ژنتیک نوین
دوره یازدهم، شماره ۱، بهار ۱۳۹۵
صفحه ٤٤-۳۱

تجزیه QTLهای کنترل کننده صفات فیزیولوژیک جو تحت تنش نیکل

QTLs analysis controling physiological traits of barley under nickel stress

فرشید گلشنی*[۱]، براتعلی فاخری[۱]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، دانشیار، دانشگاه زابل

Golshani F *[1], Fakheri BA[1]

1- PhD Student, Associate Professor, University of Zabol, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی:farshidgolshani@gmail.com

(تاریخ دریافت: ۹۳/۷/۷ - تاریخ پذیرش: ۹٤/۲/۱۵)

چکیده

به‌منظور مکان‌یابی نواحی ژنومی کنترل‌کننده برخی صفات فیزیولوژیک آزمایشی در جامعه هاپلوئیدهای مضاعف حاصل از تلاقی استپتو و مورکس جو به‌همراه والدین آن‌ها تحت شرایط بدون تنش و تنش نیکل اجرا شد. صفات شاخص کارایی فتوسنتز (PI)، حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (Fv/Fm)، محتوای کلروفیل برگ، محتوای رطوبت نسبی برگ، ضریب پایداری غشاء و میزان عناصر نیکل، روی، منگنز، مس و آهن کل اندازگیری شدند. تجزیه Qantitive traits loci با استفاده از نقشه پیوستگی ژنتیکی حاصل از ۳۲۷ نشانگر مولکولی RFLP به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) انجام گرفت. نتایج تجزیه واریانس تفاوت معنی‌دار را برای لاین‌ها در شرایط بدون تنش و تنش نیکل نشان داد. حداکثر همبستگی در شرایط بدون تنش و تنش نیکل بین منگنز و روی کل مشاهده شد. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۳٦ جایگاه واجد QTL (۲۰ و ۱٦ جایگاه به ترتیب برای شرایط بدون تنش و تنش نیکل) بدست آمد. حداقل و حداکثر واریانس فنوتیپی توجیه شده به‌وسیله این QTLها از ۱۰/۰۹ (*QMnk2H.1n*) تا ٥٤/۸۲ (*QMnk7H.3n*) درصد برای میزان منگنز کل در شرایط بدون تنش متغیر بود. حداقل و حداکثر LOD (۲/٥۳ و ٤/٥٥) به‌ترتیب برایQTLهای حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (*QFv/Fm5H.1s* و *QFv/Fm5H.2s*) و روی کل (*QZnk6H.2s*) در شرایط تنش نیکل بدست آمد. والد P_1 در انتقال آلل‌های موثر صفات فیزیولوژیک نقش بیشتری داشت. QTLهای *QFek4H.n* و *QFek4H.1s* در دامنه ٤۸/٥۰ تا ٤۹/٥۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 4H مربوط به صفت آهن کل، QTLهای *QNik5H.1n* و *QNik5H.1s* در موقعیت ۱٤٥/۳۰ سانتی‌مورگان و QTLهای *QNik5H.2n* و *QNik5H.2s* در جایگاه ۱٥۱/٥۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H مربوط به صفت نیکل کل، از پایداری لازم برخوردار بودند. بنابراین، در صورت تکرار نتایج فوق در شرایط محیطی، سال‌ها و ژنوتیپ‌های متفاوت، احتمالاً در گزینش به کمک نشانگر بتوان از آن‌ها استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی

تنش نیکل
جو
صفات فیزیولوژیک
QTL
نقشه‌یابی

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

مقدمه

تنش‌های محیطی همیشه عامل کاهش کمیت و کیفیت محصولات زراعی بوده‌اند. با مواجه شدن گیاه با این تنش‌ها، تغییرات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مورفولوژیک زیادی در جهت تحمل گیاه به سازگارشدن آن به تنش حاصل می‌شود و این تغییرات در گونه‌های مختلف گیاهی و حتی واریته‌های گونه و بسته به نوع تنش و همچنین اشکال مختلف یک تنش، متفاوت است (Shinozaki et al. 1997). به علت افزایش آلودگی و صنعتی شدن شهرها، گیاهان تحت تأثیر بازه وسیعی از موادی هستند که باعث آلودگی آب، خاک و هوا می‌شوند. نیکل یکی از عناصر شیمیایی است که به شکل‌های مختلف در محیط زیست (رودخانه‌ها، دریاچه‌ها، اقیانوس‌ها، خاک، هوا و آب آشامیدنی و همچنین، در پیکر گیاهان و حیوانات) وجود دارد. خاک و رسوبات، عمده‌ترین منبع نیکل می‌باشند (Smialowicz et al. 1984). نیکل به عنوان یک فلز سنگین، نقش مهمی در گیاهان ایفا می‌کند. این عنصر در غلظت‌های پایین اثر سمی بر گیاه ندارد ولی در غلظت‌های بالا برای گیاهان سمی است (Baycu et al. 2006).

حفظ محتوای آب نسبی برگ موجب افزایش و پایداری عملکرد می‌شود (Matin et al. 1989). بنابراین محتوای آب نسبی برگ می‌تواند به عنوان یک شاخص در گزینش برای تحمل به تنش مورد استفاده قرار گیرد. نتایج حاصل از تحقیقات نشان داده که ارتباط نزدیک و مثبتی بین پتانسیل آب برگ، RWC و سرعت فتوسنتز وجود دارد، به طوری‌که هر چه گیاه در شرایط تنش، دارای پتانسیل آب و RWC بالاتری باشد، از سرعت فتوسنتزی بیشتری برخوردار خواهد بود (Al-khabit and Paulsen 1990; Siddique et al. 1999). محتوی کلروفیل برگ به عنوان یک فاکتور مهم در تعیین ظرفیت فتوسنتزی برگ محسوب می‌شود و کاهش محتوی کلروفیل به عنوان یک عامل غیر روزنه‌ای می‌تواند منجر به کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ شود (Jiang and Huwang 2001; Husain et al. 2003). Monni et al (2001) نشان دادند میزان کلروفیل کل در برگ‌های لوبیا چیتی *Phaseolus vulgaris* که در تیمار با شکل معدنی نیکل رشد کرده بودند، کاهش یافته‌است. کاهش فتوسنتز در تیمار با شکل آلی نیکل در برگ‌های کلم نیز گزارش شده است (Molas 2002). Mohammadi et al. (2008) در مطالعه جمعیت هاپلوئید مضاعف جو در دو منطقه تل هادیا و بردا، هشت مکان واجد QTL برای محتوای کلروفیل برگ روی کروموزوم‌های ۲، ۳، ٤ و ۷ شناسایی کردند. اخیراً از فلورسانس کلروفیل بدون تخریب بافت گیاه برای درک روابط صفات فیزیولوژیک و عملکرد به عنوان روشی برای بررسی تحمل گیاهان به بسیاری از تنش‌های محیطی استفاده شده است. Bajji et al. (2001) از رابطه بین پارامترهای فلورسانس و میزان فتوسنتز برگ برای گزینش تحمل به تنش‌های محیطی در شرایط طبیعی و گلخانه‌ای استفاده کردند. نقش سایر عناصر سنگین در گیاه نیز قابل چشم‌پوشی نمی‌باشد. در اثر کمبود روی در گیاه، به تدریج توقف رشد حاصل می‌شود و در نتیجه اندام‌های رویشی بویژه برگ به عنوان دستگاه فتوسنتزی دچار مشکل می‌شوند. در نتیجه این امر ساخت مواد فتوسنتز نیز مختل شده و تشکیل اندام‌های زایشی آسیب می‌بیند و لذا در جو تعداد دانه در سنبله و وزن دانه رو به کاهش می‌یابد (Graham and Mcdonald 2000). کاهش رشد، زردی، کاهش ارتفاع گیاه، عقیمی دانه‌های گرده و کاهش تعداد پنجه در گیاه از عوارض کمبود منگنز است (Ziaeian and Malakoti 1988). اگر چه آهن در ساختمان کلروفیل شرکت ندارد، کمبود آن موجب کاهش میزان کلروفیل شده، نهایتاً رنگ سبز برگ‌ها به زردی متمایل می‌شود که این پدیده کلروز نامیده می‌شود (Pinto et al. 2005). در تحقیقی با استفاده از دستگاه طیف‌سنج جذب اتمی نقشه‌برداری از QTL-های مربوط به جذب عناصر مس، آهن، منگنز و روی در اندام هوایی گیاهچه گندم تحت تنش مس صورت گرفت که یکی از بزرگترین جایگاه‌های صفات کمی در تحمل مس در کروموزوم 5DL دیده شد (Balint et al. 2007).

