ژنتیک نوین
دوره دوازدهم، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۶
صفحه ۳۹۶ - ۳۸۹

تجزیه ترکیب‌پذیری مقاومت به نماتد ریشه‌گرهی در توتون تیپ هواخشک

Combining ability analysis of root-knot nematode resistance in air-cured tobacco

زین‌العابدین شهادتی مقدم[۱]، نادعلی باقری*[۲]، نادعلی بابائیان جلودار[۲]، غفار کیانی[۲]، سیدعباس حسینی‌نژاد[۳]

۱- دانش‌آموخته دکتری، مرکز تحقیقات و آموزش تیرتاش، بهشهر، ایران
۲- به‌ترتیب استادیار، استاد، استادیار، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، ساری
۳- استادیار، موسسه تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور، تهران

Shahadati-Moghaddam Z[1], Bagheri N[*2], Babaeian Jelodar N[2],Kiani Gh[2]
Hosseininejad SA[3]

1- PhD, Tirtash Research and Education Center, Behshahr, Iran
2- Assistant Professor, Professor, Assistant Professor, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University (SANRU), Plant Breeding and Biotechnology Department, Sari, Iran
3- Assistant Professor, Iranian Research Institute of plant protection (IRIPP), Tehran, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: n.bagheri@sanru.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۶/۱/۲۶ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۵/۱۷)

چکیده

نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne incognita*) یکی از مهم‌ترین بیمارگرهای توتون محسوب می‌شود. تعیین رفتار ژنتیکی مقاومت می‌تواند در اصلاح توتون مقاوم به نماتد بسیار موثر باشد. این مطالعه جهت تعیین ترکیب‌پذیری و پارامترهای ژنتیکی مقاومت به نماتد مولد گره ریشه در توتون با استفاده از تجزیه دی‌الل روش گریفینگ و با پنج ژنوتیپ والدینی انجام شد. سه والد مقاوم (KY9 و K17, Urmia3) و دو والد حساس (Ergo و Burley TMV4) بر اساس روش دی‌الل یک‌طرفه با هم تلاقی داده شدند. پانزده ژنوتیپ (والدین و هیبریدها) بر اساس طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار در گلخانه کشت شده و پس از یک هفته با ۲۵۰۰ نماتد سن دوم مایه‌زنی شدند. بررسی صفات شاخص گال، تعداد توده تخم و میانگین تعداد تخم در هر توده تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها نشان داد. برای صفات شاخص گال و تعداد توده تخم در ژنوتیپ‌های مورد بررسی اهمیت ترکیب‌پذیری عمومی بیش‌تر از خصوصی بود. اثرات غالبیت در صفت میانگین تعداد تخم در توده و اثرات افزایشی در صفات شاخص گال و تعداد توده تخم نقش بیشتری داشتند. وراثت‌پذیری خصوصی برای شاخص گال ۰/۷۳، برای تعداد توده تخم ۰/۵۴ و برای میانگین تعداد تخم در توده ۰/۰۷ بود که نشان داد شاخص گال و تعداد توده تخم صفات مناسبی برای بررسی مقاومت به نماتد هستند. رقم KY9 بالاترین ترکیب‌پذیری عمومی را برای تمام صفات در جهت منفی (کاهش صفت) داشت لذا این ژنوتیپ می‌تواند به‌عنوان والد دهنده مقاومت استفاده شود.

واژه‌های کلیدی

توده تخم
دی‌الل
روش گریفینگ
شاخص گال
وراثت‌پذیری

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

مقدمه

نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne incognita*) یکی از بیمارگرهای مهم گیاهان زراعی است که باعث خسارات فراوانی در سطح جهان می‌شود. سیکل زندگی نماتد در داخل خاک بسته به شرایط محیطی ۵۰-۳۵ روز طول می‌کشد (Agrios 2005). این آفت کرمی شکل خود را وارد ریشه کرده و پس از ایجاد محل تغذیه باعث تغییر شکل ریشه و عدم انتقال مناسب مواد غذایی به اندام هوایی می‌شود. نماتد ماده پس از رسیدن به بلوغ شروع به تخم‌گذاری می‌کند که به‌صورت توده تخم در ریشه نمایان می‌شود (Caillaud et al. 2008). نماتد مولد گره ریشه با حمله به ریشه توتون (*Nicotiana tabacum* L.) باعث کاهش رشد و کیفیت محصول این گیاه می‌شود. توسعه و استفاده از ارقام مقاوم یکی از مؤثرترین و اقتصادی‌ترین روش‌ها برای مدیریت این آفت است. ژن مقاومت به نماتد در تعدادی از گیاهان مانند گوجه‌فرنگی (Williamson 1998)، سیب‌زمینی (Van der Vossen et al. 2000) و چغندرقند (Murray et al. 2007) گزارش شده‌است. در توتون نیز از نظر مقاومت به نماتد تنوع مطلوبی در ژنوتیپ‌ها یافت شده است که می‌تواند در پروژه‌های اصلاحی استفاده شود (Ng'ambi et al. 1999b).

