ژنتیک نوین
دوره دهم، شماره ٤، زمستان ١٣٩٤
صفحه ٥٤٧-٥٣١

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*[1]، حبیبه شهرکی[1]

۱- به ترتیب دانشیار، دانشجوی سابق کارشناسی‌ارشد ، دانشگاه زابل

Fakheri BA*[1], Shahraki H[2]

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

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ba_fakheri@yahoo.com

(تاریخ دریافت:۹۳/٦/۳۰- 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 ٤٣ جایگاه واجد QTL (۱۳، ١٦ و ١٤ 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 از۹/۰٦ 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 (۲/٦۱ و ۸/۷٤) 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 2H، کنترل کننده حداکثر کارایی فتوسیستم II، از پایداری لازم برخوردار باشد، بنابراین در صورت تکرار نتایج فوق در محیط‌های بیشتر احتمالا 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

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 ۱٤/۵ 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 (Pitman and Läuchli 2002 ;Colmer et al. 2005). 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 شده‌است (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) کارآیی 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).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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. Aminfar et al. 2011; Nguyen Viet Long et al. 2013 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 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 تحت‌تاثیر 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 ٦٠ درجه و ١٥ دقیقه تا ٦١ درجه و ٥٠ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ٣٠ درجه و ٥٠ دقیقه تا ٣١ درجه و ٢٨ دقیقه شمالی و با ارتفاع ٤٨٠ متر از سطح دریای آزاد کشت شدند. این منطقه دارای اقلیمی بیابانی با تابستان بسیار خشک و زمستان ملایم است. میانگین دمای سالانه ٢١/٧، حداکثر مطلق دما ٤٩ و حداقل مطلق آن ٧- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. میانگین سالانه رطوبت نسبی ٣٩/٢٠ درصد و میانگین بارندگی و تبخیر سالانه به ترتیب ٥٣ و ٥٠٠٠- ٤٠٠٠ میلی‌متر است. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش شوری پیاده

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 (Rlative 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-ol)، پارامترهای فلورسانس برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل فلورومتر (Handy PEA) (Habash et al. 1985)، محتوای آب نسبی برگ با استفاده از فرمول Pessarakli (1999)، هیدرات‌های کربن محلول در آب با استفاده از روش Irigoyen 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 ۲٤ 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 × 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 $G_P=B_{DH}-B_P$ و $G_N=W_{DH}-W_p$ محاسبه شدند که در آنها G_p و G_N به ترتیب تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی، B_{DH} و W_{DH} بهترین و بدترین رگه هاپلوئید مضاعف و B_P و W_p 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 $h^2 = \left[1-\left(MS_{G\times E} / MS_G\right)\right]/2$ یا $h^2 = \left\{\sigma_g^2 / \left[\sigma_g^2 + \left(\sigma_{ge}^2 / e\right) + \left(\sigma_e^2 / re\right)\right]\right\}$ (;) محاسبه شد (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 بازیابی و برای نقشه‌یابی صفات مذکور مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه نسبتا اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲٦/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود که توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه شده‌است (Kleinhofs et al. 1993; Kleinhofs and Graner 2001). 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≥۲ یا LRS≥۹/۲۱ وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت (Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014). درصد واریانس فنوتیپی تبیین شده به

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 قابل ملاحظه 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 Mehravaran 2014) و زراعی (Fakheri and Mehravaran 2013) اثر ژنوتیپ و اثر ژنوتیپ در محیط معنی‌دار گزارش شده است.

آماره‌های ساده (توصیفی) صفات فیزیولوژیک مورد بررسی (جدول۲) نشان داد که استپتو (والد مقاوم به شوری) نسبت به مورکس (والد حساس به شوری) برای محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم 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 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 Mehravaran 2013). اختلاف بین میانگین والدین برای محتوای آب نسبی برگ، محتوی کلروفیل برگ و ضریب پایداری غشا معنی‌دار ($P\leq$۰/۰۵) و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار ($P>$۰/۰۵) بود. از آنجا که جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس جو به منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده و هدف از تشکیل این جامعه نقشه‌یابی QTLهای کیفیت دانه بوده، بنابراین عدم اختلاف معنی‌دار بین والدین برای پاره‌ای از صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری دور از انتظار نمی‌باشد، ولی از آنجا که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود، بنابراین تنوع قابل‌ملاحظه‌ای در جمعیت مورد بررسی برای صفات مورد مطالعه وجود داشت و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTLهای کنترل کننده صفات خواهد شد. Fakheri and Mehravaran (2014) در بررسی صفات فیزیولوژیک این جامعه در شرایط تنش خشکی گزارش کردند که اختلاف بین لاین‌های والدینی برای کلیه صفات مورد مطالعه به جز عملکرد دانه غیرمعنی‌دار بود. Fakheri and Mehravaran (2013) در مطالعه صفات زراعی این جامعه در شرایط تنش خشکی گزارش کردند که اختلاف بین لاین‌های والدینی برای کلیه صفات مورد مطالعه غیرمعنی‌دار بود. این محققین بیان کردند که چون جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس به منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده، این مسئله قابل توجیه است. اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه صفات مورد بررسی غیرمعنی‌دار ($P>$۰/۰۵) بود (جدول۲). 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 اساسا با اثرات افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شدند.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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							
		Ch	Fo	Fm	Fv/Fm	RWC	Pr	WSC	CMS
محیط	۱	۲۰۲۲/٤٤**	۱۱۵۷٦۸/۱٦*	۸٦۰۲/۷۰*	۰/۰۱۱*	۳٦۱/۵۰*	۱۳/۳۲*	۰/۸۷*	٦/۵۹*
بلوک (محیط)	۲	۲/۰۳	۸۹/٦۰	۱۰٦/۳۰	۰/۰۰۱	۸/۹٤	۲/۲	۰/۱٤	۰/۷٤
ژنوتیپ	۷۳	٤۱۰/۳۹**	٤۱٦۷۷/۱٤*	۳۷۹٦/٤۲*	۰/۰۰۳*	۲۰۳/۵۰**	۱٤/۲۵**	۰/٤۸**	۳/۸۳**
ژنوتیپ×محیط	۷۳	۳٦/۳۹**	۲۷۱۸۹/۱۷*	۲٤۲۰/۷٤**	۰/۰۰۲*	٦۲/۹۰**	۳/۱٦**	۰/۱۷*	۱/۲۱**
خطا	۱٤٦	۰/۰۱	۸٦۸٦/٤۲	٤۱۸/٤۱	۰/۰۰۱	٦/۰۱	۰/۱٦	۰/۰٤	۰/۰۱
ضریب تغییرات (٪)		۰/۵۲	۳/۸٦	۰/۵۳	٦/۳٤	٤/۳۳	۹/۷۷	۲/٤۳	۷/٤۲
ضریب تبیین (٪)		۰/۹۹	۰/۷۸	۰/۸۲	۰/۸۱	۰/۹۳	۰/۹۱	۰/۷۱	۰/۹۹