سمیت ناشی از غلظت‌های بالای نیکل از یک سو و ضرورت وجود آن برای رشد انسان از سویی دیگر، نشان دهنده اهمیت شناخت علائم مسمومیت این عنصر در گیاه و همچنین، اطلاع از میزان جذب آن توسط گیاهانی که در شرایط وجود غلظت‌های مختلف نیکل رشد داده شده‌اند، می‌باشد. روش‌های مرسوم‌اصلاح نباتات، برای بهبود صفات زراعی در جو دارای دستاوردهای بسیار مفیدی‌هستند، ولی‌برای‌انتخاب‌لاین‌های‌برتر نیازبه‌خلوص جوامع‌و دسترسی به نسل‌های پیشرفته اصلاحی می‌باشد. توسعه فن‌آوری

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

نشانگرهای مولکولی، تهیه نقشه‌های لینکاژی ژنومی با چگالی بالا را برای بسیاری از گیاهان از جمله جو امکان‌پذیر کرده‌است. با رشد سریع تهیه نقشه‌های لینکاژی متراکم بر اساس نشانگرهای مولکولی و شناسایی QTL و استفاده از آن برای گزینش به کمک نشانگر (MAS)، انتخاب در نسل‌های اولیه برنامه‌های اصلاحی امکانپذیر شده و کارایی آن بهبود یافته‌است (Han et al. 1997; Ayoub et al. 2003). در این روش تفرق همزمان صفات کمی و نشانگرهای مولکولی بررسی می‌شود و در نهایت تعداد ژن‌ها (عوامل موثر)، نوع عمل آن‌ها، میزان اثر هریک برآورد و مکان QTL روی ژنوم شناسایی می‌شود. دانش جایگاه، تعداد و اثرات QTLها می‌تواند اصلاحگران را به درک کنترل ژنتیکی صفات گیاه و کمک به عمل انتخاب برای بهبود و اصلاح گیاهان یاری کند (Broman and Speed 1999). هدف از این تحقیق، مکان‌یابی QTLها، برآورد میزان تأثیر هر یک از آن‌ها، تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آن‌ها و پیشنهاد آن‌ها برای استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسل‌های اولیه برنامه‌های اصلاحی بوده است.

مواد و روش‌ها

به‌منظور مکان‌یابی QTLهای پاره‌ای از صفات مربوط به جذب فلزات سنگین جو تحت دو شرایط بدون تنش و تنش نیکل، هفتاد دو لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین آن‌ها در محیط هیدروپونیک مورد آزمایش قرار گرفتند. جامعه مورد مطالعه، از هیبریدهای F_1 حاصل از تلاقی استپتو (CI15229) و مورکس (CI15773) به‌وسیله روش تغییر یافته *Hordeum bulbosum*، که توسط Chen and Hayes (1989) تشریح شده، به وسیله برنامه اصلاحی جو دانشگاه ایالت اورگون آمریکا به وسیله Hayes (1992) تهیه شده‌است. آزمایش در قالب دو طرح بلوک کامل تصادفی با دو تکرار پیاده شد. در ابتدا ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آن‌ها با دقت ضدعفونی شدند، برای این منظور، ابتدا بذرها با آب و مایع ظرف شویی شست‌وشو داده، سپس به مدت بیست ثانیه در الکل ۹۶ درصد قرار گرفتند و بعد از آب شویی با آب مقطر سپس به مدت ۵۰ ثانیه در محلول هیپوکلریت سدیم (به نسبت یک به نه در آب مقطر رقیق شد) قرار گرفتند و بعد از آن چندین بار با آب مقطر استریل شست‌وشو داده شدند (Fakheri and Khalegh Babaki 2014). پس از این مرحله به مدت ۲۴ ساعت در آب مقطر استریل خیسانده شدند سپس بذور ضدعفونی شده در پتری دیش‌های ۱۵ سانتی‌متری استریل محتوی کاغذ واتمن، کشت داده شدند. پس از ۱۰ روز، گیاهچه‌هایی که به اندازه کافی در پتری دیش‌ها رشد کرده بودند به سیستم هیدروپونیک حاوی محلول غذایی هوگلند انتقال داده شدند. pH محلول برای تاثیرگذاری بیشتر روی ۵ تنظیم شد (Peralta Videa et al. 2002). مغذی‌های بزرگ (عناصر ماکرو)، جداگانه از محلول پایه به صورت ۱/۲ برای تهیه محلول نهایی افزوده شدند و ریزمغذی‌ها (عناصر میکرو) به جزء آهن یک محلول پایه داشتند. بعد از هر ۳ روز، محلول غذایی داده شده به گیاهان در داخل هر تشت، دور ریخته می‌شد و محلول غذایی تازه جایگزین آن می‌شد. درجه حرارت در حدود ۲۶ درجه سانتی‌گراد تنظیم شده بود. پس از گذشت یک هفته و سازگاری گیاهچه‌ها به شرایط هیدروپونیک، غلظت‌های مختلف نیکل ($Nicl_2$): ۱، ۲/۵، ۵ میلی مولار به ترتیب هر دو روز یکبار با تعویض محیط کشت به محیط کشت اضافه شد.

در این تحقیق صفات شاخص کارایی فتوسنتزی (PI)، حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (Fv/Fm)، محتوای کلروفیل برگ، محتوای رطوبت نسبی برگ، ضریب پایداری غشاء و میزان عناصر نیکل، روی، منگنز، مس و آهن (ppm) در کل گیاه (ریشه و اندام هوایی) روی ۱۰ نمونه در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آن‌ها در مرحله ۱۰ برگی در دو شرایط تنش و بدون تنش در دو تکرار اندازه‌گیری شدند. میزان نسبی کلروفیل با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر مدل (Hansatech-Model-cl-ol, Hansatech Instruments Ltd, UK)، مولفه‌های فلورسانس کلروفیل از دستگاه Clorophyll Flourometer (مدل Pocket PEA، کمپانی Hansatech ساخت کشور انگلستان)، میزان رطوبت نسبی برگ (RWC) با استفاده از فرمول، RWC= (LFW-LDW) / (LTW-LDW) ×100 (1999) Pessarakli محاسبه شد که در آن LEW وزن تر برگ، LDW وزن خشک برگ و LTW وزن برگ در حالت اشباع است. برای اندازه‌گیری ضریب پایداری غشا (CMS) تعداد ده دیسک از برگ‌ها تهیه و در شیشه‌های حاوی ۲۰ میلی‌لیتر آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت نگهداری شدند و

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

سپس هدایت الکتریکی محلول حاوی املاح خارج شده از بافت گیاه اندازه‌گیری شدند (Dadashi et al. 2007). در این تحقیق میزان عناصر نیکل، روی، منگنز، مس و آهن (ppm) در کل گیاه (ریشه و اندام هوایی) توسط دستگاه طیف‌سنج جذب اتمی شعله مدل Konik Won M300 (محصول بارسلونای اسپانیا) مجهز به یک نبولایزر پنوماتیک معمولی مورد سنجش قرار گرفت. لامپ کاتد توخالی مدل Konik-Tech برای اندازه‌گیری مس، روی، منگنز، نیکل و آهن استفاده شد. حساس‌ترین طول موج‌ها برای برای مس در ۳۲٤/۸ نانومتر، آهن در ۲٤۸/۳ نانومتر، روی در ۲۱۳/۹ نانومتر، منگنز در ۲۷۹/۵ نانومتر و نیکل در ۲۳۲/۰ نانومتر استفاده شدند. برای آماده‌سازی نمونه‌ها جهت اندازه‌گیری با دستگاه جذب اتمی ابتدا نمونه‌های برداشت شده به مدت ٤۸ ساعت در داخل آون با درجه حرارت ۷٤ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد تا کاملا خشک شود. سپس هر نمونه در داخل هاون چینی کوبیده شد تا کاملا همگن شود، از هر نمونه یک گرم داخل بوته چینی ریخته شد و سپس هر بوته را به داخل کوره انتقال - داده شد. کوره در درجه حرارت ٦۵۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۵ ساعت تنظیم شد، پس از سرد شدن کوره به هر بوته مقدار ۵ میلی‌لیتر اسید کلریدریک دو نرمال اضافه شد و اندکی روی هیتر حرارت داده شد تا مرحله هضم اسیدی کامل شود. سپس با کاغذ صافی دو لایه نمونه صاف شد و با آب مقطر دو بار تقطیر شده به حجم رسانده شد (Jones et al. 1991; Tabande et al. 2013). تجزیه واریانس برای شرایط بدون تنش و تنش نیکل انجام شد. آماره‌های آماری ساده (توصیفی) برآورد شد. اختلاف بین والدین (P_1- P_2) با LSD حاصل از تجزیه واریانس والدین و اختلاف بین میانگین والدین و میانگین لاین‌های هاپلوئید مضاعف ($\bar{x}_{DH} - \bar{x}_P$) با LSD حاصل از تجزیه واریانس لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین مقایسه شدند. تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی به ترتیب با فرمول‌های $G_P=B_{DH}-B_P$ و $G_N=W_{DH}-W_P$ محاسبه شدند که در آن‌ها G_P و G_N به‌ترتیب تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی، B_{DH} و W_{DH} بهترین و بدترین هاپلوئید مضاعف وB_P وW_P بهترین و بدترین والد می‌باشد. تفکیک متجاوز از والدین با LSD حاصل از تجزیه واریانس لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین مقایسه شدند.

