

## تجزیه QTLs صفات فیزیولوژیک در جمعیت Steptoe/Morex جو کشت شده تحت محیط‌های شور و نرمال

### QTLs analysis of physiological traits in the Steptoe/Morex population of barley grown under saline and normal environments

براتعلی فاخری<sup>\*</sup>، حبیبه شهرکی<sup>۱</sup>

۱- به ترتیب دانشیار، دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، دانشگاه زابل

Fakheri BA<sup>\*1</sup>, Shahraki H<sup>2</sup>

1. Associated Professor, Graduated MSc Student, University of Zabol

\* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ba\_fakheri@yahoo.com

(تاریخ دریافت: ۹۳/۶/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۹۳/۹/۱۸)

#### چکیده

تنش شوری پس از خشکی از مهم‌ترین و متداول‌ترین تنش‌های محیطی است که تولید محصولات زراعی را در سراسر دنیا و از جمله ایران محدود می‌سازد. به منظور تعیین نواحی ژنومی کنترل کننده برخی صفات فیزیولوژیک جامعه هاپلوئیدهای مضاعف حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو تحت شرایط نرمال و تنش شوری، آزمایشی در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش شوری اجرا شد. صفات مورد بررسی شامل محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل (Fo)، فلورسانس حداکثر (Fm)، حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm)، محتوای آب نسبی برگ (RWC)، محتوای پرولین برگ، هیدرات‌های کربن محلول در آب (WSC) و ضریب پایداری غشا (CMS) بودند. تجزیه QTL با استفاده از نقشه پیوستگی ژنتیکی حاصل از ۳۲۷ نشانگر RFLP و نسخه ۲/۵ نرم‌افزار WinQTL Cartographer به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) انجام گرفت. نتایج تجزیه واریانس مرکب تفاوت معنی‌دار بین لاین‌ها را برای کلیه صفات مورد بررسی نشان داد. حداکثر همبستگی بین فلورسانس حداقل و حداکثر کارایی فتوسیستم II مشاهده شد. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۴۳ جایگاه واجد QTL (۱۳، ۱۶ و ۱۴ جایگاه واجد QTL به ترتیب برای شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها) به دست آمد. واریانس‌های فنوتیپی تبیین شده به وسیله این QTLها از ۹/۰۶ تا ۳۰/۲۸ درصد به ترتیب برای فلورسانس حداقل (qFO1m) و حداکثر کارایی فتوسیستم II (qFvFm2.1m) در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری متغیر بود. حداقل و حداکثر LOD (۲/۶۱ و ۸/۷۴) به QTLهای محتوای کلروفیل برگ (qCHC1m) و حداکثر کارایی فتوسیستم II (qFvFm2.1m) در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری تعلق داشت. به نظر می‌رسد که QTL جایگاه ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H، کنترل کننده حداکثر کارایی فتوسیستم II، از پایداری لازم برخوردار باشد، بنابراین در صورت تکرار نتایج فوق در محیط‌های بیشتر احتمالاً بتوان از آن در گزینش به کمک نشانگر استفاده کرد. گزینش به کمک نشانگر برای این صفت ممکن است موجب افزایش مقاومت گیاه برای حفظ رشد آن در خاک‌های در معرض تنش شوری در مراحل بحرانی رشد شود.

#### واژه‌های کلیدی

تنش شوری  
جایگاه صفت کمی  
جو  
صفات فیزیولوژیک

## مقدمه

شوری یکی از مهم‌ترین عوامل کاهنده عملکرد گیاهان زراعی، به خصوص در مناطق خشک و نیمه خشک جهان است (Munns and Tester 2008). در حدود ۲۰ درصد از کل زمین‌های زراعی و نیمی از زمین‌های تحت آبیاری دنیا تحت‌تاثیر شوری قرار دارند (FAO 2008) و به واسطه شیوه‌های نامناسب آبیاری و تغییر شرایط آب و هوایی روز به روز به این آمار اضافه می‌شود. اراضی تحت‌تاثیر شوری در ایران حدود ۲۳/۵ میلیون هکتار می‌باشند که ۱۴/۵ درصد از کل مساحت آن را شامل می‌شود، اما مطالعات دقیق‌تر نشان می‌دهد که حدود ۲۷ میلیون هکتار از اراضی ایران با شدت‌های متفاوت تحت‌تاثیر خاک‌های شور و قلیایی هستند (Rezvani Moghaddam and Koocheki 2001). افزایش روزافزون جمعیت جهان و نیاز به مواد غذایی بیشتر، استفاده از اراضی حاشیه‌ای از جمله زمین‌های شور و افزایش عملکرد گیاهان زراعی در چنین زمین‌هایی را می‌طلبد. تا به حال، توسعه مدیریت‌های مختلف از جمله روش‌هایی مانند آبیاری، زهکشی و اهلی کردن گیاهان نمک دوست به عنوان محصولات جدید برای بهبود بهره‌وری از خاک‌های شور موفقیت اندکی داشته است (Colmer et al. 2005; Pitman and Läuchli 2002). بنابراین، به منظور استفاده بهینه از این اراضی و منابع آب شور، افزایش تحمل به شوری گیاهان همراه با توان تولید بالاتر و توسعه محصولات متحمل به شوری به یک الویت جهانی مهم تبدیل شده است (Yamaguchi and Blumwald 2005). مهم‌ترین استراتژی برای تولید محصولات کشاورزی در مناطق تحت‌تاثیر شوری، درک ژنتیک تحمل به شوری و استفاده از روش‌های کارآمد اصلاحی برای توسعه گیاهان متحمل به شوری است (Mano and Takeda 1997). اصلاح تحمل به شوری در محصولات مشکل است، زیرا تحمل به شوری یک صفت چند ژنی است و به صورت کمی به ارث می‌رسد (Nazar et al. 2011). ارزیابی عملکرد محصولات معیار مفیدی برای ارزیابی پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی مانند شوری است. با این حال، مکانیسم‌های ژنتیکی اساسی عملکرد دانه با توجه به اثرات محیطی پیچیده هستند و توارث پیچیده و کم عملکرد و زیست‌توده کارایی انتخاب را برای این صفات در شرایط تنش شوری محدود می‌کند. همچنین اندازه‌گیری عملکرد

هزینه‌بر و وقت‌گیر می‌باشد. بنابراین باید به دنبال شاخص‌های آسان‌تر و کم هزینه‌تر بود. در نتیجه از روش‌های غیرمستقیم (صفات فیزیولوژیک) استفاده می‌شود.

محتوای کلروفیل برگ نشان‌دهنده ظرفیت فتوسنتزی گیاه می‌باشد و می‌تواند به عنوان شاخصی مطلوب برای اندازه‌گیری عملکرد در شرایط تنش به کار گرفته شود. بنابراین حتی در صورتی که میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ تغییر نکند، میزان رشد به دلیل کاهش میزان کلروفیل و به تبع آن کاهش فتوسنتز، کاهش خواهد یافت (Munns and Tester 2008).

فلورسانس کلروفیل یک شاخص تهییج انرژی در ساختارهای فتوسنتزی برگ و سیستم تشخیصی سریع و غیر مخرب برای تعیین مقاومت گیاهان به تنش‌های محیطی است (Percival and Henderson 2003). کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به صورت Fv/Fm (نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس حداکثر) بیان می‌شود. تنش‌های محیطی با تاثیر بر فتوسیستم II باعث کاهش این نسبت می‌شوند. ارقام متحمل به شوری جو نسبت به ارقام حساس نسبت Fv/Fm بالاتری دارند. به عبارت دیگر، کارایی سیستم نوری II در رقم مقاوم بیشتر می‌باشد (Ramzi and Morales 1994).

تنظیم‌کننده‌های اسمزی یکی از مهم‌ترین عوامل حفظ گیاهان در مقابل تنش‌های غیرزنده می‌باشند. مطالعات بیوشیمیایی نشان داده که در گیاهان تحت تنش شوری، مواد محلول با وزن مولکولی پایین (مواد محلول سازگار یا اسمولیت) در گیاه تجمع می‌یابند و به عنوان عامل یا محافظ اسمزی عمل می‌کنند (Parvaiz and Satyawati 2008). از جمله ترکیبات آلی اسیدهای آمینه (پرولین)، هیدرات‌های کربن محلول در آب، یون‌های معدنی، هورمون‌ها و پروتئین‌ها می‌باشند (Leinhose and Bergman 1995). محتوای آب نسبی برگ معیاری قابل اعتماد برای اندازه‌گیری وضعیت آب در بافت‌های گیاهی محسوب می‌شود و از این نظر نسبت به پتانسیل آب سلول برتری دارد (Schonfield et al. 1988). یکی از استراتژی‌های مهم در اصلاح نباتات برای افزایش مقاومت به شوری این است که غشای سلولی پس از مواجه شدن با تنش شوری انسجام خود را حفظ و واپاشیده نشود (Levitt 1980).

ارقام استپتو و مورکس جو در شرایط نرمال و تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای درصد سدیم ساقه‌چه یک جایگاه واجد QTL، برای درصد پتاسیم ساقه‌چه دو جایگاه واجد QTL، برای نسبت درصد سدیم به پتاسیم ساقه‌چه چهار جایگاه واجد QTL، برای درصد پتاسیم ریشه‌چه دو جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی کردند.

واکنش گیاهان به تنش شوری به صورت‌های مختلفی از جمله پاسخ‌های فیزیولوژیک ظهور پیدا می‌کنند که بیشتر آنها دارای توارث کمی و تحت تاثیر شرایط محیطی می‌باشند (Koyama et al. 2001). مطالعه واکنش‌های فوق و عوامل ژنتیکی که آنها را کنترل می‌کنند، در گیاهان زراعی از جمله جو در شرایط بدون تنش و تنش می‌تواند به شناسایی سازوکارهای موثر در سازگاری به تنش کمک کند. لذا هدف از این تحقیق، مکان‌یابی QTLها، برآورد میزان تاثیر 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 بوده‌است.

