$$

*: معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۵.

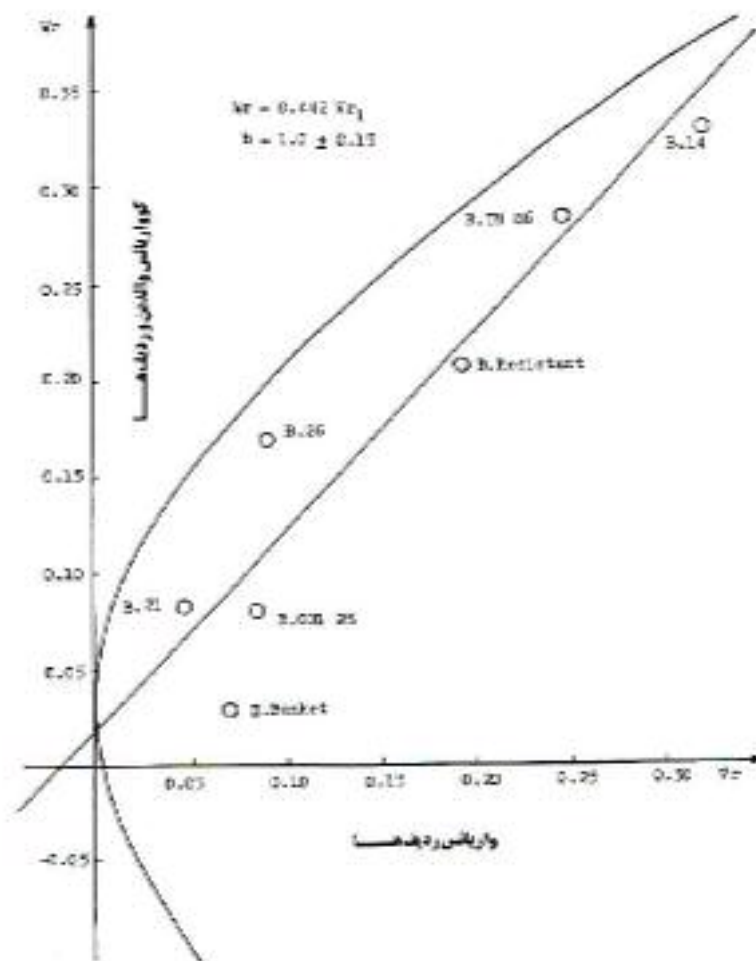
(+): به علت فقدان واریانس (مقدار عددی منفی آن) برآورد وراثت پذیری خصوصی که نشان دهنده نسبت واریانس افزایشی به واریانس فنوتیپی می‌باشد، ممکن نگردد.

ژن‌های مغلوب را نشان می‌دهد. به نظر می‌رسد در واریته‌های B.21, B.26 و B.CDL ژن‌های غالب برای کنترل مقدار نیکوتین برگ‌ها بیش از ژن‌ها مغلوب بوده و واریته B. Resis و B. TN 86 ژن‌های مغلوب کنترل کننده نیکوتین بیش از ژن‌های غالب هستند. در شکل ۲ انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالبیت ($W_r + V_r$) و میانگین والدین (Y_r) برای صفت درصد نیکوتین برگ واریته‌های توتون نشان داده شده است که مؤید نتیجه‌گیری‌های فوق می‌باشد.

در این شکل ارقام B. Banket, B. 28, B. CDL, B. 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 داده‌ها به روش هیمن بلامانع به نظر می‌رسد.