^{ns}، *و** به‌ترتیب 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 فتوسیستم II؛ RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ Pr) محتوای پرولین برگ؛ WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ CMS) ضریب پایداری غشا.

جدول۲- آماره‌های آماری ساده صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوییید 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
Steptoe (P_1)	۳۰/۸۷۵	۲۲۸٤/۲۵۰	۳۸۹٦/۰۰	۰/٤۰۹	٦۳/۷۸۸	۳/۹٤	۷/۸۹۷	۱/٤۷۸
Morex (P_2)	۱۸/۰۰۵	۲۳۲۳/۵۰۰	۳۸٤۰/۰۰	۰/۳۸۸	۵٤/۰٦٦	۳/۹۳	۷/۷۹٦	۰/۹۵۰
P_1- P_2	۱۲/۸۷۰ *	-۳۹/۲۵۰ ^{ns}	۵٦/۰۰ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۹/۷۲۱ *	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۱۰۱ ^{ns}	۰/۵۲۸ *
$\bar{x}_P = (P_1 + P_2)/2$	۲٤/٤٤۰	۲۳۰۳/۸۷۵	۳۸٦۸/۰۰	۰/۳۹۸	۵۸/۹۲۷	۳/۹۳۳	۷/۸٤۷	۱/۲۱٤
Worst DHs	۱۷/٦۰۸	۲۲۲۰/۵۰۰	۳۸۳٤/۳۳۳	۰/۳۱۵	٤٤/۱۷۰	۲/۰٦۳	۷/۵٤۷	۰/۲٦۷
Best DHs	۳۱/٤۷۰	۲٦۰۳/۱٦۷	۳۹۲۵/٤۱۷	۰/٤۳۰	٦٦/۳۳۱	۸/۷۷۸	۸/۲۳۸	۳/۰۷۵
Range	۱۳/۸٦۳	۳۸۲/٦٦۷	۹۱/۰۸۳	۰/۱۱۵	۲۲/۱٦۱	٦/۷۱٤	۰/٦۹۱	۲/۸۰۹
$\bar{x}_{DHs}$	۲٤/٤۲۵	۲٤۱۳/۹۸۳	۳۸۵۸/۰۲۱	۰/۳۷۲	۵٦/٤٦٤	٤/۰۹۳	۷/۹۳۱	۱/۳۳۹
SD_{DHs}	۳/۰۷۸	۹۳/۹۵٤	۱۸/۹٦۹	۰/۰۲٦	۵/۰۷٦	۱/۰٤۰	۰/۱٤۳	۰/٦۸۵
CV_{DHs}	۱۲/٦۰۲	۳/۸۹۲	۰/٤۹۱	۷/۲۰٦	۸/۹۹۱	۲۵/٤۱٦	۱/۸۰۷	۵۱/۱۷۹
$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$	-۰/۰۱۵ ^{ns}	۱۱۰/۱۰۸ ^{ns}	-۹/۹۷۹ ^{ns}	-۰/۰۲٦ ^{ns}	-۲/٤٦۳ ^{ns}	۰/۱٦۰ ^{ns}	۰/۰۸٤ ^{ns}	۰/۱۲۵ ^{ns}
G_N=W_{DH}-W_p	-۰/۳۹۸ ^{ns}	-٦۳/۷۵۰ ^{ns}	-۵/٦٦۷ ^{ns}	-۰/۰۷۳ *	-۹/۸۹٦ *	-۱/۸۷۰ **	-۰/۲٤۹ ^{ns}	-۰/٦۸٤ **
G_p=B_{DH}-B_P	۰/۵۹۵ ^{ns}	۲۷۹/٦٦۷ *	۲۹/٤۱۷ ^{ns}	۰/۰۲۱ ^{ns}	۲/۵٤۳ ^{ns}	٤/۸٤۵ **	۰/۳٤۰ ^{ns}	۱/۵۹۷ **
h^2	۹۹/۹۹	۵۸/۸۱	۵۵/۲۸	٦٦/٦۷	۸۹/۲۸	۱۹/۲۹	٤۳/۸٦	۹۸/۹٤