#### مواد و روش‌ها

جامعه مورد مطالعه، از هیبریدهای  $F_1$  حاصل از تلاقی ارقام استپتو (CI15229) و مورکس (CI15773) جو به وسیله روش تغییر یافته *Hordeum bulbosum*، که توسط Chen and Hayes (1989) تشریح شده بود، به وسیله برنامه اصلاحی جو دانشگاه ایالت اورگون به وسیله Hayes (1992) تهیه شده است. جامعه حاصل به همراه والدین آنها در سال ۹۱-۱۳۹۰ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه زابل با طول جغرافیایی بین ۶۰ درجه و ۱۵ دقیقه تا ۶۱ درجه و ۵۰ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۰ دقیقه تا ۳۱ درجه و ۲۸ دقیقه شمالی و با ارتفاع ۴۸۰ متر از سطح دریای آزاد کشت شدند. این منطقه دارای اقلیمی بیابانی با تابستان بسیار خشک و زمستان ملایم است. میانگین دمای سالانه ۲۱/۷، حداکثر مطلق دما ۴۹ و حداقل مطلق آن ۷- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. میانگین سالانه رطوبت نسبی ۳۹/۲۰ درصد و میانگین بارندگی و تبخیر سالانه به ترتیب ۵۳ و ۵۰۰۰- میلی‌متر است. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش شوری پیاده

از آنجا که اکثر صفات مهم فیزیولوژیک مؤثر بر عملکرد دارای توارث کمی هستند و بلوک‌های ژنی در بروز آنها نقش دارند، ژنتیک کلاسیک قادر به بررسی نحوه رفتار ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی به صورت ژن‌های مجزا نمی‌باشد. با پیشرفت تکنولوژی نشانگرهای مولکولی، تهیه نقشه پیوستگی و نرم-افزارهای مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی، ابزارهای قدرتمندی جهت بررسی مولکولی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی فراهم شده‌است. QTL در واقع پلی است که رابطه بین تنوع پیوسته فنوتیپی و مکانیسم‌های توارثی حاصل از تنوع ژنتیکی مکان‌های ژنی منفرد را برقرار می‌سازد و شناسایی QTL، امکان گزینش به کمک نشانگر (MAS) را فراهم می‌سازد (Phillinpa 1998). وقتی نشانگری (هایی) با QTL پیوسته باشند، انتخاب به کمک نشانگر، انتخاب بر اساس ژنوتیپ خواهد بود و پاسخ به گزینش به حداکثر خود خواهد رسید (Dudley 1997). Xue et al. 2009; Siahsar and Narouei 2010; Aminfar et al. 2013; Nguyen Viet Long et al. 2011 در بررسی جامعه حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای صفات فیزیولوژیک محتوای کلروفیل برگ پنج جایگاه واجد QTL، برای اجزای متفاوت فلورسانس کلروفیل (فلورسانس حداقل، فلورسانس حداکثر و حداکثر بهره‌وری از فتوسیستم II) به ترتیب سه، دو و دو مکان واجد QTL، برای محتوای پرولین و هیدرات-های کربن محلول در آب به ترتیب دو و دو جایگاه واجد QTL و برای محتوای رطوبت نسبی برگ سه مکان واجد QTL نقشه-یابی کردند. (Siahsar and Narouei 2010) در بررسی این جامعه در محیط هیدروپونیک برای صفات فیزیولوژیک محتوای کلروفیل برگ در سطوح متفاوت تنش شوری هفت جایگاه واجد QTL، برای فلورسانس حداقل سه جایگاه واجد QTL، برای فلورسانس حداکثر سه مکان واجد QTL، برای حداکثر مقدار بهره‌وری از فتوسیستم II سه مکان واجد QTL، برای محتوای پرولین برگ چهار جایگاه واجد QTL، برای محتوای آب نسبی برگ پنج جایگاه واجد QTL و برای هیدرات‌های کربن محلول در آب پنج جایگاه واجد QTL مکان‌یابی کردند. (2013) Nguyen Viet Long et al. در بررسی جامعه حاصل از تلاقی

بهترین و بدترین والد می‌باشد. تفکیک متجاوز از والدین با LSD حاصل از تجزیه واریانس رگه‌های هاپلوئید مضاعف به همراه والدین مقایسه شدند. توارث‌پذیری خصوصی صفات با استفاده از رابطه 
$$h^2 = [1 - (MS_{G \times E} / MS_G)] / 2$$
 یا 
$$h^2 = \left\{ \sigma_g^2 / [\sigma_g^2 + (\sigma_{ge}^2 / e) + (\sigma_e^2 / re)] \right\}$$
 (Knapp et al. 1985; Therrien 2003). همبستگی ساده فنوتیپی بین صفات برای میانگین شرایط نرمال و تنش شوری محاسبه شد. محاسبات آماری با نسخه ۹/۲ نرم‌افزار SAS انجام شد.

نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی جو از سایت <http://barleygenomics.wsu.edu> بازایی و برای نقشه‌یابی صفات مذکور مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود که توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه شده‌است (Kleinhofs et al. 2001; Kleinhofs and Graner 1993). تجزیه QTL به طور مجزا برای شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها انجام گرفت. برای تعیین QTLها و برآورد اندازه اثر آنها، از روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) استفاده شد. حداقل LOD برای شناسایی QTLها ۲/۵ و حداقل فاصله پویش دو سانتی‌مورگان (پیش فرض نرم‌افزار) در نظر گرفته شد. نشانگرهای هم‌عامل (Cofactor) با روش رگرسیون پیشرو-پسرو (Forward-backward regression) تعیین شدند. 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. قله‌های LOD موقعیت QTL را نشان داد. اثرات QTL در قله موقعیت QTL و حدود اعتماد ۹۵ درصد QTLها بدست آمد. برای تعیین اینکه آیا دو قله مجاور هم نماینده QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه‌ای مربوط می‌شوند، از افت مقدار LOD بین دو قله استفاده شد (اگر بین دو قله مجاور افتی به اندازه  $LOD \geq 2$  یا  $LRS \geq 9/21$  وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت (Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravarvan 2014). درصد واریانس فنوتیپی تبیین شده به

شد. هر ژنوتیپ در کرت‌های چهار ردیفی به طول سه متر و فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر کشت شد. در آزمایش تنش شوری از آب با هدایت الکتریکی ۱۳ ds/m و در آزمایش بدون تنش از آب زراعی شیرین منطقه استفاده شد. کلیه عملیات زراعی شامل کوددهی، وجین علف‌های هرز و آبیاری براساس نیاز گیاه انجام شد. صفات محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل (Fo)، فلورسانس حداکثر (Fm) و حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm)، محتوای آب نسبی برگ (Relative water content=RWC)، هیدرات‌های کربن محلول در آب (Water soluble carbohydrate=WSC)، محتوای پرولین برگ و ضریب پایداری غشا (Cell membrane stability=CMS) در مرحله گلدهی اندازه‌گیری شدند. محتوای کلروفیل برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل‌سنج (Hansatech-Model-cl-01)، پارامترهای فلورسانس برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل فلورومتر (Handy PEA) (Habash et al. 1985)، محتوای آب نسبی برگ با استفاده از فرمول (Pessaraki 1999)، هیدرات‌های کربن محلول در آب با استفاده از روش (Jrigoyen et al. 1992)، محتوای پرولین برگ با استفاده از روش (Bates et al. 1973) اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری ضریب پایداری غشا تعداد ده دیسک از برگ‌ها تهیه و در شیشه‌های حاوی ۲۰ میلی‌لیتر آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت نگهداری شدند و سپس هدایت الکتریکی محلول حاوی املاح خارج شده از بافت گیاه اندازه‌گیری شدند.

پس از میانگین‌گیری از داده‌های نمونه‌های مورد اندازه‌گیری از هر پلات تجزیه واریانس مرکب برای شرایط نرمال و تنش شوری با فرض تصادفی بودن اثر محیط و ژنوتیپ  $\times$  محیط 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-های هاپلوئید مضاعف به همراه والدین مقایسه شدند. تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی به ترتیب با رابطه‌های  $G_N = W_{DH} - W_P$  و  $G_P = B_{DH} - B_P$  به ترتیب تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی،  $W_{DH}$  و  $B_{DH}$  بهترین و بدترین رگه هاپلوئید مضاعف و  $W_P$  و  $B_P$

دانه پایین و مورکس رقمی با عملکرد پائین و کیفیت دانه بالاست، این مسئله قابل انتظار می‌باشد. به عبارت دیگر استپتو نسبت به مورکس نسبت به شرایط شوری متحمل‌تر است. در آزمایش انجام شده دیگر روی این جمعیت تحت تنش خشکی برای صفات زراعی استپتو نسبت به مورکس دارای عملکرد و اجزای عملکرد بیشتری بود (Fakheri and Mehravarani 2013). اختلاف بین میانگین والدین برای محتوای آب نسبی برگ، محتوای کلروفیل برگ و ضریب پایداری غشا معنی‌دار ( $P \leq 0.05$ ) و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار ( $P > 0.05$ ) 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 نقشه‌یابی QTLهای کیفیت دانه بوده، بنابراین عدم اختلاف معنی‌دار بین والدین برای پاره‌ای از صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری دور از انتظار نمی‌باشد، ولی از آنجا که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود، بنابراین تنوع قابل‌ملاحظه‌ای در جمعیت مورد بررسی برای صفات مورد مطالعه وجود داشت و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTLهای کنترل‌کننده صفات خواهد شد. Fakheri and Mehravarani (2014) 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 and Mehravarani 2013) 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 قابل توجیه است. اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه صفات مورد بررسی غیرمعنی‌دار ( $P > 0.05$ ) بود (جدول ۲). این مساله نشان می‌دهد که هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نماینده تعداد کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو هستند و صفات مورد بررسی اساساً با اثرات افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شدند.