قطع محور W_r توسط خط رگرسیون در بخش مثبت حاکی از وجود آثار غالبیت جزئی ژن‌ها در شکل‌گیری صفت درصد نیکوتین برگ‌هاست که این نتیجه مؤید نتایج بررسی‌های قبلی (۸) است. در چنین شرایطی سهم افزایشی و وراثت‌پذیری ژن‌ها بیش از آثار غیرافزایشی ژن‌ها بوده و امکان انجام یک‌گزینه موفقیت آمیز برای لاین‌های با نیکوتین کم یا زیاد فراهم خواهد بود. پراکنش والدین در امتداد خط رگرسیون حاکی از بیشترین ژن‌های غالب واریته B. Banket برای کنترل میزان نیکوتین برگ‌هاست، در حالی که واریته B.14 بدین منظور بیشترین



شکل ۱. خط رگرسیون V_r ، W_r و سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین درصد نیکوتین برگ

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

جهت مشخص شدن روابط هم‌بستگی صفات مورد اندازه‌گیری مبادرت به برآورد هم‌بستگی‌های ساده (فنتوتیپی) بین آنها گردید که نتایج آن در جدول ۲ مندرج می‌باشد. هم‌چنان‌که 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 ۱/۶۰) و ژن‌های غالب خود برای کنترل درصد نیکوتین، می‌توانند موجبات کاهش درصد نیکوتین نتاج را فراهم نمایند، در حالی‌که ارقام B. 14 و B. Resistant، B. TN 86 در محدوده "مغلوب - مثبت" دیاگرام قرار گرفته‌اند. به عبارت دیگر این ارقام با نیکوتین نسبتاً زیاد خود (به ترتیب ۲/۱۰، ۲/۱۵ و ۲/۵۷) و ژن‌های مغلوب خود برای کنترل 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 کنترل ژن‌های غالب و درصد نیکوتین زیاد (از جمله در واریته B. 14) در کنترل ژن‌های

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

صفات	عملکرد	تعداد برگ	شاخص	ارتفاع بوته	زمان شروع	کیفیت	درصد ماده
	برگ خشک	در بوته	سطح برگ	(سانتی‌متر)	گل‌دهی	ظاهری	خشک
	(تن/هکتار)		(سانتی‌متر)		(روز)	برگ‌ها	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 گل‌دهی	-	-	-	-	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 معیار S.E.
			شاخص سطح	کیفیت ظاهری	درصد ماده	
			برگ (x3)	برگ‌ها (x2)	خشک (x1)	
۱	درصد ماده خشک (x1)	-۰/۷۱۱	-	۰/۲۵۱	۰/۳۱	
۲	کیفیت ظاهری برگ‌ها (x2)	-۱/۲۰۶	۰/۱۵۱	۰/۲۰۵	۰/۲۳	
۳	شاخص سطح برگ (x3)	-۱/۸۴	۰/۱۲۰	۰/۲۰۸	۰/۲۰	

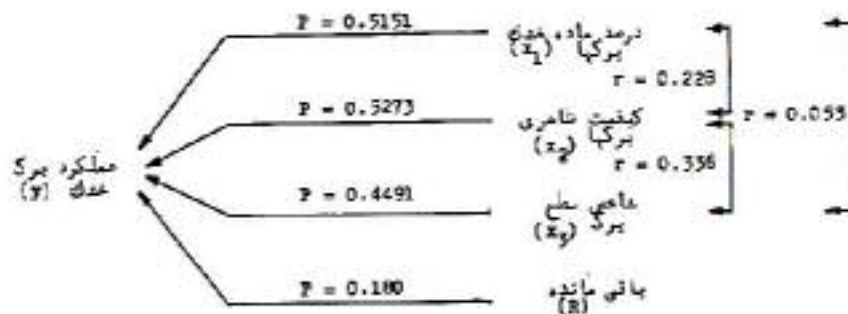
توتون) و شاخص سطح برگ وارد مدل گردیدند و به دلیل معنی‌دار بودن ضرایب رگرسیون آنها از طریق آزمون t در مدل باقی ماندند و حدود ۷۸٪ تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه کردند. با توجه به نتایج تجزیه رگرسیون گام به گام مبادرت به تجزیه علیت گردید که نتایج آن در جدول ۴ و شکل ۳ مندرج می‌باشد. هم‌بستگی موجود بین تعداد برگ در بوته و عملکرد برگ خشک توتون معنی‌دار نمی‌باشد ($r = ۰/۳۱۴$ ، جدول ۲). آثار مستقیم این صفت بر عملکرد برگ خشک منفی و ناچیز بوده ($p = -۰/۲۰۶۳$) و هم‌بستگی موجود به صورت غیرمستقیم از طریق تأثیر صفاتی مانند شاخص سطح برگ (۰/۲۵۹۶) و کیفیت ظاهری برگ‌ها (۰/۳۲۰۶) بر عملکرد برگ خشک ایجاد گردیده است. وجود هم‌بستگی معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک و شاخص سطح برگ ($r = ۰/۴۸۲$ **) به میزان زیادی ناشی از آثار مستقیم شاخص سطح برگ بر عملکرد می‌باشد ($p = ۰/۴۴۹۱$) و آثار غیرمستقیم آن از طریق سایر صفات ناچیز و قابل اغماض می‌باشد.

