

ارزیابی وراثت‌پذیری مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) در  
لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها  
Assessment of inheritance of resistance to root-knot nematode  
(*Meloidogyne javanica*) race 1 in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)  
using generations mean analysis

لیلا صادقی<sup>۱</sup>، مسعود نادرپور<sup>۲</sup>، سالار جمالی<sup>۳</sup>، حبیب‌الله سمیع‌زاده لاهیجی<sup>۴</sup>، محمدرضا نقوی<sup>۵</sup> و  
محمدرضا جزائری نوش آبادی<sup>۶</sup>

### چکیده

صادقی، ل.، م. نادرپور، س. جمالی، ح. سمیع‌زاده لاهیجی، م. ر. نقوی و م. ر. جزائری نوش‌آبادی. ۱۴۰۴. ارزیابی وراثت‌پذیری مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) در لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.) با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها. نشریه علوم زراعی ایران. ۲۷ (۱): ۹۲-۷۶.

ارقام متداول لوبیا در ایران نسبت به نماتدهای مولد گره ریشه حساس هستند و جستجو در ژرم‌پلاسما لوبیا برای یافتن منابع مقاومت ضروری است. به‌منظور ارزیابی تفرق ژن (های) مقاومت لوبیا به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) در نسل‌های P<sub>1</sub>، P<sub>2</sub>، F<sub>1</sub>، F<sub>2-1</sub>، F<sub>2-2</sub> و BC<sub>1-R</sub> و BC<sub>1-S</sub> حاصل از تلاقی ارقام Blanco × Alabama #1، یک آزمایش گلخانه‌ای در قالب طرح کاملاً تصادفی در سال‌های ۱۳۹۷ تا ۱۳۹۹ در موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال اجرا شد که طی آن شاخص‌های گال و توده تخم پس از مایه‌زنی مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که بین ارزش فنوتیپی والد‌های حساس (Blanco) و مقاوم (Alabama #1) و همچنین بین والد Blanco و نسل F<sub>1</sub> تفاوت معنی‌داری وجود داشت، اما بین والد Alabama #1 و نسل F<sub>1</sub> تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. میانگین ارزش فنوتیپی جمعیت F<sub>2</sub> و تلاقی‌های برگشتی، بیشتر از والد مقاوم و تقریباً برابر والد حساس و نشان دهنده گرایش غالبیت نسبی به سمت ارزش فنوتیپی والد حساس (Blanco) بود. تجزیه اطلاعات نسل F<sub>2</sub> با نسبت‌های مندلی نشان دهنده دو گروه فنوتیپی حساس و مقاوم با نسبت ۳:۱ بود که با نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها مطابقت داشت. نتایج ارزیابی اجزای واریانس نشان داد که واریانس اثر غالبیت شاخص‌های گال‌زایی و توده تخم نسبت به اثرات افزایشی بیشتر بوده و ژن‌های غالب عمدتاً در والد Blanco با بیشترین شاخص گال‌زایی و توده تخم نسبت به والد Alabama #1 قرار داشتند. بر اساس نتایج این آزمایش، دستیابی به لاین مقاوم به نماتد در نسل‌های اولیه لوبیا به دلیل عدم ثبات محتوای ژنتیکی امکان‌پذیر نبوده و این موضوع ضرورت گزینش در نسل‌های پیشرفته‌تر را نشان می‌دهد.

واژه‌های کلیدی: ارزش فنوتیپی، تفرق ژن‌های مقاومت، شاخص گال و توده تخم، لوبیا و نماتد گره ریشه

این مقاله مستخرج از پایان‌نامه دکتری نگارنده اول می‌باشد

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۲/۲۴ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۵/۲۱

۱- پژوهشگر موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۲- دانشیار موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران (مکاتبه کننده، m.naderpour@areeo.ac.ir)

۳- دانشیار دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان، رشت، ایران

۴- استاد دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

۵- استاد پردیس کشاورزی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

۶- استادیار موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

## Assessment of inheritance of resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) race 1 in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using generations mean analysis

Sadeghi, L.<sup>1</sup>, Naderpour, M.<sup>2</sup>, Jamali, S.<sup>3</sup>, Samizadeh Lahiji, H.<sup>4</sup>, Naghavi, M.R.<sup>5</sup> and Jazayeri Noushabadi, M.R.<sup>6</sup>

### ABSTRACT

Sadeghi, L., Naderpour, M., Jamali, S., Samizadeh Lahiji, H., Naghavi, M.R. and Jazayeri Noushabadi, M.R. 2025. Assessment of inheritance of resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) race 1 in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using generations mean analysis. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 27(1): 76-92. (In Persian).

**Introduction:** Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is one of the important crops of *Leguminosae* with valuable sources of proteins, fiber, carbohydrates and mineral elements necessary for human diet (Lisciani *et al.*, 2024). However, significant numbers of biotic and abiotic stresses including plant pathogenic root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) affect its production (Jones *et al.*, 2013) that necessitate breeding programs to improve bean resistance for sustainable production. Resistance to *Meloidogyne* spp. often inherits by dominant and recessive genes, affects their reproduction, and support lower population of invading nematodes (Roberts, 2022). In the present study, genetic analysis of resistance against *M. javanica* race 1 population in common bean cv. Blanco and cv. Alabama #1 of CIAT and the mode of inheritance was studied.

**Materials and Methods:** Segregation of resistance gene(s) against *M. javanica* race 1 was studied in parentals, F<sub>1</sub>, F<sub>2-1</sub>, F<sub>2-2</sub>, BC<sub>1</sub>-R, and BC<sub>1</sub>-S generations derived from crosses between the cv. Blanco (susceptible parent) × cv. Alabama #1 (resistant parent) in common beans. The experiments were performed using completely randomized design under greenhouse conditions of Seed and Plant Certification and Registration Research Institute, Karaj, Iran, in 2018-2020. Root galling intensity and egg mass production were measured and counted following the nematode inoculation.

**Results:** The results of analysis of variance and means comparison among generations indicated significant difference in phenotypic values between the susceptible parent (cv. Blanco) and the resistant parent (cv. Alabama #1), as well as between cv. Blanco and the F<sub>1</sub> generation. However, no significant difference was observed between cv. Alabama #1 and the F<sub>1</sub> generation. The phenotypic values of F<sub>2</sub> and back cross populations were greater than those of cv. Alabama #1 and were more similar to those of cv. Blanco, indicating relative dominance toward susceptibility. The susceptibility vs. resistance phenotypes to the nematode in F<sub>2</sub> population corresponded to the ratio 3:1 that was consistent with those of the generation means analysis. The variance component analysis revealed that the variance of the dominance effects of egg mass and galling indices exceeded that of the additive ones. Dominant genes effect were predominantly found in the susceptible parent, which exhibited higher gall index and egg mass than those of the resistant parent.

**Conclusion:** The findings of this experiment indicated that selecting resistant lines of *P. vulgaris* against *M. javanica* race 1 was not feasible in the early generations due to the instability of the genetic material. Therefore, such efforts should be conducted in the advanced breeding generations.

**Key words:** Common bean, Galling index, Egg mass index, Phenotypic value, Resistance genes segregation and Root-knot nematode

Received: March, 2025 Accepted: August, 2025

1. Researcher, Seed and Plant Certification and Registration Research Institute (SPCRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran
2. Associate Prof., Seed and Plant Certification and Registration Research Institute (SPCRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran (Corresponding author, ✉ m.naderpour@areeo.ac.ir)
3. Associate Prof., University of Guilan, Rasht, Iran
4. Professor, University of Guilan, Rasht, Iran.
5. Professor, Agricultural Campus, University of Tehran, Karaj, Iran
6. Assistant Prof., Seed and Plant Certification and Registration Research Institute (SPCRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

## مقدمه

بیماری‌زا و توانایی تجمیع ژن‌های مقاومت، عواملی هستند که باعث تسریع در دستیابی به منابع پایدار و مقاوم می‌شوند. مقاومت به بیمارگرها ممکن است به صورت غالب، مغلوب یا افزایشی باشد و یا توسط ژن‌های اصلی و یا ترکیبی از دو یا چند ژن یا مکان‌های ژنی مربوط به صفات کمی کنترل شوند. به‌عنوان مثال مقاومت به نماتد *M. incognita* در پنبه که در آن تفرق بارزی در فنوتیپ‌های مقاوم در نتاج حاصل از تلاقی والدین مقاوم و حساس مشاهده شده است، نمونه‌ای از برهمکنش‌های قوی ژن‌های اپیستاتیک در مقاومت به نماتد مولد گره می‌باشد (He *et al.*, 2014). مقاومت گیاهان در برابر نماتدها غالباً بر اساس تاثیر آنها بر تولید مثل نماتدها تعریف می‌شود. تولید مثل نماتدها در گیاهان مقاوم نسبت به گیاهان حساس، کمتر است. سرکوب تولید مثل نماتدها در ارقام مقاوم گیاهی باعث کاهش جمعیت نماتدها در طول زمان شده و در بلندمدت، برای گیاهانی که به گونه‌های نماتد حساسیت دارند، بسیار مفید خواهد بود (Roberts, 2022). با این حال، در پاسخ گیاه به نماتد در مراحل تشکیل سیستم گال و تولید مثل تفاوت‌هایی وجود دارد که نشان دهنده کنترل ژنتیکی متفاوت مقاومت به استقرار مکان تغذیه و تولید مثل نماتد می‌باشد (Orsi *et al.*, 2025). علی‌رغم غیرمعمول بودن این پدیده، مشاهدات فنوتیپی مشابه در لوبیا معمولی، لوبیا لیما، سویا، و پنبه گزارش شده است (Roberts *et al.*, 2008). براساس تکامل ساختار تغذیه، سه نوع مقاومت اختصاصی به نماتدهای مولد گره دیده شده است. اولین نوع مقاومت به صورت پاسخ‌های سریع فوق حساسیت بروز کرده و نتیجه آن مرگ سلول میزبان در شروع ایجاد مکان تغذیه است (Goverse and Smant, 2014). در پاسخ نوع دوم، نماتد مکان تغذیه را ایجاد می‌کند، اما گسترش آن با تشکیل یک لایه سلولی نکروتیک در اطراف مسدود می‌شود. این نوع سازوکار مقاومتی با کاهش اندازه مکان تغذیه