^{ns}، *و** به‌ترتیب 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 فتوسیستم II؛ RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ Pr) محتوای پرولین برگ؛ WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ CMS) ضریب پایداری غشاء؛ 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)pبدترین والد؛ h^2) توارث‌پذیری خصوصی

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[1] در دو جهت مثبت و منفی بود. بهترین لاین‌هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بالاتری را نشان داد و این مقادیر برای محتوای پرولین برگ و ضریب پایداری غشا بسیار معنی‌دار، برای فلورسانس حداقل معنی‌دار و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتری را نشان داد و این مقادیر

[1] Transgressive segregation

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 (جدول۲). برای کلیه صفات مورد بررسی پدیده تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی مشاهده شد. بنابراین آلل‌های مثبت و منفی افزایش‌دهنده و کاهنده زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور پراکنده شده‌اند. به عبارت دیگر بین نتاج 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. Siahsar 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 نسبتا بالا بودند و در دامنه ۱۹/۲۹ تا ۹۹/۹۹ (به ترتیب برای محتوای پرولین و کلرفیل برگ) قرار داشتند (جدول ۲). بنابراین برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا می‌توان از آنها استفاده کرد. محتوای کلرفیل 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 ٦٦/٦٧ 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 کارآیی فتوسنتز به شدت تحت‌تاثیر 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 (۰/۹٦-) 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 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 (۰/٤۱) 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 (۰/۲٦-) 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). Siahsar and Narouei (2010) و Aminfar et al. (2011) 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 (Siahsar and Narouei 2010). برای صفات مورد بررسی در مجموع ٤۳ جایگاه واجد QTL (۱۳، ۱٦ و ۱٤ مکان واجد QTL به ترتیب برای شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها) بدست آمد (جدول‌های ٤، ٥ و ٦ و شکل ۱). واریانس فنوتیپی تبیین شده به وسیله این QTLها از ۹/۰٦ 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 متغیّر بود.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

جدول۳-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

صفت	Ch	Fo	Fm	Fv/Fm	RWC	Pr	WSC
Fo	۰/۲۸*						
Fm	-۰/۰۹ns	-۰/۳۱*					
Fv/Fm	-۰/۲۶*	-۰/۹۶**	۰/٤۱*				
RWC	/۱۵ns	۰/۲۳*	-۰/۰۲ns	-۰/۱۸ns			
Pr	-۰/۰۹ns	/۰۳ns	-۰/۰۱ns	-۰/۰۱ns	۰/۲۰ns		
WSC	-۰/۲۳*	-۰/۰۷ns	۰/۱٦ns	۰/۰٦ns	-۰/۰۵ns	-۰/۱۰ns	
CMS	-۰/۰۷ns	-۰/۳۲*	۰/۱۱ns	۰/۲۷*	-۰/۳۲*	-۰/۰۱ns	-۰/۰۱ns

ns، * و** به‌ترتیب 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 فتوسیستم II؛ RWC) محتوای آب نسبی برگ؛ Pr) محتوای پرولین برگ؛ WSC) هیدرات‌های کربن محلول در آب؛ CMS) ضریب پایداری غشا

نمره LOD در دامنه ۲/٦۱ تا ۸/۷٤ به ترتیب برای QTLهای محتوای کلروفیل برگ (qCHC1m) و حداکثر کارایی فتوسیستمII (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، ۱۰٦/۱ و ٤۳/۳ 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 ۱۱۸/٦، ۱۱۰/۳ و ۱٤۵/۳ 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 ۳٦/۸۱ و ٤٦/۷۲ 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 ٤۳/۳ سانتی-مورگان در مجاورت نشانگرهای Act8، ABG358 نقشه‌یابی شدند که در مجموع ۲٤/۲۱ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کردند. آلل‌های این دو QTL به ترتیب از والد استپتو و مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. Siahsar and Narouei (2010) در بررسی این جامعه در محیط هیدروپونیک برای این صفت در سطوح متفاوت تنش شوری هفت جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۱H، ۲H، ۲H، ۵H، ۷H و ۷H به ترتیب در موقعیت‌های ٦۲/۳، ۷۲/٤، ۵٦/۰، ۱٦۷/۱، ۱٦٦/٦، ٦/۰ و ۱۲۰/۸ سانتی‌مورگان و برای میانگین سطوح متفاوت تنش شوری شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۲H، ۵H، ۵H و ۷H در مکان‌های ۷۲/٤، ۵٦/۰، ۱٦۷/۱، ۱۵۳/۵، ۱٦٦/٦ 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 ٦۸/۲٤ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند. این QTLها به ترتیب در موقعیت‌های ۷۲/٤، ۵٦/۰، ۱۳۵/۵، ۲۹/۵ و ٤۸/۲ 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 ساقه‌چه (Nguyen Viet Long et al. 2013) حدوداً هم‌مکان بود. این QTL نیز دارای اثر افزایشی مثبت (۰/۳) وآلل آن از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بود. QTL جایگاه ٤۳/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H هم‌مکان با QTL کنترل کننده ارتفاع بوته (Siahsar