نوع پاسخ ژنتیکی در انتخاب استراتژی اصلاح مقاومت و تولید ارقامی با کیفیت و کمیت مطلوب بسیار مهم است. این اطلاعات می‌تواند از طریق روش‌های تجزیه ژنتیکی حاصل شود. یکی از روش‌های تجزیه ژنتیکی روش دی‌آلل می‌باشد (Jinks 1953; Hayman 1954; Griffing 1956) که انواع تکامل یافته و تغییر یافته‌ای از آن نیز ارایه شده‌است (Walters 1978; Mather and Jinks 1982). این روش برای تعیین پارامترهای ژنتیکی صفات کمی وکیفی گیاهان زراعی و مقاومت آن‌ها به بیمارگرها مورد استفاده قرار گرفته است (Pederson and Windham 1992; Zhang et al. 2007; Mebrahtu and Devine 2008; Barros et al. 2011). تجزیه دی‌الل یکی از مناسب‌ترین روش‌ها برای تعیین پارامترهای ژنتیکی، وراثت‌پذیری و ترکیب‌پذیری صفات می‌باشد. ترکیب‌پذیری عمومی[1] (GCA) وابسته به اثرات افزایشی الل‌ها است اما ترکیب‌پذیری خصوصی[2] (SCA) متاثر از اثرات غیر افزایشی الل‌ها می‌باشد. ترکیب‌پذیری عمومی بالا برای انتخاب ژنوتیپ‌هایی با الل‌های مطلوب به‌کار می‌رود در حالی‌که ترکیب‌پذیری خصوصی مطلوب‌ترین هیبرید را در جهت بهبود ویژگی مورد نظر معرفی می‌کند (Valerio et al. 2009). از طرف دیگر شناخت خصوصیات ژن می‌تواند در انتخاب روش‌های اصلاحی برای بالا بردن میزان صفات مطلوب کمک کند.

در مطالعه‌ای که سی ژنوتیپ از توتون تیپ گرم‌خانه‌ای در برابر گونه‌های مختلف نماتد (*M. incognita, M. arenaria, M. hapla, M. javanica*) مورد ارزیابی قرار گرفتند. وجود تنوع در مقاومت بین ژنوتیپ‌ها گزارش شد (Ng'ambi et al. 1999b). هم‌چنین مشخص شد که مقاومت به نژاد دوی *M. arenaria* در توتون تیپ گرم‌خانه‌ای توسط یک ژن غالب کنترل می‌شود (Ng'ambi et al. 1999b). در بررسی دیگری شش لاین مقاوم و دو لاین حساس از توتون تیپ گرم‌خانه‌ای به نماتد سیستی (*Globodera tabacum solanacearum*) با استفاده از روش دی‌الل مورد مطالعه قرار گرفت که در آن محققان با اشاره به ترکیب‌پذیری عمومی بالا، اثرات غالبیت و هتروزیس در مقاومت مشاهده نکردند (Hayes et al. 1995). طبق گزارشات، مقاومت به نماتد سیستی (*Globodera tabacum*) در توتون توسط یک ژن غالب کنترل می‌شود (Lamondia 2002). تجزیه دی‌الل برای مقاومت به نماتد ریشه‌گرهی در ارقام گرم‌خانه‌ای توتون غالبیت ناقص با وراثت‌پذیری ۶۳ درصد را نشان داده است (Honarneja and Shoai-Deylami 2014). هم‌چنین در مطالعه‌ای واکنش ۷۰ ژنوتیپ توتون تیپ هواخشک در برابر نژاد دوی *M. incognita* توسط Hosseini et al. (2011) مورد بررسی قرار گرفت و ارقام KY9، K17 و Urmia3 به‌عنوان مقاوم و Ergo و Burley TMV4 به‌عنوان حساس معرفی شدند.

هدف از مطالعه حاضر تعیین ترکیب‌پذیری و پارامترهای ژنتیکی صفات مقاومت به نماتد مولد گره ریشه (شاخص گال، تعداد توده تخم و میانگین تعداد تخم در توده) در توتون تیپ هواخشک می‌باشد.

[1] General combining ability

[2] Specific combining ability

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

مواد و روش‌ها

پنج واریته توتون (*Nicotiana tabacum* L.) تیپ هواخشک (Hosseini et al. 2011) شامل سه ژنوتیپ مقاوم به نماتد مولد گره ریشه (KY9 وK17, Urmia3) و دو ژنوتیپ حساس (Ergo و Burley TMV4) بر اساس روش دی‌الل یک‌طرفه در مرکز تحقیقات و آموزش تیرتاش بهشهر با هم تلاقی داده شدند. بذور والدین و هیبریدها (۱۵ ژنوتیپ) در گلدان کشت شده و بر اساس طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار مورد مقایسه قرار گرفتند.