توارث‌پذیری خصوصی صفات با استفاده از فرمول (Johnson et al. 1955) برآورد شد. همبستگی ساده فنوتیپی بین صفات برای شرایط بدون تنش و تنش نیکل محاسبه شد. محاسبات آماری با نسخه ۹/۲ نرم افزار SAS انجام شد. نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی جو از سایت http://barleygenomics.wsu.edu بازیابی و برای نقشه‌یابی صفات مذکور مورد استفاده قرار گرفت (Kleinhofs and Graner 2001; Fakheri and Mehravaran 2013; Kleinhofs et al. 1993). این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲٦/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان می‌باشد که توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه شده‌است (Kleinhofs and Graner 2001; Kleinhofs et al. 1993). تجزیه QTL به طور مجزا برای شرایط بدون تنش و تنش نیکل انجام گرفت. برای تعیین QTLها و برآورد اندازه اثر آن‌ها، از روش نقشه‌یابی فاصله- ای مرکب (CIM) استفاده شد (Fakheri and Mehravaran 2013; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Mahdinejad et al. 2014). حداقل LOD برای شناسایی QTLها ۲/۵ و حداقل فاصله پویش ۲ سانتی‌مورگان (پیش فرض نرم‌افزار) در نظر گرفته شد. نشانگرهای پس‌زمینه (Cofactor) با روش رگرسیون پیشرو- پسرو (Forward-backward) تعیین شد. علاوه بر تعیین جایگاه و میزان اثر هر QTL، واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTLها و نیز توسط مجموع QTLها در یک مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شد، در قله موقعیت QTL محاسبه شد. اثرات QTL در قله موقعیت QTL و حدود اعتماد ۹۵ درصد QTLها بدست آمد. برای تعیین اینکه آیا دو پیک مجاور هم نمایندهٔ QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه‌ای مربوط می- شوند، از اُفت مقدار LOD بین دو پیک استفاده شد (اگر بین دو پیک مجاور اُفتی به اندازه LOD≥۲ یا LRS≥۹/۲۱ وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت) (Kim and Rieseberg 1999; Fakheri and Mehravaran 2013; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Mahdinejad et al. 2014). درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله هر QTL، تعیین شد. تجزیه QTL با نرم افزار WinQTL Cartographer 2.5 انجام گرفت.

نتایج و بحث

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

بررسی توزیع فراوانی داده‌های فنوتیپی حاکی از وجود توزیع نرمال در همه صفات بود. در شرایط بدون تنش و تنش نیکل، لاین‌ها برای کلیه صفات اختلاف بسیار معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۱) داشتند به غیر از صفات حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II و محتوای رطوبت نسبی برگ برای شرایط بدون تنش که در سطح ($p\leq$ ۰/۰۵) معنی‌دار بودند و صفت حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II برای شرایط تنش نیکل که در سطح ($p\leq$ ۰/۰۵) معنی‌دار بود (جدول ۱). این مسئله، دلالت بر وجود تنوع قابل ملاحظه در جمعیت مورد بررسی بود. از آن‌جا که این جامعه لاین‌های هاپلوئید مضاعف هستند، بنابراین تنوع موجود در این جمعیت غالباً ناشی از آثار افزایشی است. Siahsar and (2010) Narouei، Aminfar et al. (2011) و Nguyen Viet (2013) Long et al. تنوع مشابهی در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری در محیط هیدروپونیک گزارش کردند.

آماره‌های ساده (توصیفی) صفات فیزیولوژیک مورد بررسی (جدول ۲) نشان داد استپتو نسبت به مورکس در شرایط بدون تنش برای صفات شاخص کارایی فتوسنتز، حداکثر مقدار بهره وری از فتوسیستم II، و محتوای رطوبت نسبی برگ، روی کل، مس کل و منگنز کل مقادیر بیشتری را نشان داد و برای سایر صفات مقادیر کمتری را نشان داد. درشرایط تنش نیکل استپتو نسبت به مورکس برای صفات ضریب پایداری غشا، مس کل، منگنز کل و آهن کل مقادیر بیش‌تری را نشان داد و برای سایر صفات مقادیر کمتری را نشان داد. در شرایط بدون تنش اختلاف بین والدین برای صفت نیکل کل بسیار معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۱) و برای صفت منگنز کل معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۵) و برای سایر صفات غیر معنی‌دار بود.

جدول ۱- تجزیه واریانس ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آن‌ها (استپتو و مورکس) برای ۱۰ صفت فیزیولوژیک درشرایط بدون تنش

		میانگین مربعات									
تغییرات منابع	درجه آزادی	PI	F_v/F_m	کلروفیل	CMS	RWC	نیکل کل	روی کل	مس کل	منگنز کل	آهن کل
بلوک	1	0.05^{ns}	0.0000006^{ns}	0.08^{ns}	1.44^{ns}	5.14^{ns}	0.10^{ns}	272.36^{ns}	46.57^{*}	219.61^{ns}	219.99^{ns}
لاین	73	0.44^{**}	0.0003^{*}	2.27^{**}	177.83^{**}	18.19^{*}	3599.80^{**}	79815.87^{**}	1007.64^{**}	76727.96^{**}	26913.22^{**}
خطا	73	0.04	0.0002	0.14	8.43	12.02	21.90	599.23	11.54	224.96	321.97
ضریب تغییرات		11.01	1.83	13.10	8.65	3.68	8.40	5.72	7.61	7.33	5.33
ضریب تبیین(٪)		90.26	61.53	94.14	95.47	60.29	99.39	99.25	98.86	99.70	98.81

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ Fv/Fm) حداکثر مقدار بهره وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

ادامه جدول ۱- تجزیه واریانس ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آن‌ها (استپتو و مورکس) برای ۱۰ صفت فیزیولوژیک درشرایط تنش نیکل

		میانگین مربعات									
منابع تغییرات	درجه آزادی	PI	F_v/F_m	کلروفیل	CMS	RWC	نیکل کل	روی کل	مس کل	منگنز کل	آهن کل
بلوک	1	0.000002^{ns}	0.0009^{ns}	0.002^{ns}	0.53^{ns}	4.61^{ns}	53.10^{ns}	120.23^{ns}	7.66^{ns}	135.27^{ns}	97.96^{ns}
لاین	73	0.03^{**}	0.0009^{**}	1.30^{**}	587.80^{**}	227.16^{**}	123498.04^{**}	82114.75^{**}	57461.44^{**}	124251.91^{**}	61420.75^{**}
خطا	73	0.003	0.0007	0.05	4.88	11.10	68.44	463.238	32.65	128.09	274.54
ضریب تغییرات		7.93	3.55	14.38	4.62	3.86	3.79	4.50	4.43	5.26	3.911
ضریب تبیین(٪)		0.90	54.92	96.29	99.17	95.34	99.94	99.43	99.94	99.89	99.55

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ Fv/Fm) حداکثر مقدار بهره وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

در شرایط تنش نیکل اختلاف بین والدین برای صفات Fv/Fm، نیکل کل، روی کل و مس کل بسیار معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۱) و برای صفات منگنز کل و آهن کل معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۵) و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. از آن‌جا که جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس جو به منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده و هدف از تشکیل این جامعه نقشه-یابی QTLهای کیفیت دانه بوده، بنابراین عدم اختلاف معنی‌دار بین والدین برای پاره‌ای از صفات فیزیولوژیک تحت تنش نیکل دور از انتظار نمی‌باشد، ولی از آن‌جا که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود، بنابراین تنوع قابل ملاحظه‌ای در جمعیت مورد بررسی برای صفات مورد مطالعه وجود دارد و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTLهای کنترل کننده صفات خواهد شد. Fakheri and Mehravaran (2013) در بررسی صفات فیزیولوژیک این جامعه در شرایط تنش خشکی گزارش کردند که اختلاف بین لاین‌های والدینی برای کلیه صفات مورد مطالعه به جز عملکرد دانه غیرمعنی‌دار بود. Fakheri (2013) and Mehravaran در مطالعه صفات زراعی این جامعه در شرایط تنش خشکی گزارش کردند که اختلاف بین لاین‌های والدینی برای کلیه صفات مورد مطالعه غیرمعنی‌دار بود. این محققین بیان کردند که چون جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس به منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده، این مسئله قابل‌توجیه است. اختلاف بین میانگین هاپلوئید-های مضاعف و میانگین والدین در شرایط بدون تنش برای صفات PI، Fv/Fm، CMS، RWC و آهن کل غیرمعنی‌دار و برای سایر صفات، بسیار معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۱) بود.

