

تجزیه ژنتیکی صفات مورفولوژیک در توتون شرقی (*Nicotiana tabacum* L.) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها

رضا درویش زاده^{۱*}، میر جواد موسوی اندزقی^۲، امیر فیاض مقدم^۳، حسین عباسی هولاسو^۴ و سید رضا علوی^۵

۱- استاد، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه

۲- دانش آموخته کارشناسی ارشد، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه

۳- دانشیار، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه

۴- دانشجوی دکتری، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز

۵- کارشناس ارشد، بخش ژنتیک و اصلاح نبات، مرکز تحقیقات توتون ارومیه، ارومیه

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۰۵/۰۴ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۸۰/۱۹)

چکیده

به منظور بررسی توارث‌پذیری و نحوه عمل ژن برای صفات کمی مهم در توتون شرقی، تلاقی بین دو ژنوتیپ Basma 16-10 و SPT406 با رقم Basma S. 31 در سال زراعی ۸۸-۸۹ انجام گرفت. والدین همراه با نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 حاصل از تلاقی در شرایط مزرعه و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار برای صفات ارتفاع بوته، طول برگ، عرض برگ، تعداد برگ قابل برداشت، تعداد میانگرمه، قطر بوته و عملکرد در هر بوته ارزیابی شدند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که میانگین مربعات نسل‌ها برای تمامی صفات بجز قطر بوته معنی‌دار است. لذا تجزیه میانگین نسل‌ها جهت برآورد آثار ژن با استفاده از آزمون مقیاس وزنی و کای اسکوتر برای صفات معنی‌دار انجام گرفت. کای اسکوتر مدل ساده سه پارامتری افزایشی- غالبیت برای تلاقی‌ها معنی‌دار بود که حاکی از حضور اثرات متقابل غیرآلی در توارث این صفات است. سپس مدل شش پارامتری برازش یافت و بهترین مدل برای هر تلاقی انتخاب گردید. برای صفات ارتفاع، طول برگ، عرض برگ، تعداد برگ و تعداد میانگرمه علی‌رغم معنی‌دار شدن اثرات ژنتیکی افزایشی و غالبیت، مقدار بسیار بالای اثر غالبیت و حضور اثر متقابل غالبیت در غالبیت در مقایسه با اثرات افزایشی حاکی از اهمیت بیشتر اثرات ژنتیکی غیر افزایشی و توارث پیچیده این صفات است. لذا انتخاب در نسل‌های اولیه برای این صفات موفقیت‌آمیز نخواهد بود. با این حال، در رابطه با عملکرد، اثرات ژنتیکی افزایشی نقش پررنگ‌تری را ایفا می‌نمایند، به این لحاظ به نظر می‌رسد که انتخاب در نسل‌های اولیه برای این صفت امیدوارکننده خواهد بود.

واژگان کلیدی: توتون شرقی، تجزیه میانگین نسل‌ها، تنوع ژنتیکی، صفات مورفولوژیک

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

مقدمه

جنس *Nicotiana* از خانواده Solanaceae شامل ۶۴ گونه است که بعضی از این گونه‌ها به عنوان گیاه دارویی یا زینتی کشت می‌شوند (El-Morsy et al., 2009). توتون (*Nicotiana tabacum* L.) یکی از محصولات با ارزش کشاورزی و صنعتی است که در شرایط مختلف آب و هوایی در بیش از یکصد کشور دنیا کشت می‌شود و در اقتصاد بعضی از آن‌ها اهمیت بسزایی دارد. سطح زیر کشت توتون در دنیا ۴/۸ میلیون هکتار، تولید سالانه ۷/۱ میلیون تن (وزن تر)، عملکرد آن در کشورهای در حال توسعه حدود ۱/۶ تن در هکتار و در کشورهای توسعه یافته حدود ۲/۲ تن در هکتار است (Nagarajan and Prasadrao, 2004). انواع مختلفی از توتون بر اساس نحوه خشک کردن برگ (آفتاب خشک، گرما خشک و هوا خشک) و خصوصیات مورفولوژیکی و شیمیایی (از قبیل توتون‌های شرقی، نیمه شرقی و غربی) وجود دارند. توتون‌های شرقی یک گروه از واریته‌های آفتاب خشک می‌باشند که از نظر صفات مختلف از قبیل داشتن برگ‌های کوچک، بافت ظریف، دود ملایم و عطر نافذ از دیگر گروه‌ها جدا بوده و از اجزای اصلی سازنده خرمن سیگارها می‌باشند (Chaplin, 1975).

یکی از عوامل اصلی پیشرفت کند اصلاح ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا، درک ناکافی از عمل ژن‌های کنترل‌کننده عملکرد و اجزای آن است (Roff and Emerson, 2006). اطلاع در مورد سیستم ژنتیکی صفت مورد بررسی قبل از طرح‌ریزی یک برنامه به‌نژادی ضروری است (Pirkhezri et al., 2008). انتخاب روش اصلاحی مناسب برای بهره‌برداری بهتر از پتانسیل ژنتیکی صفات مختلف زراعی در یک گیاه بستگی به نوع عمل ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت و نحوه توارث آن‌ها دارد (Akhtar and Chowdhry, 2006). مدل‌های مختلفی برای برآورد اثرات ژنتیکی مختلف ابداع شده است (Gamil and Saheal, 1986; Kearsey and Pooni, 1998). با این حال، اکثر این مدل‌های ژنتیکی اساساً مدل‌های افزایشی - غالبیت هستند

یا به طور ساده مدل‌های افزایشی هستند و اثر متقابل اپیستازی یا غیر آلی غالباً صرف‌نظر می‌شود. روش ساده و ارزشمند برای برآورد اثرات ژنی یک صفت چندژنی، تجزیه میانگین نسل‌ها است که شایستگی آن در توانایی برآورد اثرات ژنی اپیستازی مانند افزایشی×افزایشی، غالبیت×غالبیت و افزایشی×غالبیت است (Singh and Singh, 1992). در این روش نسل‌های مختلف از تلاقی بین ارقام مورد مطالعه به‌دست می‌آیند و سپس از ارتباط میانگین نسل‌ها با اثرات ژنتیکی تشکیل‌دهنده هر نسل، بهترین مدل که بتواند تنوع بین این میانگین‌ها را توجیه نماید، برآورد می‌شود (Farshadfar, 2000).

راو (Rao, 1989) میزان هتروزیس و ترکیب‌پذیری صفاتی مانند عملکرد برگ و اجزای عملکرد را در واریته‌ها و هیبریدهای توتون ارزیابی نمود. نتایج دلالت بر وجود اثرات افزایشی برای صفات یاد شده داشت. در بررسی‌های لگ و کولینس (Legg and Collins, 1971) بر روی جمعیت‌های توتون، برای صفاتی مانند ارتفاع بوته، طول برگ و عملکرد هتروزیس مشاهده شد. برای صفات مذکور در کنار صفات تعداد و عرض برگ‌ها اثرات افزایشی نیز معنی‌دار بود. هنرنژاد و شعاعی دیلمی (Honarnezhad and Shoaie Deylami, 2003) با بررسی روی ۷ واریته توتون بارلی نتیجه گرفتند که در شکل‌گیری صفاتی مانند ارتفاع بوته و عملکرد برگ سبز، اثرات افزایشی ژن‌ها نقش تعیین‌کننده‌ای دارد و با توجه به وراثت‌پذیری بالای این صفات به احتمال زیاد بتوان لاین‌های مناسب را گزینش نمود. البته در شکل‌گیری عملکرد اثرات غیر افزایشی ژن‌ها نیز مهم بود.