جمعیت نماتد از مزارع آلوده در استان مازندران جمع‌آوری شد. گونه و نژاد نماتدها در زیر میکروسکوپ بر اساس ساختار انتهای بدن نماتد ماده تعیین شد. نژاد دوی *M. incognita* در گلخانه توسط یک ژنوتیپ حساس گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* cv. Rutgers) مورد تکثیر قرار گرفت. مایه تلقیح از ریشه گوجه‌فرنگی‌های آلوده بر اساس Hussey and Barker (1973) جداسازی شد. یک هفته پس از کشت توتون‌ها در گلدان مایه‌زنی با نماتد انجام گرفت. بدین صورت که در کنار ریشه هر بوته یک حفره به عمق چند سانتی‌متر در خاک ایجاد شد. یک میلی‌لیتر از مایه تلقیح حاوی ۲۵۰۰ نماتد سن دوم توسط سمپلر، داخل حفره ریخته شد و با خاک پر شد. گلدان‌ها هر دو روز یک بار آبیاری شده و در دمای ۱±۲۷ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

پنجاه روز بعد از مایه‌زنی ریشه بوته‌ها با احتیاط از گلدان خارج و در زیر آب شیر به آرامی شسته شدند. پس از چند ساعت نگهداری در دمای اتاق جهت رفع رطوبت، ریشه‌ها وزن شده و شاخص گال آن‌ها بر اساس رتبه‌دهی بین صفر تا ۱۰ به روش Bridge and Page (1980) مشخص شد (صفر معادل صفر درصد گال در ریشه و ۱۰ معادل ۱۰۰ درصد گال در ریشه می‌باشد). تعداد توده تخم پس از شمارش در کل ریشه برای یک گرم ریشه محاسبه شد. ده توده تخم از هر ژنوتیپ در یک میلی‌لیتر هیپوکلورید سدیم ۰/۵ درصد به مدت یک دقیقه تیمار شدند (Hussey and Barker 1973). سه نمونه ۵۰ میکرولیتری از این محلول گرفته شده و در زیر میکروسکوپ تعداد تخم‌های آن مورد شمارش قرار گرفت. پس از تخمین تعداد تخم در کل محلول (ده توده)، میانگین تعداد تخم در هر توده محاسبه شد.

تجزیه واریانس داده‌ها و آزمون بارتلت جهت اطمینان از همگنی واریانس خطای آزمایش والدین و هیبریدها در نرم‌افزار SAS 9.1 انجام گرفت. پس از اینکه تجزیه واریانس، تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها نشان داد. داده‌ها جهت تعیین ترکیب‌پذیری و وراثت‌پذیری، وارد تجزیه دی‌الل به روش دوم گریفینگ شدند. جهت تجزیه دی‌الل از محیط Excell و نرم‌افزار Genes (Cruz 2008) استفاده شد.

نتایج

تجزیه واریانس تفاوت معنی‌داری بین ژنوتیپ‌ها برای صفات مقاومت نشان داد (جدول ۱). بدین ترتیب می‌توان چنین استنباط نمود که ژنوتیپ‌ها دارای توان ژنتیکی متفاوت از نظر صفات مقاومت هستند. آزمون بارتلت نیز برای هر سه صفت شاخص گال ($P\chi^2$=۰/۶۸)، تعداد توده تخم ($P\chi^2$=۰/۱۷) و میانگین تعداد تخم در توده ($P\chi^2$=۰/۰۷) در سطح احتمال ۵٪ همگنی واریانس‌ها را تائید نمود. لذا استفاده از روش گریفینگ برای تجزیه ژنتیکی این صفات بلامانع بود. خاطرنشان می‌شود که به دلیل ماهیت صفات مورد بررسی، میانگین‌های پایین‌تر و ترکیب‌پذیری‌های منفی (کاهش‌دهنده صفت) مد نظر بودند. کمترین میانگین شاخص گال در والدین مربوط به KY9 (۱/٤) و در هیبریدها مربوط به KY9 × Urmia3 (۲/٦) بود (جدول ٤). برای تعداد توده تخم کمترین عدد در والدین، ٤/۲ برای Urmia3 و در هیبریدها ۱٦/٦ برای KY9 × B. TMV4 بود (جدول ۵). هم‌چنین برای میانگین تعداد تخم در هر توده Urmia3 با ٤۲٤ پایین‌ترین والد و KY9 × B. TMV4 با ٤۳۲/۸ پایین‌ترین هیبرید بودند (جدول ٦).