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

et al. 2009b)، هیدرات‌های کربن محلول در آب (Siahsar 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، کربوهیدرات-های محلول در آب، محتوای پرولین برگ (Fakheri and Mehravaran 2014) و عملکرد دانه (Fakheri and Mehravaran 2013) بود. برای توجیه تغییرات فلورسانس حداقل در شرایط بدون تنش QTLهای qFO2n، qFO5n و qFO6n به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 5H و 6H در موقعیت‌های ۴۷/۳، ۷۵/۸ و ۱۲۰/۰ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگرهای ABG459، ABC314 و ABC170A، در شرایط تنش شوری QTLهای qFO2.1s، qFO2.2s و qFO3s به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H و 3H 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 1H، 2H و 5H در موقعیت‌های ۱۱۲، ۴۲/۶ و ۷۴/۸ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای cMWG706A، MWG858 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. آلل-های QTLهای qFO2n، qFO5n، qFO2.1s، qFO2m 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 5H در موقعیت‌های ۶۲/۳، ۱۴۶/۸ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان و برای میانگین آنها چهار مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 5H و 5H به ترتیب در موقعیت‌های ۱۲۳/۰، ۱۷۱/۱، ۶۲/۳ و ۱۴۶/۸ سانتی‌مورگان شناسایی کردند Aminfar et al. (2011) در بررسی این جامعه در شرایط متفاوت تنش شوری در محیط هیدروپونیک برای این صفت سه جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H و 5H در موقعیت‌های ۱۲۳/۰، ۱۷۱/۱ و ۱۴۵/۳ سانتی‌مورگان تعیین نقشه کردند. QTL جایگاه ژنی ۴۲/۶ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H حدودا 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 Mehravaran 2014) و هیدرات‌های کربن محلول در آب (Siahsar et al. 2009a) بود. QTL جایگاه ژنی ۸۲/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H با QTL مکان ژنی کنترل کننده تعداد دانه در سنبله (Fakheri and Mehravaran 2013) هم‌جایگاه بود. یک QTL (qFm3n) کنترل کننده فلورسانس حداکثر در شرایط بدون تنش روی کروموزوم 3H در جایگاه ۷۳/۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر ABG396 قرار داشت که ۱۶/۵۲ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کرد. اثر آللی 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 Mehravaran 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 2H، 3H و 5H 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 2H، 5H و 6H 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 2H و 4H 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.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

جدول ٤- 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 آللی	R^2	R^2 کل
Ch	qCHC1.1n	1H	Act8	۲/۱	۰/۰ – ۸/٤	۲/۷۹	۱/٥۸٥۸	۰/۱۰٥۹	۰/۳٦۸۱
	qCHC1.2n	1H	ABC307A	۱۰٦/۱	۹٦ – ۱۱٤/۱	۳/٤۷	−۱/۷٦۹۸	۰/۱٤۱۸	
		2H	ABG358	٤۳/۳	۳۹/٤ – ٤٥/۸	۳/۱٦	−۱/٦۲٥٤	۰/۱۲۰٤	
Fo	qFO2n	2H	ABG459	٤۷/۳	٤٦/٤ – ٤۹/٦	۳/۰۳	−٤٤/۱۳۲۹	۰/۱۰٦۱	۰/٤۲٥۰
	qFO5n	5H	ABC314	۷٥/۸	٦۹/۷ – ۸٤/۲	۳/۲۱	−٤۱/۹٦۳۱	۰/۱۲٤٦	
	qFO6n	6H	ABC170A	۱۲۰/۰	۱۰٤/۲ – ۱۳۲/۷	۳/۱۰	٥۱/٥۳۸٥	۰/۱۹٤۳	
Fm	qFm3n	3H	ABG396	۷۳/۰	٦۰/۸ – ۸۳/۳	۳/٦۰	−۱۲/٦۸۹٦	۰/۱٦٥۲	۰/۱٦٥۲
Fv/Fm	qFvFm2n	2H	ABG014	۸۱/۲	۷۷/۳ – ۸٤/٤	٦/۸۲	۰/۰۱۲۳	۰/۲۹۱۲	۰/٤۹۳٥
	qFvFm5n	5H	ABC314	۷۱/۸	٦٤/٤ – ۸۲/٥	۳/۰۰	۰/۰۱۱۰	۰/۱۰۷۳	
	qFvFm6n	6H	ABG388	٦۸/۰	٦۲/٤ – ۷٤/۲	۲/۷٤	۰/۰۱۰٥	۰/۰۹٥۰	
Pr	qPRC5n	5H	Cdo57b	۹٤/۲	۸۲/٦ – ۱۰۱/۳	۲/۷٤	−۰/۰٤۸٤۳	۰/۱۳٥٥	۰/۱۳٥٥
CMS	qCMS2n	2H	AdhIntC	۸٥/۷	۸۳/۳ – ۸٦/۹	٤/۳۲	۰/٤۰۹۸	۰/۱٦۱٦	۰/۲۸۰۰
	qCMS7n	7H	ABC169A	۲۸/٥	۱۸/۷ – ۲۹/٥	۳/۲٤	−۰/۳٥٥۳	۰/۱۱۸٤	

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.