وسیله هر QTL تعیین شد. تجزیه QTL با نسخه ۲/۵ نرم‌افزار WinQTL Cartographer (Wang et al. 2007) انجام گرفت.

### نتایج و بحث

اختلاف لاین‌ها برای صفات محتوای کلروفیل برگ، محتوای آب نسبی برگ، محتوای پرولین برگ، هیدرات‌های کربن محلول در آب و ضریب پایداری غشا بسیار معنی‌دار و برای سایر صفات معنی‌دار بود. (جدول ۱) این مسئله، دلالت بر وجود تنوع قابل‌ملاحظه در جمعیت مورد بررسی دارد. از آنجا که این جامعه لاین‌های هاپلوئید مضاعف هستند، بنابراین تنوع موجود در این جمعیت غالباً ناشی از آثار افزایشی است. اثر محیط برای محتوای کلروفیل برگ در سطح احتمال یک درصد و برای سایر صفات در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود. بنابراین محیط‌های گوناگون در بروز صفات اثر متفاوتی داشته‌اند. اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برای صفات محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداکثر، محتوای آب نسبی برگ، محتوای پرولین برگ و ضریب پایداری غشا بسیار معنی‌دار و برای سایر صفات معنی‌دار بود. در نتیجه ارقام در محیط‌های مختلف عکس‌العمل‌های متفاوتی نشان دادند. (Siahsar and Narouei 2010)، (Aminfar et al. 2011) و (Nguyen Viet Long et al. 2013) تنوع مشابهی در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری در محیط هیدروپونیک گزارش کرده‌اند. در آزمایش‌های انجام شده دیگر روی این جمعیت تحت تنش خشکی برای صفات فیزیولوژیک (Fakheri and Mehravarani 2014) و زراعی (Fakheri and Mehravarani 2013) اثر ژنوتیپ و اثر ژنوتیپ در محیط معنی‌دار گزارش شده است.

آماره‌های ساده (توصیفی) صفات فیزیولوژیک مورد بررسی (جدول ۲) نشان داد که استپتو (والد مقاوم به شوری) نسبت به مورکس (والد حساس به شوری) برای محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسنتز II، محتوای آب نسبی برگ، محتوای پرولین برگ، هیدرات‌های کربن محلول در آب و ضریب پایداری غشا مقادیر بیشتری را نشان داد و مورکس نسبت به استپتو فقط برای حداقل فلورسانس کلروفیل مقدار بیشتری را داشت. از آنجا که استپتو رقمی با عملکرد بالا و کیفیت

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای صفات فیزیولوژیک

منابع تغییر	درجات آزادی	میانگین مربعات							
		CMS	WSC	Pr	RWC	Fv/Fm	Fm	Fo	Ch
محیط	۱	۶/۵۹*	۰/۸۷*	۱۳/۳۲*	۳۶۱/۵۰*	۰/۰۱۱*	۸۶۰۲/۷۰*	۱۱۵۷۶۸/۱۶*	۲۰۲۲/۴۴**
بلوک (محیط)	۲	۰/۷۴	۰/۱۴	۲/۲	۸/۹۴	۰/۰۰۱	۱۰۶/۳۰	۸۹/۶۰	۲/۰۳
ژنوتیپ	۷۳	۳/۸۳**	۰/۴۸**	۱۴/۲۵**	۲۰۳/۵۰**	۰/۰۰۳*	۳۷۹۶/۴۲*	۴۱۶۷۷/۱۴*	۴۱۰/۳۹**
ژنوتیپ×محیط	۷۳	۱/۲۱**	۰/۱۷*	۳/۱۶**	۶۲/۹۰**	۰/۰۰۲*	۲۴۲۰/۷۴**	۲۷۱۸۹/۱۷*	۳۶/۳۹**
خطا	۱۴۶	۰/۰۱	۰/۰۴	۰/۱۶	۶/۰۱	۰/۰۰۱	۴۱۸/۴۱	۸۶۸۶/۴۲	۰/۰۱
ضریب تغییرات (%)		۷/۴۲	۲/۴۳	۹/۷۷	۴/۳۳	۶/۳۴	۰/۵۳	۳/۸۶	۰/۵۲
ضریب تبیین (%)		۰/۹۹	۰/۷۱	۰/۹۱	۰/۹۳	۰/۸۱	۰/۸۲	۰/۷۸	۰/۹۹

ns، \* و \*\* به ترتیب عدم تفاوت معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد؛ (Ch) محتوای کلروفیل برگ؛ (Fo) فلورسانس حداقل؛ (Fm) فلورسانس حداکثر؛ (Fv/Fm) حداکثر کارایی فتوسیستم II؛ (RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ (Pr) محتوای پرولین برگ؛ (WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ (CMS) ضریب پایداری غشا.

جدول ۲- آماره‌های آماری ساده صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری

آماره‌های ساده	Ch	Fo	Fm	Fv/Fm	RWC	Pr	WSC	CMS
Step toe ( $P_1$ )	۳۰/۸۷۵	۲۲۸۴/۲۵۰	۳۸۹۶/۰۰	۰/۴۰۹	۶۳/۷۸۸	۳/۹۴	۷/۸۹۷	۱/۴۷۸
Morex ( $P_2$ )	۱۸/۰۰۵	۲۳۲۳/۵۰۰	۳۸۴۰/۰۰	۰/۳۸۸	۵۴/۰۶۶	۳/۹۳	۷/۷۹۶	۰/۹۵۰
$P_1 - P_2$	۱۲/۸۷۰*	-۳۹/۲۵۰ ns	۵۶/۰۰ ns	۰/۰۲۱ ns	۹/۷۲۱*	۰/۰۱ ns	۰/۱۰۱ ns	۰/۵۲۸*
$\bar{x}_P = (P_1 + P_2) / 2$	۲۴/۴۴۰	۲۳۰۳/۸۷۵	۳۸۶۸/۰۰	۰/۳۹۸	۵۸/۹۲۷	۳/۹۳۳	۷/۸۴۷	۱/۲۱۴
Worst DHs	۱۷/۶۰۸	۲۲۲۰/۵۰۰	۳۸۳۴/۳۳۳	۰/۳۱۵	۴۴/۱۷۰	۲/۰۶۳	۷/۵۴۷	۰/۲۶۷
Best DHs	۳۱/۴۷۰	۲۶۰۳/۱۶۷	۳۹۲۵/۴۱۷	۰/۴۳۰	۶۶/۳۳۱	۸/۷۷۸	۸/۲۳۸	۳/۰۷۵
Range	۱۳/۸۶۳	۳۸۲/۶۶۷	۹۱/۰۸۳	۰/۱۱۵	۲۲/۱۶۱	۶/۷۱۴	۰/۶۹۱	۲/۸۰۹
$\bar{x}_{DHs}$	۲۴/۴۲۵	۲۴۱۳/۹۸۳	۳۸۵۸/۰۲۱	۰/۳۷۲	۵۶/۴۶۴	۴/۰۹۳	۷/۹۳۱	۱/۳۳۹
$SD_{DHs}$	۳/۰۷۸	۹۳/۹۵۴	۱۸/۹۶۹	۰/۰۲۶	۵/۰۷۶	۱/۰۴۰	۰/۱۴۳	۰/۶۸۵
$CV_{DHs}$	۱۲/۶۰۲	۳/۸۹۲	۰/۴۹۱	۷/۲۰۶	۸/۹۹۱	۲۵/۴۱۶	۱/۸۰۷	۵۱/۱۷۹
$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$	-۰/۱۰۵ ns	۱۱۰/۱۰۸ ns	-۹/۹۷۹ ns	-۰/۰۲۶ ns	-۲/۴۶۳ ns	۰/۱۶۰ ns	۰/۰۸۴ ns	۰/۱۲۵ ns
$G_N = W_{DH} - W_P$	-۰/۳۹۸ ns	-۶۳/۷۵۰ ns	-۵/۶۶۷ ns	-۰/۰۷۳*	-۹/۸۹۶*	-۱/۸۷۰**	-۰/۲۴۹ ns	-۰/۶۸۴**
$G_P = B_{DH} - B_P$	۰/۵۹۵ ns	۲۷۹/۶۶۷*	۲۹/۴۱۷ ns	۰/۰۲۱ ns	۲/۵۴۳ ns	۴/۸۴۵**	۰/۳۴۰ ns	۱/۵۹۷**
$h^2$	۹۹/۹۹	۵۸/۸۱	۵۵/۲۸	۶۶/۶۷	۸۹/۲۸	۱۹/۲۹	۴۳/۸۶	۹۸/۹۴

ns، \* و \*\* به ترتیب عدم تفاوت معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد؛ (Ch) محتوای کلروفیل برگ؛ (Fo) فلورسانس حداقل؛ (Fm) فلورسانس حداکثر؛ (Fv/Fm) حداکثر کارایی فتوسیستم II؛ (RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ (Pr) محتوای پرولین برگ؛ (WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ (CMS) ضریب پایداری غشا؛ ( $G_N$ ) تفکیک متجاوز از والدین در جهت منفی؛ ( $G_P$ ) تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت؛ ( $B_{DH}$ ) بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ ( $B_P$ ) بهترین والد؛ ( $W_{RIL}$ ) بدترین رگه هاپلوئید مضاعف؛ ( $W$ ) بدترین والد؛ ( $h^2$ ) توارث پذیری خصوصی

لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بالاتری را نشان داد و این مقادیر برای محتوای پرولین برگ و ضریب پایداری غشا بسیار معنی دار، برای فلورسانس حداقل معنی دار و برای سایر صفات غیر معنی دار بود. بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتری را نشان داد و این مقادیر