تجزیه ترکیب‌پذیری‌ها تفاوت معنی‌داری در ترکیب‌پذیری عمومی برای هر سه صفت در ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد (جدول ۲). این امر حاکی از تاثیر اثرات افزایشی در وراثت این صفات است. ترکیب‌پذیری خصوصی نیز در این ژنوتیپ‌ها برای هر سه صفت معنی‌دار بود. لذا می‌توان گفت که آثار غیر افزایشی (غالبیت) ژن‌ها نیز در کنترل صفات نقش دارند. اما اعداد بالاتر ترکیب‌پذیری عمومی در صفات شاخص گال و تعداد توده تخم اهمیت بیشتر اثرات افزایشی را در کنترل این صفات نشان

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

می‌دهد. پارامترهای ژنتیکی صفات مقاومت برای ژنوتیپ‌های مورد بررسی در جدول ۳ ارایه شده‌است. محاسبه واریانس افزایشی و غالبیت نشان داد که اثرات افزایشی برای صفات شاخص گال و تعداد توده تخم اهمیت بیش‌تری دارد. برای شاخص گال، واریانس افزایشی (δ^2a) معادل ۲/۴۲ و واریانس غالبیت (δ^2d) معادل ۰/۷۴ و برای تعداد توده تخم واریانس افزایشی (۱۳۸) و واریانس غالبیت (۱۰۸) تقریباً نزدیک هم بودند. اما برای میانگین تعداد تخم در هر توده واریانس غالبیت (۲۴۷) بیش‌تر از واریانس افزایشی (۳۶) بود. ضریب بیکر که حاصل نسبت واریانس افزایشی به کل واریانس ژنتیکی است شاخصی برای تعیین اهمیت اثرات افزایشی بوده و هرچه به یک نزدیک‌تر باشد اثرات افزایشی بیش‌تر است. این ضریب نیز برای صفت شاخص گال (۰/۷۶) اهمیت اثرات افزایشی را خاطر نشان می‌کند. برای تعداد توده تخم (۰/۵۶) حد متعادلی از اثرات افزایشی و غالبیت حاکم است و برای میانگین تعداد تخم (۰/۱۲) اثرات غالبیت تاثیر بیش‌تری داشت. وراثت‌پذیری عمومی برای شاخص گال و تعداد توده تخم معادل ۰/۹۶ و برای میانگین تعداد تخم در هر توده ۰/۶۲ بود (جدول ۳). درحالی‌که وراثت‌پذیری خصوصی برای شاخص گال ۰/۷۳، برای تعداد توده تخم ۰/۵۴ و برای میانگین تعداد تخم در هر توده بسیار پایین و معادل ۰/۰۷ بود.

جدول ۱- میانگین مربعات ژنوتیپ‌ها برای صفات مقاومت به نماتد مولد گره ریشه

منبع تغییر	درجه آزادی	شاخص گال	تعداد توده تخم	متوسط تخم در توده
ژنوتیپ	۱۴	۱۶/۲۲**	۱۲۷۹**	۲۲۴۹**
خطا	۶۰	۰/۶۵	۴۴	۸۷۶
ضریب تغییرات (درصد)		۲۳	۲۷	۶/۴

** معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد

جدول ۲- میانگین مربعات ترکیب‌پذیری‌ها برای صفات مقاومت به نماتد مولد گره ریشه در ژنوتیپ‌های مورد بررسی

منبع تغییر	درجه آزادی	شاخص گال	تعداد توده تخم	متوسط تخم در توده
ترکیب‌پذیری عمومی	۴	۹/۳۶**	۶۰۲**	۵۴۹*
ترکیب‌پذیری خصوصی	۱۰	۰/۸۶**	۱۱۷**	۴۲۱*
خطا	۶۰	۰/۱۲	۸/۹	۱۷۳

* و ** به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد

جدول ۳- پارامترهای ژنتیکی صفات مقاومت به نماتد مولد گره ریشه در ژنوتیپ‌های مورد بررسی

پارامتر های ژنتیکی	شاخص گال	تعداد توده تخم	متوسط تخم در توده
واریانس فنوتیپی	۳/۲۹	۲۵۵	۴۵۷
واریانس افزایشی	۲/۴۳	۱۳۸	۳۷
واریانس غالبیت	۰/۷۴	۱۰۸	۲۴۷
واریانس محیطی	۰/۱۲	۹	۱۷۳
وراثت پذیری عمومی	۰/۹۶	۰/۹۶	۰/۶۲
وراثت پذیری خصوصی	۰/۷۳	۰/۵۴	۰/۰۷
ضریب بیکر	۰/۷۶	۰/۵۶	۰/۱۲

این نتایج نشان می‌دهد که صفات شاخص گال و تعداد توده تخم برای مطالعه مقاومت به نماتد مناسب‌تر هستند.