لوبیا یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی خانواده حبوبات است که به علت دارا بودن ۱۸ تا ۳۲ درصد پروتئین، ۵۳ تا ۶۵ درصد انواع کربوهیدرات‌ها، مقدار قابل توجهی کلسیم، آهن، مس، منیزیم، منگنز و روی و الیاف، جایگاه مهمی در تامین نیازهای غذایی انسان دارد و به‌عنوان مکمل پروتئین حیوانی محسوب می‌شود (Lisciani *et al.*, 2024).

نماتدهای انگل گیاهی از بیمارگرهای مهم لوبیا و انگل‌های اجباری وابسته به میزبان هستند که سالانه میلیاردها دلار خسارت به محصولات کشاورزی وارد نموده و یکی از عوامل تهدیدکننده امنیت جهانی غذا محسوب می‌شوند. نماتدهای مولد گره (*Meloidogyne spp.*) از نماتدهای انگل داخلی و ساکن، خسارت‌زاترین بیمارگرها محسوب می‌شوند (Jones *et al.*, 2013). اطلاع از ویژگی‌های ژنتیکی و نحوه توارث مقاومت به آفات و بیماری‌ها برای به‌نژادگران لوبیا اهمیت زیادی داشته و در انتخاب روش‌های به‌نژادی برای بهبود صفات نقش مهمی دارد. ابزارهای ژنتیکی در به‌نژادی، پتانسیل دسترسی به ارقام اصلاح شده لوبیا را فراهم نموده و هزینه‌های مرتبط با اصلاح ارقام را کاهش می‌دهد. نتایج تحقیقات نشان دهنده حساسیت ارقام متداول لوبیا در ایران نسبت به نماتدهای مولد گره است (Ghayedi and Abdollahi, 2021; Sadeghi *et al.*, 2014)، اما درباره بیماری‌زایی و خسارات ناشی از نماتدهای انگل گیاهی روی حبوبات تحقیقات اندکی انجام شده است (Azizi *et al.*, 2022). در سایر کشورها نیز گزارش‌های محدودی از شناسایی منابع مقاومت به این نماتد وجود دارد (Di Vito *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2018)، بنابراین کاوش در ژرم پلاسما لوبیا برای یافتن منابع جدید مقاومت، ضروری محسوب می‌شود.

درک سازوکارهای ژنتیکی مقاومت گیاهان به بیمارگرها، استفاده از ژنوتیپ‌های مقاوم به عوامل

یکسان مقاومت، از سیستم ژنی I شد. در ژرم پلاسماهای جدید مکزیکی حاوی لاین‌های G2618 و G1805 نیز سیستم ژنی II در منابع مقاومت در لویا شناسایی شد که به نژاد یک *M. incognita*، *M. javanica* و نژاد یک و دو *M. arenaria* مقاومت داشتند و یک ژن غالب (*Me1*) در مقاومت دخیل بود (Sydenham et al., 1996). نتایج یافته‌های جدیدتر نشان داده است که مقاومت به *Meloidogyne* spp. یک صفت پیچیده با چند ژن مؤثر است که الگوهای غالب، مغلوب و حتی اپیستاتیک را در برمی‌گیرد (Giordani et al., 2022; Pesqueira et al., 2025). ساختار ژنتیکی مقاومت به نماتد مولد گره، به‌ویژه در نسل‌های نوترکیب و در ژرم پلاسماهای متداول در ایران، هنوز به‌طور کامل شناخته نشده است و در بیشتر مطالعات به ارزیابی مقاومت در سطح ارقام رایج یا لاین‌های تثبیت شده پرداخته شده است (Ghayedi and Abdollahi, 2014; Sadeghi et al., 2021). با توجه به حساسیت اغلب ژنوتیپ‌های تجاری لویا به نماتدهای مولد گره، پژوهش‌های جامع روی جمعیت‌های  $F_2$  و برگشتی با استفاده از شاخص‌های کمی دقیق‌تر، محدود بوده‌اند. بنابراین تحلیل ساختار وراثتی مقاومت از طریق روش‌های کمی مانند تجزیه میانگین نسل‌ها می‌تواند اطلاعات دقیقی در مورد اثرات افزایشی، غالبیت و قابلیت وراثت‌پذیری فراهم آورد.

در آزمایش حاضر، با استفاده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها در نسل‌های اولیه و برگشتی، ساختار وراثتی مقاومت در برابر نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) در دو رقم لویا با زمینه ژنتیکی متفاوت در شرایط کنترل شده مورد ارزیابی قرار گرفته است. در این آزمایش ضمن تحلیل ساختار ژنتیکی مقاومت، امکان‌پذیر شدن لاین‌های مقاوم در مراحل اولیه به‌نژادی مورد ارزیابی قرار گرفته است.

در گیاهان مقاوم مشاهده می‌شود و لاروها تا مرحله نماتد ماده بالغ پیش می‌روند، ولی معمولاً تولید مثل آنها ضعیف است (Sobczak et al., 2005). مقاومت نوع سوم که در مرحله رشد ساختار تغذیه رخ می‌دهد، زمانی است که فعالیت‌های متابولیکی سلول‌های تغییر شکل یافته شروع می‌شود. مرحله ابتدایی طبیعی بوده و به نظر می‌رسد که گسترش ساختار تغذیه باعث رشد و نمو نماتدهای ماده می‌شود، اما پس از بروز پاسخ دفاعی اختصاصی، گسترش فعالیت‌های متابولیکی سلول‌های تغییر شکل یافته متوقف می‌شود. غذای ناکافی مانع از رشد و نمو نماتدهای ماده شده و مکان تغذیه با گذشت زمان از بین می‌رود (Goverse and Smant, 2014). این وضعیت در لویا چشم‌بلبلی و بادام زمینی گزارش شده است (Das et al., 2008; Proite et al., 2008). از این رو، مقاومت یکی از ابزارهای مؤثر در مدیریت نماتدهای گره ریشه محسوب می‌شود که می‌توان از آن بدون افزایش هزینه‌های تولید استفاده نمود، زیرا قیمت بذر ارقام مقاوم معمولاً با قیمت بذر ارقام حساس یکسان است. به‌علاوه توزیع گسترده چندین گونه *Meloidogyne* و ویژگی‌های تهاجمی آن‌ها در وارد کردن خسارت به محصولات کشاورزی، ضرورت استفاده از این نوع مقاومت را توجیه می‌کند (Starr and Mercer, 2009).

منابعی از مقاومت به گونه‌های نماتد مولد گره در لویا، اولین بار در سال ۱۹۲۸ در دو رقم Auburn و Alabama گزارش شد (Is-Bell, 1931). در سال ۱۹۳۸ Alabama #1 به عنوان رقم مقاوم به نماتد مولد گره معرفی شد (Barrons, 1940). در سال‌های بعد ساختار ژنتیکی مقاومت با برهمکنش دو یا تعداد بیشتری ژن مغلوب مستقل در سیستم ژنی I قرار گرفت (Omweaga et al., 1990). ادامه‌گزینه‌های مقاومت به *M. incognita* در رقم Alabama منجر به معرفی سه ژنوتیپ #1 Alabama، Nemasnap و PI-165426 با منبع