میانگین والدین در دامنه تغییرات نتاج قرار داشت و ژنوتیپ‌های برتر و بدتر از هر والد به دست آمد. این مساله، دال بر وجود تفکیک متجاوز از والدین<sup>۱</sup> در دو جهت مثبت و منفی بود. بهترین

## 1 Transgressive segregation

با تاثیر سویی که بر همانندسازی کربن می‌گذارد، ظرفیت پذیرش و انتقال الکترون را کاهش می‌دهد و در نتیجه سیستم به سرعت به فلورسانس حداکثر می‌رسد که نتیجه آن کاهش فلورسانس متغیر (اختلاف فلورسانس حداقل و حداکثر) خواهد بود. هر چه فلورسانس حداقل کمتر باشد، فلورسانس متغیر بیشتر خواهد شد و حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm) افزایش خواهد یافت. استپتو نسبت به مورکس دارای فلورسانس حداقل کمتری بود، در نتیجه فلورسانس متغیر بیشتری خواهد داشت و مقاومت آن به شوری نیز بیشتر بود. محتوای کلروفیل برگ با فلورسانس حداقل (۰/۲۸)، حداکثر کارایی فتوسیستم II با فلورسانس حداکثر (۰/۴۱) و ضریب پایداری غشاء (۰/۲۷) و فلورسانس حداقل با محتوای آب نسبی برگ (۰/۲۳) همبستگی مثبت و معنی‌دار داشتند (جدول ۳). فلورسانس حداقل با فلورسانس حداکثر (۰/۳۱-)، محتوای کلروفیل برگ با حداکثر کارایی فتوسیستم II (۰/۲۶-) و هیدرات‌های کربن محلول در آب (۰/۲۳-) و ضریب پایداری غشاء با فلورسانس حداقل (۰/۳۲-) و محتوای آب نسبی برگ (۰/۳۲-) همبستگی منفی و معنی‌دار داشتند (جدول ۳). Aminfar et al. (2011) و Siahars and Narouei (2010) در مطالعه صفات فیزیولوژیک این جمعیت در شرایط بدون تنش و تنش شوری در محیط هیدروپونیک نتایج مشابهی به دست آوردند. همبستگی‌های بالا بین صفات فیزیولوژیک در شرایط تنش شوری ممکن است ناشی از هم مکانی QTL‌های کنترل کننده آنها باشد. علاوه بر این ممکن است تنوع یک صفت، تنوع صفات دیگر را تشریح کند (Siahars and Narouei 2010). برای صفات مورد بررسی در مجموع ۴۳ جایگاه واجد QTL (۱۳، ۱۶ و ۱۴ مکان واجد QTL به ترتیب برای شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها) بدست آمد (جدول‌های ۴، ۵ و ۶ و شکل ۱). واریانس فنوتیپی تبیین شده به وسیله این QTL‌ها از ۹/۰۶ تا ۳۰/۲۸ درصد به ترتیب برای صفات فلورسانس حداقل (qFO1m) و حداکثر کارایی فتوسیستم II (qFvFm2.1m) در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری متغیر بود.

برای محتوای پرولین برگ و ضریب پایداری غشا در سطح احتمال یک درصد، برای محتوای آب نسبی برگ و حداکثر کارایی فتوسیستم II در سطح پنج درصد معنی‌دار و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود (جدول ۲). برای کلیه صفات مورد بررسی پدیده تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی مشاهده شد. بنابراین آل‌های مثبت و منفی افزایش‌دهنده و کاهش‌دهنده زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور پراکنده شده‌اند. به عبارت دیگر بین نتایج حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو برای صفات مورد بررسی تنوع وجود داشت. به همین دلیل تجزیه QTL منجر به شناسایی یک یا تعدادی QTL خواهد شد. Siahars and Narouei (2010) و Aminfar et al. (2011) در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک جو تحت تنش شوری تفکیک متجاوز از والدین گزارش کرده‌اند. 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. توارث‌پذیری صفات تحت مطالعه نسبتاً بالا بودند و در دامنه ۱۹/۲۹ تا ۹۹/۹۹ (به ترتیب برای محتوای پرولین و کلروفیل برگ) قرار داشتند (جدول ۲). بنابراین برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا می‌توان از آنها استفاده کرد. محتوای کلروفیل برگ مهم‌ترین معیار برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط تنش شوری بود و می‌توان انتخاب را بر نمود فنوتیپی این صفت پایه‌ریزی کرد. وراثت‌پذیری فلورسانس حداقل و حداکثر و حداکثر کارایی فتوسیستم II به ترتیب ۵۸/۸۱، ۵۵/۲۸ و ۶۶/۶۷ بود. با این که فلورسانس کلروفیل از مشخصات کلروپلاست می‌باشد ولی از آنجا که بسیاری از پروتئین‌های کمپلکس برداشت کننده نور و مراکز واکنش هر دو سیستم نوری توسط ژن‌های هسته‌ای کد می‌شوند (McGrath et al. 1992)، بنابراین کارایی فتوستز به شدت تحت تاثیر ژن‌های هسته‌ای قرار دارد و وراثت‌پذیری آن نیز تا حد زیادی تابع ژن‌های هسته‌ای خواهد بود. همبستگی منفی و معنی‌دار بسیار بالایی بین حداکثر کارایی فتوسیستم II و فلورسانس حداقل (۰/۹۶-) وجود داشت (جدول ۳). گیاهان با حداکثر کارایی فتوسیستم II تحمل به شوری بیشتر و گیاهان با فلورسانس حداقل بیشتر تحمل به شوری کمتری دارند. چرا که تنش شوری

جدول ۳- همبستگی‌های ساده فنوتیپی صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین شرایط بدون تنش و تنش-شوری

WSC	Pr	RWC	Fv/Fm	Fm	Fo	Ch	صفت
						۰/۲۸*	Fo
					-۰/۳۱*	-۰/۰۹ <sup>ns</sup>	Fm
				۰/۴۱*	-۰/۹۶**	-۰/۲۶*	Fv/Fm
			-۰/۱۸ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲ <sup>ns</sup>	۰/۲۳*	۱/۵ <sup>ns</sup>	RWC
		۰/۲۰ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	۱/۰۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۹ <sup>ns</sup>	Pr
	-۰/۱۰ <sup>ns</sup>	-۰/۰۵ <sup>ns</sup>	۰/۰۶ <sup>ns</sup>	۰/۱۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۷ <sup>ns</sup>	-۰/۲۳*	WSC
-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	-۰/۳۲*	۰/۲۷*	۰/۱۱ <sup>ns</sup>	-۰/۳۲*	-۰/۰۷ <sup>ns</sup>	CMS

<sup>ns</sup>، \* و \*\* به ترتیب عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد: (Ch) محتوای کلروفیل برگ؛ (Fo) فلورسانس حداقل؛ (Fm) فلورسانس حداکثر؛ (Fv/Fm) حداکثر کارایی فتوسنتز II؛ (RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ (Pr) محتوای پرولین برگ؛ (WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ (CMS) ضریب پایداری غشا

را توجه کردند. آلل‌های این دو QTL به ترتیب از والد استپتو و مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. Narouei (2010) Siahsar and در بررسی این جامعه در محیط هیدروپونیک برای این صفت در سطوح متفاوت تنش شوری هفت جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۱H، ۱H، ۲H، ۲H، ۵H، ۷H و ۷H به ترتیب در موقعیت‌های ۶۲/۳، ۷۲/۴، ۵۶/۰، ۱۶۷/۱، ۱۶۶/۶، ۱۶۰/۸ و ۶۰/۰ سانتی‌مورگان و برای میانگین سطوح متفاوت تنش شوری شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۲H، ۵H، ۵H و ۷H در مکان‌های ۷۲/۴، ۵۶/۰، ۱۶۷/۱، ۱۵۳/۵، ۱۶۶/۶ و ۱۲۰/۸ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند (Aminfar et al. 2011). در بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت پنج جایگاه واجد QTL بر روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۵H، ۷H و ۷H نقشه‌یابی کردند که در مجموع ۶۸/۲۴ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند. این QTLها به ترتیب در موقعیت‌های ۷۲/۴، ۵۶/۰، ۱۳۵/۵، ۲۹/۵ و ۴۸/۲ سانتی‌مورگان قرار داشتند. QTL موقعیت ۲/۱ سانتی‌مورگان کروموزوم ۱H کنترل کننده این صفت با QTL موقعیت ۱/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم ۱H کنترل کننده یون سولفات ساقچه (Nguyen Viet Long et al. 2013) حدوداً هم‌مکان بود. این QTL نیز دارای اثر افزایشی مثبت (۰/۳) و آلل آن از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بود. QTL جایگاه ۴۳/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H هم‌مکان با QTL کنترل کننده ارتفاع بوته (Siahsar

نمره LOD در دامنه ۲/۶۱ تا ۸/۷۴ به ترتیب برای QTL‌های محتوای کلروفیل برگ (qCHC1m) و حداکثر کارایی فتوسنتز II (qFvFm2.1m) در میانگین شرایط بدون تنش و تنش شوری به دست آمد. برای محتوای کلروفیل برگ در شرایط بدون تنش سه جایگاه واجد QTL (qCHC1.1n، qCHC1.2n و qCHC2n) روی کروموزوم‌های ۱H، ۱H و ۲H در موقعیت‌های ۲/۱، ۱۰۶/۱ و ۴۳/۳ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای Act8، ABC307A و ABG358 نقشه‌یابی شدند. آلل‌های QTL، qCHC1.1n از والد استپتو و آلل‌های QTLهای qCHC1.2n و qCHC2n از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. برای این صفت در شرایط تنش شوری QTLهای qCHC1s، qCHC2s و qCHC5s روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H و ۵H در جایگاه‌های ۱۱۸/۶، ۱۱۰/۳ و ۱۴۵/۳ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای jpgd2، MWG503 و CDO504 تعیین مکان شدند. آلل‌های QTLهای qCHC1s و qCHC5s از والد استپتو و آلل QTL، qCHC2s از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بود. این QTLها در مجموع حدود ۳۶/۸۱ و ۴۶/۷۲ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط بدون تنش و تنش شوری توجیه کردند. برای میانگین دو شرایط تنش شوری و بدون تنش QTLهای qCHC1m و qCHC2m به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H و ۲H در موقعیت‌های ۲/۱ و ۴۳/۳ سانتی-مورگان در مجاورت نشانگرهای Act8، ABG358 نقشه‌یابی شدند که در مجموع ۲۴/۲۱ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت



۱۷۱/۱ و ۱۴۵/۳ سانتی‌مورگان تعیین نقشه کردند. QTL جایگاه ژنی ۴۲/۶ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H حدوداً هم‌مکان (۴۴/۳) سانتی‌مورگان) با QTLهای کنترل کننده محتوای آب نسبی برگ (Aminfar et al. 2011)، عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II، کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای پرولین برگ (Fakheri and Mehravarvan 2014) و هیدرات‌های کربن محلول در آب (Siahsar et al. 2009a) بود. QTL جایگاه ژنی ۸۲/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H با QTL مکان ژنی کنترل کننده تعداد دانه در سنبله (Fakheri and Mehravarvan 2013) هم‌جایگاه بود. یک QTL (qFm3n) کنترل کننده فلورسانس حداکثر در شرایط بدون تنش روی کروموزوم ۳H در جایگاه ۷۳/۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر ABG396 قرار داشت که ۱۶/۵۲ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کرد. اثر آلی این QTL منفی (۱۲/۶۹-) و از والد مورکس انتقال یافته بود. این QTL هم‌مکان با QTL کنترل کننده تعداد سنبله در بوته (Fakheri and Mehravarvan 2013) و وزن تر علوفه (Siahsar et al. 2009b) بود. در شرایط تنش شوری و میانگین دو شرایط تنش شوری و بدون تنش برای این صفت QTL یافت نشد. Siahsar and Narouei (2010) در این جامعه برای سطوح متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت سه مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۳H و ۵H در مکان‌های ۱۶۷/۰، ۸۷/۹ و ۱۷۳/۵ سانتی‌مورگان و برای میانگین سطوح متفاوت تنش شوری نیز سه جایگاه واجد QTL در همین مکان‌ها نقشه‌یابی شدند. برای حداکثر کارایی فتوسیستم II سه مکان واجد QTL (qFvFm2n، qFvFm5 و qFvFm6n) روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۶H در موقعیت‌های ۸۱/۲، ۷۱/۸ و ۶۸/۰ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای ABG014، ABC314 و ABG388 در شرایط بدون تنش و دو جایگاه واجد QTL (qFvFm2s و qFvFm4s) روی کروموزوم‌های ۲H و ۴H در موقعیت‌های ۸۱/۲ و ۱۴۷/۷ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگرهای ABG014 و ABG319C در شرایط تنش شوری تعیین مکان شدند که در مجموع حدود ۴۹/۳۵ و ۴۰/۱۲ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش شوری توجیه کردند.

(Siahsar et al. 2009b)، هیدرات‌های کربن محلول در آب (Aminfar et al. 2009a)، محتوای آب نسبی برگ (Aminfar et al. 2011) و حدوداً هم‌جایگاه (۴۴/۳) سانتی‌مورگان) با QTLهای کنترل کننده عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II، کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای پرولین برگ (Fakheri and Mehravarvan 2014) و عملکرد دانه (Fakheri and Mehravarvan 2013) بود. برای توجیه تغییرات فلورسانس حداقل در شرایط بدون تنش QTLهای qFO2n، qFO5n و qFO6n به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۶H در موقعیت‌های ۴۷/۳، ۷۵/۸ و ۱۲۰/۰ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگرهای ABC170A، ABC314، ABG459 در شرایط تنش شوری QTLهای qFO2.1s، qFO2.2s و qFO3s به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H و ۳H در موقعیت‌های ۸۲/۲، ۱۴۵/۶ و ۲۰۳/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای CDO558، Gln2 و ABG319B و در میانگین دو شرایط تنش شوری و بدون تنش QTLهای qFO1m، qFO2m و qFO5m روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۱۲، ۴۲/۶ و ۷۴/۸ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای MWG858، cMWG706A و ABC314 تعیین مکان شدند. این QTLها به ترتیب روی هم رفته حدود ۴۲/۵۰، ۵۸/۹۹ و ۳۱/۹۹ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها توجیه کردند. آلل‌های QTLهای qFO2m، qFO2.1s، qFO5n، qFO2n و qFO5m از والد استپتو و آلل‌های QTLهای qFO6n، qFO2.2s، qFO3s و qFO1m از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. Siahsar and Narouei (2010) در این جامعه برای شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک سه جایگاه واجد QTL روی کروموزوم ۵H در موقعیت‌های ۶۲/۳، ۱۴۶/۸ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان و برای میانگین آنها چهار مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۵H و ۵H به ترتیب در موقعیت‌های ۱۲۳/۰، ۱۷۱/۱، ۶۲/۳ و ۱۴۶/۸ سانتی‌مورگان شناسایی کردند (Aminfar et al. 2011). بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت سه جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۲۳/۰،

جدول ۴- QTLهای صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط بدون تنش

صفات	QTL	کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL	LOD	اثر آلی	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> کل
Ch	qCHC1.1n	1H	Act8	۲/۱	۰/۰ - ۸/۴	۲/۷۹	۱/۵۸۵۸	۰/۱۰۵۹	۰/۳۶۸۱
	qCHC1.2n	1H	ABC307A	۱۰/۶۱	۹۶ - ۱۱۴/۱	۳/۴۷	-۱/۷۶۹۸	۰/۱۴۱۸	
	qCHC2n	2H	ABG358	۴۳/۳	۳۹/۴ - ۴۵/۸	۳/۱۶	-۱/۶۲۵۴	۰/۱۲۰۴	
Fo	qFO2n	2H	ABG459	۴۷/۳	۴۶/۴ - ۴۹/۶	۳/۰۳	-۴۴/۱۳۲۹	۰/۱۰۶۱	۰/۴۲۵۰
	qFO5n	5H	ABC314	۷۵/۸	۶۹/۷ - ۸۴/۲	۳/۲۱	-۴۱/۹۶۳۱	۰/۱۲۴۶	
	qFO6n	6H	ABC170A	۱۲/۰	۱۰۴/۲ - ۱۳۲/۷	۳/۱۰	۵۱/۵۳۸۵	۰/۱۹۴۳	
Fm	qFm3n	3H	ABG396	۷۳/۰	۶۰/۸ - ۸۳/۳	۳/۶۰	-۱۲/۶۸۹۶	۰/۱۶۵۲	۰/۱۶۵۲
Fv/Fm	qFvFm2n	2H	ABG014	۸۱/۲	۷۷/۳ - ۸۴/۴	۶/۸۲	۰/۱۲۳	۰/۲۹۱۲	۰/۴۹۳۵
	qFvFm5n	5H	ABC314	۷۱/۸	۶۴/۴ - ۸۲/۵	۳/۰۰	۰/۱۱۰	۰/۱۰۷۳	
	qFvFm6n	6H	ABG388	۶۸/۰	۶۲/۴ - ۷۴/۲	۲/۷۴	۰/۱۰۵	۰/۰۹۵۰	
Pr	qPRC5n	5H	Cdo57b	۹۴/۲	۸۲/۶ - ۱۰۱/۳	۲/۷۴	-۰/۰۴۸۴۳	۰/۱۳۵۵	۰/۱۳۵۵
CMS	qCMS2n	2H	AdhIntC	۸۵/۷	۸۳/۳ - ۸۶/۹	۴/۳۲	۰/۴۰۹۸	۰/۱۶۱۶	۰/۲۸۰۰
	qCMS7n	7H	ABC169A	۲۸/۵	۱۸/۷ - ۲۹/۵	۳/۲۴	-۰/۳۵۵۳	۰/۱۱۸۴	

(Ch محتوای کلروفیل برگ؛ Fo فلورسانس حداقل؛ Fm فلورسانس حداکثر؛ Fv/Fm حداکثر کارایی فتوسیستم II؛ RWC محتوای آب نسبی برگ؛ Pr محتوای پروتئین برگ؛ WSC هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ CMS ضریب پایداری غشا.

سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H با QTL مکان ژنی کنترل کننده تعداد دانه در سنبله (Fakheri and Mehravaran 2013) حدوداً هم‌مکان بودند. QTL مکان ژنی ۷۰/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با QTL مکان ژنی کنترل کننده وزن تر گیاه (Aminfar et al. 2011) هم‌جایگاه بودند. همچنین QTL مکان ژنی ۷۱/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با QTL ناحیه ژنومی کنترل وزن تر گیاه (Aminfar et al. 2011) تقریباً هم‌جایگاه بودند. برای محتوای آب نسبی برگ در شرایط بدون تنش QTL شناسایی نشد. دو مکان واجد QTL برای این صفت در شرایط تنش شوری (qRWC6s) و (qRWC7s) و دو جایگاه واجد QTL برای میانگین دو شرایط (qRWC6m و qRWC2m) شناسایی شد که در مجموع ۲۷/۱۳ و ۲۷/۸۶ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کردند. آلل‌های QTLهای qRWC2m و qRWC6s از والد استپتو و آلل‌های QTLهای qRWC6m و qRWC7s از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. در شرایط تنش شوری این QTLها به ترتیب روی کروموزوم‌های ۶H و ۷H، در مکان‌های ۸۰/۲ و ۵۴/۷ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای Amy1 و Brz قرار داشتند.

