

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 پرونسپورا 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 حالی که 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 ترکیب پذیری صفات مطلوب آنها می باشد که این امر از طریق استفاده از روش های ژنتیک کمی از جمله تلاقی های دی آلل میسر می شود.

اصول و مبانی این نوع تلاقی ها را جینکز (۲۲)، هیمن (۱۹) و ۲۰ و هم چنین گریفینگ (۱۷ و ۱۸) در دهه ۱۹۵۰ میلادی ارائه نموده و از آن پس این روش ها 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 می شوند که اکثر آنها با یکدیگر و با عملکرد هم بستگی بالایی دارند. ارقام اصلاح شده گیاهان زراعی حاصل گزینش هم زمان یا غیر هم زمان 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 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 خصوصیات هستند که نوعاً هم بستگی 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 هم بستگی بین صفات مرفولوژیکی با یکدیگر و با عملکرد است. اگرچه این هم بستگی ها در تعیین مؤلفه های اصلی که بر عملکرد تأثیر می گذارند، کمک مؤثری می نمایند، ولی اهمیت نسبی آثار مستقیم و غیرمستقیم و عواملی که قابل اندازه گیری و مشاهده نیستند را نشان نمی دهند. نگرش منطقی برای طبقه بندی نمونه های حاوی تنوع بالا مانند آنچه در ژرم پلاسما گیاهان دیده می شود، استفاده از روش های آماری چند متغیره مانند تجزیه به عامل ها را ایجاب می کند. تجزیه به

عامل ها برای نخستین بار توسط چارلز اسپرمن ابداع گردید. تجزیه به عامل ها اهدافی مشابه اهداف تجزیه به مؤلفه های اصلی را در بر دارد. در این روش در صورت امکان، هدف اصلی و توصیف مجموعه ای از P متغیر x_1 ، x_2 و x_P بر حسب تعداد کمتری از شاخص ها یا عامل ها 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 شاخص های مناسب می تواند جهت اعمال گزینش برای بهبود عملکرد برگ خشک توتون نقش بسزایی داشته باشد. بنابراین با استفاده از هم بستگی و تجزیه علیت، با تعیین نقش و میزان سهم هر یک از اجزای مورد بررسی روی عملکرد برگ خشک توتون، می توان شاخص های مناسب انتخاب را برای اصلاح عملکرد برگ خشک در توتون مشخص نمود و از این شاخص ها در جهت انتخاب ژنوتیپ های برتر در نسل های در حال تفکیک استفاده کرد.

در اصلاح نباتات، هم بستگی بین صفات از اهمیت ویژه ای برخوردار است، زیرا میزان و نوع رابطه ژنتیکی یا غیر ژنتیکی بین دو یا چند صفت را اندازه گیری می کند. هم بستگی فنوتیپی بین صفات مختلف ممکن است اصلاحگر آن را در گزینش غیرمستقیم برای صفات مهم از طریق صفات کم اهمیت که اندازه گیری آنها آسان تر است یاری نماید (۱).

هنرژاد و شعاعی دیلمی (۸)، از طریق تلاقی های دی آلل و تجزیه میانگین نسل ها 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 ژن ها را در شکل گیری صفات مربوطه نشان دادند. با برآورد وراثت پذیری خصوصی به میزان ۳۴ تا ۸۵٪، امکان گزینش موفقیت آمیز لاین های مقاوم در برابر پرونسیپورا وجود داشته و نقش آثار افزایشی ژن ها در زمینه مقاومت در برابر عامل بیماری سفیدک کرکی چشم گیر

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 پرونسپورا، 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 تبادل و به سختی تبدلی 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، Burler 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 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 ۵۰

بود. هم‌چنین با وجود آثار غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی صفت مقاومت به نماتد و برآورد وراثت‌پذیری خصوصی به میزان ۵۹ تا ۶۱٪، امکان گزینش 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 نشا کاری 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 آن گونه 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 واپستازی 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 دیاگرام انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالبیت ($W_r + V_r$) (میانگین صفر و واریانس یک) و میانگین والدین (Y_r) برای شناخت ماهیت ژن‌های کنترل 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 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

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 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 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 وراثت پذیر ژن‌ها نقش دارند. بنابراین با توجه به معنی‌دار

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 ۱۵٪، ارتفاع بوته ۲۰٪، عملکرد برگ خشک ۱۲٪، کیفیت ظاهری برگ‌ها ۳۶٪ و بالاخره عکس‌العمل به پرونسپورا 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

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

منابع تغییرات	درجات آزادی	زمان شروع گل دهی (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
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 برگ ها	عکس العمل به بیماری سفیدک
تکرارها	۲	۰/۳۴۸۶	۱۰/۰۷ *	۰/۲۲۶	۰/۸۶۹
ژنوتیپ ها	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

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

* : معنی دار در سطح احتمال ۵٪.