در این تحقیق در راستای تعیین روش به‌نژادی مناسب برای صفات مورفولوژیک مهم در توتون شرقی، با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها پارامترهای ژنتیکی - اصلاحی (میزان اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی) و همچنین توارث‌پذیری صفات تخمین زده شده است.

مواد و روش‌ها

تعداد ۳ ژنوتیپ توتون شرقی (SPT406, Basma 16-10, Basma S. 31) از میان ۱۰۰ ژنوتیپ موجود در بانک ژن مرکز تحقیقات توتون ارومیه که بر اساس مشاهدات قبلی از نظر صفات مختلف از قبیل تعداد میان‌گره، طول و عرض برگ، تعداد برگ، ارتفاع گیاه و قطر ساقه متفاوت بودند، انتخاب شدند. ژنوتیپ SPT406، یک اینبرد لاین انتخاب شده از توده محلی چپق به روش انتخاب تک بوته است. ژنوتیپ Basma S. 31 یک رقم توتون شرقی است که در منطقه در سطح وسیع کشت می‌شود. ژنوتیپ‌های Basma 16-10 و SPT406 هر کدام با ژنوتیپ Basma S. 31 در مرکز تحقیقات توتون ارومیه در تابستان ۱۳۸۸ تلاقی داده شدند و نسل‌های F_2 ، BC_1 و BC_2 آن‌ها در تابستان ۱۳۸۹ تهیه گردید. نشاءهای توتون به صورت خزانه آزاد در مرکز تحقیقات توتون ارومیه تهیه شدند. کشت اصلی در مزرعه تحقیقاتی هنرستان کشاورزی شهید بهشتی ارومیه واقع در ۱۴ کیلومتری جاده ارومیه-مهاباد در سال زراعی ۱۳۹۰ انجام گرفت. این منطقه از نظر اقلیم نیمه‌خشک می‌باشد و در عرض جغرافیایی 34° 37° شمالی و طول جغرافیایی 44° 58° شرقی قرار گرفته‌است. ارتفاع آن از سطح دریا ۱۳۲۷ متر می‌باشد. متوسط، حداقل و حداکثر دمای سالانه به ترتیب $12/7$ ، $4/5$ - و 37 درجه سانتی‌گراد و بارندگی سالانه $309/4$ میلی‌متر گزارش شده است. نشاءها در مرحله ۷-۵ برگی با ارتفاع بوته ۱۲ سانتی‌متر به مزرعه منتقل شدند. شش نسل هر تلاقی شامل والدین و نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با ۳ تکرار کشت شدند. در حقیقت هر خانواده (والدین و نسل‌های F_1 ، F_2 ، BC_1 و BC_2 هر تلاقی) یک سری (Set) در نظر گرفته شد. شش تیمار هر سری در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار ارزیابی شدند. در هر تکرار ۱۲ خط به طول ۳ متر و با فاصله ۶۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. نشاء نسل‌های بدون تفرق صفات (والدین و F_1 آن‌ها) در یک خط و نسل‌های در حال تفکیک (F_2 ، BC_1 و BC_2) هر کدام در سه خط به فاصله ۱۵ سانتی‌متر روی خطوط

به وسیله چوب نشاء کاشته شدند. دو روز بعد از نشاءکاری اولین آبیاری (آب زندگانی) و نیز ۱۰ روز پس از آن دومین آبیاری صورت گرفت. در طی مراحل رشد بوته‌های توتون، عملیات وجین و سله‌شکنی و خاک‌دهی پایه بوته بصورت دستی انجام گرفت. به منظور مبارزه با شته سبز هلو (Greenfly aphid) تمام بوته‌ها بوسیله سم کنفیدور (Confidor (Imidacloprid)) با نسبت ۲۵۰ سی-سی در هزار لیتر سمپاشی شدند. برای مبارزه علیه کرم طوقه‌بر یا آگروتیس (Agrotis) از سم آمبوش (Ambosh) با غلظت ۰/۵ در هزار لیتر در هنگام غروب و بر علیه بیماری سفیدک داخلی توتون (Tobacco blue mold)، سم ریدومیل مانکوزب (Ridomil mancozeb) به نسبت ۳ در هزار استفاده شد. در طی مراحل رشد توتون برگ-های رسیده از نظر صنعتی، در ۳ چین در هنگام صبح برداشت شدند و جهت عمل‌آوری به مرکز تحقیقات توتون ارومیه منتقل شدند. برگ‌ها با سوزن‌های مخصوصی از قسمت رگبرگ اصلی (دمار) و با فاصله ۳-۲ سانتی‌متر از قسمت دمبرگ سوزن‌زنی شدند، سپس جلوی آفتاب خشک شدند. صفات مورد ارزیابی شامل ارتفاع بوته، طول برگ، عرض برگ، تعداد برگ (برگ قابل برداشت)، تعداد میان‌گره، قطر بوته و عملکرد بود که برای هر بوته اندازه‌گیری و یادداشت برداری به طور مجزا انجام پذیرفت. از ۹ بوته نسل‌های بدون تفرق و از ۴۵ بوته نسل‌های در حال تفکیک جهت اندازه‌گیری و یادداشت‌برداری استفاده شد.

آزمون نرمال بودن توزیع اشتباهات آزمایشی مطابق روش شاپیرو و ویلک (Shapiro and Wilk, 1965) در نرم افزار SAS نسخه ۹،۲ (UNIVARIATE PROC) انجام گرفت. از آنجایی که تعداد بوته‌های اندازه‌گیری شده برای نسل‌های مختلف متفاوت بود، لذا داده‌های هر نسل در عکس واریانس درون هر نسل که به عنوان وزن در نظر گرفته شد ضرب گردید. سپس تجزیه واریانس وزنی داده‌ها بر اساس مدل آماری طرح پایه با رویه مدل خطی عمومی در نرم افزار SAS 9.1.3 (PROC GLM) انجام

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{2}[V_{F2} - (V_{P1} + V_{P1})]}{V_{F2}} \quad (\text{Allard, 1960})$$

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{4}[V_{F2} - (V_{P1} + V_{P1} + 2V_{F1})]}{V_{F2}} \quad (\text{Mather and Jinks, 1982})$$

وراثت پذیری خصوصی با استفاده از روش وارنر (Warnner, 1952) به طریقه زیر محاسبه گردید.

$$h_{ns}^2 = \frac{[2V_{F2} - (V_{BC1} + V_{BC2})]}{V_{F2}}$$

برآورد اثرات ژنی توسط برنامه نوشته شده در محیط EXCEL 2007 انجام گرفت. برای ترسیم نمودار توزیع فراوانی صفات در نسل F₂ از نرم افزار SPSS 20 استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس داده‌ها (جدول ۱) نشان داد که تفاوت معنی داری بین نسل‌های مورد بررسی برای صفات مختلف بجز قطر بوته در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد وجود دارد؛ بنابراین تجزیه میانگین نسل‌ها برای این صفات امکان پذیر می‌باشد. مقایسات میانگین هر یک از صفات اندازه گیری شده در نسل‌های مختلف هر دو تلاقی در جدول ۲ نشان داده شده است. قرار گرفتن نتایج در حد واسط دو والد برای بعضی از صفات می‌تواند نشانه وجود آثار افزایشی در کنترل این صفات باشد. از طرف دیگر میانگین صفات در F₁ حاصل از تلاقی دو والد در بعضی از صفات به یکی از والدین نزدیک تر بود که این وضعیت بیانگر وجود غالبیت نسبی و یا غالبیت کامل در این گونه صفات است. توزیع فراوانی صفات مورد بررسی در شکل ۱ آمده است. در هر دو تلاقی این آزمایش تنوع پیوسته در توزیع فراوانی نسل F₂ مشاهده شد که بیانگر پلی ژنیک بودن صفات است. تمایل منحنی در توزیع‌های فراوانی به یک جهت خاص نشان می‌دهد که غالبیت به طرف آن جهت وجود دارد (Ghannadha, 2000). همچنین برای صفات تعداد برگ و میانگرمه در تلاقی اول و نیز برای صفات طول برگ و عملکرد در تلاقی دوم، تفکیک متجاوز مشاهده شد. مونیر و همکاران (Munir et al., 2002) و دشتی و همکاران (Dashti et al., 2010) نیز در تحقیقات خود به