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، ۱٤۷/٦، ۱۹۰/۱ و ۷۰/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG014، ABC157، MWG541 و ABC314 تعیین نقشه شدند. این QTLها حدود ٦٥/٥٤ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند. آلل‌های QTLهای qFvFm2.1m و qFvFm5mاز والد استپتو و آلل‌های QTLهای qFvFm2.2m و qFvFm3m از والد موروکس به نتاج انتقال یافته بودند. Siahsar 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، ۱٦۷/۱ و ۱۷۳/٥ سانتی‌مورگان و برای میانگین آنها دو مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H و ۵H 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 به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H و ۵H در موقعیت‌های ۱۲۰/۳ و ۸۰/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTLهای جایگاه ژنی ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H با QTL مکان ژنی کنترل کننده تعداد دانه در سنبله (Fakheri and Mehravaran 2013) حدودا هم‌مکان بودند. QTL مکان ژنی ۷۰/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۵H با QTL مکان ژنی کنترل‌کننده 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) تقریبا 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 (qRWC2m و qRWC6m) شناسایی شد که در مجموع ۲۷/۱۳ و ۲۷/۸٦ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کردند. آلل QTLهای qRWC6s و qRWC2m از والد استپتو و آلل QTLهای qRWC7s و qRWC6m از والد موروکس به نتاج انتقال یافته‌بودند. در شرایط تنش شوری این QTLها به ترتیب روی کروموزوم‌های ٦H و ۷H، در مکان‌های ۸۰/۲ و ٥٤/۷ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای Amy1 و Brz قرار داشتند.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 آللی	R^2	R^2 کل
Ch	qCHC1s	1H	jpgd2	۱۱۸/٦	۱۰۷/۳ – ۱۲۷/٦	۲/۸۹	۱/۳۷۲۷	۰/۱۱٤۱	۰/٤٦۷۲
	qCHC2s	2H	MWG503	۱۱۰/۳	۱۰٤/۳ – ۱۲۱/۲	۳/۲۰	-۱/۵۷۹۹	۰/۱۵٤۳	
	qCHC5s	5H	CDO504	۱٤۵/۳	۱٤۲/۳ – ۱٤۷/۸	٤/۵۵	۱/۸۱۲٦	۰/۱۹۸۸	
Fo	qFO2.1s	2H	CDO588	۸۲/۲	۸۱/۳ – ۸٤/٤	۳/۹۳	-۵۳/۳۷۲۲	۰/۱٤٦۷	۰/۵۸۹۹
	qFO2.2s	2H	Gln2	۱٤۵/٦	۱٤۱/۲ – ۱۵۰/۸	٤/۰۹	۸۱/۷۸۱۳	۰/۱٦۵٦	
	qFO3s	3H	ABG319B	۲۰۳/۲	۱۹۷/۳ – ۲۰٤/۲	٦/۵۲	۷۲/٦۷۷۷	۰/۲۷۷٦	
Fv/Fm	qFvFm2s	2H	ABG014	۸۱/۲	۸۰/۲ – ۸۵/۳	۷/۹۱	۰/۰۱۷۰	۰/۲۹۱۲	۰/٤۰۱۲
	qFvFm4s	4H	ABG319C	۱٤۷/۷	۱٤۷/۰ – ۱٦۰/۰	۳/۱۰	۰/۰۱۹۵	۰/۱۱۰۰	
RWC	qRWC6s	6H	Amy1	۸۰/۲	۷٦/٦ – ۸۷/۳	۳/۱۵	۳/۳٦۸٦	۰/۱٤۰۲	۰/۲۷۱۳
	qRWC7s	7H	Brz	۵٤/۷	٤۵/۹ – ٦۱/۰	۲/۸٦	-۲/۸۲٦۸	۰/۱۳۱۱	
Pr	qPRC5s	5H	ABC314	۷۱/۸	۷۰/۷ – ۷۷/۹	۳/۱۸	-۱/۳۳٤٦	۰/۱۸۹۵	۰/۱۸۹۵
WSC	qWSC2s	2H	ABG072	۱۲٤/۰	۱۱۳/٦ – ۱۳۱/۷	۳/۳۳	-۰/۰٤٤۱	۰/۱۵۳۳	۰/٤۷۵۳
	qWSC5.1s	5H	ABG316B	۳٦/٤	۲۷/۹ – ۳۹/۰	٤/۰٦	۰/۰۷۹۲	۰/۱۹۸٤	
	qWSC5.2s	5H	CDO749	٤٦/۹	٤٦/٦ – ٤۸/۰	۲/۹۳	-۰/۰٦۷۷	۰/۱۲۳٦	
CMS	qCMS2s	2H	Adh8	۵٦/۰	۵٤/٤ – ٦۲/٤	۲/۹۲	۰/۲۷۹٤	۰/۱۰۹۰	۰/۲٤۳۵
	qCMS3s	3H	ABG703A	۸۳/٦	۷۸/۳ – ۹۲/۱	۳/٤۵۷۰	۰/۲۷٦۹	۰/۱۳٤۵	

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.

در میانگین دو شرایط این QTLها روی کروموزوم‌های ۲H و ٦H 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 ٦۲/۳ سانتی‌مورگان و QTLهای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۵H به ترتیب 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 برای محتوای آب نسبی برگ سه جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۵H در موقعیت‌های ٤۳/۳، ۷/٤ و ۸٦/۲ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ۵۳/۹ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H هم‌جایگاه با QTL کنترل کننده محتوای آب نسبی برگ نقشه‌یابی شده توسط Fakheri and Mehravaran (2014) بود. همچنین این QTL حدودا هم‌جایگاه با QTLهای کنترل‌کننده محتوای کلروفیل (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 ٤۳/۳ سانتی-مورگان کروموزوم ۲H هم جایگاه با QTL کنترل‌کننده محتوای آب نسبی برگ (Aminfar et al. 2011) بود.