آلل‌های کلیه این QTLها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری چهار مکان واجد QTL (qFvFm2.1m، qFvFm2.2m، qFvFm3m و qFvFm5m) روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۳H و ۵H در جایگاه‌های ۸۱/۲، ۱۴۷/۶، ۱۹۰/۱ و ۷۰/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABC314، MWG541، ABC157، ABG014 تعیین نقشه شدند. این QTLها حدود ۶۵/۵۴ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند. آلل‌های QTLهای qFvFm2.1m و qFvFm5m از والد استپتو و آلل‌های QTLهای qFvFm2.2m و qFvFm3m از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. Siahars and Narouei (2010) در این جامعه برای سطوح متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت سه مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H و ۵H در مکان‌های ۷۲/۷، ۱۶۷/۱ و ۱۷۳/۵ سانتی‌مورگان و برای میانگین آنها دو مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۶۵/۲ و ۱۷۳/۵ 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 به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۲۰/۳ و ۸۰/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTLهای جایگاه ژنی ۸۱/۲

جدول ۵- QTLهای صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط تنش شوری

صفات	QTL	کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL	LOD	اثر آلی	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> کل
Ch	qCHC1s	1H	jpgd2	۱۱۸/۶	۱۰۷/۳ - ۱۲۷/۶	۲/۸۹	۱/۳۷۲۷	۰/۱۱۴۱	۰/۴۶۷۲
	qCHC2s	2H	MWG503	۱۱۰/۳	۱۰۴/۳ - ۱۲۱/۲	۳/۲۰	-۱/۵۷۹۹	۰/۱۵۴۳	
	qCHC5s	5H	CDO504	۱۴۵/۳	۱۴۲/۳ - ۱۴۷/۸	۴/۵۵	۱/۸۱۲۶	۰/۱۹۸۸	
Fo	qFO2.1s	2H	CDO588	۸۲/۲	۸۱/۳ - ۸۴/۴	۳/۹۳	-۵۳/۳۷۲۲	۰/۱۴۶۷	۰/۵۸۹۹
	qFO2.2s	2H	Gln2	۱۴۵/۶	۱۴۱/۲ - ۱۵۰/۸	۴/۰۹	۸۱/۷۸۱۳	۰/۱۶۵۶	
	qFO3s	3H	ABG319B	۲۰۳/۲	۱۹۷/۳ - ۲۰۴/۲	۶/۵۲	۷۲/۶۷۷۷	۰/۲۷۷۶	
Fv/Fm	qFvFm2s	2H	ABG014	۸۱/۲	۸۰/۲ - ۸۵/۳	۷/۹۱	۰/۰۱۷۰	۰/۲۹۱۲	۰/۴۰۱۲
	qFvFm4s	4H	ABG319C	۱۴۷/۷	۱۴۷/۰ - ۱۶۰/۰	۳/۱۰	۰/۰۱۹۵	۰/۱۱۰۰	
RWC	qRWC6s	6H	Amy1	۸۰/۲	۷۶/۶ - ۸۷/۳	۳/۱۵	۳/۳۶۸۶	۰/۱۴۰۲	۰/۲۷۱۳
	qRWC7s	7H	Brz	۵۴/۷	۴۵/۹ - ۶۱/۰	۲/۸۶	-۲/۸۲۶۸	۰/۱۳۱۱	
Pr	qPRC5s	5H	ABC314	۷۱/۸	۷۰/۷ - ۷۷/۹	۳/۱۸	-۱/۳۳۴۶	۰/۱۸۹۵	۰/۱۸۹۵
	qWSC2s	2H	ABG072	۱۲۴/۰	۱۱۳/۶ - ۱۳۱/۷	۳/۳۳	-۰/۰۴۴۱	۰/۱۵۳۳	۰/۴۷۵۳
WSC	qWSC5.1s	5H	ABG316B	۳۶/۴	۲۷/۹ - ۳۹/۰	۴/۰۶	۰/۰۷۹۲	۰/۱۹۸۴	
	qWSC5.2s	5H	CDO749	۴۶/۹	۴۶/۶ - ۴۸/۰	۲/۹۳	-۰/۰۶۷۷	۰/۱۲۳۶	
	qCMS2s	2H	Adh8	۵۶/۰	۵۴/۴ - ۶۲/۴	۲/۹۲	۰/۲۷۹۴	۰/۱۰۹۰	۰/۲۴۳۵
CMS	qCMS3s	3H	ABG703A	۸۳/۶	۷۸/۳ - ۹۲/۱	۳/۴۵۷۰	۰/۲۷۶۹	۰/۱۳۴۵	

(Ch) محتوای کلروفیل برگ؛ (Fo) فلورسانس حداقل؛ (Fm) فلورسانس حداکثر؛ (Fv/Fm) حداکثر کارایی فتوسنتز؛ (RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ (Pr) محتوای پروتئین برگ؛ (WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ (CMS) ضریب پایداری غشا.

(Aminfar et al. 2011)، قابلیت هضم مواد آلی خشک (Siahsar et al. 2009b)، الیاف شوینده اسیدی، فیبر خام و پروتئین خام (Siahsar et al. 2009a) بود. QTL جایگاه ژنومی ۴۳/۳ سانتی-مورگان کروموزوم ۲H هم جایگاه با QTL کنترل‌کننده محتوای آب نسبی برگ (Aminfar et al. 2011) بود.

برای محتوای پروتئین برگ یک مکان واجد QTL (qPRC5n) روی کروموزوم ۵H در جایگاه ۹۴/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر Cdo57b در شرایط بدون تنش و یک مکان واجد QTL (qPRC5s) روی کروموزوم ۵H در جایگاه ۷۱/۸ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر ABC314 در شرایط تنش شوری نقشه‌یابی شد که در مجموع حدود ۱۳/۵۵ و ۱۸/۹۵ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کردند. آل‌های این دو QTL از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. برای این صفت در میانگین دو شرایط نرمال و تنش شوری QTL نقشه‌یابی نشد. Siahsar and Narouei (2010) در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت چهار جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۵H و ۵H در جایگاه‌های ۶۵/۱، ۶۷/۷،

در میانگین دو شرایط این QTLها روی کروموزوم‌های ۲H و ۶H در موقعیت‌های ۵۳/۹ و (Siahsar and Narouei 2010) در این جامعه برای محتوای آب نسبی برگ در شرایط متفاوت تنش شوری و میانگین آنها به ترتیب ۲ و ۳ جایگاه واجد QTL شناسایی کردند. QTLهای شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H و ۵H به ترتیب در جایگاه‌های ۷/۳ و ۶۲/۳ سانتی‌مورگان و QTLهای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۵H به ترتیب در موقعیت‌های ۷/۳، ۶۲/۳ و ۷۸/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی شدند (Aminfar et al. 2011) 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 ۲H، ۵H و ۵H در موقعیت‌های ۴۳/۳، ۷/۴ و ۸۶/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ۵۳/۹ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H هم جایگاه با QTL کنترل‌کننده محتوای آب نسبی برگ نقشه‌یابی شده توسط (Fakheri and Mehravarani 2014) بود. همچنین این QTL حدوداً هم جایگاه با QTLهای کنترل‌کننده محتوای کلروفیل

جدول ۶- QTL های صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری

صفات	QTL	کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL	LOD	اثر آلی	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> کل
Ch	qCHC1m	1H	Act8	۲/۱	۰/۰ - ۱۲/۶	۲/۶۱	۱/۰۲۸۲	۰/۱۰۹۰	۰/۲۴۲۱
	qCHC2m	2H	ABG358	۴۳/۳	۴۱/۱ - ۴۶/۰	۳/۱۵	-۱/۱۳۹۷	۰/۱۳۳۱	
Fo	qFO1m	1H	CMWG706A	۱۱۲/۰	۱۰۶/۷ - ۱۱۶/۷	۲/۸۸	۲۹/۱۹۷۷	۰/۰۹۰۶	۰/۳۱۹۹
	qFO2m	2H	MWG858	۴۲/۶	۳۸/۸ - ۴۵/۳	۳/۳۳	-۳۴/۱۸۶۰	۰/۱۱۰۸	
	qFO5m	5H	ABC314	۷۴/۸	۶۹/۸ - ۸۳/۵	۳/۰۷	-۳۲/۸۴۰۷	۰/۱۱۸۵	
Fv/Fm	qFvFm2.1m	2H	ABG014	۸۱/۲	۷۹/۰ - ۸۱/۹	۸/۷۵	۰/۰۱۵۳	۰/۳۰۲۸	۰/۶۵۵۴
	qFvFm2.2m	2H	ABC157	۱۴۷/۶	۱۴۴/۳ - ۱۵۱/۷	۴/۳۶	-۰/۰۱۷۷	۰/۱۲۶۴	
	qFvFm3m	3H	MWG041	۱۹۰/۱	۱۸۷/۵ - ۱۹۰/۸	۳/۷۷	-۰/۰۰۹۱	۰/۱۰۷۳	
	qFvFm5m	5H	ABC314	۷۰/۸	۶۶/۷ - ۸۱/۷	۴/۲۳	۰/۰۰۹۵	۰/۱۱۸۹	
RWC	qRWC2m	2H	ABC454	۵۳/۹	۵۱/۳ - ۵۵/۴	۳/۴۷	-۱/۹۷۲۷	۰/۱۴۲۹	۰/۲۷۸۶
	qRWC6m	6H	ABC170A	۹۷/۰	۹۶/۱ - ۱۱۶/۲	۲/۹۵	۱/۹۰۵۹	۰/۱۳۵۷	
WSC	qWSC2m	2H	Crg3A	۱۳۱/۲	۱۲۵/۲ - ۱۴۰/۲	۳/۱۷	-۰/۰۶۵۲	۰/۱۹۳۴	۰/۱۹۳۴
CMS	qGS2m	2H	ABG358	۴۳/۳	۴۲/۶ - ۴۵/۸	۳/۷۵	۰/۲۶۲۳	۰/۱۳۶۱	۰/۲۹۴۲
	qGS7m	7H	ABC305	۱۴۳/۹	۱۳۵/۷ - ۱۴۴/۱	۳/۹۴	۰/۲۷۸۲	۰/۱۵۸۱	

(Ch محتوای کلروفیل برگ؛ Fo) فلورسانس حداقل؛ (Fm) فلورسانس حداکثر؛ (Fv/Fm) حداکثر کارایی فتوسنتز (RWC؛ II محتوای آب نسبی برگ؛ Pr) محتوای پروتئین برگ؛ (WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ (CMS) ضریب پایداری غشا.