گرفت. برای صفات معنی دار، تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس مدل زیر انجام گرفت.

$$Y = m + \alpha d + \beta h + \alpha^2 i + 2\alpha\beta i + \beta^2 l$$

در این فرمول Y میانگین نسل، m میانگین همه نسل‌ها در یک تلاقی، [d] مجموع اثرات افزایشی، [h] مجموع اثرات غالبیت، [i] مجموع اثر متقابل بین اثرات افزایشی، [l] مجموع اثر متقابل بین اثرات غالبیت و غالبیت، α ، β ، α^2 و β^2 حاصلضرب پارامترهای ژنتیکی می‌باشند. ضرایب اجزای ژنتیکی از ماطر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) گرفته شده است. برآوردهای شش پارامتری یا کمتر با استفاده از حداقل مربعات وزنی (Weighted least square) به دست آمده است. در این مطالعه هر شش نسل با مدل دو، سه، چهار، پنج و شش پارامتری آزمون شدند تا مشاهده شود که کدام مدل به عنوان بهترین مدل می‌تواند میانگین‌ها را توجیه نماید. تمام مدل‌ها به وسیله آزمون نیکویی برازش با استفاده از آزمون کای اسکوئر (Chi-square) با چهار، سه، دو و یک درجه آزادی (آزمون مقیاس وزنی) مورد مقایسه قرار گرفتند (Mather and Jinks, 1982; Ghannadha, 2000). اجزای تنوع (Variation) از شش نسل به قرار زیر محاسبه شد (Mather and Jinks, 1982).

$$E_w = \frac{1}{4}(V_{P1} + V_{P2} + 2V_{F1})$$

$$D = 4V_{F2} - 2(V_{BC1} + V_{BC2} - E_w)$$

$$H = 4(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - E_w)$$

$$F = V_{BC1} - V_{BC2}$$

در روابط بالا E_w جزء غیرژنتیکی تنوع، D جزء افزایشی تنوع، H جزء غالبیت تنوع و F همبستگی h و d روی تمام مکان‌های ژنی می‌باشند. برای محاسبه وراثت پذیری عمومی از فرمول‌های زیر استفاده شد.

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{2}[V_{F2} - (V_{P1} \times V_{P1})]}{V_{F2}} \quad (\text{Mahmud and Kramer, 1951})$$

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{3}[V_{F2} - (V_{P1} \times V_{P1} \times V_{F1})]}{V_{F2}} \quad (\text{Warnner, 1952})$$

$$h_{bs}^2 = \frac{\frac{1}{3}[V_{F2} - (V_{P1} + V_{P1} + V_{F1})]}{V_{F2}} \quad (\text{Allard, 1960})$$

تفکیک متجاوز اشاره کرده‌اند. برآورد اثر ژن همراه با آزمون مقیاس وزنی و کای اسکوتر در جدول ۳ آمده است. اگر کای اسکوتر مدل ۳ پارامتری معنی دار نگردد بدین مفهوم می‌باشد که مدل افزایشی - غالبیت am ، $[d]$ ، $[h]$ برای صفت مورد نظر مناسب بوده و هیچ اثر متقابل وجود ندارد. در مواردی که کای اسکوتر مدل سه پارامتری معنی - دار باشد بیانگر این است که این مدل مناسب نبوده و اگر انواع تبدیل‌ها نتواند به این امر کمک کنند، لذا ممکن است اثر متقابل غیرآلی (Non-allelic interaction) وجود داشته باشد (Ghannadha, 2000). سپس تمام مدل‌های ممکنه برای میانگین‌های مشاهده شده برازش داده می‌شوند تا بهترین مدل پیدا شود. ماطر و جینکر (Mather and Jinks, 1982) پیشنهاد می‌کنند که برداشتن اجزای غیر معنی‌دار از مدل شش پارامتری و سپس برازش بقیه اجزاء به عنوان مدل، منجر به برازش مناسب‌تری می‌گردد (Mather and Jinks, 1982). باید توجه کرد در مدل‌های کاهش یافته نسبت به مدل شش پارامتری که کای اسکوتر معنی‌دار نگردد خطای معیار تمام اجزاء کمتر از خطای معیار مدل شش پارامتری بوده که این امر نشان می‌دهد دقت مدل افزایش یافته است. در مورد بعضی صفات بعد از حذف اجزاء غیر معنی‌دار در مدل شش پارامتری، مقدار کای اسکوتر هنوز معنی‌دار بود و بیانگر این امر است که مدل مناسب نمی‌باشد یعنی از روش ماطر و جینکر (Mather and Jinks, 1982) پیروی نکرده و لذا می‌توان نتیجه‌گیری کرد که اثر متقابل سه‌گانه (Trigenic)، لینکاژ (Linkage) و یا هر دو مورد وجود دارد.

ارتفاع بوته: برای این صفت مدل ۶ پارامتری برازش داده شد. می‌توان نتیجه گرفت که در کنترل این صفت اثر متقابل سه‌گانه، لینکاژ و یا هر دو مورد دخیل است. علامت مخالف h و l نشان‌دهنده اپیستازی از نوع دوگانه می‌باشد. این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد و انتخاب تا دسترسی به سطح بالایی از تثبیت ژنی باید به تأخیر انداخته شود. همچنین معنی‌دار شدن $[j]$ نشان

می‌دهد که این نوع اپیستازی بوسیله گزینش تحت شرایط خودگشتی قابل تثبیت نمی‌باشد. هرگاه اثر متقابل غالبیت در غالبیت $[I]$ معنی‌دار شود، آنگاه اثر متقابل غیر آلی یا اپیستازی از نوع مضاعف ($15:1$) و یا تکمیلی ($9:7$) می‌باشد (Li et al., 1997). در حالت کلی اثرات متقابل در دو گروه تکمیلی و مضاعف قرار می‌گیرند: اگر $[i]$ و $[I]$ مشابه و هم‌جهت با $[h]$ باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع تکمیلی است و ضمناً علامت $[j]$ نیز وقتی این نوع اثر متقابل وجود دارد مثبت می‌باشد و اگر $[I]$ و $[h]$ دارای علامت مخالف هم باشند، در این صورت اثرات متقابل از نوع مضاعف می‌باشد (Kearsey and Pooni, 1998). منفی بودن h نشان‌دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش ارتفاع بوته در این تلاقی‌ها می‌باشد. با توجه به کوچکتر بودن واریانس افزایشی $[d]$ نسبت به واریانس غالبیت $[h]$ می‌توان گفت در اصلاح این صفت گزینش در نسل‌های اولیه مؤثر نمی‌باشد. علامت منفی اثرات متقابل افزایشی در غالبیت $[j]$ نشان‌دهنده خاصیت کاهندگی اثرات ژنتیکی افزایشی برای این صفت در تلاقی دوم است.