جدول۲- آماره‌های توصیفی، ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی، توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی۱۰ صفت فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلویید مضاعف جو و والدین آن‌ها (استپتو و مورکس) برای شرایط بدون تنش

آماره‌های ساده	PI	F_v/F_m	کلروفیل	CMS	RWC	نیکل کل	روی کل	مس کل	منگنز کل	آهن کل
Steptoe (P1)	2.24	0.82	2.56	28.60	94.35	35.77	857.24	33.97	993.12	348.76
Morex (P2)	1.03	0.79	3.48	29.90	93.92	358.00	764.20	31.62	348.62	371.03
P1- P2	1.21^{ns}	0.03^{ns}	-0.92^{ns}	-1.30^{ns}	0.43^{ns}	-322.23^{**}	93.05^{ns}	2.35^{ns}	644.49^{*}	-22.27^{ns}
$\bar{x}P= (P1+P2) / 2$	1.64	0.81	3.02	29.25	94.13	196.88	810.72	32.80	670.87	359.90
WDHs	092	0.75	0.60	18.65	79.76	15.81	194.90	15.06	36.68	163.53
BDHs	3.14	0.83	6.74	54.30	99.73	138.48	994.42	106.84	962.13	791.60
Range	2.21	0.07	6.14	35.65	19.97	122.66	799.52	91.77	925.44	628.06
$\bar{x}DHs$	2.01	0.80	2.86	33.67	94.22	51.75	417.22	44.93	191.56	335.38
SDDHs	0.46	0.01	1.07	9.53	3.05	23.28	191.64	22.67	173.84	117.54
C.VDHs	23.15	1.63	37.63	28.31	3.24	44.99	45.93	50.45	90.77	35.04
$\bar{x}DHs$ -$\bar{x}P$	0.38^{ns}	0.00^{ns}	-0.15^{**}	4.42^{ns}	0.09^{ns}	-145.13^{**}	-393.49^{**}	12.13^{**}	-479.32^{**}	-24.52^{ns}
GN=WDH-Wp	-0.11^{ns}	-0.04^{**}	-1.96^{**}	-9.95^{**}	-14.16^{**}	-19.96^{**}	-569.3^{**}	-16.56^{**}	-311.94^{**}	-185.23^{**}
Gp=BDH-BP	0.90^{**}	0.01^{ns}	3.26^{**}	24.40^{**}	5.08^{ns}	-219.52^{**}	137.18^{**}	72.87^{**}	-30.99^{**}	420.57^{**}
GCV(%)	22.38	1.00	35.99	27.43	1.86	75.97	46.52	50.04	95.63	34.31
PCV(%)	24.94	2.09	38.30	28.76	4.13	76.44	46.87	50.62	95.91	34.73
GC5%	0.83	0.01	2.00	18.12	1.64	86.81	407.90	45.56	402.69	235.28
h2 (%)	81.57	9.12	92.58	98.35	90.68	99.89	98.88	99.89	99.79	99.11

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. GGN) پیشرفت ژنتیکی در جهت منفی؛ GGP) پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت؛ BDHs) بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ WDHs) بدترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ Rang) دامنه تغییرات؛ Bp) بهترین والد؛ Wp) بدترین والد؛ PCV) ضریب تنوع فنوتیپی؛ GCV) ضریب تنوع ژنتیکی؛ GC5%) بازده ژنتیکی برای پنج درصد گزینش؛ h2) توارثپذیری خصوصی؛ PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ Fv/Fm) حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

ادامه جدول۲- آماره‌های توصیفی، ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی، توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی ۱۰ صفت فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلویید مضاعف جو و والدین آن-ها (استپتو و مورکس) برای شرایط تنش نیکل

آماره‌های ساده	PI	F_v/F_m	کلروفیل	CMS	RWC	نیکل کل	روی کل	مس کل	منگنز کل	آهن کل
Steptoe (P1)	0.79	0.77	1.13	39.30	94.92	63.68	807.62	263.63	869.07	486.57
Morex (P2)	0.95	0.80	1.85	37.35	95.44	587.18	1030.15	23.78	283.52	425.08
P1- P2	-0.16^{ns}	-0.03^{**}	-0.72^{ns}	1.95^{ns}	-0.52^{ns}	-523.51^{**}	-222.53^{**}	239.84^{**}	585.55^{*}	61.49^{*}
$\bar{x}_{P=\,(P1+P2\,)\,/\,2}$	0.87	0.78	1.49	38.33	95.18	325.43	918.89	143.71	576.29	455.83
WDHs	0.45	0.64	0.16	19.13	52.67	19.96	179.25	14.29	22.02	125.96
BDHs	0.95	0.80	3.71	97.60	98.21	846.76	1005.87	601.20	1094.45	1051.88
Range	0.49	0.16	3.55	78.47	45.54	826.79	826.61	586.91	1072.00	925.91
$\bar{x}_{DHs}$	0.72	0.77	1.56	48.02	85.87	215.07	465.82	128.42	205.06	422.67
SDDHs	0.12	0.02	0.81	17.30	10.69	247.43	190.36	170.67	240.17	177.53
C.VDHs	17.56	2.77	52.35	36.04	12.45	115.04	40.86	132.89	117.12	42.00
$\bar{x}_{DHs}$ -$\bar{x}_{P}$	-0.14^{*}	-0.01^{ns}	0.07^{ns}	9.70^{**}	-9.31^{**}	-110.36^{**}	-453.06^{**}	-15.28^{**}	-371.23^{**}	-33.15^{*}
GN=WDH-Wp	-0.34^{**}	-0.13^{**}	-0.97^{**}	-18.22^{**}	-42.25^{**}	-43.72^{**}	-628.37^{**}	-9.49^{ns}	-261.5^{**}	-299.12^{**}
Gp=BDH-BP	0.0^{ns}	0.0^{ns}	1.86^{**}	58.3^{**}	2.77^{ns}	259.58^{**}	-24.28^{ns}	337.57^{**}	225.38^{**}	565.31^{**}
GCV(%)	16.69	1.13	50.84	35.75	12.07	113.93	42.26	131.53	115.82	41.28
PCV(%)	18.48	3.73	52.84	36.04	12.67	113.99	42.50	131.60	115.94	41.47
GC5%	0.23	0.01	1.58	34.96	20.44	512.71	414.89	349.72	513.91	359.46
h2 (%)	81.57	9.12	92.58	98.35	90.68	99.89	98.88	99.89	99.79	99.11

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. GGN) پیشرفت ژنتیکی در جهت منفی؛ GGP) پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت؛ BDHs) بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ WDHs) بدترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ Rang) دامنه تغییرات؛ Bp) بهترین والد؛ Wp) بدترین والد؛ P_{CV}) ضریب تنوع فنوتیپی؛ G_{CV}) ضریب تنوع ژنتیکی؛ $GC_{5\%}$) بازده ژنتیکی برای پنج درصد گزینش؛ h^2) توارثپذیری خصوصی؛ PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ F_v/F_m) حداکثر مقدار بهره-وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین در شرایط تنش نیکل برای صفات CMS، RWC، نیکل کل، روی کل، مس کل و منگنز کل بسیار معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۱) و برای صفت PI معنی‌دار ($p\leq$ ۰/۰۵) و برای سایر صفات غیر معنی‌دار بود (جدول ۲). در شرایط بدون تنش و تنش نیکل میانگین والدین در دامنه تغییرات نتاج قرار گرفته بود و ژنوتیپ‌های برتر و بدتر از هر والد نشانگر طیف وسیعی از تنوع صفات مورد مطالعه در نتاج بود. این مسأله، دال بر وجود تفکیک متجاوز از والدین[1] در دو جهت مثبت و منفی بود. در شرایط بدون تنش بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتری را نشان داد و این مقادیر برای کلیه صفات بسیار معنی‌دار (۰/۰۱ ≥p) به غیر از شاخص کارایی فتوسنتز که غیرمعنی‌دار بود. در شرایط تنش بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتری را نشان داد و این مقادیر برای کلیه صفات بسیار معنی‌دار (۰/۰۱ ≥p) به غیر از مس کل که غیر معنی‌دار بود. در شرایط بدون تنش بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بالاتری را به جز نیکل کل و منگنز کل نشان داد و این مقادیر برای کلیه صفات بسیار معنی‌دار (۰/۰۱ ≥p) به غیر ازصفات Fv/Fm و RWC که غیرمعنی‌دار بود. در شرایط تنش بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بالاتری را به غیر از روی کل نشان داد و این مقادیر برای