دو شرایط تنش شوری و بدون تنش QTL، qWSC2m روی کروموزوم ۲H در موقعیت ۱۳۱/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر Crg3A نقشه‌یابی شد که در مجموع ۱۹/۳۴ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کرد. آلل این QTL از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بود (Siahsar and Narouei 2010) در شرایط متفاوت تنش شوری و میانگین آنها در محیط هیدروپونیک برای این صفت به ترتیب ۳ و ۲ جایگاه واجد QTL مکان‌یابی کردند. QTL های شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم های ۲H، ۵H و ۵H در مکان‌های ۱۶۷/۱، ۵۰/۲ و ۱۹۴/۵ سانتی-مورگان و QTL های میانگین شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم های ۲H و ۵H در جایگاه‌های ۱۶۷/۱ و ۱۹۴/۵ سانتی-مورگان نقشه‌یابی شدند. (Aminfar et al. 2011) در مطالعه این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای هیدرات‌های کربن دو جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم های ۵H و ۷H در مکان‌های ۵۰/۲ و ۱۲۷/۴ سانتی-مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۳۶/۴ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با مکان ژنی QTL های کنترل‌کننده هیدرات‌های کربن محلول در آب (Fakheri and Mehravaran 2014)، ماده خشک قابل‌هضم، الیاف شوینده اسیدی، فیبر خام، هیدرات‌های

۴۳/۵ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان و برای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری سه مکان واجد QTL روی کروموزوم های ۲H، ۵H و ۵H در موقعیت‌های ۶/۷، ۴۳/۵ و ۱۷۳/۰ 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 به ترتیب روی کروموزوم های ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۲۲/۳ و ۴۳/۵ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۷۱/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با QTL ناحیه ژنومی کنترل‌کننده وزن تر گیاه (Aminfar et al. 2011) تقریباً از موقعیت یکسانی برخوردار بودند.

در شرایط بدون تنش برای هیدرات‌های کربن محلول در آب جایگاه واجد QTL یافت نشد ولی در شرایط تنش شوری برای این صفت سه مکان واجد QTL (qWSC5.1s، qWSC2s، qWSC5.2s) روی کروموزوم های ۲H، ۵H و ۵H در مکان‌های ۱۲۴/۰، ۳۶/۴ و ۴۶/۹ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG072، ABG316B و CDO749 تعیین مکان شدند که حدود ۴۷/۵۳ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. آلل دو QTL، qWSC2s و qWSC5.2s از والد مورکس و آلل QTL، qWSC5.1s از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بود. برای میانگین

با QTL کنترل‌کننده یون فسفات ساقچه ( $\text{Shoot PO}_4^{3-}$ ) نقشه-یابی شده توسط Nguyen Viet Long et al. (2013) از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. QTL موقعیت ۵۶/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H با QTL کنترل‌کننده محتوای کلروفیل (Aminfar et al. 2011) از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. QTL ناحیه ۲۸/۵ سانتی‌مورگان کروموزوم ۷H با QTL جایگاه ژنومی کنترل‌کننده محتوای کلروفیل (Aminfar et al. 2011) تقریباً هم‌موقعیت بودند. مقایسه نتایج این آزمایش با نتایج آزمایشات محققان دیگر مشکل است، چرا که نقشه‌های لینکاژی توسط جوامع متفاوتی درست شده و مقایسه آنها با همدیگر بسیار دشوار است (Ding et al. 2011). با این حال سعی شده مطالعات انجام شده روی این جامعه با هم مقایسه شوند. تعداد QTL‌های نقشه‌یابی شده در محیط شوری بیشتر از محیط نرمال بود (۱۶ در مقابل ۱۳). این پدیده در جوامع نقشه‌یابی دیگر نیز گزارش شده است (Kumar et al. 2007). QTL‌های نقشه‌یابی شده متفاوت در هر هفت کروموزوم جو پراکنده شده بودند، ولی بیش از ۳۹/۵ درصد از آنها روی کروموزوم ۲H قرار داشتند (۱۷ جایگاه از مجموع ۴۳ جایگاه واجد QTL). بنابراین به نظر می‌رسد که این کروموزوم نقش تعیین‌کننده‌ای در کنترل صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری داشته باشد. کروموزوم ۴H دارای کمترین تعداد QTL بود. این نتیجه در توافق با یافته‌های Nguyen Viet Long et al. (2013) بود. در این تحقیق چندین QTL هم‌مکان مشاهده شد که بیانگر همبستگی بین صفات بود. به عنوان مثال، در شرایط بدون تنش QTL‌های qFO5n و qFvFm5n به ترتیب در جایگاه‌های ۷۵/۸ و ۷۱/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H از موقعیت تقریباً یکسانی برخوردار بودند. در شرایط تنش شوری، QTL فلورسانس حداقل (qFO2.1s) در موقعیت ۸۲/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H با QTL حداکثر کارایی فتوسینتیم II (qFvFm2s) در موقعیت ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H تقریباً هم‌جایگاه بودند. در میانگین دو شرایط تنش شوری و بدون تنش، QTL محتوی کلروفیل برگ (qCHC2m) در موقعیت ۴۳/۳ سانتی-مورگان کروموزوم ۲H، با QTL، فلورسانس حداقل (qFO2m) در موقعیت ۴۲/۶ سانتی‌مورگان و QTL ضریب پایداری غشا

کربن محلول در آب (Siahsar et al. 2009a)، وزن خشک علوفه، وزن تر علوفه، نسبت دانه به علوفه و مواد مغذی قابل هضم کل (Siahsar et al. 2009b) تقریباً هم‌مکان بودند. QTL موقعیت ۶۷/۹ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با QTL کنترل‌کننده محتوای پرولین (Fakheri and Mehravaran 2014) تقریباً هم‌موقعیت بودند. دو جایگاه واجد QTL (qCMS2n و qCMS7n) تنوع ضریب پایداری غشا را در شرایط بدون تنش کنترل کردند که روی کروموزوم‌های ۲H و ۷H به ترتیب در جایگاه‌های ۸۵/۷ و ۲۸/۵ سانتی‌مورگان مجاور نشانگرهای AdhIntC و ABC169A قرار داشتند. آل‌های این دو QTL به ترتیب از والدین استپتو و مورکس به نتاج انتقال یافته‌بودند. QTL‌های qCMS2s و qCMS3s روی کروموزوم‌های ۲H و ۳H به ترتیب در مکان‌های ۵۶/۰ و ۸۳/۶ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای Adh8 و ABG703A برای ضریب پایداری غشا در شرایط تنش شوری شناسایی شدند. آل‌های این دو QTL هر دو از والد استپتو به نتاج انتقال یافته‌بودند. این QTL‌ها در مجموع ۲۸/۰ و ۲۴/۳۵ درصد از تغییرات کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش شوری توجیه‌کردند. QTL‌های qCMS2m و qCMS7m در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H و ۷H در جایگاه‌های ۴۳/۳ و ۱۴۳/۹ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358 و ABC305 قرار گرفتند که در مجموع ۲۹/۴۲ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. آل‌های این دو QTL نیز هر دو از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. QTL جایگاه ژنومی ۴۳/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H کنترل‌کننده این صفت با QTL‌های کنترل‌کننده محتوای آب نسبی برگ (Aminfar et al. 2011)، محتوای پرولین برگ (Fakheri and Mehravaran 2014)، ارتفاع بوته (Siahsar et al. 2009b) و هیدرات‌های کربن محلول در آب (Siahsar et al. 2009a) هم‌موقعیت بودند. این QTL با QTL‌های عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل، فلورسانس حداکثر، حداکثر بهره‌وری از فتوسینتیم II، هیدرات‌های کربن محلول در آب (Fakheri and Mehravaran 2014) و عملکرد دانه (Fakheri and Mehravaran 2013) تقریباً هم‌موقعیت بودند. QTL جایگاه ژنومی ۱۴۳/۹ کروموزوم ۷H کنترل‌کننده این صفت



چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی برخوردار باشد. زیرا که بعضی از QTLها محیط اختصاصی هستند و در صورت عدم تکرار در محیط شناسایی نخواهند شد. گرچه جامعه گیاهی، نرم افزاری مکان‌یابی، تابع نقشه‌یابی و تعداد و نوع نشانگرهای مورد استفاده نیز عواملی هستند که ممکن است، نتایج بدست آمده یکسان نباشند (Kearsey and Farquhar 1998; Siahars and Narouei 2010). اثر متقابل QTL×E در مطالعات متعددی مشاهده شده است (Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Mahdinejad et al. 2014; Fakheri and Mehravaran 2014). عوامل محیطی از جمله شوری اندازه‌های کمی صفات را تحت تاثیر قرار می‌دهند. به عبارت دیگر میزان تنوع ممکن است در درجات متفاوت شوری متنوع باشد و موجب ناپایداری QTLها شوند. علاوه بر این مقادیر متفاوت خطا در آزمایشات متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری QTLها شوند. لذا برای این که بتوان از QTLها در جهت بهبود ارقام زراعی استفاده کرد، نیاز به مطالعات تکمیلی در سال‌ها، مکان‌ها، زمینه‌های ژنتیکی متفاوت و همچنین جمعیت‌های مختلف نقشه‌یابی می‌باشد.