تعداد برگ: برای این صفت مدل چهار پارامتری و شش پارامتری برازش داده شد. همان طوری که در جدول ۳ مشاهده می‌شود، بهترین مدل توجیه‌کننده تغییرات تعداد برگ در تلاقی دوم مدل شش پارامتری شامل تمامی اثرات بود. به عبارت دیگر مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفت به طور مستقل عمل نکرده و بین آنها اثرات متقابل اپیستازی وجود داشت. همچنین اثر متقابل غالبیت $\times$ غالبیت $[I]$ دارای بالاترین مقدار نسبت به سایر اثرات متقابل بین مکانی بود که نشان‌دهنده اهمیت این اثر در توارث این صفت می‌باشد. برای این صفت، اثر غالبیت $[h]$ و اثرات متقابل غالبیت $\times$ غالبیت $[I]$ نیز دارای علامت‌های متفاوت بودند که این موضوع وجود اپیستازی از نوع دوگانه (Duplicate interaction) را نشان می‌دهد. همچنین علامت منفی اثرات متقابل افزایشی در غالبیت $[j]$ نشان‌دهنده خاصیت کاهندگی اثرات ژنتیکی افزایشی برای این صفت می‌باشد

جدول ۱- تجزیه واریانس وزنی صفات مورد نظر در نسل‌های مختلف تلاقی‌های Basma S. 31 و Basma 16-10 × Basma S. 31

SPT406 × 31 توتون شرقی

Table 1. Weighted analysis of variance for studied characters in different generations of the crosses 'Basma S. 31' of oriental tobacco. 16-10 × Basma S. 31' and 'SPT406 × Basma

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی Degree of freedom	میانگین مربعات Mean of square						
		ارتفاع Plant height (cm)	تعداد برگ Leaf number	طول برگ Leaf length (cm)	عرض برگ Leaf width (cm)	تعداد میانگره Internodes number	قطر بوته Stem diameter (cm)	عملکرد Yield (gr per plant)
Replication تکرار	2	32.196	0.461	0.773	3.799	0.812	0.007	30.046
Family خانواده	1	1404.5	81.781	204.108**	128.18*	1.067	0.795**	22.673
نسل در خانواده Generation within family	10	422.452**	18.347**	14.88**	25.461**	3.415**	0.044 ^{ns}	352.884**
Error خطا	22	39.569	1.24	2.998	4.219	0.275	0.021	16.592
ضریب تغییرات (%) Coefficient of variation		4.11	6.09	4.9	10.208	8.71	8.41	8.22

^{ns}, * و **: به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در احتمال ۵٪ و ۱٪

^{ns}, * and **: Not significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات مورد نظر در نسل‌های مختلف تلاقی‌های Basma S. 31 و Basma 16-10 × Basma S. 31

SPT406 × توتون شرقی

Table 2. Mean comparison for studied characters in different generations of the crosses 'Basma 16-10 × Basma S. 31' and 'SPT406 × Basma S. 31' of oriental tobacco.

خانواده Family	نسل Generation	ارتفاع Plant height (cm)	تعداد برگ Leaf number	طول برگ Leaf length (cm)	عرض برگ Leaf width (cm)	تعداد میانگره Internodes number	عملکرد Yield (gr per plant)
Basma16-10 × Basma S. 31	P1	151.2 ^c	18.53 ^b	30.07 ^c	19.38 ^b	5.71 ^b	34.14 ^e
	P2	163.3 ^{ab}	19.53 ^{ab}	35.82 ^a	19.72 ^a	7.1 ^a	41.01 ^{de}
	F1	160.3 ^{bc}	21.83 ^a	30.96 ^c	17.77 ^{ab}	7.46 ^a	43.97 ^{cd}
	F2	173 ^a	20.6 ^{ab}	32.25 ^{bc}	18.06 ^{ab}	5.5 ^b	67.04 ^a
	BC1	154.6 ^{bc}	19.35 ^{ab}	34.71 ^{ab}	19.18 ^a	5.2 ^b	55.3 ^b
	BC2	151.3 ^c	18.77 ^b	33.91 ^{ab}	18.28 ^{ab}	5.43 ^b	50.9 ^{bc}
SPT406 × Basma S.31	P1	128 ^d	13.3 ^b	40.5 ^a	27.27 ^a	8.18 ^a	40.14 ^c
	P2	160.96 ^a	19.76 ^a	35.8 ^b	18.33 ^c	6.1 ^{cd}	42.96 ^c
	F1	149.4 ^c	14.3 ^b	39.86 ^a	22.03 ^{bc}	7.26 ^b	42.56 ^c
	F2	159.35 ^{ab}	20.02 ^a	35.67 ^b	19.39 ^c	5.42 ^{de}	56.31 ^b
	BC1	128.07 ^d	13.77 ^b	38.63 ^{ab}	26.3 ^{ab}	6.43 ^c	54.5 ^b
	BC2	151.91 ^{bc}	19.37 ^a	35.82 ^b	19.7 ^c	5.06 ^e	65.4 ^a

جدول ۳- برآورد اجزای ژنتیکی میانگین برای صفات مختلف در تلاقی‌های Basma 16-10 × Basma S.31 و SPT406 × Basma S. 31 توتون شرقی

Table 3. Estimate of genetic components of mean for studied characters in the crosses 'Basma 16-10 × Basma S. 31' and 'SPT406 × Basma S. 31' of oriental tobacco.