برای محتوای پرولین برگ یک مکان واجد QTL (qPRC5n) روی کروموزوم ۵H در جایگاه ۹٤/۲ 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. آلل‌های 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 ۱ H، ۲H، ۵ H و ۵H در جایگاه‌های ٦۵/۱، ٦/۷،

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

جدول ٦- QTLهای صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش شوری

صفات	QTL	کروموزم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL	LOD	اثر آللی	R^2	R^2 کل
Ch	qCHC1m	1H	Act8	۲/۱	۰/۰– ۱۲/٦	۲/٦۱	۱/۰۲۸۲	۰/۱۰۹۰	۰/۲٤۲۱
	qCHC2m	2H	ABG358	٤۳/۳	٤۱/۱ – ٤٦/۰	۳/۱٥	–۱/۱۳۹۷	۰/۱۳۳۱	
Fo	qFO1m	1H	CMWG706A	۱۱۲/۰	۱۰٦/۷ – ۱۱٦/۷	۲/۸۸	۲۹/۱۹۷۷	۰/۰۹۰٦	۰/۳۱۹۹
	qFO2m	2H	MWG858	٤۲/٦	۳۸/۸ – ٤٥/۳	۳/۳۳	–۳٤/۱۸٦۰	۰/۱۱۰۸	
	qFO5m	5H	ABC314	۷٤/۸	٦۹/۸ – ۸۳/٥	۳/۰۷	–۳۲/۸٤۰۷	۰/۱۱۸٥	
Fv/Fm	qFvFm2.1m	2H	ABG014	۸۱/۲	۷۹/۰ – ۸۱/۹	۸/۷٥	۰/۰۱٥۳	۰/۳۰۲۸	۰/٦٥٥٤
	qFvFm2.2m	2H	ABC157	۱٤۷/٦	۱٤٤/۳ – ۱٥۱/۷	٤/۳٦	–۰/۰۱۷۷	۰/۱۲٦٤	
	qFvFm3m	3H	MWG041	۱۹۰/۱	۱۸۷/٥ – ۱۹۰/۸	۳/۷۷	–۰/۰۰۹۱	۰/۱۰۷۳	
	qFvFm5m	5H	ABC314	۷۰/۸	٦٦/۷ – ۸۱/۷	٤/۲۳	۰/۰۰۹٥	۰/۱۱۸۹	
RWC	qRWC2m	2H	ABC454	٥۳/۹	٥۱/۳ – ٥٥/٤	۳/٤۷	–۱/۹۷۲۷	۰/۱٤۲۹	۰/۲۷۸٦
	qRWC6m	6H	ABC170A	۹۷/۰	۹٦/۱ – ۱۱٦/۲	۲/۹٥	۱/۹۰٥۹	۰/۱۳٥۷	
WSC	qWSC2m	2H	Crg3A	۱۳۱/۲	۱۲٥/۲ – ۱٤۰/۲	۳/۱۷	–۰/۰٦٥۲	۰/۱۹۳٤	۰/۱۹۳٤
CMS	qGS2m	2H	ABG358	٤۳/۳	٤۲/٦ – ٤٥/۸	۳/۷٥	۰/۲٦۲۳	۰/۱۳٦۱	۰/۲۹٤۲
	qGS7m	7H	ABC305	۱٤۳/۹	۱۳٥/۷ – ۱٤٤/۱	۳/۹٤	۰/۲۷۸۲	۰/۱٥۸۱	

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.

٤۳/٥ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان و برای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری سه مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ٥H و ٥H در موقعیت‌های ٦/۷، ٤۳/٥ 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 کروموزوم‌های ۲H و ٥H در موقعیت‌های ۱۲۲/۳ و ٤۳/٥ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۷۱/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ٥H با QTL ناحیه ژنومی کنترل‌کننده وزن تر گیاه (Aminfar et al. 2011) تقریبا از موقعیت یکسانی برخوردار بودند.