[1] Transqressive segsration

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

کلیه صفات بسیار معنی‌دار (۰/۰۱ ≥p) به غیر از صفات PI، Fv/Fm، RWC و روی کل که غیرمعنی‌دار بود (جدول ۲). بنابراین برای کلیه صفات تفکیک متجاوز از والدین در هر دو جهت مثبت و منفی وجود داشت. این پدیده نشان دهنده این است که، آلل‌های مثبت و منفی افزایش دهنده و کاهنده زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور پراکنده شده‌اند. به عبارتی، بین نتاج حاصل از تلاقی استپتو و مورکس برای صفات مورد بررسی تنوع وجود دارد. به همین دلیل تجزیه و تحلیل QTL منجر به شناسایی یک یا تعدادی QTL خواهد شد. Siahsar and Narouei (2010) و Aminfar et al. (2011) در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک جو تحت تنش شوری تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده‌اند. Fakheri and Mehravaran (2014) در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک و Fakheri and Mehravaran (2013) برای صفات زراعی تحت تنش خشکی تفکیک متجاوز از والدین گزارش کردند. در شرایط بدون تنش بیشترین همبستگی بین صفت روی کل با منگنز کل ($r=۰/۷۰^{**}$) و همبستگی متوسط، مثبت و بسیار معنی‌داری بین صفات PI با Fv/Fm ($r=۰/۴۹^{**}$) و نیکل کل با روی کل ($r=۰/۴۱^{**}$) وجود داشت. همچنین همبستگی ضعیف، منفی و بسیار معنی‌داری بین شاخص کارایی فتوسنتز با نیکل کل ($r=-۰/۳۴^{**}$) وروی کل ($r=-۰/۳۸^{**}$) موجود می‌باشد (جدول ۳). در شرایط تنش نیکل بیشترین همبستگی بین منگنز کل با روی کل ($r=۰/۵۲^{**}$) وجود داشت.

جدول ۳- همبستگی‌های ساده فنوتیپی ۱۰ صفت فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آن‌ها (استپتو و مورکس) برای شرایط بدون تنش (پایین) و تنش نیکل (بالا)

صفات	PI	F_v/F_m	کلروفیل	CMS	RWC	نیکل کل	روی کل	مس کل	منگنز کل	آهن کل
PI	1	0.27556*	-0.02272ns	-0.16701ns	0.14942ns	0.07541ns	0.08731ns	0.22391ns	-0.14198ns	0.15896ns
F_v/F_m	0.49138**	1	0.16616ns	-0.00089ns	0.08365ns	0.06442ns	0.18984ns	0.02758ns	0.18276ns	0.15528ns
کلروفیل	0.17820ns	0.24504*	1	-0.00089ns	0.05626ns	0.15862ns	-0.15694ns	-0.34694**	-0.13553ns	-0.11159ns
CMS	0.16337ns	0.02547ns	-0.05105ns	1	-0.44425**	-0.14696ns	0.05260ns	-0.12743ns	0.06564ns	0.07114ns
RWC	0.13906ns	0.04574ns	0.06802ns	-0.01143ns	1	0.00468ns	0.23112*	0.19159ns	0.16356ns	0.08792ns
نیکل کل	-0.34708**	-0.16707ns	-0.01499ns	-0.22184ns	-0.04336ns	1	0.22364ns	-0.24212*	-0.20264ns	-0.01462ns
روی کل	-0.38130**	-0.08826ns	0.06052ns	-0.29620*	-0.17590ns	0.41490**	1	-0.02707ns	0.52641**	0.28236*
مس کل	-0.04867ns	0.09246ns	0.00691ns	0.02026ns	-0.16653ns	-0.11009ns	-0.17279ns	1	0.03755ns	0.21843ns
منگنز کل	-0.24483*	0.05654ns	-0.00020ns	-0.17910ns	-0.19908ns	0.14232ns	0.70555**	0.02614ns	1	0.29366*
آهن کل	-0.06314ns	-0.04104ns	-0.03050ns	-0.00255ns	0.01091ns	0.08845ns	0.08180ns	-0.24457*	0.03814ns	1

ns، * و ** به‌ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ F_v/F_m) حداکثر مقدار بهره وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

جدول٤- QTLهای ۱۰ صفت فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط بدون تنش

صفت	QTL	نام کروموزوم	نزدیک‌ترین نشانگر	QTLموقعیت	حدود اعتماد ۹۵٪ QTL	LOD	اثر آللی (افزایشی)	R^2	کل R^2
PI	QPi2H.1n	2H	CDO64	46.00	40.60-48.60	3.18	-0.16	12.69	45.19
	QPi2H.2n	2H	Pox	52.60	48.60-55.70	3.19	-0.16	12.53	45.03
	QPi3H.3n	3H	ABG703A	83.60	73.00-85.80	2.70	0.15	10.47	44.95
	QPi5H.4n	5H	ABG496	168.60	161.40-175.30	2.70	0.16	11.60	46.72
F_v/F_m	QFv/Fm1H.1n	1H	Act8	2.10	0.00-7.70	2.95	0.004	11.74	44.13
	QFv/Fm5H.2n	5H	cdo57b	95.20	82.20-97.90	3.04	-0.005	13.36	44.91
	QFv/Fm5H.3n	5H	BCD351e	101.70	97.90-103.80	3.16	-0.005	13.36	44.90
کلروفیل	QCh1H.1n	1H	His3B	100.00	94.5-109.70	3.64	-0.42	14.95	43.09
	QCh3H.2n	3H	ABG398	75.30	73.00-79.40	2.74	-0.37	10.92	43.09
	QCh3H.3n	3H	CDO113B	131.80	124.50-142.90	3.75	0.48	16.51	42.55
CMS	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RWC	QRWC6H.n	6H	ABG466	7.40	0.00-11.10	2.59	-1.10	12.02	33.55
نیکل کل	QNik5H.1n	5H	CDO504	145.30	138.60-148.80	2.54	-48.59	13.50	23.67
	QNik5H.2n	5H	iEst9	151.50	149.40-155.50	3.39	-55.13	17.52	27.69
روی کل	QZnk7H.1n	7H	Ubi1	119.70	110.90-125.80	3.75	82.48	17.56	39.47
	QZnk7H.2n	7H	PSR129	128.40	126.70-129.7	3.10	74.4	14.08	35.99
مس کل	QCuk1H.n	1H	ABG053	40.50	31.60-55.20	2.70	-8.78	13.79	35.59
منگنز کل	QMnk2H.1n	2H	ABG703b	7.00	2.30-15.00	2.78	57.56	10.09	48.35
	QMnk7H.2n	7H	ABC158	42.00	54.20-37.00	2.81	-64.13	12.56	38.91
	QMnk7H.3n	7H	ABC305	136.00	133.80-137.20	4.33	-295.44	54.82	75.63
آهن کل	QFek4H.n	4H	BCD265B	48.50	44.30-52.50	3.02	-43.94	13.64	37.17

PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ F_v/F_m) حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

همچنین همبستگی متوسط منفی و بسیار معنی داری بین میزان رطوبت نسبی برگ با ضریب پایداری غشاء (r=-۰/٤٤**) و همبستگی ضعیف منفی و بسیار معنی‌داری بین مس کل و محتوای کلروفیل برگ (r=-۰/۳٤**) موجود می‌باشد (جدول ۳). همبستگی بالای بین صفات ممکن است ناشی از هم مکان بودن QTLهای کنترل کننده یا پیوستگی بین آن‌ها باشد. علاوه بر این، ممکن است تنوع یک صفت، تنوع صفات دیگر (پلیوتروپی) را تشریح نماید (Siahsar et al. 2008). QTLها، موقعیت آن‌ها، نشانگرها، حدود اعتماد ۹۵٪، نمره LOD، اثر افزایشی و ضریب تبیین آن‌ها در شرایط تنش نیکل و بدون تنش درجدول ٤ نشان داده شده است. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۳٦ جایگاه واجد QTL (۲۰ و ۱٦ عدد QTL به ترتیب برای شرایط بدون تنش و تنش نیکل) بدست آمد. واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله این QTLها برای شرایط بدون تنش از ۱۰/۰۹ تا ٥٤/۸۲ به‌ترتیب برای صفت منگنز کل (*QMnk2H.1n* و *QMnk7H.3n*) و برای شرایط تنش نیکل از ۱۱/٤٥ تا ۲٥/۸٦ به ترتیب برای حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (*QFv/Fm5H.2s*) و منگنز کل (*QMnk6H.s*) متغیر بود. نمره LOD در شرایط بدون تنش در دامنه ۲/٥٤ تا ٤/۳۳ به‌ترتیب برای QTLهای نیکل کل (QNik5H.1n) و منگنز کل (QMnk7H.3n) و در شرایط تنش نیکل در دامنه ۲/٥۳ تا ٤/٥٥ به‌ترتیب برای QTLهای حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (QFv/Fm5H.1s، QFv/Fm5H.2s) و روی کل (QZnk6H.2s) بدست آمد. اثر افزایشی QTLها در شرایط بدون تنش در مجموع ۹ عدد QTL از طریق والد P2 و ۱۱عدد QTL از طریق والد P1 و در شرایط تنش نیکل در مجموع ۷ عدد QTL از طریق والد P2 و ۹ عدد QTL از طریق والد P1 به نتاج انتقال یافت. پس در مجموع دو شرایط (۱٦ :P2 و۲۰ :P1) والد P1 (استپتو) نقش بیشتری داشته‌است. مقایسه نتایج این آزمایش با نتایج آزمایشات محققان دیگر مشکل بوده، چراکه نقشه‌های لینکاژی توسط جوامع متفاوتی درست شده و مقایسه آنها با همدیگر بسیار دشوار است (Ding et al. 2011). در این تحقیق تعداد QTLهای نقشه‌یابی شده در