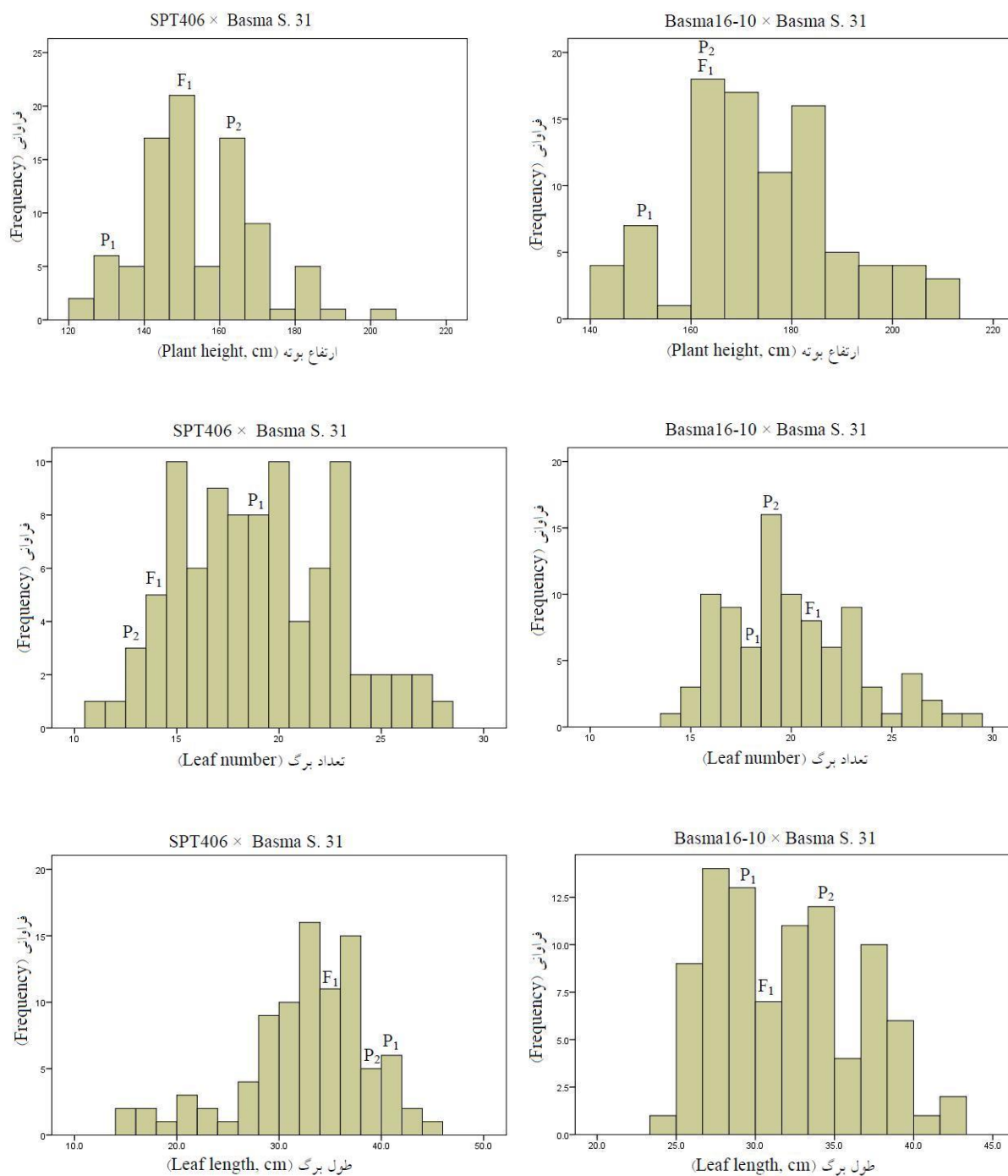
صفت (Character)	تلاقی (Cross)	میانگین تمام نسل‌ها M	d] مجموع اثرات افزایشی	مجموع اثرات غالبیت [h]	اثر متقابل افزایشی در افزایشی [i]	اثر متقابل افزایشی در غالبیت [j]	غالبیت [l]	کای اسکور اثر متقابل غالبیت در X ²
ارتفاع	Basma16-10 × Basma S. 31	252.07**±12.07	-6.384**±1.154	-217.18**±29.04	-94.423**±12	17.657**±6.649	127.33**±19.2	-
Plant height (cm)	SPT406 × Basma S. 31	209.4**±10.63	-14.93**±1.98	-148.5**±25.4	-64.61**±10.49	-19.028*±7.42	88.26**±15.9	ns
تعداد برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	26.539**±2.608	-	-19.437**±6.032	-7.271**±2.574	-	16.01**±3.672	ns
Leaf number	SPT406 × Basma S. 31	30.472**±2.59	-3.181**±0.309	-24.37**±5.859	-13.778**±2.57	-4.57**±1.298	8.526**±3.44	-
طول برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	25.344**±3.31	-2.908**±0.483	22.612**±7.7	7.285**±3.254	4.996**±1.9	-16.84**±4.87	-
Leaf length (cm)	SPT406 × Basma S. 31	37.379**±0.30	2.61**±0.612	-	-	-	-	ns
عرض برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	18.316**±0.189	-1.625**±0.386	-	-	4.577**±1.349	-	ns
Leaf width (cm)	SPT406 × Basma S. 31	10.341**±2.29	3.936**±0.449	20.245**±5.434	12.241**±2.157	-	-8.558*±3.505	ns
تعداد میانگره	Basma16-10 × Basma S. 31	6.231**±0.192	-0.762**±0.17	-4.738**±0.924	-	-	6.105**±1.11	ns
Internodes number	SPT406 × Basma S. 31	6.477**±0.12	0.78**±0.141	-	-	-	0.65*±0.266	ns
عملکرد	Basma16-10 × Basma S. 31	51.903**±1.264	-2.877*±1.242	-	-13.963**±1.893	-	-	ns
Yield (gr per plant)	SPT406 × Basma S. 31	57.68**±0.94	7.435**±1.23	-	-	-35.858**±9.7	-	ns

ns, * and **: Non significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively

ns, * و **: به ترتیب غیر معنی دار، معنی دار در احتمال ۵٪ و ۱٪

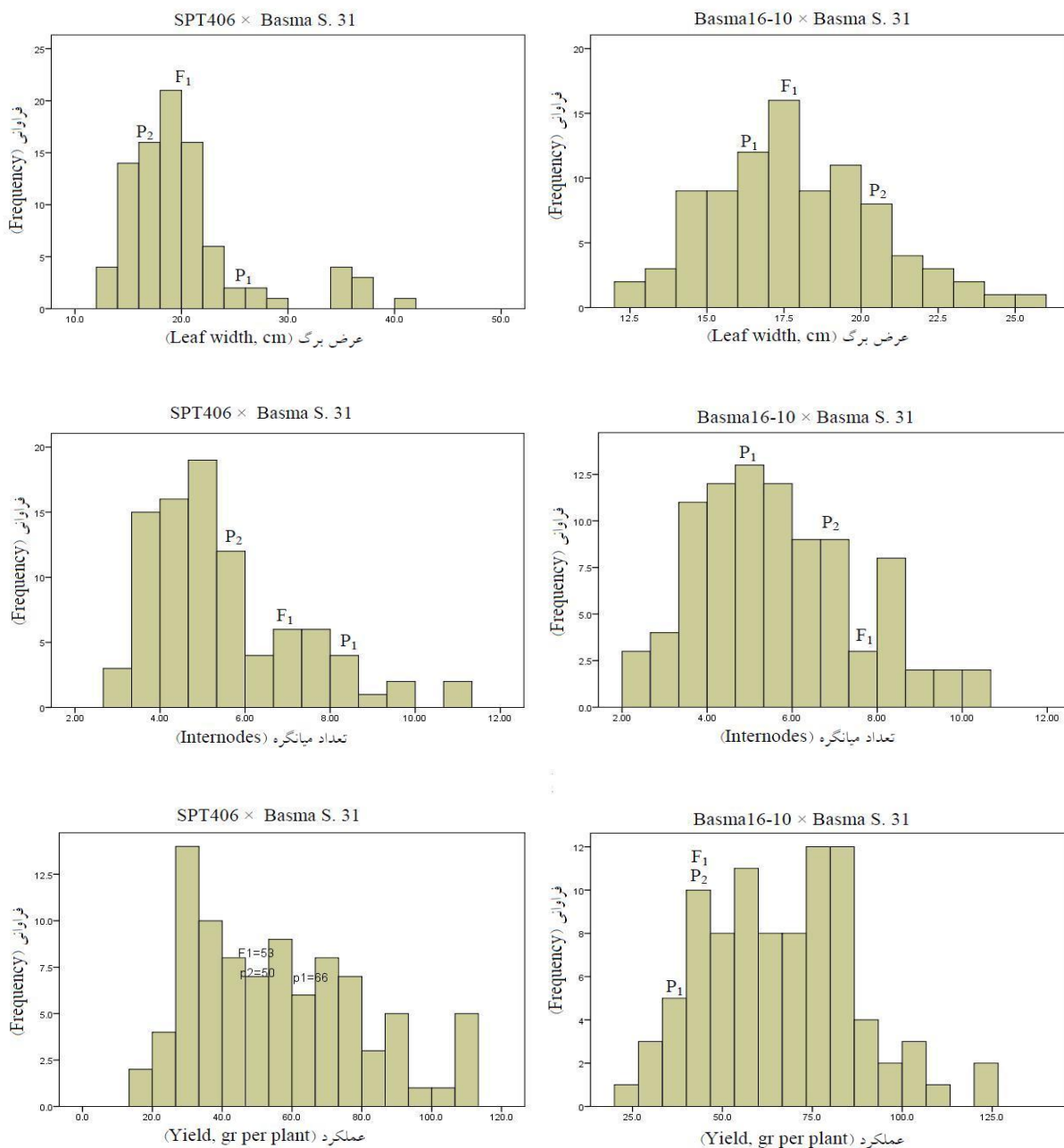
M: میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، [d]: مجموع اثرات ژنتیکی افزایشی، [h]: مجموع اثرات ژنتیکی غالبیت، [i]: مجموع اثر متقابل افزایشی در افزایشی، [j]: مجموع اثر متقابل افزایشی در غالبیت، [l]: مجموع اثر متقابل غالبیت در غالبیت، X²: آماره کای اسکور.