## مواد و روش‌ها

آزمایش حاضر در قالب طرح کاملاً تصادفی در سال‌های ۱۳۹۷ تا ۱۳۹۹ در موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال اجرا شد. والدین لوبیای مقاوم (Alabama #1) و حساس (Blanco) به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) براساس نتایج حاصل از پژوهش صادقی و همکاران (Sadeghi *et al.*, 2021) انتخاب و با عقیم کردن اندام زایشی نر، با حذف پرچم‌های ژنوتیپ پایه مادری تلاقی داده شدند. گل‌های تازه باز شده و بساک‌های شکفته شده، به‌عنوان پایه پدری و دهنده گرده مورد استفاده قرار گرفتند (Naderpour *et al.*, 2010). چهار صفت مورفولوژیکی رنگ گل، رنگ بذر، آنتوسیانین ساقه و تیپ رشدی برای ارزیابی تلاقی‌های بین ژنوتیپ‌های دهنده و گیرنده گرده مورد استفاده قرار گرفتند. رنگ بنفش گل، رنگ بذر سیاه، رشد رونده و وجود آنتوسیانین، به‌عنوان صفات غالب نسبت به گل سفید، بذر سفید، رشد بوته‌ای و عدم وجود آنتوسیانین در نظر گرفته شدند. بررسی این صفات در نسل  $F_1$  با هدف شناسایی تلاقی‌های موفق و جلوگیری از آلودگی با گرده مادری انجام شد. در مواردی که تظاهر صفات مورد نظر مشاهده نشد، گیاهان به‌عنوان نتاج حاصل از خودگشتی یا تلاقی ناموفق در نظر گرفته شدند. علاوه بر این، از نشانگرهای ریزماهواره (SSR) جهت تایید اصالت نتاج دورگ استفاده شد. در تلاقی‌های موفق، حضور آلل‌های هر دو والد در نسل  $F_1$  قابل شناسایی بود. پس از تایید دورگ‌های  $F_1$  بر اساس صفات فنوتیپی و مولکولی در مراحل اولیه ظهور گیاهچه، بذرها حاصل از تلاقی‌های ناموفق و خودگرده افشان از  $F_1$ ‌های موفق جدا و حذف شدند (Sadeghi *et al.*, 2025). بذرها نسل  $F_1$  حاصل از تلاقی  $\text{Alabama \#1} \times \text{Blanco}$  در گلخانه موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال با دمای ۲۸ درجه سلسیوس و رطوبت ۵۵ درصد خودبارور و نسل  $F_2$  حاصل شد. برای بدست آوردن نسل تلاقی‌های برگشتی،

والد حساس (Blanco) و مقاوم (Alabama #1) با  $F_1$ ‌های حاصل از تلاقی  $\text{Alabama \#1} \times \text{Blanco}$ ، تلاقی داده شدند. بذرها حاصل تا زمان آزمون تعیین فنوتیپ در مکان خنک و تاریک نگهداری شدند. ارزیابی ژنتیکی مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه با استفاده از والد‌های  $P_1$  (ژنوتیپ حساس، چهار بوته) و  $P_2$  (ژنوتیپ مقاوم، چهار بوته)،  $F_1$  (حاصل از تلاقی  $\text{Alabama \#1} \times \text{Blanco}$ ، ۱۴ بوته)،  $F_2$  (دو جمعیت، حاصل از خودباروری تک بذر  $F_1$ ، ۱۶۰ و ۱۸۶ بوته)،  $BC_1-S$  (حاصل از تلاقی  $F_1$  و والد حساس به نماتد مولد غده، ۴۴ بوته) و  $BC_1-R$  (حاصل از تلاقی  $F_1$  و والد مقاوم به نماتد مولد غده، ۳۹ بوته) انجام شد. برای تعیین فنوتیپ مقاومت/حساسیت، نسل‌های مورد نظر در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلدان کشت شدند. در هر آزمایش حداقل چهار بوته از هر رقم حساس و مقاوم به عنوان شاهد کشت شدند. مخلوطی از پرلیت، کوکوپیت و پیت ماس استریل به نسبت ۲:۱:۲ درون گلدان‌های دو کیلوگرمی با قطر ۲۰ سانتی‌متر ریخته شد. بذرها هر یک از والد‌های  $P_1$  و  $P_2$  و نسل‌های  $F_1$ ،  $F_2$ ،  $BC_1-S$  و  $BC_1-R$  با قارچ کش مانکوزب و حشره کش ایمیداکلوپراید ضد عفونی و در عمق سه سانتی‌متری خاک در گلدان کاشته شدند. دو هفته پس از کشت، گیاهچه‌ها در مرحله چهار برگی با ۲۵۰۰ لارو و تخم نماتد در یک کیلوگرم مخلوط کشت، در عمق سه سانتی‌متری مجاور ریشه مایه‌زنی شدند. ارزیابی‌های فنوتیپی در دمای ۲۶ درجه سلسیوس در مدت هشت هفته تکمیل شد. شناسایی اولیه گونه نماتد بر اساس ویژگی‌های ساختاری الگوی کوتیکولی انتهای بدن افراد ماده و ریخت‌سنجی لاروهای سن دوم انجام شد. برای تایید خصوصیات ریخت‌شناسی، از آغازگرهای اختصاصی Ink-14 و  $F/R$  به‌عنوان نشانگر SCAR و عمومی D2A/D3B از ناحیه 28SrDNA برای تکثیر اختصاصی قطعات ژنومی در واکنش زنجیره‌ای پلیمرز و توالی‌یابی استفاده شد. توالی جدید به دست آمده در پایگاه داده‌های ژنومی با رس‌شمار

گذشت ۶۰ روز، اندام های هوایی بوته ها حذف و ریشه آنها در آب جاری شستشو داده شده و در ظروف پلاستیکی درب دار تا زمان شمارش گال و کیسه تخم در دمای چهار درجه سلسیوس نگهداری شدند. شاخص گالزایی (Root Gall Index, GI) هر گیاه در والد های P<sub>1</sub> و P<sub>2</sub> و نسل های F<sub>1</sub>، F<sub>2-1</sub>، F<sub>2-2</sub> و BC<sub>1</sub>-R و BC<sub>1</sub>-S براساس درجه بندی ساسر و همکاران (Sasser *et al.*, 1984) و شاخص توده تخم (Egg Mass Index, EI) هر یک از گیاهان به ازای یک گرم ریشه براساس درجه بندی مولین و همکاران (Mullin *et al.*, 1991) با اندکی تغییرات، محاسبه شدند (جدول ۱). شاخص مقاومت (Resistance Index) بر اساس شاخص های گالزایی و تعداد توده تخم برای هر یک از گیاهان P<sub>1</sub>، P<sub>2</sub>، F<sub>1</sub>، F<sub>2-1</sub>، F<sub>2-2</sub>، BC<sub>1</sub>-R و BC<sub>1</sub>-S با استفاده از روش مولین و همکاران (Mullin *et al.*, 1991) محاسبه شد (رابطه ۱):

(رابطه ۱)

$$RI (\text{Resistance Index}) = GI (\text{Gall Index})^2 + EI (\text{Egg mass Index})^2$$

بر اساس ارزش RI بدست آمده، شاخص مقاومت ۲ نشان دهنده مصون نسبت به بیماری، ۳-۸: بسیار مقاوم، ۹-۱۸: مقاوم، ۱۹-۳۲: مقاومت متوسط، ۳۳-۵۰: نسبتاً مقاوم، ۵۱-۷۲: نسبتاً حساس، ۷۳-۹۸: حساس و ۱۶۲-۹۹: خیلی حساس بودند. بر اساس این شاخص، کمترین مقیاس مربوط به ژنوتیپ مقاوم است (Mullin *et al.*, 1991).

PQ818756 با توالی های موجود در پایگاه جهانی بانک ژن GenBank مقایسه شد (Sadeghi *et al.*, 2024).

برای تعیین نژاد جمعیت نماتد ریشه گرهی مورد مطالعه، از مجموعه های از میزبان های افتراقی مطابق با آزمون میزبان افتراقی کارولینای شمالی (Subbotin *et al.*, 2021) شامل ارقام پنبه، فلفل، بادام زمینی، توتون و گوجه فرنگی استفاده شد. این گیاهان در سه تکرار و یک شاهد منفی در مرحله چهار تا شش برگی و در عمق سه سانتی متری مجاور ریشه مایه زنی شدند. ریشه ها پس از گذشت ۵۰ تا ۵۵ روز از زمان تلقیح، براساس شاخص های گال (Gall Index) و توده تخم (Egg Mass Index) جمعیت نماتد مولد گره ریشه مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج نشان داد ارقام پنبه، فلفل و بادام زمینی نشانه ای از گال یا توده تخم نداشتند و نتایج آزمون به صورت واکنش ناسازگار بود. در مقابل، ارقام توتون و هندوانه نسبت به نماتد واکنش سازگار و مثبت داشتند و گال ها و توده های تخم در ریشه های آنها قابل مشاهده بود. گوجه فرنگی رقم راتگرز به عنوان شاهد و میزبان حساس به گونه های نماتد ریشه گرهی، واکنش سازگاری با نماتد نشان داد. بر اساس الگوی واکنش میزبان افتراقی، جدایه مذکور با نژاد یک نماتد گونه *M. javanica* مطابقت داشت (Sadeghi *et al.*, 2025). در طول اجرای آزمایش در فواصل زمانی مشخص و برحسب نیاز، کود آبیاری با کود کامل (Combifast NPK 20-20-20) با غلظت ۱/۵ در هزار انجام شد. پس از