رقم KY9 بالاترین ترکیب‌پذیری عمومی معنی‌دار را درجهت منفی (کاهش صفت) برای شاخص گال (۱/۰۲-)، تعداد توده تخم (۸/۵۴-) و میانگین تعداد تخم در هر توده (۱۰/۶۶-) داشت، که قدرت این ژنوتیپ را برای کاهش این صفات و افزایش مقاومت در تلاقی با سایر ژنوتیپ‌ها نشان می‌دهد (جدول ۴، ۵ و ۶). ترکیب‌پذیری‌های خصوصی نیز در سطح پنج درصد اختلاف معنی‌دار با صفر و یکدیگر داشتند. بالاترین ترکیب‌پذیری خصوصی منفی برای شاخص گال (۱/۰۳-) مربوط به تلاقی KY9 × Ergo بود که با تعدادی دیگر از هیبریدها در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۴). برای تعداد توده تخم (۱۰/۶۴-) و میانگین تعداد تخم در هر توده (۲۸/۶۱-) نیز تلاقی KY9 × B. TMV4 بالاترین ترکیب‌پذیری خصوصی منفی را داشت که باز هم در هر دو صفت تعدادی از تلاقی‌ها اختلاف معنی‌داری با این هیبرید نداشتند (جدول ۵ و ۶). اما میانگین هیبریدها نشان داد که تولید هیبرید برای بهبود این صفات چندان مفید نخواهد بود. زیرا که والدین مقاوم همچنان دارای اعداد پایین‌تری از هیبریدها هستند. مثبت بودن ترکیب‌پذیری خصوصی با اختلاف معنی‌دار از صفر در تلاقی بین ارقام مقاوم که نشان‌دهنده عدم افزایش مقاومت در این هیبریدهاست، مشابه بودن مکان ژنی مقاومت در ارقام مقاوم را تائید می‌کند. زیرا اگر ژن مقاومت در ژنوتیپ‌های مقاوم مورد مطالعه متفاوت بود انتظار می‌رفت که مقاومت در هیبریدها در اثر تجمع این ژن‌ها باز هم افزایش یابد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

جدول ٤- ترکیب‌پذیری عمومی والدین (اعداد روی قطر)، ترکیب‌پذیری خصوصی (اعداد زیر قطر) و ارزش شاخص گال برای والدین و هیبریدها (اعداد بالای قطر).

والدین	میانگین‌ها	Urmia3	B. TMV4	Ergo	KY9	K17
Urmia3	١/٦	-٠/٧٩	٣/٠	٤/٠	٢/٦	٢/٨
B. TMV4	٦/٨	-٠/٦٩	٠/٩٥	٥/٢	٢/٨	٣/٢
Ergo	٧/٦	-٠/٢٦	-٠/٨٠	١/٥٣	٣/٠	٤/٤
KY9	١/٤	٠/٨٩	-٠/٦٦	-١/٠٣	-١/٠٢	٢/٨
K17	١/٦	٠/٧٤	-٠/٦٠	٠/٠٣	٠/٩٧	-٠/٦٧

رتبه شاخص گال بین صفر تا ١٠ می‌باشد.

حداقل اختلاف معنی‌دار (٠/٠٥) برای ترکیب‌پذیری عمومی=٠/٢٩، برای ترکیب‌پذیری خصوصی =٠/٥٥ و برای میانگین شاخص گال=٠/٩١

جدول ٥- ترکیب‌پذیری عمومی والدین (اعداد روی قطر)، ترکیب‌پذیری خصوصی (اعداد زیر قطر) و تعداد توده تخم برای والدین و هیبریدها (اعداد بالای قطر).

والدین	میانگین‌ها	Urmia3	B. TMV4	Ergo	KY9	K17
Urmia3	٤/٢	-٥/٢٥	٤٢/٠	١٩/٠	١٧/٦	٢١/٦
B. TMV4	٥٣/٦	١١/٤٨	١١/٥٥	٣٥/٠	١٦/٦	٢٥/٤
Ergo	٥٦/٢	-٨/٤٤	-٩/٢٤	٨/٤٦	١٨/٢	٢٠/٠
KY9	٥/٦	٧/١٦	-١٠/٦٤	-٥/٩٥	-٨/٥٤	٢٢/٠
K17	٦/٤	٨/٨٥	-٤/١٥	-٦/٤٧	١٢/٥٣	-٦/٢٢

حداقل اختلاف معنی‌دار (٠/٠٥) برای ترکیب‌پذیری عمومی=٢/٥٥، برای ترکیب‌پذیری خصوصی =٤/٧ و برای میانگین تعداد توده تخم =٧/٨

جدول ٦- ترکیب‌پذیری عمومی والدین (اعداد روی قطر)، ترکیب‌پذیری خصوصی (اعداد زیر قطر) و میانگین تعداد تخم در هر توده برای والدین و هیبریدها (اعداد بالای قطر).

والدین	میانگین‌ها	Urmia3	B. TMV4	Ergo	KY9	K17
Urmia3	٤٢٤/٠	-٤/٧٨	٤٨٩/٨	٤٦٢/٩	٤٣٤/٣	٤٩٣/٦
B. TMV4	٤٨٦/٢	٢٢/٥١	١١/٧٣	٤٧٧/٤	٤٣٢/٨	٤٧١/٧
Ergo	٤٥٨/٩	٩/٥٠	٧/٥٣	-٢/٢٠	٤٤٣/٨	٤٤٤/٨
KY9	٤٥٩/٣	-١٠/٦٢	-٢٨/٦١	-٣/٦٩	-١٠/٦٦	٤٥٨/٠
K17	٤٦٧/٦	٣٢/١٨	-٦/٢٣	-١٩/٢٤	٢/٤٢	٥/٩٠