مستقیم این صفت بر عملکرد برگ خشک منفی و ناچیز بوده ($p = -۰/۲۰۶۳$) و هم‌بستگی موجود به صورت غیرمستقیم از طریق تأثیر صفاتی مانند شاخص سطح برگ (۰/۲۵۹۶) و کیفیت ظاهری برگ‌ها (۰/۳۲۰۶) بر عملکرد برگ خشک ایجاد گردیده است. وجود هم‌بستگی معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک و شاخص سطح برگ ($r = ۰/۴۸۲$ **) به میزان زیادی ناشی از آثار مستقیم شاخص سطح برگ بر عملکرد می‌باشد ($p = ۰/۴۴۹۱$) و آثار غیرمستقیم آن از طریق سایر صفات ناچیز و قابل اغماض می‌باشد.

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

صفات	تعداد برگ در بوته	شاخص سطح برگ	ارتفاع بوته	زمان شروع گل دهی	کیفیت ظاهری برگها	درصد ماده خشک	همبستگی 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	-۰/۰۰۰۷	۰/۱۷۷۱	۰/۰۲۷۳	۰/۴۸۲ **
ارتفاع بوته	-۰/۰۸۴۲	۰/۱۹۳۱	-۰/۰۱۰۵	-۰/۰۰۳۵	۰/۰۳۹۵	-۰/۰۲۱۹۹	۰/۰۲۲
زمان شروع گل دهی	-۰/۰۸۹۷	۰/۱۳۱۱	-۰/۰۱۵۴	-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٪ / $r = 0.18$ = باقی مانده $R^2 = 0.82$
 اعداد روی قطر نشان دهنده آثار مستقیم صفت مربوطه بر عملکرد برگ خشک توتون می باشند.



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 می باشد که در این بررسی منظور نشده اند.

همبستگی قوی و معنی دار کیفیت ظاهری برگها (ارزش ریالی یک کیلو توتون) ($r = 0.648$ **) عمدتاً حاصل آثار مستقیم این صفت بر عملکرد بوده ($p = 0.000237$) و آثار غیر مستقیم این صفت از طریق صفات دیگر ناچیز می باشد و بنابراین صفت مناسبی برای افزایش عملکرد می باشد. از بین صفات مورد ارزیابی درصد ماده خشک برگها بالاترین همبستگی را با عملکرد برگ خشک توتون نشان داده ($r = 0.656$ **) و آثار مستقیم این صفت بر شکل گیری عملکرد بسیار چشم گیر است ($p = 0.000151$) و آثار غیر مستقیم این صفت بر عملکرد برگ خشک توتون از طریق صفات دیگر چندان قابل توجه

بنابراین شاخص سطح برگ را می توان به عنوان معیار مناسبی برای افزایش عملکرد برگ خشک توتون به کار برد. گرچه همبستگی بین زمان شروع گل دهی و عملکرد برگ خشک معنی دار می باشد ($r = 0.440$ *)، ولی آثار مستقیم این صفت بر عملکرد منفی و بسیار ناچیز بوده ($p = 0.000239$) و همبستگی 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 گل دهی 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
شاخص 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	---

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 شاخص‌های 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 مستقلاً بیشتر باشد، به اعتبار آن عامل در تفسیر تغییرات کل داده‌ها افزوده می‌شود. میزان اشتراک بخشی از واریانس x (متغیر i ام) 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 توانسته‌اند تغییرات صفات را به نحو مطلوبی توجیه نمایند.