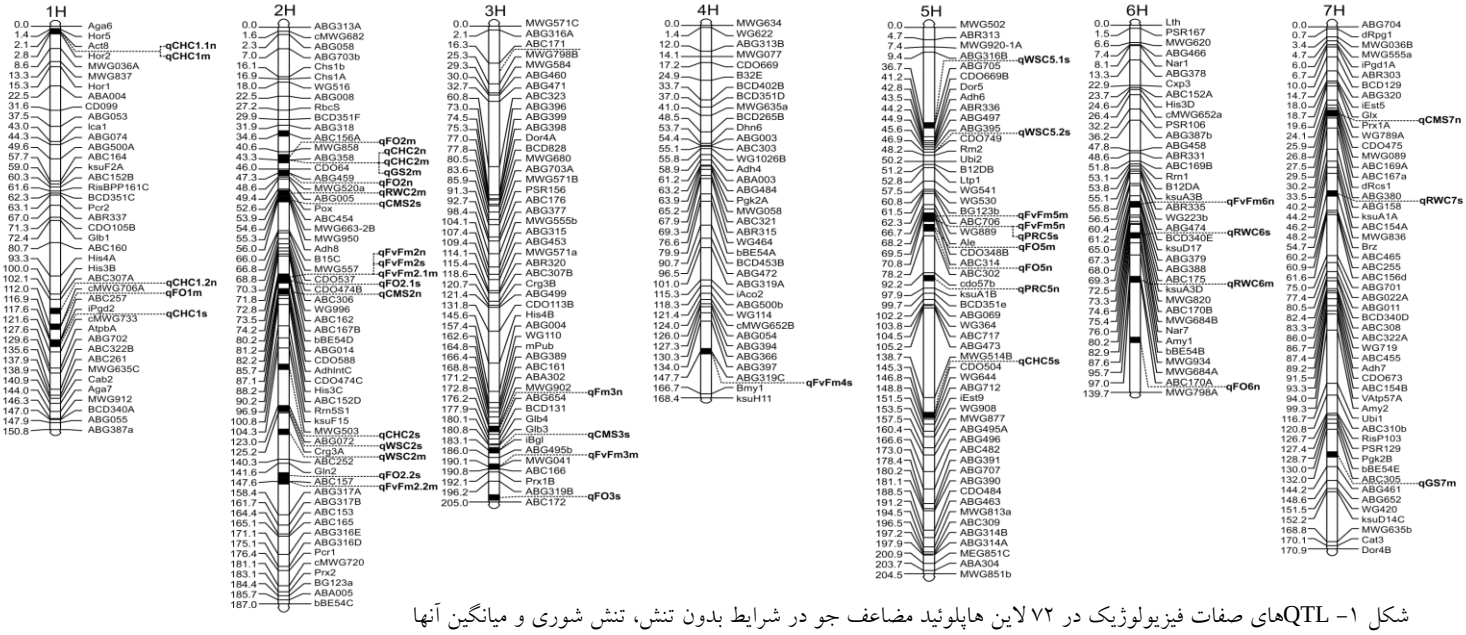
در شرایط بدون تنش برای هیدرات‌های کربن محلول در آب جایگاه واجد QTL یافت نشد ولی در شرایط تنش شوری برای این صفت سه مکان واجد QTL (qWSC2s، qWSC5.1s و qWSC5.2s) روی کروموزوم‌های ۲H، ٥H و ٥H در مکان‌های ۱۲٤/۰، ۳٦/٤ و ٤٦/۹ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG072، ABG316B و CDO749 تعیین مکان شدند که حدود ٤۷/٥۳ 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 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 ۱۹/۳٤ 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. QTLهای شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H، ٥H و ٥H در مکان‌های ۱٦۷/۱، ٥۰/۲ و ۱۹٤/٥ سانتی‌مورگان و QTLهای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری روی کروموزوم‌های ۲H و ٥H در جایگاه‌های ۱٦۷/۱ و ۱۹٤/٥ سانتی‌مورگان 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 کروموزوم‌های ٥H و ۷H در مکان‌های ٥۰/۲ و ۱۲۷/٤ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۳٦/٤ سانتی‌مورگان کروموزوم ٥H با مکان ژنی QTLهای کنترل‌کننده هیدرات‌های کربن محلول در آب (Fakheri and Mehravaran 2014)، ماده خشک قابل‌هضم، الیاف شوینده اسیدی، فیبر خام، هیدرات‌های

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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) تقریبا هم‌مکان بودند. QTL موقعیت ٤٦/٩ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H با QTL کنترل‌کننده محتوای پرولین (Fakheri and Mehravaran 2014) تقریبا هم‌موقعیت بودند. دو جایگاه واجد QTL (qCMS2n و qCMS7n) تنوع ضریب پایداری غشا را در شرایط بدون تنش کنترل کردند که روی کروموزوم‌های 2H و 7H به ترتیب در جایگاه‌های ۸۵/۷ و ۲۸/۵ سانتی‌مورگان مجاور نشانگرهای AdhIntC و ABC169A قرار داشتند. آلل‌های این دو QTL به ترتیب از والدین استپتو و مورکس به نتاج انتقال یافته‌بودند. QTLهای qCMS2s و qCMSS3s روی کروموزوم‌های 2H و 3H به ترتیب در مکان‌های ٥٦/٠ و ٨٣/٦ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای Adh8 و ABG703A برای ضریب پایداری غشا در شرایط تنش شوری شناسایی شدند. آلل‌های این دو QTL هر دو از والد استپتو به نتاج انتقال یافته‌بودند. این QTLها در مجموع ۲۸/۰ و ٢٤/٣٥ 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 2H و 7H در جایگاه‌های ٤٣/٣ و ١٤٣/٩ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358 و ABC305 قرار گرفتند که در مجموع ٢٩/٤٢ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. آلل‌های این دو QTL نیز هر دو از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. QTL جایگاه ژنومی ٤٣/٣ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H کنترل کننده 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 فتوسیستم II، هیدرات‌های کربن محلول در آب (Fakheri and Mehravaran 2014) و عملکرد دانه (Fakheri and Mehravaran 2013) تقریبا هم موقعیت بودند. QTL جایگاه ژنومی ١٤٣/٩ کروموزوم 7H کنترل‌کننده این صفت با QTL کنترل‌کننده یون فسفات ساقه‌چه ($Shoot\ PO_4^{3-}$) نقشه‌یابی شده توسط Nguyen Viet Long et al. (2013) از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. QTL موقعیت ٥٦/٠ سانتی‌مورگان کروموزوم2H با QTL کنترل‌کننده محتوای کلروفیل (Aminfar et al. 2011) از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. QTL ناحیه ۲۸/۵ سانتی‌مورگان کروموزوم 7H با QTL جایگاه ژنومی کنترل‌کننده محتوای کلروفیل (Aminfar et al. 2011) تقریبا 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 (١٦ در مقابل ١٣). این پدیده در جوامع نقشه‌یابی دیگر نیز گزارش شده‌است (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 2H قرار داشتند (١٧ جایگاه از مجموع ٤٣ جایگاه واجد QTL). بنابراین به نظر می‌رسد که این کروموزوم نقش تعیین کننده‌ای در کنترل صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری داشته باشد. کروموزوم 4H 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 5H از موقعیت تقریبا یکسانی برخوردار بودند. در شرایط تنش شوری، QTL فلورسانس حداقل (qFO2.1s) در موقعیت ۸۲/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H با QTL حداکثر کارایی فتوسیستم II (qFvFm2s) در موقعیت ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H تقریبا هم جایگاه بودند. در میانگین دو شرایط تنش شوری و بدون تنش، QTL محتوی کلروفیل برگ (qCHC2m) در موقعیت ٤٣/٣ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H، با QTL، فلورسانس حداقل (qFO2m) در موقعیت ٤٢/٦ سانتی‌مورگان و QTL ضریب پایداری غشا