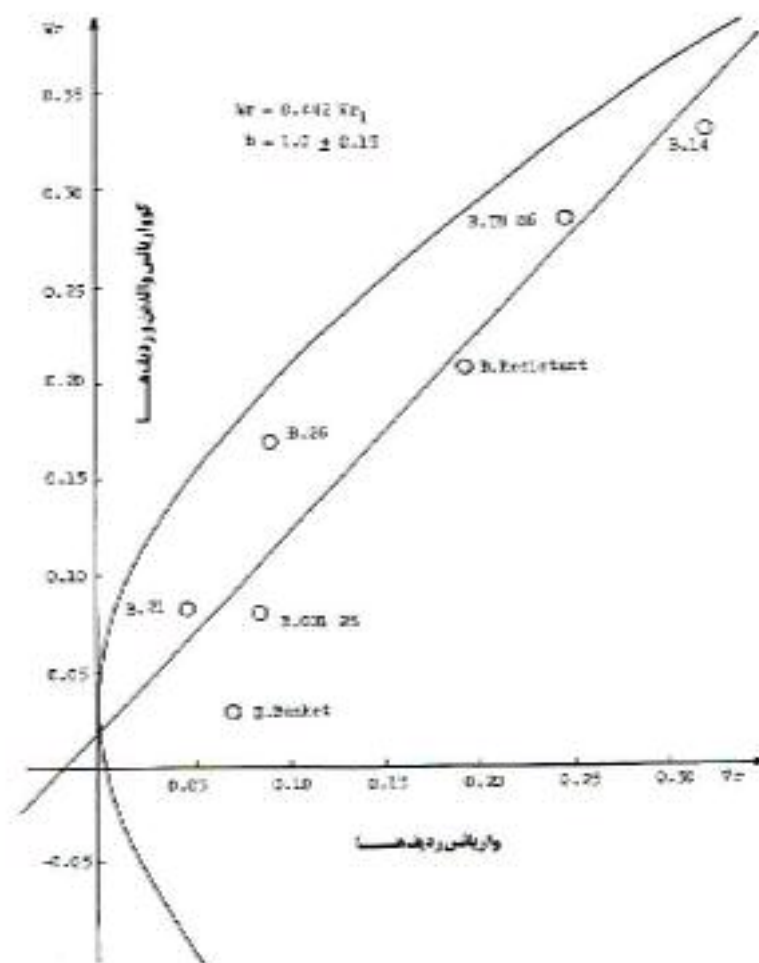
(+): به علت فقدان واریانس (مقدار عددی منفی آن) برآورد وراثت پذیری خصوصی که نشان دهنده نسبت واریانس افزایشی به واریانس فنوتیپی می باشد، ممکن نگردد.

ژن های مغلوب را نشان می دهد. به نظر می رسد در واریته های B.21, B.26 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 ژن های مغلوب کنترل کننده نیکوتین بیش از ژن های غالب هستند. در شکل ۲ انحرافات استاندارد شده ردیف والدینی برای غالبیت ($Wr + Vr$) 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, 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 داده ها به روش هیمن بلامانع به نظر می رسد.

قطع محور Wr توسط خط رگرسیون در بخش مثبت حاکی از وجود آثار غالبیت جزئی ژن ها در شکل گیری صفت درصد نیکوتین برگ ها است که این نتیجه مؤید 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 گزینش 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 ها است، در حالی که واریته B.14 بدین منظور بیشترین

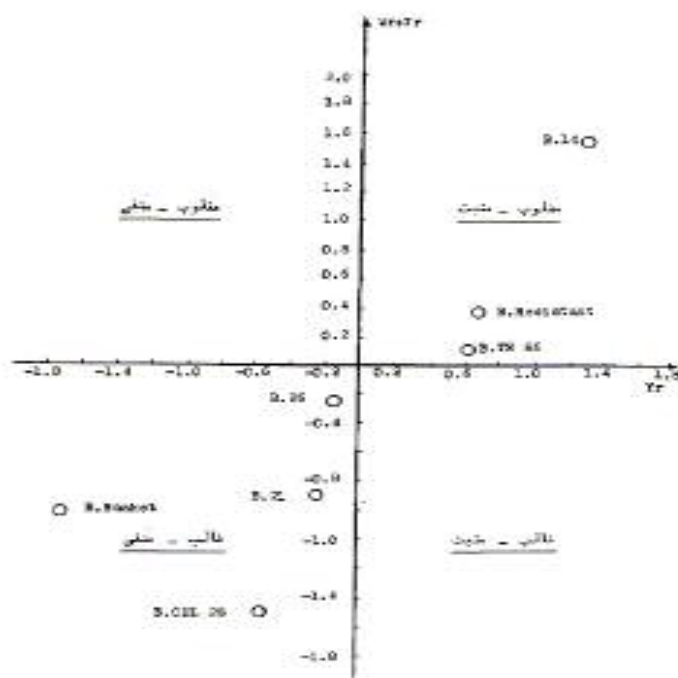


شکل ۱. خط رگرسیون W_r و سهمی محدود کننده W_r^2 به همراه پراکنش والدین درصد نیکوتین برگ