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

ادامه جدول ٤- QTLهای ١٠ صفت فیزیولوژیک در ٧٢ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط تنش نیکل

صفت	QTL	نام کروموزوم	نزدیک‌ترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ٩٥٪ QTL	LOD	اثر آللی (افزایشی)	R^2	R^2کل
PI	QPi3H.1s	3H	ABG460	30.0	29.30-46.00	3.31	0.05	14.30	39.53
	QPi7H.2s	7H	ABG380	33.50	31.20-38.60	3.86	0.07	17.06	39.53
F_v/F_m	QFv/Fm5H.1s	5H	ABG316B	36.40	9.30-36.60	2.53	0.01	12.67	31.10
	QFv/Fm5H.2s	5H	WG541	57.50	56.80-60.00	2.53	-0.01	11.45	34.88
کلروفیل	QCh1H.1s	1H	ABG702	132.60	131.80-135.60	3.67	-0.31	18.82	34.27
	QCh1H.2s	1H	ABC261	137.90	135.60-142.40	3.62	-0.30	17.51	32.96
CMS	QCMS3H.s	3H	ABG315	108.40	105.0-120.50	2.80	-6.14	13.96	29.30
RWC	-	-	-	-	-	-	-	-	-
نیکل کل	QNik5H.1s	5H	CDO504	145.30	138.60-148.80	2.57	-96.44	13.67	23.60
	QNik5H.2s	5H	iEst9	151.50	149.50-155.70	3.34	-108.27	17.37	27.30
روی کل	QZnk6H.1s	6H	PSR106	32.20	29.60-43.20	3.09	-94.06	12.85	41.41
	QZnk6H.2s	6H	ABG474	60.40	57.30-60.90	4.55	112.79	19.95	41.15
مس کل	QCuk3H.s	3H	ABG396	73.00	62.60-74.90	2.60	95.03	12.99	28.52
منگنز کل	QMnk6H.s	6H	ABG387b	44.20	39.20-47.30	4.46	-224.36	25.86	45.72
آهن کل	QFek4H.1s	4H	BCD265B	49.50	43.20-55.10	3.57	-48.67	16.08	39.64
	QFek6H.2s	6H	ABG379	67.30	65.20-73.30	2.77	55.59	11.76	39.47
	QFek6H.3s	6H	ABC170B	74.60	73.30-75.60	2.74	47.91	11.66	39.37

PI) شاخص کارایی فتوسنتز؛ F_v/F_m) حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ RWC) میزان رطوبت نسبی.

شرایط بدون تنش بیشتر از شرایط تنش نیکل بود (٢٠ در مقابل ١٦).

QTLهای نقشه‌یابی شده متفاوتی در هر هفت کروموزوم جو پراکنده شده بودند، ولی بیش از ٢٥ درصد از آن‌ها روی کروموزوم 5H قرار داشتند (٥ و ٤ جایگاه از مجموع ٣٦ جایگاه واجد QTL به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل). بنابراین به نظر می‌رسد که این کروموزوم نقش تعیین کننده‌ای در کنترل صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنش نیکل داشته باشد. پنج مکان واجد QTL روی ژنوم 1H (سه و دو جایگاه واجد QTL به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل)، سه جایگاه واجد QTL روی ژنوم 2H (سه جایگاه واجد QTL در شرایط بدون تنش)، شش مکان واجد QTL روی ژنوم 3H (سه و سه جایگاه واجد QTL به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل)، دو مکان واجد QTL روی ژنوم 4H (یک و یک جایگاه واجد QTL به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل)، شش مکان واجد QTL روی ژنوم 6H (یک و پنج جایگاه واجد QTL به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل) و پنج مکان واجد QTL روی ژنوم 7H (چهار و یک جایگاه واجد QTL به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل) واقع شده بودند. کروموزوم 4H دارای کم‌ترین تعداد QTL بود که این نتیجه در توافق با یافته‌های Nguyen Viet Long et al. (2013) بود. Siahsar and Narouei (2010) در بررسی این جامعه در محیط هیدروپونیک برای صفت محتوای کلروفیل برگ در سطوح متفاوت تنش شوری هفت جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 1H، 1H، 2H، 2H، 5H، 7H و 7H به‌ترتیب در موقعیت‌های ٦٢/٣، ٧٢/٤، ٥٦/٠، ١٦٧/١، ١٦٦/٦، ٦/٠ و ١٢٠/٨ سانتی‌مورگان و برای میانگین سطوح متفاوت تنش شوری شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 2H، 5H، 5H و 7H در مکان‌های ٧٢/٤، ٥٦/٠، ١٦٧/١، ١٥٣/٥، ١٦٦/٦ و ١٢٠/٨ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. Aminfar et al. (2011) در بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت ٥ جایگاه واجد QTL بر روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 5H، 7H و 7H نقشه یابی کردند که در مجموع ٦٨/٢٤ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

این QTLها به ترتیب در موقعیت‌های ۷۲/٤، ٥٦/۰، ۱۳٥/٥، ۲۹/٥ و ٤۸/۲ سانتی‌مورگان قرار داشتند. QTL موقعیت ۱۳۲/٦۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 1H کنترل کننده محتوای کلروفیل در این تحقیق با QTL موقعیت ۱۳۱/٦۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 1H کنترل‌کننده کربوهیدرات‌های محلول در آب روی همین جامعه (Fakheri and Mehravaran 2013) حدوداً هم‌مکان بود. Siahsar and Narouei (2010) در این جامعه برای سطوح متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای صفت حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II (Fv/Fm) سه مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های 1H، 2H و 5H در مکان‌های ۷۲/۷، ۱٦۷/۱ و ۱۷۳/٥ سانتی‌مورگان و برای میانگین آن‌ها دو مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H و 5H در موقعیت‌های ۱٦٥/۲ و ۱۷۳/٥ سانتی‌مورگان مکان‌یابی کردند. Aminfar et al. (2011) در بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت دو جایگاه واجد QTL به‌ترتیب روی کروموزوم‌های 2H و 5H در موقعیت‌های ۱۲۰/۳ و ۸۰/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. Siahsar and Narouei (2010) در این جامعه برای میزان رطوبت نسبی برگ در شرایط متفاوت تنش شوری و میانگین آن‌ها به‌ترتیب ۲ و ۳ جایگاه واجد QTL شناسایی کردند. QTLهای شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های 2H و 5H به‌ترتیب در جایگاه‌های ۷/۳ و ٦۲/۳ سانتی‌مورگان و QTLهای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های 2H، 5H و 5H به‌ترتیب در موقعیت‌های ۷/۳، ٦۲/۳ و ۷۸/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی شدند (2011) .Aminfar et al در بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای محتوای آب نسبی برگ سه جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 5H و 5H در موقعیت‌های ٤۳/۳، ۷/٤ و ۸٦/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL موقعیت ۱۰۸/٤۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 3H کنترل کننده صفت ضریب پایداری غشا در این تحقیق با QTL موقعیت ۱۰۷/٤۰سانتی‌مورگان کروموزوم 3H کنترل کننده صفت خواب بذر روی همین جامعه (Khalili et al. 2014) حدوداً هم‌مکان بود. این QTL نیز دارای اثر افزایشی منفی (۰/۷۱) و آلل آن از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بود. در این آزمایش دو عدد از بزرگترین جایگاه‌های صفات کمی در تحمل نیکل در کروموزوم 5H و همچنین یکی از QTL موثر از نظر جذب آهن روی کروموزوم 4H دیده شد. در تحقیقی نقشه برداری از-QTLهای مربوط به جذب عناصر مس، آهن، منگنز و روی در اندام هوایی گیاهچه گندم تحت تنش مس صورت گرفت که یکی از بزرگترین جایگاه‌های صفات کمی در تحمل مس در کروموزوم 5DL دیده شد و همچنین QTLهای موثر از نظر منگز روی کروموزوم 3BL و 3AL قرار داشت و منطقه سانترومری در کروموزوم 3B نقش موثری در تنظیم آهن داشت (Balint et al. 2007). در تحقیق دیگری به منظور نقشه برداری جایگاه صفات کمی در برنج برای تحمل به سمیت روی و ارتباط آن با QTLهای کنترل کننده آهن، آلومینیوم و منگنز صورت گرفت که سه QTL برای مقاومت به سمیت ZN^{2+} بر روی کروموزومهای ۱، ۳ و ۱۰ مشاهده شد (Dong et al. 2006). در پژوهشی برای مکان‌یابی QTLهای موثر در جو تحت تنش منگنز سه منبع بهره‌وری منگنز در جایگاه Mel1 تعیین شد (Pallotta et al. 2000).