در عامل اول با واریانس ۴۴٪ صفاتی مانند تعداد برگ در بوته، شاخص سطح برگ و ارتفاع بوته ضرایب عاملی مثبت و معنی‌دار را به خود اختصاص داده‌اند. با توجه به این‌که صفات فوق‌الذکر بالاترین بار عاملی را دارا بوده و تعیین‌کننده مورفولوژی گیاه توتون می‌باشند، می‌توان این عامل را به عنوان

عامل مورفولوژیکی 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 محتوی گیاه توتون مربوط می‌شوند، بنابراین عامل دوم را می‌توان عامل فیزیولوژیکی - محتوی نامید.

بین نتایج تجزیه به عامل‌ها و تجزیه علیت مشابهت‌های زیادی مشاهده می‌گردد. برای مثال صفاتی مانند شاخص 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 شکل‌گیری 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 شکل‌گیری

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

نتایج تجزیه به عامل‌ها تا حدود زیادی موید نتایج تجزیه علیت بوده و حاکی از این واقعیت است که دو عامل مرفواژیکسی (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 به‌کارگیری آنها در روند گزینش لاین‌های پرمحصول می‌تواند موفقیت انتخاب را افزایش دهد. بدین منظور به‌کارگیری 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 (غالبیت) ژن‌ها توأم نقش دارند.

وجود غالبیت جزئی در شکل‌گیری 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، مضافاً این‌که مقادیر کم نیکوتین برگ‌ها توتون توسط ژن‌های غالب و مقادیر زیاد آن توسط ژن‌های مغلوب کنترل می‌گردد.

برآورد هم‌بستگی‌های مثبت و معنی‌دار بین عملکرد برگ خشک و اجزای آن می‌تواند به‌عنوان 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. پایان‌نامه کارشناسی ارشد. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز.
- رضائی، ع. ۱۳۶۹. بررسی ژنتیکی خصوصیات ریشه در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۱ (۱ و ۲): ۱۷ - ۲۴.
- رضائی، ع. ۱۳۷۳. شاخص‌های انتخاب در اصلاح نباتات. پایان‌نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، مجموعه مقالات دومین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. دانشگاه تبریز.
- قاسمی، ف. ۱۳۵۹. تجزیه دی‌آلکراس درسوزا. پایان‌نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
- منزوی کرباسی راوری، ب و ع. رضائی. ۱۳۶۹. برآورد قابلیت ترکیب پذیری 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 نماتد مولد غده در ریشه توتون. مجله دانش کشاورزی ۱ و ۲: ۵۱ تا ۶۵.
- هنرنژاد، ر. م. شعاعی دیلمی. ۱۳۷۵. تجزیه و تحلیل دی‌آلل 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 واریته‌های 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 محرم 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 نماتد 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 ترکیب‌پذیری صفات کمی و کیفی توتون‌های تیپ بارلی. مجله دانش کشاورزی ۱۲ (۴): ۲۳ تا ۳۵.
13. Baker, R.J. 1986. Selection Indices 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 componet 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 genenal 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 theoty and analysis of diallel crosses. Genet. 39: 789-809.
21. Honarnejed, R. and M. shoai-Deylami. 2000. Investigation on the genetics of reaiistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) in tobacco (*Nicotiana tabacum*). Contributions to Tobacco Res. 19/1.
22. Jinks, J.L. 1954. The analysis of continous 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.