حداقل اختلاف معنی‌دار (٠/٠٥) برای ترکیب‌پذیری عمومی=١١/٢، برای ترکیب‌پذیری خصوصی =٢٠/٩ و برای میانگین تعداد توده تخم =٣٤/٦

در صفت میانگین تعداد تخم در هر توده رقم Ergo با وجود حساسیت اما ترکیب‌پذیری عمومی منفی (کاهنده صفت) داشت و رقم K17 با وجود مقاومت، ترکیب‌پذیری عمومی مثبت (افزاینده صفت) داشت. به بیان دیگر، رقم Ergo در عین حال که تعداد توده تخم را افزایش می‌دهد باعث کاهش تعداد تخم در هر توده می‌شود و رقم K17 برعکس عمل می‌کند. به‌نظر می‌رسد افزایش تعداد توده تخم در ریشه باعث رقابت تغذیه‌ای بین نماتدهای ماده شده و میانگین تعداد تخم در هر توده را تحت تاثیر قرار داده و کاهش می‌دهد.

بحث

بهبود در هر صفتی از یک طرف وابسته به وجود تنوع ژنتیکی و از طرف دیگر وابسته به راندمان گزینش است (Narayanan and Singh 1993). وجود تنوع برای مقاومت به نماتد مولد گره ریشه (*M. incognita*) بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی در این طرح با تجزیه واریانس تائید شد. ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی نیز برای تمام صفات مقاومت بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری در ژنوتیپ‌های مورد بررسی داشت. ترکیب‌پذیری عمومی یک والد وابسته به میزان الل‌های مطلوب که دارای اثرات افزایشی هستند می‌باشد. وقتی در صفتی مانند مقاومت، میانگین پایین، مطلوب

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

باشد، ترکیب‌پذیری عمومی منفی و بالا نشان‌دهنده وجود الل‌های مطلوب خواهد بود. ترکیب‌پذیری خصوصی نشان‌دهنده قابلیت تکمیل‌کنندگی دو والد در یک تلاقی است. معنی‌داری ترکیب‌پذیری خصوصی وجود هتروزیگوسیتی را تائید می‌کند. همسو با نتایج این مطالعه گزارش‌هایی از ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌دار در مقاومت به نماتد روی توتون و سایر محصولات وجود دارد. به‌طور مثال Hayes et al. (1995) در مطالعه روی هشت ژنوتیپ توتون، ترکیب‌پذیری عمومی معنی‌داری برای مقاومت به نماتد سیستی (*Globodera tabacum solanacearum*) مشاهده کردند. بر اساس مشاهدات McPherson et al. (1995) در پنبه اثرات ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌داری برای مقاومت به *M. incognita* به‌دست آمد. آن‌ها بیان داشتند که در ژنوتیپ‌های مختلف ژن‌های مقاومت متفاوتی وجود دارند. گزارشاتی نیز از ترکیب‌پذیری عمومی معنی‌دار برای مقاومت به نماتد مولد گره ریشه در شبدر وجود دارد (Pederson and Windham 1992; Call et al. 1997). طبق نتایجی که از مطالعه حاضر به‌دست آمد همبستگی بین ترکیب‌پذیری عمومی والدین با شاخص گال (۰/۹۹) و با تعداد توده تخم (۰/۹۷) معنی‌دار بود. لذا می‌توان از این صفات برای گزینش مقاومت به نماتد در لاین‌های خالص استفاده کرد. شاخص گال و تعداد توده تخم در مطالعات زیادی نیز به‌عنوان صفات مطلوب برای گزینش برای مقاومت به نماتد مولد گره ریشه مطرح شده‌است (Call et al. 1997; Zhang et al. 2007; Shrestha et al. 2012).

اولین ژن شناسایی شده برای مقاومت به نماتد مولد گره ریشه در توتون به‌نام *Rk* و از گونه *N. tomentosa* بود (Slana et al. 1977) این ژن در حالی‌که مقاومت به نژاد یک و سه *M. incognita* را با اثر غالبیت کنترل می‌کند (Yi et al. 1998) تاثیری در مقاومت به نژاد دوی نماتد مولد گره ریشه ندارد. لذا ژنوتیپ‌های دارای مقاومت به نژاد دوی نماتد، حاوی منبع مقاومت دیگری هستند. تجزیه روش هیمن برای این مطالعه وجود یک ژن با غالبیت ناقص را در کنترل مقاومت به نژاد دوی نماتد مولد گره ریشه تائید نموده است (Shahadati-Moghaddam et al. 2017). اما برای اطمینان از تعداد ژن‌های دخیل، مطالعه برروی نسل‌های بک‌کراس و F_2 نیز پیشنهاد می‌شود. گزارشاتی از کنترل مقاومت به نماتد سیستی (Crowder et al. 2003) و *M. arenaria* (Ng'ambi et al. 1999b) در توتون توسط یک ژن غالب وجود دارد. وجود اثرات افزایشی در تعامل الل‌ها به جهت قابل پیش‌بینی بودن فنوتیپ در اصلاح نباتات از اهمیت زیادی برخوردار است. از طرف دیگر چون اثرات غیر افزایشی باعث انحراف از پیش‌بینی فنوتیپ می‌شوند به انحراف غالبیت مشهور شده‌اند. در مطالعات زیادی از جمله بر روی مقاومت به نماتد در شبدر قرمز (Call et al. 1997)، سیب‌زمینی شیرین (Cervantes-Flores et al. 2008) و پنبه (Zhang et al. 2007) اثرات افزایشی از اهمیت بیش‌تری برخوردار بوده‌اند. در این مطالعه نیز اثرات افزایشی در شاخص گال و تعداد توده تخم نقش مؤثری داشتند.

در برخی مطالعات صفت تعداد تخم در یک گرم ریشه مورد استفاده قرار گرفته است (Ng'ambi et al. 1999b; Starr et al. 2010). تجزیه این صفت به دو پارامتر تعداد توده تخم در یک گرم ریشه و میانگین تعداد تخم در هر توده نشان داد که از نظر ژنتیکی تعداد توده تخم از اهمیت بیش‌تری برخوردار است. در مطالعه‌ای بر روی تمشک نیز صفت تعداد تخم توارث‌پذیری معنی‌داری از خود نشان نداده است (Vrain et al. 1994). به‌نظر می‌رسد ژنوتیپ نماتد بیش‌تر از ژنوتیپ گیاه روی صفت میانگین تعداد تخم در هر توده موثر باشد. زیرا که وقتی نماتد ماده توانست در ریشه مستقر شود، گیاه نمی‌تواند برروی تعداد تخم کنترل چندانی داشته باشد. همبستگی مثبت بالا بین شاخص گال و تعداد توده تخم (۰/۷۶) و عدم همبستگی معنی‌دار این دوصفت با میانگین تعداد تخم در هر توده نیز نشان‌دهنده تفاوت در مکانیسم کنترل این صفت با دو صفت دیگر است.

بر اساس نتایج این مطالعه می‌توان اظهار داشت که ترکیب‌پذیری عمومی معنی‌دار برای صفات شاخص گال و تعداد توده تخم اهمیت اثرات افزایشی را در مقاومت به نماتد مولد گره ریشه مشخص می‌کند. صفات شاخص گال و تعداد توده تخم صفات مناسبی برای گزینش مقاومت به نماتد در پروژه‌های اصلاحی تشخیص داده شد. در عین‌حال به جهت وراثت‌پذیری پایین باید از به‌کارگیری میانگین تعداد تخم در هر توده اجتناب شود.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

هم‌چنین ژنوتیپ KY9 که دارای بالاترین ترکیب‌پذیری منفی در بین والدین است می‌تواند در پروژه‌های اصلاحی به‌عنوان والد دهنده مقاومت استفاده شود.

سپاسگزاری

نویسندگان از خانم مهندس حسینی و دکتر فقیهی به دلیل کمک‌های علمی و ویراستاری کمال تشکر را دارند. از مدیریت مرکز تحقیقات و آموزش تیرتاش نیز به‌علت مساعدت در اجرای طرح تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع

Agrios NG (2005) Plant pathology. 5 rd ed., Elsevier Academic Press, San Diego, USA, 952p.

Barros AKDA, Nunes GHDS, Queiróz MAD, Pereira EWL, Costa Filho JHD (2011) Diallel analysis of yield and quality traits of melon fruits. Crop Breeding and Applied Biotechnology 11:313-319.

Bridge J, Page SLJ (1980) Estimation of Root-knot Nematode Infestation Levels on Roots Using a Rating Chart. Tropical Pest Management 26:296-298.

Call NM, Quesenberry KH, Wofford DS, Dunn RA (1997) Combining Ability Analysis of Resistance of Southern Root-knot Nematode in Red Clover. Crop Science 37:121-124.

Caillaud MC, Lecomte P, Jammes F, Quentin M, Pagnotta S, Andrio E, de Almeida EJ, Marfaing N, Gounon P, Abad P, Favery B (2008) MAP65-3 microtubule-associated protein is essential for nematode-induced giant cell ontogenesis in Arabidopsis. Plant Cell 20:423-437.

Cervantes-Flores JC, Yencho GC, Pecota KV, Sosinski B, Mwanga ROM (2008) Detection of Quantitative Trait Loci and Inheritance of Root-knot Nematode Resistance in Sweetpotato. Journal of the American Society for Horticultural Science 133:844-851.

Crowder BJ, Wilkinson CA, Johnson CS, Eisenbach JD (2003) Inheritance of Resistance to Tobacco Cyst Nematode in Flue-Cured Tobacco. Crop Science 43:1305-1312.

Cruz CD (2008) Programa Genes: Biometria. Editora UFV,Viçosa, 382p.

Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Australian Journal of Biological Sciences 9:463-493.

Hayes AJ, Wilkinson CA, Johnson CS (1995) Diallel analysis of eight tobacco accessions for resistance to tobacco cyst nematode. Tobacco Science 39:121-124.

Hayman BI (1954) The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10:235-244.

Honarnejad R, Shoai-Deylami M (2014) Investigations on the genetics of resistance to Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne incognita*) in tobacco (*Nicotiana tabacum*). Beiträge zur Tabakforschung / Contributions to Tobacco Research, 19, pp. 17.

Hosseini A, Moarrefzadeh N, Salavati M (2011) Study of burley tobacco varieties for reaction to Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. Annual Report of Tirtash Research and Education Center Pp. 255-266. (in Farsi).

Hussey RS, Barker KR (1973) A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp., including a new technique. Plant Disease Report 57:1025-1028.

Jinks JL, Hayman BI (1953). The analysis of diallel crosses. Maize Genetics Newsletter 27:48-54.

Lamondia JA (2002) Genetics of Burley and Flue-Cured Tobacco Resistance to *Globodera tabacum* tabacum. Journal of Nematology 34: 34-37.

Mather K, Jinks JL (1982) Biometrical Genetics, 3rd ed., Chapman and Hall, London, 396p.

McPherson GR, Jenkins JN, McCarty JC, Watson CE (1995) Combining Ability Analysis of Root-Knot Nematode Resistance in Cotton. Crop Science 35:373-375.

Mebrahtu T, Devine TE (2008) Combining ability analysis for selected green pod yield components of vegetable soybean genotypes (*Glycine max*). New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science 36:97-105.

Murray SL, Ingle RA, Petersen LN, Denby KJ (2007) Basal resistance against Pseudomonas syringae in Arabidopsis involves WRKY53 and a protein with homology to a nematode resistance protein. Molecular Plant-Microbe Interactions 20:1431-1438.

Narayanan SS, Singh P (1993) Biometrical techniques in plant breeding. 1st ed. Kalayani Publishers, New Delhi, India, 182p.

Ng'ambi TB, Rufty RC, Barker KR, Melton TA (1999a) Identification of Sources of Resistance to Four Species of Root-knot Nematodes in Tobacco. Journal of Nematology 31:272-282.

Ng'ambi TB, Rufty RC, Barker KR (1999b). Genetic Analysis of *Meloidogyne arenaria* Race 1 Resistance in tobacco. Plant Disease 83:810-813.

Pederson GA, Windham GL (1992) Diallel Analysis of Resistance in White Clover to Southern Root-Knot Nematode. Crop Science 32:1160-1162.

Shahadati-Moghaddam Z, Bagheri N, Jelodar NB, Kiani G, Hosseininejad SA (2017) Inheritance of southern root-knot nematode resistance in air-cured tobacco. Tropical Plant Pathology 42: 32-38.

Shrestha S, Kumar R, Behera TK, Sharma HK (2012) Inheritance of resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne incognita* race 1) in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) 'Pusa 120'. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology 87:211-216.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]

Slana LJ, Stavely JR, Grosso JJ, Golden AM (1977) Probable source of *Meloidogyne incognita* resistance in tobacco as indicated by reactions to five Meloidogyne isolates. Phytopathology 67:537-543.

Starr JL, Moresco ER, Smith CW, Nichols RL, Roberts PA, Chee P (2010) Inheritance of Resistance to *Meloidoygne incognita* in Primitive Cotton Accessions from Mexico. Journal of Nematology 42:352-358.

Valerio IP, Carvalho FIF, Oliveira AC, Souza VQ, Benin G, Schmidt DAM, Ribeiro G, Nornberg R, Luch H (2009) Combining ability of wheat genotypes in two models of diallel analysis. Crop Breeding and Applied Biotechnology 9:100-107.

Van der Vossen EA, Van der Voort JN, Kanyuka K, Bendahmane A, Sandbrink H, Baulcombe DC, Bakker J, Stiekema WJ, Klein-Lankhorst RM (2000) Homologues of a single resistance-gene cluster in potato confer resistance to distinct pathogens: a virus and a nematode. Plant Journal 23:567-576.

Vrain TC, Daubeny HA, Hall JW, DeYoung RM, Anderson AK (1994) Inheritance of resistance to root lesion nematode in red raspberry. HortScience 29:1340-1341.

Walters DE, Morton JR (1978) On the analysis of variance of a half diallel table. Biometrics 34:91-94.

Williamson VM (1998) Root-knot nematode resistance genes in tomato and their potential for future use. Annual Review of Phytopathology 36:277-293.

Yi HY, Rufty RC, Wernsman EA, Conkling MC (1998) Mapping the Root-Knot Nematode Resistance Gene (*Rk*) in Tobacco with RAPD Markers. Plant Disease 82:1319-1322.

Zhang JF, Waddell C, Sengupta-Gopalan C, Potenza C, Cantrell RG (2007) Diallel analysis of root-knot nematode resistance based on galling index in upland cotton. Plant Breeding 126:164-168.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-07-06]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.3.7.1]