از مهم‌ترین اهداف اصلاحگران نباتات، اصلاح ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا و کیفیت برتر است که در محیط‌های متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (Yadav et al. 2003). این مسأله به‌ویژه برای اصلاحگران جو نیز صدق می‌کند، چرا که این محصول چند منظوره در اقصی نقاط جهان با شرایط اقلیمی متفاوت کشت می‌شود. برای مقاصد اصلاحی اولین مسأله پایداری در ظهور QTLهای نقشه‌یابی شده‌ای است که ممکن است کاندیدای گزینش به کمک نشانگر باشند (Mahdinejad et al. 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Fakheri and Khalegh Babaki 2014;). پایداری QTLها در محیط‌ها و زمینه-های ژنتیکی مختلف، مهم‌ترین بخش گزینش به کمک نشانگر است. برای ارزیابی پایداری اثرات QTLها، جامعه نقشه‌کشی باید در شرایط محیطی و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت مورد مطالعه قرار گیرد. در این تحقیق اگرچه QTLهای زیادی برای صفات مختلف مورد مطالعه شناسایی شد، ولی QTLهای *QFek4H.n* و *QFek4H.1s* به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل موقعیت ٤۸/٥۰ تا ٤۹/٥۰ سانتی مورگان کروموزوم 4H کنترل-

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

کننده آهن کل، QTLهای *QNik5H.1n* و *QNik5H.1s* به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل موقعیت ۱٤٥/۳۰ سانتی مورگان کروموزوم 5H کنترل‌کننده نیکل کل و QTLهای *QNik5H.2n* و *QNik5H.2s* به‌ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش نیکل موقعیت ۱۵۱/۵۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H کنترل‌کننده نیکل کل پایدار بودند. Fakheri and Mehravaran (2014) در بررسی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو در شرایط نرمال و تنش خشکی نشان دادند که اکثر QTLهای نقشه‌یابی شده در هر دو محیط مورد بررسی تظاهر یافته و از پایداری لازم برخوردار بودند. این محققین بیان داشتند که QTLهای پایدار می‌توانند در برنامه گزینش به کمک نشانگر مورد استفاده قرار گیرند.

در دو شرایط مورد مطالعه، اکثر QTL های نقشه‌یابی شده از پایداری لازم برخوردار نبودند. به عبارت دیگر برای یک صفت ر دو شرایط مورد بررسی، QTLهای متنوعی به دست آمد. یا اینکه، محل قرارگیری آن‌ها کمی تفاوت داشت و یا اثرات آللی آن‌ها متفاوت بود. در تجزیهQTL ممکن است محل قرارگیری یک QTL در جایگاه خاصی تعیین شود، در حالی که محل قرارگیری واقعی آن تا چندین سانتی‌مورگان از آن فاصله داشته باشد (Kearsey and Farquhar 1998). یکی از دلایلی که باعث می‌شود تا یک QTL در نواحی مختلف ژنوم واقع شود، وقوع وقایع درون و بیرون کروموزومی از جمله وارونگی و جابه‌جایی کروموزومی است (Hayes et al. 1993). البته باید دقت داشت که این موضوع زمانی اهمیت می‌یابد که دو جامعه مورد نظر فاصله بیشتری از هم داشته باشند. دلیل دیگر می‌تواند اثر محیط باشد (Fakheri and Khalegh Babaki Hayes et al. 1993; 2014). جوامع اصلاحی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر متقابل ژنوتیپ × محیط نشان می‌دهند. در این حالت حداقل پاره‌ای از ژن‌ها QTLهایی را بروز می‌دهند که اثر متقابل QTL×E نشان می‌دهند (Mahdinejad et al. 2014 Fakheri and Khalegh Fakheri and Mehravaran 2014; Hayes et al. 1993; Babaki 2014). اثر متقابل QTL×E به صورت تغییر در تعداد QTLها در محیط‌های متفاوت و یا تغییر در اندازه اثر آن‌ها در محیط‌های متفاوت بروز می‌یابد (Hayes et al. 1993)، لذا در تجزیه QTL تکرار آزمایش در چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی برخوردار باشد. چرا که، بعضی از QTLها محیط اختصاصی هستند و در صورت عدم تکرار در محیط‌های مختلف شناسایی نخواهند شد. گرچه جامعه گیاهی، نرم افزار، تابع نقشه‌کشی و تعداد و نوع نشانگرهای مورد استفاده نیز عواملی هستند که ممکن است نتایج بدست آمده یکسان نباشند (Kearsey and Farquhar Siahsar and Narouei 2010; 1998). عوامل محیطی از جمله تنش نیکل اندازه‌های کمی صفات را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به عبارت دیگر میزان تنوع ممکن است در درجات متفاوت تنش نیکل متنوع باشد و موجب ناپایداری QTLها گردند. علاوه بر این مقادیر متفاوت خطا در آزمایشات متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری QTL گردد. لذا برای اینکه بتوان ازQTLها در جهت بهبود ارقام زراعی استفاده نمود، نیاز به مطالعات زیادی در سال‌ها، مکان‌ها، زمینه-های ژنتیکی متفاوت و همچنین جمعیت‌های مختلف می‌باشد.

نتیجه‌گیری

این تحقیق از محدود گزارشات تجزیه QTL مرتبط با صفات فیزیولوژیک و جذب عناصر سنگین در جمعیت هاپلوئیدهای مضاعف حاصل از تلاقی استپتو و مورکس در شرایط هیدروپونیک تحت تنش نیکل می‌باشد. در این مطالعه در مجموع ۳٦ جایگاه واجد QTL برای صفات فیزیولوژیک و جذب عناصر سنگین مورد بررسی و شناسایی قرار گرفت که تعداد، نوع و اثر سه جایگاه ٤٨/٥٠ تا ٤٩/٥٠ سانتی مورگان کروموزوم 4H کنترل‌کننده آهن کل و جایگاهای ۱٤٥/۳۰ و ۱۵۱/۵۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H کنترل‌کننده نیکل کل در محیط‌های متفاوت پایدار بود. بنابراین در صورت تأیید نتایج مشابه از آن‌ها می‌توان در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. گزینش به کمک نشانگر برای این صفات ممکن است موجب افزایش مقاومت گیاه برای حفظ رشد آن در خاک‌های در معرض تنش نیکل در مراحل بحرانی رشد گردد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

منابع

bdel Latif EA, Rabie H, Abo-shelbeya MAM, Nofal MA (1988) The effect of nickel on plants.1. Effect of seed soaking in Ni- sulphate solutions on growth and chemical composition of Sorghum. Journal of Agricultural Research and Development 10:33-46.

Al-khabit K, Paulsen GM (1990) Photosynthesis and productivity during temperature stress of wheat genotypes from major word regions. Journal of Crop Science 30:1127-1132.

Aminfar Z, Dadmehr M, Korouzhdehi B, Siahsar BA, Heidari M (2011) Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in barley at the seedling stage. African Journal of Biotechology 10:8794-8799.

Ayoub M, Armstrong E, Bridger G, Fortin MG, Mather DE (2003) Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. Crop Science 43:556-561.

Azmat R, Haider S, Askari S (2006) Phyotoxicity of Pb I: Effect of Pb on germination, growth, morphology and histomorphology of Phaseolus mungo and *Lens culinaris*. Pakistan Journal of Biological Sciences 9:979-984.

Azmat R, Haider S, Riaz M (2009) An inverse relation between Pb^{+2} and Ca^{+2} ions accumulation in *Phaseolus mungo* and *Lens culinaris* under Pb stress. Pakistan Journal of Botany 41:2289-2295.

Bajji M, Lutts S, Kinet J (2001) Water deficient effect on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three wheat cultivars performing differently in arid conditions. Plant Science 160:669-681.

Balint AF, Roder MS, Hell R, Galiba G, Borner A (2007) Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn contents in the shoots of wheat seedlings. Biologia Plantarum 51:129-134.

Baum M, Grando S, Bakes G, Jahoor A. Ceccarelli S (2003) QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environments identified in recombinant inbred lines of the cross Arta×*H. spontaneum*. Theoritical and Applied Genetics 107:1215-1225.

Baycu G, Doganay T, Hakan O, Sureyya G (2006) Ecophysiological and seasonal variations in Cd, Pb, Zn, and Ni concentrations in the leaves of urban deciduous trees in Istanbul. Environmental Pollution 143:545-554.

Blum A, Ebercon A (1980) Cell membrance stability as measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Science 21: 43-47.