### نتیجه‌گیری

این تحقیق از محدود گزارشات تجزیه QTL مرتبط با صفات فیزیولوژیک جمعیت هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو در شرایط مزرعه تحت تنش شوری بود. در این آزمایش در مجموع ۴۳ جایگاه واجد QTL برای صفات فیزیولوژیک مورد بررسی شناسایی شد که تعداد، نوع و اثر جایگاه ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H، کنترل‌کننده حداکثر کارایی فتوسنتز II در محیط‌های متفاوت پایدار بود. بنابراین در صورت تکرار نتایج فوق در آزمایشات تکمیلی احتمالاً از آن بتوان در گزینش به کمک نشانگر استفاده کرد. گزینش به کمک نشانگر برای این صفت ممکن است موجب افزایش مقاومت گیاه برای حفظ رشد آن در خاک‌های در معرض تنش شوری در مراحل بحرانی رشد شود.

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 (Ghaedrahmati et al. 2014). در بررسی صفات مربوط به تنش شوری در مرحله جوانه زنی در ۲۵۴ رگه خالص نوترکیب گندم حاصل از تلاقی سبلان و چمران بیان کردند که QTL واقع روی کروموزوم 5A مجاور نشانگر gwm415 کنترل‌کننده محتوای کلروفیل برگ در هر دو شرایط نرمال و تنش شوری تظاهر یافت و به ترتیب حدود ۱۷/۷ و ۱۷/۰ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کرد.

در دو شرایط مورد مطالعه و میانگین آنها، اکثر QTLهای نقشه‌یابی شده از پایداری لازم برخوردار نبودند. به عبارت دیگر برای یک صفت در دو شرایط مورد بررسی و میانگین آنها، QTLهای متنوعی به دست آمد. یا اینکه، محل قرارگیری آنها کمی تفاوت داشت و یا اثرات آلی آنها متفاوت بود. در تجزیه QTL ممکن است محل قرارگیری یک QTL در جایگاه خاصی تعیین شود، در حالی که محل قرارگیری واقعی آن تا چندین سانتی‌مورگان از آن فاصله داشته‌باشد (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. البته باید دقت داشت که این موضوع زمانی اهمیت می‌یابد که دو جامعه مورد نظر فاصله بیشتری از هم داشته باشند (Hayes et al. 1993). دلیل دیگر می‌تواند اثر محیط باشد (Hayes et al. 1993; Fakheri and Khalegh Babaki 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 (Hayes et al. 1993; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Mahdinejad et al. 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)، بنابراین در تجزیه QTL تکرار آزمایش در

## منابع

- Aminfar Z, Dadmehr M, Korouzhdehi B, Siah SAR BA, Heidari M (2011) Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in barley at the seedling stage. *African Journal of Biotechnology* 10: 8794-8799.
- Ashraf M (1994) Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences* 13:17- 42.
- Bates IS, Waldem RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205-207.
- Bhardway R, Singhal G (1981) Effect of water stress on photochemical activity of chloroplasts during greening etiolated barley seedlings. *Plant and Cell Physiology* 22: 155-162.
- Chen F, Hayes PM (1989) A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using in vitro floret and tiller culture. *Theoretical and Applied Genetics* 77: 701-704.
- Colmer, TD, Munns R, Flowers TJ (2005) Improving salt tolerance of wheat and barley: future prospects. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45:1425-1443.
- Dadashi MR, Majidi Heravan I, Soltani A, Noori Nia AA (2007) Evaluation of different genotypes of barley to salinity salt stress. *Journal of Agricultural Science* 13:181-190. (In Persian).
- Ding AM, Li J, Cui F, Zhao CH, Ma HY, Wang HG (2011) Mapping QTLs for Yield Related Traits Using Two Associated RIL Populations of Wheat. *Acta Agronomica Sinica* 37:1511-1524.
- FAO (2008) FAO Land and Plant Nutrition Management Service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>.
- 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 Journal of Field Crop Science* 45: 119-133 (In Persian)
- 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 Persian)
- 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 Persian)
- Flower DJ, Ludlow MM (1986) Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) leaves. *Plant and Cell Environment* 9: 33-44.
- Ghaedrahmati M, Mardi M, Naghavi MR, Majidi Haravan E, Nakhoda B, Azadi A, Kazemi M (2014) Mapping QTLs associated with salt Tolerance related traits in seedling stage of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Agriculture Science and Technology* 16:1413-1428.
- Habash D, Percival MP, Baker NR (1985) Rapid chlorophyll fluorescence technique for the study of penetration of photosynthetically active herbicides into leaf tissue. *Weed Research* 25: 389-395.
- 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, Rasmussen 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. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 392- 401.
- Irigoyen JJ, Emerich DW, Sanchez-Diaz M (1992) Water stress induced changes in concentration of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Plant Physiology* 84: 55-60.
- Jafary H, Ansari MN, Ebrahimi MA, Taheri M, and Daskar E (2013) Analyses of quantitative trait loci involved in production of enzymes conferring salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Crop Biotechnology* 5:117-127.
- Kearsey MJ, Farquhar AGL (1998) QTL analysis in plants: where are we now? *Heredity* 80:137-142.
- Kleinhofs A, Graner A (2001) An integrated map of the barley genome. p: 187-199. In: Philips RL, Vasil IK (eds.). *DNA-Based Markers in Plants*. 2nd<sup>ed</sup>. Kluwer Academic Publications.
- Kleinhofs A, Kilian A, Saghai Maroof MA, Biashev 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, Steffenson BJ (1993) A molecular, isosymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theoretical and Applied Genetics* 86: 705-712.
- Knapp SJ, Stroup WW, Ross WM (1985) Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Science* 25: 192-194.
- Koyama ML, Levesley A, Koebner RMD, Flower TJ, Yeo AR (2001) Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice. *Plant Physiology* 125: 406- 422.
- Leinhose V, Bergman H (1995) Changes in the yield lignin content and protein pattern of barley induced by drought stress. *Angewandte- Botanik* 69: 206-210.
- Levitt J (1980) Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. II. Water, Radiation, Salt and Other Stresses. Academic Press, New York.
- 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* 9:207-218. (In Persian)
- Mano Y, Takeda K (1997) Mapping quantitative trait loci for salt tolerance at germination and the seedling stage in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Euphytica* 94: 263-272.
- Mano Y, Takeda K (1996) Genetical studies on salt tolerance at germination in recombinant inbred, isogenic, and doubled haploid lines of barley (*Hordeum vulgare* L.).



- Bulletin of the Research Institute for Bioresources, Okayama University 4:79-88.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Mc Grath JM, Terzaghi WB, Sridhar P, Cashmore AR, Pichersky E (1992). Sequence of the fourth and fifth photosystem II type I chlorophyll a/b-binding protein genes of *Arabidopsis thaliana* and evidence for the presence of a full complement of the extended CAB gene family. *Plant Molecular Biology* 19: 725-733.
- Munns R, James RA, Läuchli A (2006). Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57: 1025-1043.
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-681.
- Nazar, R, Iqbal N, Masood A, Syeed S, Khan NA (2011) Understanding the significance of sulfur in improving salinity tolerance in plants. *Environmental and Experimental Botany* 70:80-87.
- 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.
- Parvaiz A, Satyawati S (2008). Salt stress and phyto-biochemical responses of plants. *Plant Soil and Environment* 54: 89-99.
- Percival G, Henderson A (2003) An assessment of the freezing tolerance of urban trees using chlorophyll fluorescence. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 78: 225-260.
- Pessaraki M (1999) Handbook of plant and crop stress. Marcel Dekker Inc.
- Pitman MG, Läuchli A (2002) Global impact of salinity and agricultural ecosystems. In: Salinity. PP. 3-20. In: Lauchli A, Luttge U (eds.). *Environment-Plant-Molecules*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Ramzi B, Morales F (1994) Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley. *Plant Physiology* 104: 667-673.
- Rezvani Moghaddam P, Koocheki A (2001) Research history on salt affected lands of Iran: Present and future prospects—halophytic ecosystem. *International Symposium on Prospects of Saline Agriculture in the GCC countries*, Dubai, UAE.
- Rhodes D, Hanson AD (1993) Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Plant Physiology* 44: 357-384.
- Schonfield MP, Richard JC, Carver BP, Mornhi NW (1988). Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science* 28: 526-531.
- Siahsar BA, Narouei M (2010) Mapping QTLs of physiological traits associated with salt tolerance in Steptoe×Morex doubled haploid lines of barley at seedling stage. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 8: 751-759.
- Siahsar BA, Peighambari SA, Taleii AR, Naghavi MR, Nabipour A, Sarrafi A (2009a) QTL analysis of forage quality traits in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Cereal Research Communicatin* 37: 479-488.
- 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 persian).
- Siahsar, BA, Taleii AR, Peyghambari SA, Naghavi MR, Rezaee AM, Kohkan SA (2009b) QTL Analysis of forage quantity and quality-related traits of barley. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources* 13:195-208 (In Persian)
- Therrien MC (2003) Heritability estimates for forage quality in barley. *Barley Genetics and Newsletter* 33:16-17.
- Van Rensburg L, Kruger CH, Kruger H (1993) Proline accumulation as drought tolerance selection criterion: its relationship to member integrity and chloroplast ultra structure in *Nicotiana tabacum* L. *Journal of Plant Physiology* 141:188-194.
- Wang S, Basten CJ, Zeng ZB (2007) *Windows QTL cartographer 2.5*. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. Available at: <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>.
- Xue D, Huang Y, Zhang X, Wei K, Westcott S, Li C, Chen, M, Zhang G, Lance R (2009) Identification of QTLs associated with salinity tolerance at late growth stage in barley. *Euphytica* 169:187-196.
- 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.
- Yamaguchi T, Blumwald E (2005) Developing salttolerant crop plants: challenges and opportunities. *Trends in Plant Science* 12:615-620.
- Zaare M, Jafari H (2013) Quantitative trait loci diversity for salt tolerance at the early growth stage of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Breeding Journal* 3: 69-77.
- Zhou G, Johnson P, Ryan PR, Delhaize E, Zhou M (2012) Quantitative trait loci for salinity tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular Breeding* 29:427-436.