جدول ۱- شاخص های گالزایی و توده تخم نماتد مولد گره ریشه

Table 1. Root galling and egg mass index scaling of root-knot nematode

(Sasser <i>et al.</i> , 1984; Mullin <i>et al.</i> , 1991)			
شاخص	گالزایی	شاخص	توده تخم
Index	Root galling index (%)	Index	Egg mass
	عدم گالزایی		عدم تولید توده تخم
1	No root galling	1	No egg mass production
2	5≥	2	1-2
3	6-10	3	3-6
4	11-18	4	7-10
5	19-25	5	11-20
6	26-50	6	21-30
7	51-65	7	31-60
8	66-75	8	61-100
9	100-76	9	100≤

and Jinks, 1982). وراثت‌پذیری خصوصی از نسبت واریانس افزایشی ( $\sigma_D^2$ ) به واریانس فنوتیپی ( $\sigma_{P_2}^2 = (\sigma_D + \sigma_H + \sigma_{EW})^2$ ) محاسبه شد (Falconer, 1989). روابط  $\sigma_{P_1}^2$  واریانس والد حساس (Blanco),  $\sigma_{P_2}^2$  واریانس والد مقاوم (Alabama #1),  $\sigma_{F_1}$  واریانس افراد نسل  $F_1$ ,  $\sigma_{F_2}$  واریانس لاین‌های  $F_2$ ,  $\sigma_{BC1}$  واریانس جمعیت تلاقی برگشتی با ژنوتیپ والد حساس،  $\sigma_{BC2}$  واریانس جمعیت تلاقی برگشتی با ژنوتیپ والد مقاوم،  $\sigma_{EW}$  واریانس اثرات محیطی،  $\sigma_D$  واریانس اثرات افزایشی و  $\sigma_H$  واریانس اثرات غلبه هستند (Mather and Jinks, 1982). مقایسه میانگین برای گال‌زایی و توده تخم و شاخص‌های مرتبط بین والدین با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار انجام شد. برای تحلیل اجزای واریانس ژنتیکی صفات، شاخص‌های  $(H/D)^{1/2}$ : نسبت ریشه دوم واریانس غالبیت به واریانس افزایشی که بزرگی و شدت اثر غالبیت را نسبت به اثرات افزایشی نشان می‌دهد،  $F/(D*H)^{1/2}$ : شاخص F نرمال‌شده برای سنجش جهت غالبیت (مثبت یا منفی) و میزان انحراف از نسبت تعادل افزایشی-غالبیت را نشان می‌دهد، محاسبه شدند. این شاخص‌ها با استفاده از داده‌های حاصل از والدین،  $F_1$ ،  $F_2$  و جمعیت‌های برگشتی محاسبه شدند.

### نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین والد حساس و مقاوم برای شاخص گال‌زایی و تولید توده تخم در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری وجود داشت. نتایج مقایسه میانگین شاخص گال‌زایی و تولید توده تخم نژاد یک نماتد مولد گره ریشه در هر سه آزمایش نشان داد که والد مقاوم (Alabama #1) کمترین امتیاز را نسبت به والد حساس (Blanco) داشت و کمترین میزان تولید توده تخم و گال‌زایی در والد مقاوم مشاهده شد (شکل ۱). میانگین شاخص گال‌زایی و توده تخم نتاج  $F_1$  حاصل از تلاقی  $Alabama \#1 \times$

نرمال بودن توزیع داده‌ها برای شاخص‌های گال‌زایی و توده تخم با استفاده از آزمون‌های شاپیرو-ویلک و آندرسون-دارلینگ با استفاده از نرم‌افزار SPSS (2010) ارزیابی شد. در مواردی که داده‌ها از توزیع نرمال انحراف داشتند، تبدیل داده‌ها با استفاده از تبدیل لگاریتمی ( $\log(x+1)$ ) انجام شد. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1.3 و مقایسه میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطوح احتمال پنج و یک درصد انجام شد. منابع تغییر جدول تجزیه واریانس بر مبنای طرح کاملاً تصادفی شامل واریانس ژنوتیپی، فنوتیپی و وراثت‌پذیری عمومی صفات مورد مطالعه در هیبریدهای  $F_1$  و نسل‌های  $F_2-1$ ،  $F_2-2$ ،  $BC_1-R$  و  $BC_1-S$  بر مبنای ارزش مورد انتظار (امید ریاضی) میانگین مربعات و خطای آزمایشی محاسبه شدند. مدل مورد استفاده برای تجزیه میانگین نسل‌ها، مدل ماتر و جینکز (Mather and Jinks, 1982) بود که بر اساس آن مجموع اثرات افزایشی [d]، مجموع اثرات غالبیت [h] و مجموع اثرات برآورد شد. اجزای تنوع نیز با استفاده از روابط زیر محاسبه شدند:

$$D = 4V_{F_2} - 2(V_{BC_1} + V_{BC_2}) \quad \text{(رابطه ۲)}$$

$$F = V_{BC_1} - V_{BC_2} \quad \text{(رابطه ۳)}$$

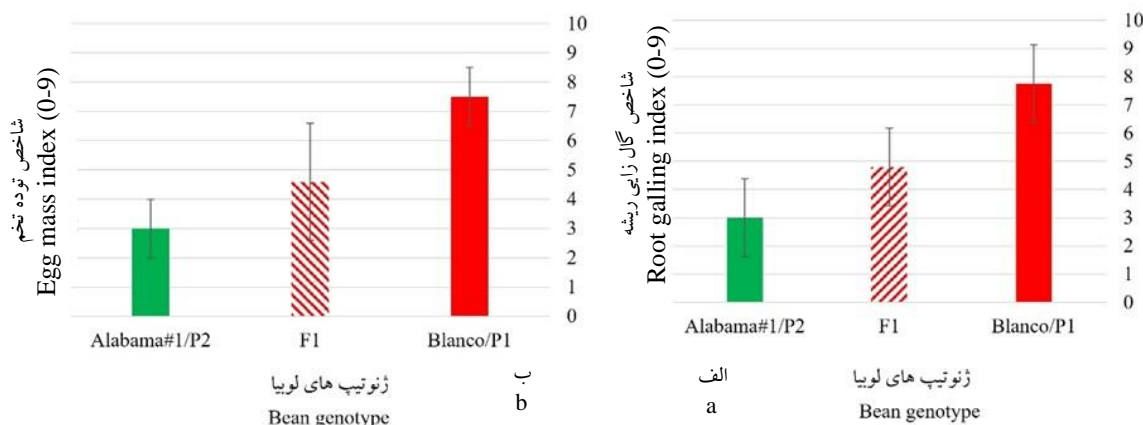
$$E_w = 1/4 (V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1}) \quad \text{(رابطه ۴)}$$

$$H = 4(\sigma_{BC_1} + \sigma_{BC_2} - \sigma_{F_2} - \sigma_{EW}) \quad \text{(رابطه ۵)}$$

D واریانس اثرات افزایشی ژنی، H واریانس اثرات غالبیت ژنی،  $E_w$  واریانس اثرات محیطی که از مقایسه میانگین مربعات خطا به دست آمد و F کوواریانس بین اثرات افزایشی و غالبیت، که جهت غالبیت آلی (به سمت والد مقاوم یا حساس) هستند (Mather and Jinks, 1982). میزان وراثت‌پذیری عمومی ( $h^2_p$ ) براساس واریانس والد‌های  $P_1$  و  $P_2$  و افراد  $F_2-1$ ،  $F_2-2$ ،  $BC_1-R$  و  $BC_2-S$  هر تلاقی با چهار روش مختلف برآورد شد (Mahmud and Kramer, 1951; Warner, 1952; Allard, 1999; Mather

غالب کنترل می‌شود و عامل حساسیت منجر به مقاومت مغلوب می‌شود (Pesqueira *et al.*, 2025). نتایج یک آزمایش در لویا چشم‌بلیلی منجر به شناسایی یک QTL جدید روی کروموزوم Vu01 شد که در نسل‌های F<sub>1</sub> و F<sub>2</sub> رفتار نیمه غالب داشت و برخلاف مقاومت کلاسیک ژن *Rk* در برابر جمعیت‌های مقاوم موثرتر بود (Ndeve *et al.*, 2019). چنین تفاوت‌هایی نشان دهنده وجود تنوع بالای ژنتیکی در منابع مقاومت و تفاوت در سازوکارهای کنترل مقاومت در بین ژنوتیپ‌ها بوده و وراثت مقاومت به نماتدهای مولد گره در لویا را به طور معنی‌داری تحت تاثیر نوع منبع ژنتیکی و گونه نماتد نشان می‌دهد (Orsi *et al.*, 2025). در همین رابطه، برخی منابع مقاومت نیز با تاکید بر تعاملات پیچیده ژنتیکی و مولکولی در واکنش به نماتدهای مولد گره، ساختار چندژنی و وجود اپیستازی در کنترل مقاومت را تایید می‌کنند. بر این اساس، تحلیل دقیق‌تر سازوکارهای ژنتیکی مقاومت در ژرم‌پلاسماهای مختلف، به ویژه ژرم‌پلاسماهای بومی ضروری بوده و کاربرد مهمی در برنامه‌های به‌نژادی خواهد داشت.