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]



شکل ۱- QTLهای صفات فیزیولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط بدون تنش، تنش شوری و میانگین آنها

(qGS2m) در موقعیت ۴۲/۳ سانتی‌مورگان و QTLهای فلورسانس حداقل (qFO5m) و حداکثر کارایی فتوسیستم II (qFvFm5m) به ترتیب در موقعیت‌های ۷۴/۸ و ۷۰/۸ سانتی-مورگان کروموزوم 5H تقریبا هم‌مکان بودند. Siahsar and Narouei (2010) و Aminfar et al. (2011) چندین QTL هم-مکان برای صفات فیزیولوژیک تحت بررسی در شرایط متفاوت تنش شوری و میانگین آنها در این جمعیت گزارش کردند. هم-مکانی و یا نزدیکی دو QTL بر روی یک کروموزوم می‌تواند مؤید همبستگی فنوتیپی معنی‌دار بین دو صفت باشد. همچنین روی هم افتادن QTLهای صفات مختلف در یک منطقه کروموزومی می‌تواند مؤید وجود پدیده پلیوتروپی و یا لینکاژ شدید بین QTLها در یک منطقه کروموزومی باشد که البته به علت همبستگی ذاتی برخی صفات، احتمال حضور پلیوتروپی بیش از لینکاژ است (Siahsar et al. 2008; Siahsar and Narouei 2010; Mahdinejad et al. 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Fakheri and Khalegh Babaki 2014). اهمیت تشخیص پلیوتروپی و لینکاژ در آن است که اگر همبستگی‌های بین صفات در اثر پلیوتروپی باشد، شکستن این همبستگی از طریق گزینش امکان‌پذیر نمی‌باشد (Siahsar and Narouei 2010). همچنین ممکن است این پدیده به دلیل وجود ژن‌های خوشه‌ای در آن ناحیه از کروموزوم باشد. ژن‌های خوشه‌ای صفات مختلف ممکن است موجب هم‌پوشانی QTLها شوند (Siahsar et al. 2008; Siahsar and Narouei 2010; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Mahdinejad et al. 2014). با این وجود جهت درک این که ماهیت نواحی کنترل-کننده بیشتر از یک صفت ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژن-های خوشه‌ای است، نقشه با چگالی بسیار بالا برای نقشه‌یابی مورد نیاز می‌باشد.

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 به ویژه برای اصلاح‌گران جو نیز صدق می‌کند، زیرا که این محصول چند منظوره در اقصی نقاط جهان با شرایط اقلیمی متفاوت کشت می‌شود. برای مقاصد اصلاحی اولین مسأله پایداری در ظهور QTL های نقشه‌یابی شده‌ای است که ممکن است کاندیدای گزینش به کمک نشانگر باشند (Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Mahdinejad et al. 2014). پایداری QTLها در محیط‌ها و زمینه‌های 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 فقط QTL جایگاه ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H کنترل-کننده حداکثر کارایی فتوسیستم II پایدار بود. Fakheri and Mehravaran (2014) در بررسی صفات فیزیولوژیک و

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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 ۲۵٤ 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 آللی آنها متفاوت بود. در تجزیه QTL ممکن است محل قرارگیری یک QTL در جایگاه خاصی تعیین شود، در حالی که محل قرار گیری 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، معمولا 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 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 افزار 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; Siahsar and (Narouei 2010). اثر متقابل QTL×E در مطالعات متعددی مشاهده شده‌است (Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Mahdinejad et al. 2014). عوامل محیطی از جمله شوری اندازه‌های کمی صفات را تحت‌تاثیر 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 ٤۳ جایگاه واجد QTL برای صفات فیزیولوژیک مورد بررسی شناسایی شد که تعداد، نوع و اثر جایگاه ۸۱/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H، کنترل‌کننده حداکثر کارایی فتوسیستم II در محیط‌های متفاوت پایدار بود. بنابراین در صورت تکرار نتایج فوق در آزمایشات تکمیلی احتمالا 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.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

منابع

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.

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. Theoritical 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://wwwfaoorg/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, 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.

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[ed]. 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. Theoritical 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 Physiolology 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.).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]

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-blochemical 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.
Pessarakli 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 flourescens 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) Quatenary ammonium and tertiary solfonium 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, Taleei 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 tobacum* 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. Theoritical 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.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.4.9.1]