M: Mean of all generations in each cross, [d]: Sum of additive genetic effects, [h]: Sum of dominance effects, [i]: Epistatic effects of additive × additive type, [j]: Epistatic effects of additive × dominant type, [l]: Epistatic effects of dominant × dominant type, X²: qui-Square statistics



شکل ۱- توزیع فراوانی صفات مورد مطالعه در گیاهان F_2 تلاقی‌های 'Basma 16-10 × Basma S. 31' و 'SPT406 × Basma S. 31' توتون شرقی

Figure 1. Frequency distribution of studied characters in F_2 individuals of crosses 'Basma 16-10 × Basma S. 31' and 'SPT406 × Basma S. 31' of oriental tobacco



ادامه شکل ۱
Figure 1 Continued

برخی مکان‌های ژنی در جهت کاهش اندازه صفت می- باشد. هر چند مقدار اثر افزایشی [d] در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار گردیده است اما در مقایسه با اثر غالبیت [h] کمتر است. این نتیجه می‌تواند حاکی از نقش مهم‌تر اثرات ژنتیکی غیر افزایشی در کنترل این صفت باشد بنابراین گزینش برای این صفت تحت تأثیر شرایط خودگشنی در

طول برگ: در تلاقی اول علامت مخالف اثر افزایشی [d] و اثر متقابل افزایشی در افزایشی [i] نمایانگر ماهیت متضاد اثر متقابل (Oppositional nature) برای این صفت است. علامت مخالف اثرات [h] و [l] نشان‌دهنده حضور اپیستازی از نوع دوگانه در توارث این صفت است. علامت منفی [l] برای صفت طول برگ نشان می‌دهد که غالبیت

نسل‌های اولیه بعد از تلاقی مؤثر نمی‌باشد. در تلاقی دوم معنی‌دار شدن اثرات m و d در غیاب اثرات غالبیت نشان‌دهنده اهمیت اجزاء ژنتیکی افزایشی در کنترل این صفت است. لذا انتخاب در نسل‌های اولیه بعد از تلاقی برای این صفت موفقیت‌آمیز خواهد بود.

عرض برگ: در تلاقی اول مدل پنج پارامتری با اجزاء میانگین m ، اثر افزایشی d ، اثر غالبیت h ، آثار متقابل افزایشی در افزایشی i و آثار متقابل غالبیت در غالبیت I بهترین مدل برای توارث این صفت شناخته شد. آزمون t برای همه این اجزاء معنی‌دار بود. علامت مخالف اثر غالبیت h و اثر متقابل غالبیت در غالبیت I نشان دهنده حضور اپیستازی از نوع دوگانه است. این شکل از اپیستازی با کاهش تنوع در نسل F_2 و نسل‌های بعد از آن سبب اختلال در فرایند انتخاب می‌گردد. در تلاقی دوم اثرات غالبیت h و غالبیت در غالبیت I دارای علامت-های مخالف بودند، از این رو احتمال وجود اپیستازی از نوع دوگانه وجود دارد.

تعداد میانگه: برای این صفت اثر افزایشی d و اثر غالبیت h معنی‌دار بوده، و تواما در شکل‌گیری این صفت در ژنوتیپ‌ها نقش دارند. در تلاقی اول مقدار اثر افزایشی کمتر از اثر غالبیت بود. علاوه بر آن، هر دو اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها منفی و نشان‌دهنده تمایل نتاج به سمت والد دارای میانگه کمتر بود که این موضوع می-بایست در اصلاح این صفت مورد توجه قرار گیرد. در تلاقی دوم جزء h معنی‌دار نشد و اثر متقابل غالبیت در غالبیت معنی‌دار بود که بیانگر اهمیت بیشتر اثر متقابل غالبیت در غالبیت نسبت به اثر غالبیت به تنهایی در یک مکان ژنی می‌باشد.

عملکرد: مدل سه پارامتری با اجزاء m ، d و i مدل انتخابی برای این صفت در تلاقی اول و مدل سه پارامتری با اجزاء m ، d و j مدل انتخابی برای آن در تلاقی دوم می‌باشد. آزمون t برای هر سه جزء معنی‌دار گردیده است. حضور اثر افزایشی d و اثر متقابل افزایشی در افزایشی i در غیاب اثر غالبیت h بر اهمیت بیشتر اثرات ژنتیکی

افزایشی در کنترل این صفت دلالت دارد، هر چند که علامت منفی اثر متقابل افزایشی در افزایشی i در این مدل نگران‌کننده است.

در مورد تمامی صفات پارامتر m معنی‌دار می‌باشد که وجود ژن‌های مشترک بین دو والد را نشان می‌دهد. برای همه صفات به جز طول برگ در تلاقی دوم حداقل یک اثر متقابل (اپیستازی) مشاهده شد که دلیل بر عدم برازش مدل افزایش- غالبیت و مدل افزایشی- غالبیت- مادری است. به این ترتیب می‌توان گفت که عمل اپیستازی ژن‌ها در کنترل صفات مرتبط با عملکرد در این آزمایش دخالت دارند که با نتایج محققین دیگر از جمله یو و برناردو (Yu and Bernardo, 2004)، میهالجویک و همکاران (Mihaljevic et al., 2005) و بوناماتای و سیاگارجان (Banumathy and Thiyagarajan, 2005) مطابقت دارد. برای صفات ارتفاع بوته و عملکرد در تلاقی اول و صفات ارتفاع، عرض برگ و تعداد برگ در تلاقی دوم علامت-های یکسانی برای i و d وجود داشت که بیانگر این نکته است که اثرات متقابل، ماهیت تکمیلی دارند، به عبارتی اثر متقابل افزایشی در افزایشی عامل تکمیل-کنندگی نسبت به اثر افزایشی داشته است. از طرفی علامت مخالف برای i و d نیز در تلاقی اول برای صفت طول برگ مؤید این نکته است که اثرات متقابل، ماهیت متضاد دارند (IRRI, 1996).

اجزاء تنوع صفات مختلف در جدول ۴ ارائه شده است. بیشتر بودن سهم اثرات غالبیت (H) نسبت به اثرات افزایشی (D) نشان دهنده اهمیت بیشتر عمل غالبیت ژن‌ها نسبت به عمل افزایشی در کنترل آن صفت می‌باشد و برعکس. منفی بودن ضرایب F ، غالبیت آلل‌های والد با میانگین کوچکتر نسبت به والد با میانگین بزرگتر را برای صفات تعداد برگ و میانگه نشان می‌دهد. همچنین مقدار مثبت F نشان می‌دهد که ژن‌های غالب عمدتاً در والدی قرار دارد که مقدار بیشتری از صفت مورد مطالعه را در مقایسه با والد دیگر دارد. برای صفاتی که متوسط غالبیت ژنی ($\sqrt{H/D}$) بیشتر از یک است بیانگر اهمیت جزء

بودن وراثت‌پذیری خصوصی و همچنین برآورد وراثت-پذیری بیشتر از یک می‌تواند به واسطه برآورد مقدار واریانس کوچک ناشی از اپیستازی، اشتباه نمونه‌برداری و اثرات محیطی برای صفات مورد نظر باشد (Coates and Stansfield, 1998). مطابق با نظریه استانسفیلد (1991) چنانچه توارث‌پذیری صفتی بیشتر از ۰/۵ باشد، صفت دارای توارث‌پذیری بالا، چنانچه توارث‌پذیری عمومی صفتی بین ۰/۲ تا ۰/۵ باشد، صفت دارای توارث-پذیری متوسط و چنانچه توارث‌پذیری صفت مورد نظر کمتر از ۰/۲ باشد، صفت دارای توارث‌پذیری پایین می-باشد.