Blanco از میانگین دو والد انحراف معنی‌داری داشت و تفاوت بین والد حساس و نتاج F<sub>1</sub> در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار و بین والد مقاوم و F<sub>1</sub> غیرمعنی‌دار بود (جدول ۲). نتایج مقایسه دو به دو نشان داد که انتخاب Blanco به عنوان والد حساس و Alabama #1 به عنوان والد مقاوم برای تلاقی و ایجاد نتاج F<sub>1</sub> مناسب بود (جدول ۳). این الگو برخلاف نتایج آزمایشی است که در آن نسل F<sub>1</sub> حاصل از تلاقی لویا رقم حساس Paulista با لاین مقاوم PI-165426 به نژاد یک *M. incognita* کاملاً مقاوم گزارش شده و نسبت ۳:۱ در نسل F<sub>2</sub> مشاهده شد. در آزمایش یاد شده، الگوی به‌دست آمده نشان دهنده وراثت غالب تک‌ژنی بوده است (Di Vito *et al.*, 2007). اما در پژوهش‌های ژنومیک جدید ارزیابی ژنتیکی مقاومت به *M. incognita* و *M. javanica*، فنوتیپ نتاج F<sub>1</sub> حاصل از تلاقی بین لویای سبز حساس (Helda و Perona) و رقم مقاوم Ouro Negro برای شاخص گال‌زایی ریشه و تولید توده تخم نشان دهنده حساسیت به هر دو جدایه بود که بیانگر وراثت مغلوب مقاومت به نماتد است. بنابراین مقاومت عمدتاً توسط اثرات ژنتیکی جزئی تا



شکل ۱- مقایسه میانگین شاخص گال‌زایی ریشه (الف) و شاخص توده تخم (ب) نژاد یک نماتد مولد گره ریشه در والدین و هیبریدهای لویا حاصل از تلاقی Alabama #1 × Blanco

Fig. 1. Mean comparison of root galling (a) and egg mass (b) indices of root-knot nematode race 1 in parents and F<sub>1</sub> hybrids of Alabama #1 × Blanco beans

جدول ۲- مقایسه میانگین شاخص گال‌زایی ریشه و شاخص توده تخم نژاد یک نماتد مولد گره ریشه در والدین و هیبریدهای لوبیا حاصل از تلاقی Alabama #1 × Blanco

Table 2. Mean comparison of root galling and egg mass indices of root-knot nematode race 1 in parents and F<sub>1</sub>

hybrids of Alabama #1 × Blanco beans		
ژنوتیپ‌های لوبیا Bean genotypes	شاخص گال‌زایی Root galling	شاخص توده تخم Egg mass
Blanco	7.75	7.50
Alabama#1	3.50	3.50
F <sub>1</sub>	4.80	4.67
LSD= 2.98	0.0010	0.0019

باشد. ارزیابی ارزش‌های فنوتیپی صفات بر پایه شاخص - های مورد بررسی در والدین و نسل‌های F<sub>1</sub>، F<sub>2-1</sub>، F<sub>2-2</sub>، BC<sub>1</sub>-S و BC<sub>1</sub>-R نشان داد که ارزش‌های فنوتیپی جمعیت F<sub>2</sub> و تلاقی‌های برگشتی با ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم، بیشتر از ارزش فنوتیپی ژنوتیپ مقاوم و تقریباً برابر ژنوتیپ حساس بود که نشان دهنده غالبیت نسبی به سمت ارزش فنوتیپی والد حساس (Blanco) می‌باشد (جدول ۳).

نتایج نشان داد که در نسل در حال تفکیک F<sub>2</sub>، تعدادی از افراد از لحاظ ارزش‌های فنوتیپی خارج از محدوده والدین قرار گرفتند. ارزش مشاهده شده شاخص - های مرتبط، بیشتر از والد حساس دارای حداکثر مقدار صفت و کمتر از والد مقاوم دارای حداقل مقدار صفت بود. علی‌رغم اینکه چنین وضعیتی ممکن است ناشی از عوامل محیطی باشد، تنوع ژنتیکی دو والد با زمینه متفاوت ژنتیکی می‌تواند در بروز تفکیک متجاوز از صفت، موثر

جدول ۳- ارزش‌های فنوتیپی شاخص‌های مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه در والدین، هیبریدها، جمعیت‌های F<sub>2</sub> و تلاقی‌های برگشتی لوبیا حاصل از Alabama #1 × Blanco

Table 3. Phenotypic values of resistance indices of root-knot nematode race 1 in in parents, F<sub>1</sub> hybrids, F<sub>2</sub> populations and backcrosses of Alabama #1 × Blanco beans

شاخص Index	Blanco m <sup>1</sup> ±SD <sup>2</sup>	Alabama #1 m±SD	F <sub>1</sub> m±SD	F <sub>2-1</sub> m±SD	F <sub>2-2</sub> m±SD	BC <sub>1</sub> -S m±SD	BC <sub>1</sub> -R m±SD	T (P <sub>1</sub> -P <sub>2</sub> )
شاخص GI <sup>3</sup>	1±7.75	1±3.5	1.48±4.8	1.58±6.45	1.92±6.21	1.2±7.5	1.56±7.4	1.86**
شاخص EI <sup>4</sup>	1.1±7.5	1±3.5	2±4.67	1.66±6.18	1.92±6.21	1.2±7.5	1.56±7.4	1.9**

<sup>1</sup> میانگین، <sup>2</sup> انحراف معیار، <sup>3</sup> GI: شاخص گال‌زایی ریشه، <sup>4</sup> EI: شاخص توده تخم و \*\* معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد  
<sup>1</sup> Mean; <sup>2</sup> Standard deviation; <sup>3</sup> GI; Root galling index, <sup>4</sup> EI; Egg mass index and \*\* Significant at 1% probability level

جمعیت F<sub>2</sub> به عنوان یک نسل در حال تفرق، دارای افراد متفاوت با محتوای ژنتیکی هتروزیگوت بود، در حالی که واریانس مشاهده شده در والد حساس و مقاوم متاثر از عوامل محیطی و غیرژنتیکی می‌باشد (جدول ۴). بنابراین واریانس فنوتیپی مشاهده شده در نسل F<sub>2</sub> مجموع واریانس محیطی و ژنتیکی است.

برآورد فراسنجه‌های (پارامترهای) ژنتیکی شاخص‌های مورد بررسی در دو والد، نتایج F<sub>1</sub> و جمعیت F<sub>2</sub> شامل واریانس محیطی، ژنوتیپی و فنوتیپی و وراثت‌پذیری عمومی براساس ارزش مورد انتظار نشان داد که واریانس فنوتیپی شاخص‌های مورد بررسی در جمعیت F<sub>2</sub> بیشتر از والد حساس و مقاوم بود. این موضوع ناشی از عدم یکنواختی محتوای ژنتیکی

جدول ۴- واریانس فنوتیپی و ژنوتیپی و وراثت پذیری عمومی شاخص های مورد مطالعه در جمعیت F<sub>2</sub> لوبیا حاصل از Alabama #1 × Blanco

Table 4. Phenotypic and genotypic variance and general heritability of the studied traits in the F<sub>2</sub> population of

شاخص Index	Phenotypic variance				واریانس محیطی Env. variance	واریانس ژنتیکی Genetical variance	وراثت پذیری عمومی Broad-sense Heritability
	Blanco	Alabama #1	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>			
شاخص GI <sup>1</sup>	1.12	0.61	1.1	2.8	0.94	1.86	0.66
شاخص EI <sup>2</sup>	1	0.58	1.4	2.62	0.99	1.63	0.62

<sup>1</sup>GI; Root galling index and <sup>2</sup> EI; Egg mass index

جدول ۵- اجزای واریانس شاخص های GI و EI در تلاقی #1 Alabama × Blanco لوبیا در واکنش با نژاد یک نماتد مولد گره ریشه

Table 5. The components of variation for GI and EI indices in Blanco × Alabama #1 beans in response to root-

شاخص Index	Components of variation					
	H	D	E <sub>w</sub>	F	F/(D*H) <sup>1/2</sup>	(H/D) <sup>1/2</sup>
شاخص GI	8.4	3.36	0.98	1	0.19	1.25
شاخص EI	9.6	2.64	1.09	1	0.2	1.91

<sup>1</sup>GI; Root galling index and <sup>2</sup> EI; Egg mass index

آن جمعیت نسل F<sub>2</sub> حاصل از تلاقی لوبیا رقم Apore (دارای مقاومت غالب) با یک والد حساس، تحت تاثیر ژن های تغییر دهنده بیان قرار گرفته و فنوتیپ، غالبیت ناقص داشت، مطابقت دارد. در یک آزمایش درباره مقاومت به *M. javanica* و *M. incognita* در لوبیا رقم Ouro Negro، حداقل تعداد ژن های دخیل در مقاومت به نماتد حدود دو یا سه برآورد شد. تجزیه و تحلیل ژنتیکی جمعیت های در حال تفکیک F<sub>2</sub>، اپیستازی مغلوب تکراری را به عنوان الگوی وراثتی دخیل در مقاومت تایید کرد (Pesqueira et al., 2025). سایر یافته های ژنومیکی جدید با استفاده از روش ارتباط ژنومی گسترده (GWAS)، مقاومت به *M. incognita* در لوبیا را دارای ساختار چندژنی با دخالت ژن های اپیستاتیک و تغییر دهنده نشان داده است (Giordani et al., 2022). این شواهد نشان دهنده پیچیدگی ساختار ژنتیکی مقاومت فراتر از توصیف ساده غالب-مغلوب در لوبیا هستند که ضرورت

نتایج تجزیه اجزای واریانس ژنتیکی نشان داد که برای هر دو شاخص مورد بررسی، اثرات غالبیت (H) بزرگتر از اثرات افزایشی (D) بود (جدول ۵). نسبت (H/D)<sup>1/2</sup> برای شاخص گالزایی (GI) و توده تخم (EI) به ترتیب ۱٫۲۵ و ۱٫۹۱ برآورد شد که نشان دهنده اهمیت بیشتر اثرات غالبیت در کنترل این صفات است. شاخص توده تخم با نسبت ۱/۹۱ بیشتر تحت تاثیر اثرات غالبیت قرار داشت، در حالی که شاخص گالزایی با نسبت ۱/۲۵ اثرات غالبیت کمتری نشان داد. مقادیر مثبت F در هر دو شاخص (EI: 1، GI: 1) نشان دهنده غالبیت جهت دار آلل های مؤثر بر افزایش صفات است.