Broman KW, Speed TP (1999) A review of methods for identifying QTLs in experimental crosses. Statistical Molecular Biology Genetics, IMS Lecture. Notes Monograph Series. 33:42-114.

Chaudhry F, Loneragan J (2000) Effects of N, copper and zinc fertilisers on the copper and zinc nutrition of wheat plants. Australian Journal of Agricultural Research 21:865-879.

Chen F, Hayes PM (1989) A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using in vitro floret and tiller culture. Theoritical and Applied Genetics 77:701-704.

Dadashi MR, Majidi Hervan I, Soltani A, Noorinia AA (2007) Evaluation of Different Genotypes of Barley to Salinity Stress. Journal of Agricultural Science 13:181-191. (In Farsi).

Dong Y, Ogawa T, Lin D, Koh HJ, Kamiunten H, Matsuo M, Cheng S (2006) Molecular mapping of quantitative trait loci for zinc toxicity tolerance in rice seedling (*Oryza sativa L.*). Field Crops Research 95:420-425.

Fakheri BA, khalegh Babaki A (2014) Mapping genomic regions controlling physiological and morphological traits associated with seedling stage of bread wheat under normal and osmotic stress conditions. Iranian Crop Science 45:119-133. (In Farsi).

Fakheri BA, Mehravaran L (2013) Locating QTLs Controlling Agronomic Traits of "Steptoe×Morex" Derived Double Haploid Population of Barley under Drought Stress Conditions. Iranian Journal of Field Crop Science 44:47-57. (In Farsi).

Fakheri BA, Mehravaran L (2014) QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition. Iranian Journal of Crop Sciences 15:367-386. (In Farsi).

Graham A, Mcdonald Gk (2000) Effects of zinc on hotosynthesis and yield of wheat under heat stress. Australian Agronomy Conference pp. 27-33.

Haider H, Kanwal S, Uddin F, Azmat R (2006) Phytotoxicity of Pb. II: Changes in chlorophyll absorption spectrum due to toxic metal Pb stress on *Phaseolus mungo* and *Lens culinaris*. Pakistan Journal of Biological Sciences 9:2062-2068.

Han F, Romagosa I, Ullrich SE, Jones BL, Hayes PM, Wesenberg D (1997) Molecular marker-assisted selection for malting quality traits in barley. Molecular Breeding 3:427-437.

Hayes PM (1992) Economic trait loci (Quantitative Trait Loci = QTL) analysis progress report. North American Barley Genome Mapping Project (NABGMP). Barley Genetics Newsletter 21:30-31.

Hayes PM, Liu BH, Knapp SJ, Chen F, Jones B, Blake T, Franckowiak J, Rasmmusson D, Sorrells M, Ullrich SE, Wessnberg D, Kleinhofs A (1993) Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. Theoritical and Applied Genetics 87:392-401.

Husain S, Munns R, Condon AG (2003) Effect of sodium exclusion trait on chlorophyll retention and growth of durum wheat in salion soil. Australian Journal of Agricultural Research 54:589-597.

Jiang Y, Huang B (2001) Effects of drought or heat stress alaone and in combination on Kentuky bluegrass. Crop Science 40:1358-1363.

Johnson HW, Robinson HFR, Comestock RE (1955) Genotype and phenotypic correlation in soybeans and their implication in selection. Agronmy Journal 47:477-483.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]

Jones JB, Wolf B, Mills HA (1991) Plant Analysis Handbook: A Practical Sampling, Preparation, Analysis and Interpretation Guide. Micro-Macro Pub. Inc., Athens, GA, pp. 23-37.

Kearsey MJ, Farquhar AGL (1998) QTL analysis in plants: where are we now? Heredity 80:137-142.

Kim SC, Rieseberg LH (1999) Genetic architecture of species differences in annual sunflowers implication for adaptive trait introgression. Genetics 153:965-977.

Kleinhofs A, Graner A (2001) An integrated map of the barley genome. p: 187-199. In: Philips, R.L. and I.K. Vasil (eds.). *DNA-Based Markers in Plants*. 2nd ed. Kluwer Academic Publications.

Kleinhofs A, Kilian A, Saghai Maroof MA, Biyashev RM, Hayes P, Chen FQ, Lspitan N, Fenwick A, Blake TK, Kanazin V, Ananiev E, Dahleen L, Kurdna D, Bollinger J, Knapp SJ, Liu B, Sorrells M, Heun M, Franckowiak JD, Hoffman D, Skadsen R, Stefffenson BJ (1993) A molecular, isozymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare* L.) genome. Theoretical and Applied Genetics 86:705-712.

Koyama ML, Levesley A, Koebner RMD, Flower TJ, Yeo AR (2001) Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice. Plant Physiolology 125:406-422.

Liang GH, Walter TL (1968) Heritability estimates and gene effects for agronomic trials in grain sorghum. Crop Science 8: 77-80.

Mahdinejad N, Omidi M, Jalalkamali MR, Naghavi MR, Fakheri BA (2014) QTL analysis of some phenological and morphological traits in Babax and Seri M82 recombinant inbred line population of wheat during salinity stress Modern Genetics Journal 9:207- 218. (In Farsi).

Matin MA, Brown JH, Ferguson H (1989) Leaf water potential, relative water content and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. Agronomy Journal 81:100-105.

Mohammadi M, Talei A, Zeinali H, Naghavi MR, Baum M (2008) Mapping some QTLs controlling drought tolerance in a doubled haploid population of barley. Seedling and Seed 24:1-15. (In Farsi).

Molas J (2002) Canges of chloroplast ultra structure and total chlorophyll concentration in cabbage leaves caused by excess of organic Ni (ll) complexes. Environmental Experimental Botany, 47: 115-126.

Molas J, Baran S (2004) Relationship between the chemical form of nickel applied to the soil and its uptake and toxicity to barley plants. Geoderma 122: 247-255.

Monni S, Uhlig C, Junttila O, Hansen E, Hynynen J (2001) Chemical composition and ecophysiological responses of *Empetrum nigrum* to above ground element application. Environmental Pollution 112:417-426.

Nguyen Viet Long, Simon A, Ribot, Oene Dolstra, Rients E, Niks, Richard GF, Visser C, Gerard van der Linden (2013) Identification of quantitative trait loci for ion homeostasis and salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Molecular Breeding 31:137-152.

Pallotta MA, Graham RD, Langridge P, Sparrow DHB, Barker SJ (2000) RFLP mapping of manganese efficiency in barley. Theoretical and Applied Genetics 101:1100-1108.

Panse VG (1957) Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. Indian Journal of Genetics 17:317-328.

Peralta-Videa JR, Gardea-Torresdey JL, Gomez E, Tiemann KJ, Parsons JG, Carrillo G (2002) Effect of mixed cadmium copper, nickel and zinc at different pHs upon alfalfa growth and heavy metal uptake. Environmental Pollution 119:291-301.

Pessarakli M (1999) Handbook of plant and crop stress. Marcel Dekker Inc.

Pinto A, Mota M, Varennes A (2005) Influence of organic matter on the uptakc of zinc, copper and iron by Sorghum plants. Science of the Total Environment 326:239-247.

Shinozaki K, Yaamaguch-Shinozaki K **(**1997) Gen expression and signal transduction in water-stress response. Jornal of plant physiology 115: 327-343.

Siahsar BA, Narouei M (2010) Mapping QTLs physiological traits associated with salt tolerance in Steptoe×Morex doubled haploid lines of barley at seedling stage. Journal of Food, Agriculture and Environment 8(2):751-759.

Siahsar BA, Taleii AR, Peighambari SA, Naghavi MR (2008) Mapping QTL of forage quality-related traits of barley. Iranian Journal of Field Crop Science 40:35-45 (in Farsi).

Siddique MRB, Hamid A, Islam MS (1999) Drought stress effects on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. Botanical Bulletin- Academia Sinica 40:141-145.

Smialowicz RJ, Rogers RR, Riddle MM, Scott GA (1984) Immunologic effects of nickel: I. Suppression of cellular and hum oral immunity. Environmental Research 33:413-427.

Tabande L, Bakhshi MR, Karimian NA (2013) Evaluation of the relationships between Cu chemical forms and Cu uptake by Soybean in several calcareous soils in Fars Province. Journal of Soil Management and Sustainable Production 3:183-198. (In Farsi).

Yadav RS, Bidinger FR, Hash CT, Yadav YP, Yadav OP, Bhatnagar SK, Howarth CJ (2003) Mapping and characterization of QTL×E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. Theoretical and Applied Genetics 106: 512-520.

Zeller S, Feller U (1999) Long-distance transport of cobalt and nickel in maturing wheat. European Journal of Agronomy 10:91-98.

Ziaeian A, Malakoti MJ (1998) Effect of micronutrient application and application time on increasing yield. Soil and Water 2:56-62. (In Farsi).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2024-04-27]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1395.11.1.4.7]