طبق این نظریه صفت عملکرد در تلاقی دوم دارای توارث‌پذیری متوسط می‌باشد. بنابراین انتخاب در نسل-های اولیه برای این صفت احتمالاً امیدوارکننده باشد. اطلاعات در مورد نحوه عمل ژن‌ها، استراتژی اصلاحی برای یک صفت را تعیین می‌کند. برآورد بالای اثر غالبیت و اپیستازی، توجه به تولید بذر هیبرید و برعکس برآورد زیاد آثار افزایشی کاربرد روش‌های مختلف عمل انتخاب را به عنوان استراتژی اصلی اصلاح یک صفت تداعی می‌کند

غالبیت می‌باشد. همچنین کوچکتر از یک بودن مقدار $F/\sqrt{D.H}$ نشان دهنده متفاوت بودن علامت و بزرگی اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات است. در این آزمایش مقادیر انحراف غالبیت $F/\sqrt{H/D}$ دامنه‌ای بین ۰/۲۵- تا ۳/۱۸ را برای صفات مورد بررسی نشان داد (جدول ۴). برآوردهای وراثت‌پذیری عمومی از طریق فرمول‌های مختلف و وراثت‌پذیری خصوصی در جدول ۵ آمده است. در تلاقی اول، صفت عملکرد دارای بیشترین متوسط وراثت‌پذیری عمومی (۹۱٪) و صفت تعداد میانگرمه دارای کمترین متوسط وراثت‌پذیری عمومی (۶۲٪) بودند. در تلاقی دوم صفت تعداد برگ بیشترین متوسط وراثت‌پذیری عمومی (۸۶٪) و عرض برگ کمترین متوسط وراثت‌پذیری عمومی (۴۳٪) را دارا بودند. همچنین در هر دو تلاقی صفت تعداد میانگرمه بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی را داشتند (۸۳٪ و ۷۲٪). وراثت-پذیری خصوصی در صفات تعداد برگ و طول برگ در تلاقی دوم به دلیل منفی شدن واریانس افزایشی، صفر قلمداد شد که بر اساس نظر کیرسی و پونی (Kearsey and Pooni, 1998) ناشی از خطای نمونه‌برداری است. منفی

جدول ۴- برآورد اجزای تنوع برای صفات مختلف در تلاقی‌های $Basma\ 16-10 \times Basma\ S.\ 31$ و $SPT406 \times Basma\ S.\ 31$

توتون شرقی

Table 4. Estimate of components of variation for studied characters in the crosses 'Basma16-10 $\times$ Basma S. 31' and 'SPT406 $\times$ Basma S. 31' of oriental tobacco

صفت (Character)	تلاقی (Cross)	$\sqrt{H/D}$	$F/\sqrt{D.H}$	D	H	F	EW
ارتفاع	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	1.80	0.46	113.39	369.36	93.35	97.38
Plant height (cm)	SPT406 $\times$ Basma S. 31	3.84	-0.76	39.50	582.87	-115.09	66.51
تعداد برگ	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	0.40	-0.48	19.23	3.136	-3.76	3.75
Leaf number	SPT406 $\times$ Basma S. 31	-	-	29.87	-8.01	-5.11	1.86
طول برگ	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	0.49	0.46	29.15	7.108	6.57	6.81
Leaf length (cm)	SPT406 $\times$ Basma S. 31	-	-	-1.55	48.20	20.48	8.65
عرض برگ	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	1.29	0.28	6.63	11.084	2.4	2.68
Leaf width (cm)	SPT406 $\times$ Basma S. 31	0.44	3.18	5.71	1.13	8.07	6.36
میانگرمه	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	20.31	-5.25	0.02	7.424	-1.92	1.17
Internodes (cm)	SPT406 $\times$ Basma S. 31	0.35	-0.02	5.96	0.73	-0.05	0.44
عملکرد	Basma16-10 $\times$ Basma S. 31	7.07	0.08	24.74	1236.692	13.73	28.7
Yield (gr per plant)	SPT406 $\times$ Basma S. 31	1.67	-0.15	482.83	1347.96	-119.65	41.54

D: جزء افزایشی، H: جزء غالبیت، F: همبستگی غالبیت-افزایشی، EW: جزء محیط، $\sqrt{H/D}$: نسبت غالبیت، $F/\sqrt{D.H}$: انحراف از غالبیت

D: Additive genetic component of variance, H: dominance component of variance, E: environmental component of variance, F: correlation between D and H over all loci, $\sqrt{H/D}$: dominance ratio, $F/\sqrt{D.H}$: deviation from dominance

گرفت که اکثر صفات مورد مطالعه از نوع پلی ژن بودند. با توجه به وجود اثر غالبیت ژنی در کنترل بیشتر صفات مورد مطالعه، تولید ارقام هیبرید برای افزایش عملکرد در واحد سطح توصیه می شود. در عین حال، نظر به این که ژن های با اثرات افزایشی نیز در تبیین اکثر این صفات دخالت دارند، ابتدا استفاده از گزینش دوره ای برای تجمع این ژن ها و گزینش لاین های با خواص زراعی مطلوب سودمند خواهد بود.

. با توجه به نتایج تجزیه میانگین نسل ها برای صفات مورد بررسی در دو تلاقی، در مورد اکثر صفات، اثر غالبیت مقادیر بزرگ و معنی داری را به خود اختصاص داده است، در حالی که اثرهای افزایشی با وجود معنی دار بودن سهم کوچکی از تغییرات را در بر می گیرند. با توجه به اینکه مدل افزایشی - غالبیت در تمام موارد مدل مناسبی نبوده و در اکثر موارد همه اجزای مدل بسیار معنی دار و به طور کلی اثرات اپیستاتیک دارای اهمیت بودند می توان نتیجه

جدول ۵- برآورد وراثت پذیری به وسیله روش های متفاوت برای صفات مختلف در تلاقی های 31 Basma S. × Basma 16-

10 و 31 Basma S. × SPT406 توتون شرقی

Table 5. Estimate of the heritability by different methods for studied characters in the crosses 'Basma 16-10 × and 'SPT406 × Basma S. 31' of oriental tobacco. Basma S. 31'

صفت (Character)	تلاقی (Cross)	وراثت پذیری عمومی h_{bs}^2					میانگین (Mean)	وراثت پذیری خصوصی h_{ns}^2 Warnner (1952)
		1	2	3	4	5		
ارتفاع	Basma16-10 × Basma S. 31	0.92	0.60	0.90	0.70	0.77	0.78	0.23
Plant height (cm)	SPT406 × Basma S. 31	0.71	0.69	0.71	0.77	0.86	0.75	0.09
تعداد برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	0.74	0.73	0.69	0.72	0.55	0.69	0.68
Leaf number	SPT406 × Basma S. 31	0.87	0.88	0.88	0.76	0.90	0.86	-
طول برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	0.84	0.71	0.82	0.74	0.63	0.75	0.38
Leaf length (cm)	SPT406 × Basma S. 31	0.57	0.35	0.49	0.35	0.37	0.43	-
عرض برگ	Basma16-10 × Basma S. 31	0.69	0.69	0.68	0.69	0.45	0.64	0.63
Leaf width (cm)	SPT406 × Basma S. 31	0.33	0.14	0.27	-	0.14	0.22	0.30
تعداد میانگره	Basma16-10 × Basma S. 31	0.78	0.61	0.78	0.67	0.24	0.62	0.72
Internodes number	SPT406 × Basma S. 31	0.39	0.37	0.39	-1.97	0.88	0.51	0.83
عملکرد	Basma16-10 × Basma S. 31	0.91	0.92	0.91	0.92	0.92	0.91	0.035
Yield (gr per plant)	SPT406 × Basma S. 31	0.72	0.78	0.74	0.57	0.96	0.75	0.39

1: Mahmud and Kramer (1951), 2: Warnner (1952), 3: Allard (1960), 4: Allard (1960), 5: Jinks and Mather (1982).