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

جهت مشخص شدن روابط هم‌بستگی صفات مورد اندازه‌گیری مبادرت به برآورد هم‌بستگی‌های ساده (فنوتیپی) 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 0.54 ، $1/31$ ، $1/53$ و $1/60$) 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 گرفته اند. به عبارت دیگر این ارقام با نیکوتین نسبتاً زیاد خود (به ترتیب $2/10$ ، $2/15$ و $2/57$) 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



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

شکل‌گیری 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 اندازه‌گیری بر شکل‌گیری 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 معنی‌دار 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 ۴۳٪ 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 معنی‌دار می‌باشند. این صفات که عمدتاً به عنوان اجزای عملکرد توتون محسوب می‌شوند، بین خود نیز هم‌بستگی‌های معنی‌داری را نشان می‌دهند که از جمله آنها می‌توان به هم‌بستگی‌های بین تعداد برگ در بوته و شاخص سطح برگ ($r = 0.558^{**}$)، تعداد برگ و ارتفاع بوته ($r = 0.408^{*}$)، تعداد برگ و زمان شروع گل‌دهی ($r = 0.435^{*}$) و بالاخره تعداد برگ و کیفیت ظاهری برگ‌ها ($r = 0.608^{**}$) اشاره نمود. هم‌چنین هم‌بستگی‌های معنی‌داری بین شاخص سطح برگ و ارتفاع بوته ($r = 0.430^{*}$)، زمان شروع گل‌دهی و کیفیت ظاهری برگ‌ها ($r = 0.597^{**}$) مشاهده می‌گردد. مانند چنین هم‌بستگی‌هایی بین صفات مرفولوژیکی توسط لگ و کالینز (۲۳) نیز گزارش گردیده است. با توجه به این‌که این هم‌بستگی‌های ساده در مورد روابط علت و معلولی و هم‌چنین آثار مستقیم یا غیرمستقیم صفات بر

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

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

* 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	ضریب تبیین (R ²)	خطای معیار S.E.
			درصد ماده خشک (x1)	کیفیت ظاهری برگ‌ها (x2)	شاخص سطح برگ (x3)
۱	درصد ماده خشک (x1)	-۰/۷۱۱	۰/۲۵۱	-	-
۲	کیفیت ظاهری برگ‌ها (x2)	-۱/۲۰۶	۰/۲۰۵	۰/۱۵۱	-
۳	شاخص سطح برگ (x3)	-۱/۸۴	۰/۲۰۸	۰/۱۲۰	۰/۰۸۲۶

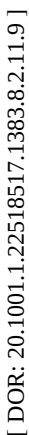
توتون) و شاخص سطح برگ وارد مدل گردیدند و به دلیل معنی‌دار بودن ضرایب رگرسیون آنها از طریق آزمون t در مدل باقی ماندند و حدود ۷۸٪ تغییرات عملکرد برگ خشک توتون را توجیه کردند. با توجه به نتایج تجزیه رگرسیون گام به گام مبادرت به تجزیه علیت گردید که نتایج آن در جدول ۴ و شکل ۳ مندرج می‌باشد. هم‌بستگی موجود 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 ($p = ۰/۴۹۱$) و آثار غیرمستقیم آن از طریق سایر صفات ناچیز و قابل اغماض می‌باشد.

[Downloaded from jcpr.iut.ac.ir on 2026-01-02]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1383.8.2.11.9]

[Downloaded from jcpr.iut.ac.ir on 2026-01-02]



[Downloaded from jcpr.iut.ac.ir on 2026-01-02]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1383.8.2.11.9]

[Downloaded from jcpr.iut.ac.ir on 2026-01-02]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1383.8.2.11.9]

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 مستقلى 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 توانسته اند 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 فوق الذکر بالاترین بار عاملی را دارا بوده و تعیین کننده 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

اکثر صفات مورد نظر آثار افزایشی و غیرافزایشی (غالبیت) ژن‌ها توأمأ نقش دارند.

وجود غالبیت 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، 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

گزینش به‌منظور 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 مرفواژیکی (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.

منابع مورد استفاده

۱. 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.
۲. رضائی، ع. ۱۳۶۹. بررسی ژنتیکی خصوصیات ریشه در گندم. مجله علوم کشاورزی ایران ۲۱ (۱ و ۲): ۱۷ - ۲۴.
۳. 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.
۴. قاسمی، ف. ۱۳۵۹. تجزیه دی آلکراس درسوزا. پایان نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات. دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
۵. 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.
۶. 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.
۷. هنرنژاد، ر. م. شعاعی دیلمی. ۱۳۷۵. تجزیه و تحلیل دی آلل برخی از صفات در رابطه با کمیت و کیفیت توتون. مجله علوم صنایع کشاورزی ۱۰ (۱) ۳۴ تا ۴۸.
۸. 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.
۹. 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 gernal 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 reaistance 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.