کاهش معنی دار تعداد توده تخم در واحد وزن ریشه، به ویژه زمانی که اثرات غالبیت نسبت به اثرات افزایشی برتری اندکی داشته باشند، ممکن است نشان دهنده غالبیت ناقص به نفع مقاومت باشد. این موضوع با نتایج آزمایش کلاسیک کنترل ژنتیکی *M. incognita* توسط فریرا و همکاران (Ferreira et al., 2012) که در

تحلیل‌های دقیق‌تر در نسل‌های تفکیکی در ژرم‌پلاسماهای متنوع را بیش از پیش آشکار می‌سازند. مقدار مثبت فراسنج  $F(h/d)$  نشان دهنده غالبیت ژن‌های والد حساس است که مقدار بیشتری از شاخص گال‌زایی و توده تخم را در مقایسه با والد مقاوم به خود اختصاص داد. همچنان که انتظار می‌رفت، ژن‌های غالب تعیین‌کننده و/یا تاثیرگذار بر هر دو شاخص، در والد با مقدار بالای امتیاز بیماری (حساسیت) جمع شدند، زیرا والدین براساس بیشترین شاخص (۹-۶: حساس و خیلی حساس) و کمترین شاخص (۳-۱: مصون تا مقاوم) انتخاب شدند (جدول‌های ۱ و ۲ و شکل ۱). بالا بودن مقدار  $F$  استاندارد شده نشان دهنده بزرگی اثرات  $hd$  در شاخص‌های  $EI$  نسبت به  $GI$  می‌باشد.

واریانس محیطی ( $E$ ) به‌عنوان بخشی از واریانس فنوتیپی کل، ناشی از عوامل غیرژنتیکی مانند تفاوت‌های ناشی از محیط رشد و پس‌زمینه ژنتیکی گیاه (غیر از ژن‌های مقاومت) است. افزایش واریانس محیطی، اجزای ژنتیکی (مانند واریانس افزایش و غالبیت) و ارزیابی وراثت‌پذیری را کاهش داده و باعث کاهش دقت‌گزینش می‌شود. حتی صفاتی با پایه ژنتیکی قوی ممکن است به دلیل نوسان بالا در محیط، وراثت‌پذیری ظاهراً کمی داشته باشند. بنابراین، تفسیر وراثت‌پذیری بدون در نظر گرفتن کیفیت طراحی آزمایش، می‌تواند گمراه‌کننده باشد و درک نادرستی از نقش ژن‌ها ارائه دهد. در برخی از تحقیقات، مدل‌های ترکیبی و تحلیل چند محیطی برای جداسازی موثرتر اجزای واریانس پیشنهاد شده است (Argaw et al., 2024).

نتایج مربوط به اجزای واریانس نشان داد که اجزای واریانس توارثی ( $D$  و  $H$ ) در جمعیت لوییایی مورد مطالعه، از واریانس مربوط به تنوع محیط ( $E_w$ ) بزرگتر بود (جدول‌های ۴ و ۵). بنابراین می‌توان به صحت نتایج و اثر کم محیط اطمینان داشت. میانگین وراثت‌پذیری عمومی برای دو شاخص  $GI$  و  $EI$  بالا بود (جدول ۶).

تفاوت قابل توجهی بین وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی در تلاقی انجام شده وجود داشت که نشان دهنده سهم بیشتر اثر غالبیت نسبت به اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی صفات است و گزینش لاین مقاوم به بیماری در نسل‌های اولیه که دارای محتوای ژنتیکی ناپایداری بوده و تفرق نشان می‌دهد، باید در نسل‌های اصلاحی پیشرفته گزینش انجام شود. نتایج اجزای واریانس نشان دهنده قوی‌تر بودن اثرات غالبیت نسبت به اثرات افزایشی در شدت گال‌زایی و تعداد توده تخم است. به علاوه، شواهد ژنتیکی و ژنومی اخیر نشان دهنده نقش قابل توجه اپیستازی در کنترل مقاومت به نماتد مولد گره می‌باشند. به‌عنوان مثال، در ارزیابی لوییایی رقم *Ouro Negro*، مشخص شد که مقاومت به گال‌زایی و تولید توده تخم تحت تاثیر حداقل دو ژن مغلوب موثر که در آن وجود آلل‌های مغلوب هر دو ژن برای بروز مقاومت ضروری است، قرار داشته و اپیستازی مغلوب مضاعف، نقش مهمی در ایجاد فنوتیپ مقاومت به نماتد دارد (Pesqueira et al., 2025). بررسی وراثت ژنتیکی مقاومت به گال‌زایی و تولید مثل نماتد مولد گره در لوییایی، نقش سه ژن مستقل در بروز مقاومت را تایید کرده است. ژن مغلوب *mir-1* و غالب *Mig-1* به ترتیب عامل مقاومت به تولید توده تخم و گال‌زایی توسط *M. incognita* و ژن غالب *Mjg-1* برای مقاومت به گال‌زایی *M. javanica* هر کدام از این سه ژن مستقل به ارث رسیده و بخش متفاوتی از پاسخ گیاه را کنترل می‌کنند. به عبارت دیگر این پدیده نمایشی از مقاومت افتراقی و متمایز است (Roberts et al., 2008). این یافته، همراه با شواهد دیگری از تعامل QTLs در پنبه (*qMi-C11* و *qMi-C14*) و لوییایی چشم‌بلیبی نشان می‌دهند که مقاومت به نماتد مولد گره معمولاً ساختاری چند لوکوسی با تأثیرات غالب-مغلوب و اپیستاتیکی دارد (Kumar et al., 2016; Santos et al., 2019; Ndeve et al., 2018). تجزیه و تحلیل ژنتیکی لاین برگزیده Auburn 623RNR پنبه، دو QTL مقاوم به

نماتد مولد گره با برهمکنش اپیستاتیک، qMi-C11 و qMi-C14 را شناسایی کرده است که به ترتیب بر تشکیل گال و تولید مثل نماتد تاثیر می گذارند (He et al., 2014; Kumar et al., 2016). تحقیقات با هدف ارزیابی اثرات اپیستاتیک در جمعیت ژنتیکی در حال تفکیک ایجاد شده فقط برای جایگاه qMi-C14 نشان داد که تنها ۲۴/۵ درصد از کل تنوع فنوتیپی برای تولید توده تخم تحت تاثیر این جایگاه

بوده و ارتباط معنی داری هم با تشکیل گال ندارد. این آزمایش با نسبت دادن تاثیر اصلی کمتر این جایگاه بر تولید مثل نماتد، وجود اپیستازی با جایگاه qMi-C11 در ایجاد مقاومت به نماتد مولد گره در منبع Auburn 623RNR را تایید کرد (Kumar et al., 2016). بنابراین، در شناخت کامل سازوکار مقاومت، بررسی دقیق نسل های F<sub>1</sub>، F<sub>2</sub> و BC<sub>1</sub> با مدل های ژنتیکی مناسب ضرورت دارد.

جدول ۶- وراثت پذیری عمومی و خصوصی در تلاقی #1 Balanco × Alabama لویا برای مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه

Table 7. Broad and narrow sense heritability in Blanco × Alabama #1 beans for resistance to root-knot nematode race 1

شاخص	وراثت پذیری عمومی (h <sup>2</sup> <sub>b</sub> )				وراثت پذیری خصوصی (h <sup>2</sup> <sub>n</sub> )	
	Mahmud and Kramer (1951)	Allard (1960)	Warner (1952)	Mather and Jinks (1982)	Average	Falconer (1989)
شاخص GI	0.66	0.88	0.97	0.65	0.79	0.3
شاخص EI	0.72	0.71	0.97	0.58	0.74	0.2

نتایج آزمون کای اسکوئر (X<sup>2</sup>) نشان داد که فراوانی مشاهده شده افراد حساس و مقاوم در F<sub>1</sub> با نسبت مورد انتظار ۳:۱ و در گیاهان نسل F<sub>2</sub> با نسبت مورد انتظار ۱:۳ مندرلی مطابقت دارد (جدول ۷). در گیاهان جمعیت-های تلاقی برگشتی با والد حساس و تلاقی برگشتی با والد مقاوم براساس شاخص مقاومت به ترتیب ۱ و ۲ فرد مقاوم بودند و باقیمانده افراد واکنش حساس و خیلی حساس داشتند (جدول ۷).

نتایج حاصل نشان دهنده غالبیت پاسخ حساسیت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه در جمعیت تلاقی داده شده می باشد. مطابقت فراوانی فنوتیپ های حساس و مقاوم در F<sub>1</sub> با نسبت ۳:۱ و در F<sub>2</sub> با نسبت ۱:۳ نشان دهنده اپیستازی مغلوب مضاعف است که نشانه کلیدی از وجود ژن های تغییر دهنده بیان و ساختار چند لوکوسی در تعیین مقاومت به نماتد بوده (جدول ۷) و حاکی از غالبیت کامل، علی رغم ماهیت ناقص مقاومت است. این نتیجه نشان می دهد که ژن مقاومت عملاً مغلوب و

حساسیت غالب است و مقاومت به صورت مغلوب ظهور می یابد. گرچه نتایج آزمون کای اسکوئر مطابق با نسبت ۳:۱ بودند، اما بررسی شدت فنوتیپی نشان دهنده حساسیت متوسط در افراد هتروزیگوت است. این وضعیت نشان دهنده غالبیت ناقص است؛ جایی که R<sub>t</sub> نسبتاً حساس عمل می کند. چنین ساختاری با نتایج آزمایش اخیر (Pesqueira et al., 2025) در نسل های F<sub>1</sub> و F<sub>2</sub> لویا از نظر مقاومت به نماتد مولد گره نیز همخوانی دارد. بر اساس نتایج آزمایش یاد شده، نسل F<sub>1</sub> به طور کامل حساس و الگوهای فنوتیپی در جمعیت F<sub>2</sub> نشان دهنده وراثت اپیستازی مغلوب مقاومت بود. براساس این یافته ها، می توان نتیجه گرفت که در جمعیت های مورد بررسی، حساسیت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه تحت کنترل ژن غالب است، در حالی که مقاومت مغلوب است و ظهور آن نیازمند حضور دو نسخه از آلل مغلوب بوده یا تحت تأثیر اپیستازی قرار دارد. این دیدگاه با ساختار چندلوکوسی و اپیستاتیکی که در

ترکیب ژنوتیپی خاصی دارند، داشته باشد. این امکان وجود دارد که ژنوتیپ مقاوم دارای نفوذپذیری ناقص بوده و در شرایط محیطی آزمایش، فنوتیپ حساس از خود نشان داده باشد. به علاوه عوامل محیطی یا خطای ارزیابی در شرایط گلخانه نیز می‌توانند در انحراف از نسبت مندلی نقش داشته باشند (Visscher *et al.*, 2008). بر این اساس اگرچه ژنتیک پایه مقاومتی، مغلوب است، بروز کامل مقاومت در جمعیت برگشتی با محدودیت‌هایی همراه است که با ساختار چندژنی و تعامل ژن × محیط قابل توجیه است.

جمعیت‌های F<sub>2</sub> و برگشتی مشاهده شده، مطابقت داشته و نشان می‌دهد که بررسی دقیق نسل‌های تفکیکی در چارچوب مدل‌های ژنتیکی پیشرفته (نظیر بررسی اپیستازی) ضروری است. اگرچه براساس الگوی توارث مغلوب انتظار می‌رفت که تقریباً نیمی از گیاهان جمعیت برگشتی با والد مقاوم (BC<sub>1</sub>-R) مقاوم باشند، اما تنها دو گیاه از ۴۴ گیاه مقاومت نشان دادند. این انحراف از نسبت مندلی ممکن است دلایل متعددی از جمله احتمال دخالت ژن‌های تغییر دهنده بیان یا ساختار اپیستازی مغلوب مضاعف که برای بروز کامل مقاومت، نیاز به

جدول ۷- واکنش هیبریدهای F<sub>1</sub>، F<sub>2</sub> و تلاقی‌های برگشتی حاصل از تلاقی Blanco × Alabama #1 لویا برای مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه

Table 7. Reactions of F<sub>1</sub> hybrids, F<sub>2</sub> populations and backcrosses derived from Blanco × Alabama #1 beans for resistance to root-knot nematode race 1

جمعیت Population	تعداد Number	فراوانی مشاهده شده Observed frequency		فراوانی مورد انتظار Expected frequency		نسبت مورد انتظار Expected ratio	کای اسکوئر Chi-square	P>0.05
		مقاوم Resistance	حساس Susceptible	مقاوم Resistance	حساس Susceptible			
F <sub>1</sub>	9	7	2	7	2	3:1	0.04	0.85
F <sub>2-1</sub>	160	41	119	40	120	1:3	0.03	0.86
F <sub>2-2</sub>	186	55	131	46	140	1:3	2.07	0.15
BC <sub>1</sub> -R(=F <sub>1</sub> ×P <sub>R</sub> )	44	1	43	-	-	Susceptible	-	-
BC <sub>1</sub> -S(=F <sub>1</sub> ×P <sub>S</sub> )	39	2	37	-	-	Susceptible	-	-

والد حساس و نشان دهنده غالبیت نسبی به سمت والد حساس بود. واریانس‌های فنوتیپی مشاهده شده در نتاج F<sub>2</sub> بیشتر از واریانس‌های مشاهده شده در والد‌ها و نشان دهنده غیریکنواختی محتوای ژنتیکی نتاج F<sub>2</sub> بود. ارزیابی اجزای واریانس نشان داد که بالا بودن اثرات افزایشی در شاخص گال‌زایی، احتمال کنترل چندژنی این صفت را تایید می‌کند، در حالی که غالبیت بالاتر در شاخص توده تخم می‌تواند نشان دهنده احتمال وجود یک ژن غالب اصلی در کنترل این صفت باشد. این تفاوت ساختاری بین شاخص‌ها، نشان دهنده پیچیدگی ژنتیکی مقاومت به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه است. استفاده عملی از این نتایج، به ویژه انتخاب والد

### نتیجه‌گیری

نتایج این تحقیق نشان داد که شدت گال‌زایی و میزان توده تخم نژاد یک نماتد مولد گره ریشه (*Meloidogyne javanica*) در والد مقاوم (Alabama #1) به‌طور معنی‌داری کمتر از والد حساس (Blanco) بود. این تفاوت نشان‌دهنده کارایی ژنتیکی والد Alabama #1 در محدود کردن رشد و تکثیر نماتد بوده و تاییدی بر نقش آن به عنوان منبع مقاومت در برنامه‌های به‌نژادی لویا است. تفاوت میانگین شاخص‌های گال‌زایی و توده تخم بین F<sub>1</sub> با والد حساس معنی‌دار بود. ارزش‌های فنوتیپی مشاهده شده در نتاج F<sub>2</sub> و تلاقی‌های برگشتی با والد‌ها، بیشتر از ارزش فنوتیپی والد مقاوم، تقریباً برابر

ژن‌های مفید در ژنوتیپ‌های لوبیا شود.

### سپاسگزاری

این پژوهش در قالب طرح تحقیقاتی شماره ۷-۰۸-۰۸-۹۵۱۰۲ مصوب موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی اجرا شده است. نگارندگان از معاونت ثبت و شناسایی ارقام گیاهی برای فراهم کردن امکانات گلخانه‌ای و آزمایشگاهی این تحقیق تشکر و قدردانی می‌نمایند.

Alabama #1 به عنوان منبع ژنتیکی مقاوم می‌تواند در توسعه ارقام اصلاح‌شده مقاوم لوبیا به نژاد یک نماتد مولد گره ریشه مؤثر باشد. وجود اثرات افزایشی در شاخص گال‌زایی نیز نشان می‌دهد که انتخاب مبتنی بر فنوتیپ در نسل‌های پیشرفته (F<sub>2</sub> و بالاتر) می‌تواند به شکل تدریجی ولی موثر، باعث بهبود مقاومت در لوبیا به نماتد مولد گره ریشه شود. بهره‌گیری از آزمون‌های گرینش نسل‌های برگشتی و استفاده از شاخص‌های مقاومتی دقیق‌تر، می‌تواند باعث افزایش سرعت تثبیت

### References

### منابع مورد استفاده

- Allard, R.W. 1999. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons. New York. USA.
- Argaw, T., Fenta, B.A., and Assefa, E. 2024. Application of factor analytic and spatial mixed models for the analysis of multi-environment trials in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Ethiopia. *PLoS ONE*, 19(4), e0301534. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0301534>
- Azizi, K., Ghaderi, R., and Abdolahi, M. 2022. A review of studies carried out on plant-parasitic nematodes infecting legumes and oilseed crops in Iran. *Iranian Journal of Nematology*, 1(1), pp.89-101. doi: 10.22034/ijon.2022.526918.1011
- Barrons, K.C. 1940. Root-knot resistance in beans. *Journal of Heredity*, 31, pp.35-38. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a104792>
- Das, S., DeMason, D.A., Ehlers, J.D., Close, T.J., and Roberts, P.A. 2008. Histological characterization of root-knot nematode resistance in cowpea and its relation to reactive oxygen species modulation. *Journal of Experimental Botany*, 59(6), pp.1305-1313. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern036>
- Di Vito, M., Parisi, B., Carboni, A., Ranalli, P., and Catalano, F. 2007. Genetics and introgression of resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Nematologia Mediterranea*, 35(2), pp.193-198.
- Di Vito, M., Parisi, B., Carboni, A., Ranalli, P., and Catalano, F. 2005. Response of common bean (*Phaseolus vulgaris*) to Italian populations of four species of *Meloidogyne*. *Nematologia Mediterranea*, 33(1), pp.19-23.
- Ferreira, S., Antonio, L., Gomes, A., Maluf, W.R., Furtini, I.V., and Campos, V.P. 2012. Genetic control of resistance to *Meloidogyne incognita* race 1 in the Brazilian common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cv. Aporé. *Euphytica*, 186(3), pp.867-873. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0655-7>
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics, (3<sup>rd</sup> Ed). Longman Scientific and Technical. New York, USA.

- Ghayedi, S., and Abdollahi, M. 2014.** Evaluation of eight bean cultivars for resistance to root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*). *Seed and Plant Improvement Journal*, 30(1), pp.17-36. [In Persian]. doi: 10.22092/SPIJ.2017.111198
- Giordani, W., Gama, H.C., Chiorato, A.F., Marques, J.P.R., Huo, H., Benchimol- Reis, L.L., Camargo, L.E.A., Garcia, A.A.F., and Vieira, M.L.C. 2022.** Genetic mapping reveals complex architecture and candidate genes involved in common bean response to *Meloidogyne incognita* infection. *The Plant Genome*, 15(1), p.e20161. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20161>
- Goverse, A., and Smant, G. 2014.** The activation and suppression of plant innate immunity by parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 52:12.1, pp.12-23. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-102313-050118>
- He, Y., Kumar, P., Shen, X., Davis, R.F., Van Becelaere, G., May, O.L., Nichols, R., and Chee, P. 2014.** Re-evaluation of the inheritance for root-knot nematode resistance in the Upland cotton germplasm line M-120 RNR revealed two epistatic QTLs conferring resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 127, pp.1343-1351. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2302-2>
- Is-Bell, C.L. 1931.** Nematode resistance in beans. *Journal of Heredity*, 22, pp.191-198.
- Jones, J.T., Helder, J., Haegeman A., Jones, M.G.K., Palomares-Rius, J.E., Danchin, E.G.J., Kikuchi, T., Wesemae, W.M.L., Gaur, H.S., and Perry, R.N. 2013.** Top 10 plant parasitic nematodes in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 14(9), pp.946-961. <https://doi.org/10.1111/mpp.12057>
- Kumar, P., He, Y., Singh, R., Davis, R.F., Guo, H., Paterson, A.H., Peterson, D.G., Shen, X., Nichols, R.L., and Chee, P.W. 2016.** Fine mapping and identification of candidate genes for a QTL affecting *Meloidogyne incognita* reproduction in upland cotton. *BMC Genomics*, 17(1), pp. 567. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2954-1>
- Lisciani, S., Marconi, S., Le Donne, C., Camilli, E., Aguzzi, A., Gabrielli, P., Gambelli, L., Kunert, K., Marais, D., Vorster, B.J., and Alvarado-Ramos, K. 2024.** Legumes and common beans in sustainable diets: nutritional quality, environmental benefits, spread and use in food preparations. *Frontiers in Nutrition*, 6(11), p.1385232. <https://doi.org/10.3389/fnut.2024.1385232>
- Mahmud, I., and Kramer, H.H. 1951.** Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. *Agronomy Journal*, 43(12), pp.605-09. <https://doi.org/10.2134/agronj1951.00021962004300120005x>
- Mather, K., and Jinks, J.L. 1982.** Biometrical genetics, (3rd Ed.) Chapman and Hall, London.
- Mullin, B.A., Abawi, G.S., Pastor-Corrales, M.A., and Kornegay, J.L. 1991.** Reactions of selected bean pure lines and accessions to *Meloidogyne* species. *Plant Disease*, 75, pp.1212-1216. <https://doi.org/10.1094/PD-75-1212>
- Naderpour, M. Lund, O.S., Larsen, R., and Johansen, I.E. 2010.** Potyvirus resistance derived from cultivars of *Phaseolus vulgaris* carrying *bc-3* co-segregates with homozygotic presence of a mutated *eIF4E* allele. *Molecular Plant Pathology*, 11(2), pp.255-263. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00602.x>

- Ndeve, A.D., Santos, J.R., Matthews, W.C., Huynh, B.L., Guo, Y.N., Lo, S., Muñoz-Amatriaín, M., and Roberts, P.A. 2019.** A novel root-knot nematode resistance QTL on chromosome Vu01 in cowpea. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9(4), pp.1199-1209. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200881>
- Omwega, C.O., Thomason, I.J., and Roberts, P.A. 1990.** A single dominant gene in common bean conferring resistance to three root-knot nematode species. *Phytopathology*, 80, pp. 745-748. <https://doi.org/10.1094/Phyto-80-745>
- Orsi, N., Marques, J.P.R., Bibiano, L.B.J., Camargo, L.E.A., Pinheiro, D.G., and Vieira, M.L.C. 2025.** Genotype-specific responses of common bean to *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology*, 115(5), pp.535-547. <https://doi.org/10.1094/PHTO-10-24-0313-R>
- Pesqueira, A.M., González, A.M., Barragán-Lozano, T., Arnedo, M.S., Lozano, R., and Santalla, M. 2025.** Insights into the genetics underlying the resistance to root-knot nematode reproduction in the common bean Ouro Negro. *Plants*, 14(7), p-1073. <https://doi.org/10.3390/plants14071073>
- Proite, K., Carneiro, R., Falcão, R., Gomes, A., Leal- Bertioli, S., Guimarães, P., and Bertioli, D. 2008.** Post- infection development and histopathology of *Meloidogyne arenaria* race 1 on *Arachis* spp. *Plant Pathology*, 57(5), pp.974-980. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01861.x>
- Roberts, P., Matthews, W., Ehlers, J., and Helms, D. 2008.** Genetic determinants of differential resistance to root-knot nematode reproduction and galling in lima bean. *Crop Science*, 48(2), pp.553-561. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.07.0384>
- Roberts, P.A. 2022.** Integrated management of root-knot and other nematodes in food legumes. *In: Integrated Nematode Management: State of the Art and Visions for the Future*. pp.132-137. Wallingford UK: CABI. <https://doi.org/10.1079/9781789247541.0019>
- Sadeghi, L., Jamali, S., Naderpour, M., Asareh, M.H., Lahiji, H.S., and Naghavi, M.R. 2021.** Reactions of selected bean cultivars and accessions to Iranian populations of *Meloidogyne javanica* and race 2 of *M. incognita*. *Crop Protection*, 140, pp.105433. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105433>
- Sadeghi, L., Jamali, S., Naderpour, M., Naghavi, M.R., Samizadeh Lahiji, H., and Naghavi, M.R. 2024.** Determination of species and races of root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) for establishing pure populations in breeding trials. *Iranian Journal of Nematology*, 1(2), pp.233-246. doi: 10.22034/IJON.2023.710640
- Sadeghi, L., Naderpour, M., Jamali, S., Naghavi, M.R., Samizadeh Lahiji, H., Jazayeri Noushabadi, M.R., and Kheiri, F., 2025.** Molecular identification of hybrid progeny in common bean for breeding programs for improved resistance to root-knot nematodes. *Journal of Crop Improvement*, 39(3), pp.208-224. doi:10.1080/15427528.2025.2475806
- Santos, J.R.P., Ndeve, A.D., Huynh, B.L., Matthews, W.C., and Roberts, P.A. 2018.** QTL mapping and transcriptome analysis of cowpea reveals candidate genes for root-knot nematode resistance. *PLoS*

*One*, 13(1), p.e0189185. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189185>

- Sasser, J.N., Carter, C.C., and Hartman, K.M. 1984.** Standardization of host suitability studies and reporting of resistance to root-knot nematodes. North Carolina State University and U.S. Agency for International development, Raleigh. NC, 27695, USA.
- Sobczak, M., Avrova, A., Jupowicz, J., Phillips, M.S., Ernst, K., and Kumar, A. 2005.** Characterization of susceptibility and resistance responses to potato cyst nematode (*Globodera* spp.) infection of tomato lines in the absence and presence of the broad-spectrum nematode resistance *Hero* gene. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18: pp.158–168. <https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0158>
- Starr, J.L., and Mercer, C. 2009.** Development of Resistant Varieties. pp.326-337. In: Perry R.N., Mones M., and Starr J. (Eds.). Root-knot nematodes. CAB International, Wallingford, UK. <https://doi.org/10.1079/9781845934927.03>
- Subbotin, S.A., Rius, J.E.P., and Castillo, P. 2021.** Systematics of root-knot nematodes (Nematoda: Meloidogynidae). Series: Nematology Monographs and Perspectives. Vol. 14. Brill. <https://doi.org/10.1163/9789004387584>
- Sydenham, G., Mc Sorley, R., and Dunn, A. 1996.** Effects of resistance in *Phaseolus vulgaris* on development of *Meloidogyne* species. *Journal of Nematology*, 28(4), pp.485-491.
- Warner, J.N. 1952.** A method for estimating heritability. *Journal of Agronomy*, 44, pp.427-430. <https://doi.org/10.2134/agronj1952.00021962004400080007x>