References

- Allard, R.W.** (1960). *Principles of Plant Breeding*. 2nd edition. John Wily and Sons, Inc. NewYork, USA.
- Akhtar, N. and Chowdhry, M.A.** (2006). Genetic analysis of yield and some other quantitative traits in bread wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, **4**: 523-527.
- Banumathy, S. and Thiyagarajan, K.** (2005). Genetic analysis of yield traits in rice. *Crop Research*, **30**(2): 20-202.
- Chaplin, J.F.** (1975). Genetic influence on chemical constituents of tobacco leaf and smoke. *Beitrag zur Tabakforschung International*, **8**: 233-240.
- Coates, S.T. and White, D.G.** (1998). Inheritance of Resistance to Gray Leaf spot in Crosses Involving Selected Resistant Inberd Lines of Corn. *Physiopathology*, **88**: 972-982.
- Dashti, H., Naghavi, M.R. and Tajabadipour, A.** (2010). Genetic analysis of salinity tolerance in bread wheat crosses. *Journal of Agricultural Science and Technology*, **12**: 347-356.

- El-Morsy, Sh.I., Dorra, M.D.M., Abd El-Hady, E.A.A., Hiba A.A.A. and Mohamed, A.Y.** (2009). Comparative studies on diploid and tetraploid levels of *Nicotiana glauca*. *Academic Journal of Plant Sciences*, **2**(3): 182-188.
- Farshadfar, E.** (2000). *Application of Quantitative Genetics in Plant Breeding*. Vol. 1. Tagh-E-Bostan Press, Kermanshah, Iran (In Persian).
- Gamil, K.H. and Saheal, Y.A.** (1986). Estimation of genetic effects for agronomic traits in wheat. *Wheat Information Service*, **62**: 36-41.
- Ghannadha, M.R.** (2000). Gene functiona for resistance to yellow rust in wheat. *Iranian Journal of Crop Sciences*, **3**: 397-407 (In Persian).
- Honarnezhad, R. and Shoaee Deylami, M.** (2003). Gen effects and combining ability of quantitative and qualitative characteristics of Burley tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Journal of Agricultural Science*, **12**(4): 23-35.
- IRRI.** (1996). International network for Genetic evaluation of rice. Report of the INGER monitoring visiton Finegrain Aromatic Rice in India, Iran, Pakistan and Tailand, 80-81 pp.
- Kearsey, M. and Pooni, H.S.** (1998). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman and Hall, London, UK.
- Legg, P.D. and Collins, G.B.** (1971). Genetic Parameters in Burly populations of *Nicotina tabacum* L. I. 'Ky 10' × 'Burley 21'. *Crop Science*, **11**(3): 365-367.
- Li, Z., Pinson, S.R.M., Park, W.D., Paterson, A.H. and Stansel, J.W.** (1997). Epistasis for Three Grain Yield Components in Rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, **145**: 453-465.
- Mahmud, I. and Kramer, H.H.** (1951). Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. *Agronomy Journal*, **43**(12): 605-609.
- Mather, K. and Jinks, T.L.** (1982). *Biometrical Genetics*. 3rd ed chapman & Hall. London, UK.
- Mihaljevic, R., Utz, H.F. and Melchinger, A.H.** (2005). No evidence of epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means analysis and QTL analysis. *Crop Science*, **45**: 2613-5605.
- Munir, M., Chowdhry, M.A. and Ahsan, M.** (2002). Generation Means Studies in Bread Wheat under Drought Condition. *International Journal of Agricultural and Biology*, **9**(2): 282-286.
- Nagarajan, K. and Prasadrao, J.A.V.** (2004). *Text book of Field Crops Production*. Published by Directorate of Information and Publication of Agriculture Indian Council of Agricultural Research Krishi Anusandh Bhavan, Pusa, New Delhi, IN.
- Pirkhezri, M., Hassani, M.E. and Fakhre Tabatabai, M.** (2008). Evaluation of genetic diversity of some German chamomile populations (*Matricaria chamomilla* L.) using some morphological and agronomical characteristics. *Journal of Horticulture Science (Agricultural Sciences and Technology)*, **22**(2): 87-99 (In Persian).
- Rao, G.S.B.** (1989). Heterosis and combbining ability studies in inter-varietal crosses of chewing tobacco (*Nicotina tabacum* L.). *Madras Agricultural Juournal*, **76**(11): 617-620.
- Roff, D.A. and Emerson, K.** (2006). Epistasis and dominance: Evidence for differential effects in lifehistory versus morphological traits. *Evolution*, **60**: 1981-1990.
- Singh, R.P. and Singh, S.** (1992). Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. *Indian Journal of Genetics*, **52**: 369-375.
- Shapiro, S.S. and Wilk, M.B.** (1965). An analysis of variance test for normality. *Biometrika*, **52**: 591-599.
- Stansfield, W.D.** (1991). *Theory and Problems in Genetics*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Warnner, J.N.** (1952). A method for estimating heritability. *Agronomy Journal* **44**: 427-430.
- Yu, J. and Bernardo, R.** (2004). Changes in genetic variances during advanced cycle breeding in maize. *Crop Science*, **44**: 405-410.

Genetic Analysis of Morphological Traits in Oriental Tobacco (*Nicotina tabacum* L.) by Using Generation Mean Analysis

Reza Darvishzadeh^{1*}, Mir Javad Mousavi Andazghi², Amir Fayyaz Moghaddam³,
Hossein Abbassi Holasou⁴, Seyyed Reza Alavi⁵

- 1- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran
- 2- M.Sc. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran
- 3- Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran
- 4- Ph.D. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, University of Tabriz, Tabriz, Iran.
- 5- M.Sc., Department of Genetic and Plant Breeding, Urmia Tobacco Research Centre, Urmia, Iran.

(Received: July 25, 2016 – Accepted: November 9, 2016)

Abstract

In order to evaluate heritability and gene action for some of the important quantitative traits in oriental tobacco, two genotypes, Basma 16-10 and SPT406 were crossed with Basma S. 31 cultivar, separately in 2009-2010. Parents with F₁, F₂, BC₁ and BC₂ generations were planted in a randomized complete block design with three replications. Traits such as plant height, leaf length, leaf width, leaf number, internode number, stem diameter and yield per plant were recorded. The results obtained from analysis of variance indicated that generations mean squares were statistically significant for all traits except for stem diameter. Therefore, generation mean analysis was performed for significant traits to estimate gene actions using Chi-square and scaling tests. The Chi-square of simple three-parametric model (additive-dominance model) was significant for studied crosses, indicating the presence of non allelic-interactions in the inheritance of these traits in oriental tobacco. Both additive and dominance genetic effects were significant for plant height, leaf length, leaf width, leaf number and internode number. In addition, presence of high amount of dominance effect and dominance × dominance interactions suggests the importance of non-additive genetic effects for these traits in oriental tobacco. Therefore, selection for these traits in early generations can not be successful. However, additive genetic effects play an important role in the inheritance of yield, and then selection for this trait is hopeful in early generations during tobacco breeding process.

Keywords: Generation mean analysis, Genetic diversity, Morphological traits, Oriental tobacco

* Corresponding Author, E-mail: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir