

## نقشه‌یابی نواحی ژنومی کنترل کننده برخی صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنفس شوری در رگه‌های خالص نوترکیب گندم

Mapping genomic regions controlling some physiological traits associated with salt tolerance in recombinant inbred lines of wheat

براطعلی فاخری<sup>\*</sup>، سمیرا دیاغ<sup>\*</sup>

۱- به ترتیب دانشیار و دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشگاه زابل.

Fakheri BA<sup>\*1</sup>, Dabbagh S<sup>2</sup>

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

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

(تاریخ دریافت: ۹۲/۸/۲۵ - تاریخ پذیرش: ۹۳/۹/۱۸)

### چکیده

به منظور تعیین نواحی ژنومی کنترل کننده برخی صفات فیزیولوژیک در رگه‌های خالص نوترکیب گندم حاصل از تلاقی Seri M82 و Babax تحت شرایط طبیعی و تنفس شوری، آزمایشی در قالب طرح آلفا لایس با دو تکرار اجرا شد. صفات محتوای پرولین، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای رطوبت نسبی، محتوای کلروفیل a، محتوای کلروفیل b، محتوای کلروفیل c (کارتونئید)، غلظت سدیم، غلظت پتاسیم و نسبت آنها اندازه‌گیری شدند. تجزیه QTL با استفاده از نقشه پیوستگی ژنتیکی شامل ۴۷۵ نشانگر AFLP و SSR و DArT به طول  $1440/4$  و متوسط فاصله ۳/۰۳ سانتی‌متر گان با نسخه ۲/۵ نرم‌افزار QTL کارتوگرافر به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) انجام گرفت. نتایج تجزیه واریانس مرکب معنی‌دار بین لاین‌ها را برای کلیه صفات مورد بررسی نشان داد. حداقل همبستگی بین محتوای کلروفیل b و محتوای کارتونئید مشاهده شد. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۲۳ جایگاه همبستگی بین محتوای کلروفیل (QTL) ۱۰ و ۱۳ (QTLC) ۶/۱۵ تا ۱۵/۶ دارند. واریانس فنوتیپی تعیین شده واحد QTL (QTLD) ۰/۷۸۷ در دامنه ۳/۰۰-۷/۸۷ قرار داشت. بیشترین و کمترین نمره LOD به ترتیب متعلق به QTLC های نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در شرایط تش شوری بود. QTLC های Q6ARWC کنترل کننده محتوای آب نسبی برگ، QTLC کنترل کننده محتوای پرولین، QTLC کنترل کننده غلظت پتاسیم و QTLC کنترل کننده نسبت غلظت سدیم به پتاسیم در محیط‌های مقاومت مورد مطالعه تظاهر یافتند و از پایداری لازم برخوردار بودند. بنابراین احتمالاً بتوان از آنها در برنامه گزینش به کمک نشانگر استفاده کرد. گزینش به کمک نشانگر برای این صفات ممکن است موجب افزایش مقاومت گیاه برای حفظ رشد آن در خاک‌های در معرض تنفس شوری در مراحل بحرانی رشد شود.

### واژه‌های کلیدی

تنفس شوری  
صفات فیزیولوژیک  
گندم  
مکان ژن‌های صفات کمی

## مقدمه

بنابراین درک مکانیسم ژنتیکی کنترل کننده محتوای کلروفیل برگ برای اصلاح ارقام متحمل به شوری در گندم اهمیت زیادی دارد. محتوای رطوبت نسبی بافت گیاهی، یکی از مهم‌ترین مؤلفه‌های نشان‌دهنده وضعیت آبی گیاه است. به هنگام تجمع یون‌ها در محیط ریشه و بروز تنش شوری، پتانسیل آب خاک و در نتیجه توانایی گیاه در جذب رطوبت از خاک کاهش (تنش خشکی فیزیولوژیک یا کاذب) می‌یابد. در این حالت کمبود رطوبت در بافت‌هایی نظیر برگ‌ها، سبب اختلال در فرایندهای حیاتی نظیر فتوستتر و پایداری آنزیم‌ها می‌شود (Valentoric et al. 2006). در شرایط تنش شوری میزان تولید پرولین برای ایجاد مقاومت در گیاه و شرکت در فرآیندهای تنظیم اسمزی و حفظ فعالیت آنزیمی گیاه افزایش می‌یابد (Ashraf 2004; Vendruscolo et al. 2007). کربوهیدرات‌های محلول در آب به عنوان واکنش میان مدت به تنش، شاخصی برای تنظیم اسمزی در شرایط تنش می‌باشد. در گیاهان تحت تنش شوری متabolیسم قندها به شکل نامطلوبی تحت تأثیر قرار می‌گیرد. تنش شوری باعث افزایش کربوهیدرات‌های محلول در آب و در نتیجه منجر به افزایش تحمل به شوری می‌شود (Ahmad and Niazi Ardekani 2006). با افزایش غلظت نمک NaCl در محلول خاک، میزان یون‌های  $\text{Cl}^-$  و  $\text{Na}^+$  افزایش و میزان یون‌های  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  و  $\text{K}^+$  در گیاه کاهش می‌یابد (Khan et al. 1999). بین غلظت پتاسیم و سدیم در ریشه و برگ همبستگی منفی وجود دارد. جذب انتخابی پتاسیم در برابر سدیم به عنوان یک مکانیسم فیزیولوژیک فوق العاده مهم برای مقابله با تجمع شوری در بسیاری از گونه‌های گیاهی مطرح است (Ashraf and Khanum 1997).

از آنجا که اکثر صفات مهم فیزیولوژیک موثر بر عملکرد دارای توارث کمی هستند و بلوک‌های ژنی در بروز آنها نقش دارند، ژنتیک کلاسیک قادر به بررسی نحوه رفتار ژن‌های کنترل کننده صفات کمی به صورت ژن‌های مجزا نمی‌باشد. تهیه نقشه پیوستگی و نرم افزارهای مکان‌بایی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی، ابزارهای قدرتمندی جهت بررسی مولکولی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی فراهم کرده‌است. شناسایی QTL، امکان گزینش به کمک نشانگر (MAS) را فراهم می‌سازد (Phillip 1998). وقتی نشانگری (هایی) با QTL پیوسته باشند، انتخاب به

تنش‌های محیطی از جمله خشکی، شوری، درجه حرارت و سمیت شیمیایی بطور جدی کشاورزی را تهدید می‌کنند. این تنش‌ها، منجر به کاهش محصولات کشاورزی در سراسر جهان می‌شوند. کاهش میانگین عملکرد ناشی از این تنش‌ها برای گیاهان زراعی مهم، بیش از ۵۰ درصد می‌باشد (Wang et al. 2003). در بین تنش‌های محیطی شوری و خشکی بیشترین اثر را بر گیاهان زراعی دارند. اثرات منفی شوری بر رشد گیاه، به علت پتانسیل اسمزی پایین محلول خاک (تنش اسمزی)، اثرات ویژه یونی (تنش شوری)، عدم تعادل عناصر غذایی یا مجموعه این عوامل ایجاد می‌شود (Khan et al. 2009). هنگامی که گیاه در شرایط شور رشد می‌کند، فعالیت فتوستتری آن کاهش یافته و در نتیجه میزان رشد، سطح برگ و محتوای کلروفیل آن کاهش می‌یابد (Viera Santos 2004). اصلاح ارقام متحمل به شوری، یکی از مهم‌ترین روش‌های موثر در بهره‌برداری از خاک و آب شور به منظور افزایش عملکرد محسوب می‌شود (Mirmohammady 2002 Meibody and Ghareyazie 2002). چرا که پیش‌بینی می‌شود که تا سال ۲۰۵۰ میلادی، بیش از ۵۰ درصد زمین‌های کشاورزی شور شوند (Ashraf 1994; Vinocur et al. 2005). بنابراین ساخت ساز و کارهای تحمل به شوری ضروری به نظر می‌رسد. علی‌رغم اینکه گیاهان در میزان تحمل به شوری متفاوت می‌باشند، اما در نهایت شوری سبب کاهش رشد آنها خواهد شد. این کاهش به طور عمده در ارتباط با افت ظرفیت فتوستتری گیاه بوده که خود می‌تواند معلول کاهش در محتوای کلروفیل باشد (Viera Santos 2004). مهم‌ترین علت این موضوع، به ویژه در شرایط تنش شدید، کاهش فعالیت آنزیم‌های موثر در ساخت کلروفیل (ALA - دهیدروژناز) و تولید آن می‌باشد (Vieira Santos 2004). کلروفیل a و b (کارتنوئید) گیاهان آلی اساسی‌ترین رنگدانه‌های فتوستتری بوده و نقش بسزایی در جذب و بهره‌وری از انرژی نوری و در نتیجه افزایش کارایی فتوستتری دارند (Pan and Dong 1995). شوری که همبستگی نرخ فتوستتر و محتوای کلروفیل برگ مثبت می‌باشد (Thomas et al. 2005). شوری منجر به تخرب ساختار کلروفیل‌پلاست‌ها و عدم پایداری ترکیب‌های رنگیزه - پروتئین می‌شود (Abd-Elsamad and Shaddad 1996).

در شرایط طبیعی و تنش اسمزی ۳۴ ناحیه واجد QTL شناسایی کردند. (Ghaedrahmati et al. 2014) در نقشه‌یابی نواحی ژنومی صفات مختلف مرتبط با تحمل به شوری در مرحله گیاهچه جمعیت ۲۵۴ لاین خالص نوترکیب گندم حاصل از تلاقی سبلان و روشن، ۳۱ جایگاه واجد QTL شناسایی کردند. مطالعه عوامل ژنتیکی کنترل کننده صفات در گیاهان زراعی از جمله گندم در شرایط بدون تنش و تنش می‌تواند به شناسایی سازوکارهای مؤثر در سازگاری به تنش کمک کند. هدف از این پژوهش تعیین مکان QTL‌ها برای برخی از صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری، برآورد میزان تأثیر هر یک و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آنها برای پیشنهاد جهت گرینش به کمک نشانگر می‌باشد.

## مواد و روش‌ها

جمعیت مورد مطالعه شامل نسل F<sub>8.9</sub> رگه‌های خالص نوترکیب حاصل از تلاقی دو رقم هنگزاپلوبید خالص بهاره و نیمه پاکوتاه گندم به نام‌های Seri M82 (نسبتاً حساس به تنش‌های محیطی با تاریخچه انتخاب ۹۷) و Babax (M31 IBWSN S-1 MX196-97 و M31) (CM92066-J-0Y-0M-0Y-4M-0Y-0MEX-48BBB-0Y) است. (شدیداً مقاوم به تنش‌های محیطی با تاریخچه انتخاب ۱۶۷) این ارقام و ۱۶۷ رگه خالص نوترکیب حاصل از تلاقی آنها (Olivares-Villegas et al. 2007) در قالب طرح آزمایشی آلفا لاتیس با دو تکرار در پنج بلوک و هر بلوک شامل ۳۴ کرت در سال زراعی ۱۳۹۱-۹۲ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی شهرستان زابل کاشت شدند. این منطقه دارای اقلیمی بیابانی با تابستان بسیار خشک و زمستان ملایم است. میانگین دمای سالانه ۲۱/۷، حداقل 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 ۴۰۰۰-۵۰۰۰ میلی‌متر است. هر لاین در ۶ ردیف، با طول ۳ متر و فاصله بین ردیف ۲۰ سانتی‌متر کشت شد. آبیاری بر اساس نیاز و مرحله رشد گیاه و شرایط آب و هوایی منطقه ۵ مرتبه در طول فصل زراعی انجام شد. آبیاری آزمایش نرمال با آب رودخانه و آبیاری آزمایش تنش شوری با آب شور چاه (۱۳/۵ دسی‌زیمنس) انجام شد. در طول فصل زراعی مراقبت‌های

کمک نشانگر، انتخاب بر اساس ژنتیک خواهد بود و پاسخ به گرینش به حداکثر خود خواهد رسید (Dudley 1997). مطالعات متعددی در مورد ژنتیک تحمل به شوری در گندم انجام شده است (Ma et al. 2007; Genc et al. 2010; Dashti et al. 2010; Ghaedrahmati et al. 2014; Mahdinejad et al. 2014) استفاده از تجزیه QTL با نشانگرهای AFLP و RFLP، ژن‌هایی که با NAX1 و NAX2 مشخص شده به ترتیب روی بازوی‌های بلند کروموزوم ۲A و ۵A گندم دروم نقشه‌یابی شده است (Munns et al. 2003; Lindsay et al. 2004; James et al. 2006) دروم نشانگر نماینده QTL TmHKT1;5-A (HKT8) به ترتیب روی بازوی بلند NAX1 و TmHKT7-A2 (HKT8) روی بازوی بلند NAX2 روی بازوی بلند کروموزوم ۵A می‌باشد. ژن همولوگ NAX2 روی بازوی بلند کروموزوم ۵D (Kna1) ۵D مسئول مقاومت به شوری زیاد در گندم نان است (Byrt et al. 2007). (Ma et al. 2007) (Genc et al. 2010) جمعیت ۱۱۴ لاین نوترکیب خالص را در مرحله جوانه‌زنی و گیاهچه مورد مطالعه قرار دادند و ۴۷ جایگاه واجد QTL را برای صفات مختلف مرتبط به تنش شوری کلیه کروموزوم‌های گندم به جز ۱B، ۱D، ۴B، ۵D و ۷D شناسایی کردند. (Mahdinejad et al. 2014) جمعیت ۱۵۲ لاین هاپلوبید مضاعف گندم را تحت تنش شوری مورد بررسی قرار دادند و ۴۰ جایگاه واجد QTL کنترل کننده صفات مختلف زراعی و فیزیولوژیک را نقشه‌یابی کردند. این محققین یک جایگاه واجد QTL برای دفع Na<sup>+</sup> تحت عنوان HKT1 نقشه‌یابی کردند که روی کروموزوم ۲A واقع شده بود. این QTL با جایگاه ژنی Nax1 در گندم دوروم که توسط Mahdinejad et al. (2004) پیدا شده، هم‌مکان بود. در بررسی جامعه لاین‌های نوترکیب حاصل از تلاقی Babax و Babax در شرایط طبیعی و تنش شوری برای صفات فنولوژیک روز تا سنبله‌دهی و روز تا گرده‌افشانی به ترتیب ۲ و ۳ جایگاه واحد QTL و برای صفات مورفو‌لولوژیک تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در سنبله، عملکرد بیولوژیک، وزن هزار دانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه به ترتیب ۱، ۱، ۳، ۲ و ۲ جایگاه واحد Fakheri and Khalegh Babaki (2014) QTL شناسایی کردند. در تجزیه QTL صفات فیزیولوژیک و مورفو‌لولوژیک همین جامعه

برگ، TW وزن برگ اشبع شده و DW وزن خشک برگ می- باشد.

$$\text{RWC (\%)} = \frac{(\text{FW}-\text{DW})}{(\text{TW}-\text{DW})} \times 100 \quad (5)$$

پس از میانگین گیری از ده نمونه مورد اندازه گیری از هر پلات، تجزیه‌های آماری برای کلیه صفات شامل تجزیه واریانس مرکب Mixed Model برای دو شرایط تنفس شوری و بدون تنفس با رویه SAS نرم افزار نسخه ۹/۲ انجام گرفت. همبستگی ساده فنتوتیپی بین صفات برای هر یک از دو شرایط نرمال و تنفس شوری محاسبه شد. آماره‌های توصیفی برای هر صفت به طور مجزا برای هر یک از شرایط نرمال و تنفس شوری بدست آمد. اختلاف بین والدین ( $P_1 - P_2$ ) با LSD حاصل از تجزیه واریانس والدین و اختلاف بین میانگین والدین و میانگین رگه‌های خالص نوترکیب ( $GG_p = B_{RIL} - B_p$ )  $- \bar{x}_{RIL}$ ، تفکیک متتجاوز در جهت مثبت ( $GG_p = B_{RIL} - B_p$ ) و منفی ( $GG_N = W_{RIL} - W_p$ ) با LSD حاصل از تجزیه واریانس رگه‌های اینبرد نوترکیب به همراه والدین آنها مقایسه شدند. ضرایب تنوع ژنتیکی (GCV)، محیطی (ECV) و فنتوتیپی (PCV) از تجزیه واریانس مرکب ژنتوتیپ‌ها حاصل شد. بدین منظور ابتدا واریانس‌های ژنتیکی، فنتوتیپی و محیطی با مساوی قرار دادن اجزای مورد انتظار (امید ریاضی) واریانس‌ها با میانگین مربعات مربوط محاسبه شد. سپس ضرایب تنوع ژنتیکی، محیطی و فنتوتیپی از نسبت انحرافات معیار به میانگین تعیین شد. توارث پذیری خصوصی صفات با استفاده از فرمول  $h^2 = [1 - (MS_{G \times E} / MS_G)] / 2$  (Therrien 2003) محاسبه شد. پیشرفت ژنتیکی از حاصل ضرب دیفرانسیل گزینش استاندارد شده، قابلیت توارث و انحراف معیار فنتوتیپی نیز بدست آمد. نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی شامل ۲۴۹ نشانگر AFLP ۷۴ نشانگر SSR و ۲۶۴ نشانگر DArT بود که توسط McIntyre et al. (2010) تهیه شده است. نقشه نهایی مورد استفاده (شکل ۱) شامل ۴۷۵ نشانگر AFLP، SSR و DArT به طول  $1440/4$  و متوسط فاصله  $3/03$  سانتی مترگان بود. این نقشه کلیه کروموزوم‌های گندم را به جز کروموزوم 3D در بر گرفت. تجزیه QTL به طور مجزا برای هریک از شرایط تنفس شوری و نرمال انجام گرفت.

زراعی لازم شامل مصرف کود سرک، وجین علف‌های هرز، کنترل آفات و بیماری‌ها از مزرعه به طور مطلوب انجام پذیرفت. صفات فیزیولوژیک محتوای پرولین، محتوای هیدرات‌های کربن محلول در آب، محتوای کلروفیل a، b و c (کارتونئید)، محتوای آب نسبی برگ، غلظت سدیم، پتاسیم و نسبت آنها به طور تصادفی روی ۱۰ بوته از هر کرت پس از حذف اثرات حاشیه در مرحله گردنه‌افشانی اندازه گیری شدند. محتوای پرولین با استفاده از روش Bates et al. (1973) و Irigoyen et al. (1992) کربوهیدرات‌های محلول در آب با استفاده از روش Shimadzu UV-120-02 (ژاپن) در طول موج ۶۲۵ نانومتر انجام شده و با منحنی استاندارد مقایسه و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه شد. غلظت سدیم و پتاسیم برگ با استفاده از روش Hamada (1994) and El-Enany (1994) پس از استخراج با دستگاه فلیم فوتومتر مدل Jenway PFP7 (انگلیس) قرائت شد. سپس عدد حاصل از قرائت دستگاه روی منحنی استاندارد مشخص و غلظت معادل آن به mg/Kg بدست آمد (X). عدد حاصل از منحنی (X) در رابطه (۱) قرار داده شد و غلظت سدیم یا پتاسیم گیاه بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن خشک بدست آمد.

$$\text{Na K (mg/g)} = X \times 100 / 1000 \times 1000 / 2 \quad (1)$$

برای اندازه گیری محتوای کلروفیل a، b و c (کارتونئید) از روش Arnon (1949) استفاده شد. در نهایت محتوای کلروفیل a، b و c (کارتونئید) بر حسب میلی‌گرم در گرم بافت تر برگ از طریق روابط (۲)، (۳) و (۴) محاسبه شد که در آنها X: میزان جذب نور، V: حجم عصاره و W: وزن تر نمونه می‌باشد (Arnon 1949).

$$\text{گرم} = \left\{ \frac{12/7(X_{663}) - 2/69(X_{665})}{X_{664}} \right\} \times V / (W \times 1000) \quad (2)$$

بافت/میلی‌گرم کلروفیل a

$$\text{گرم} = \left\{ \frac{22/9(X_{645}) - 4/68(X_{663})}{X_{664}} \right\} \times V / (W \times 1000) \quad (3)$$

بافت/میلی‌گرم کلروفیل b

$$\text{گرم} = \left\{ \frac{7/60(X_{510}) - 14/90(X_{480})}{X_{480}} \right\} \times V / (W \times 1000) \quad (4)$$

بافت/میلی‌گرم کلروفیل c

محتوای رطوبت نسبی برگ با استفاده از فرمول Pessarakli (1999) بر اساس رابطه ۵ محاسبه شد. در این فرمول FW وزن تر

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب ۱۶۷ رگه خالص نوترکیب گندم و والدین آنها برای ۹ صفت فیزیولوژیک

میانگین مربوط										درجه آزادی	منابع تغییرات
K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup>	RWC	Chlc	Chlb	Chla	WSC	Pro			
۲۳۴/۴۷**	۳/۴۸**	۰/۰۱**	۴/۵۸ <sup>ns</sup>	۸۴/۱۷**	۵۸/۷۵**	۱۵۱/۰۸**	۳۳/۲۳**	۸/۰۵**	۱	محیط	
۲۶۷/۸۹۰	۰/۲۵۲	۰/۰۰۰۳	۳۶/۵۸۴	۰/۲۴۷	۰/۰۱۴	۰/۰۳۳	۰/۱۴۳	۰/۰۰۷	۲	تکرار (محیط)	
۱۱/۷۴۵	۰/۰۱۱	۰/۰۰۰۳	۵۳/۷۱۶	۰/۰۵۴	۰/۰۴۹	۰/۰۵۰	۰/۰۵۳	۰/۰۴	۱۶	بلوک (تکرار×محیط)	
۸/۲۴۵**	۰/۰۶۶**	۰/۰۰۰۸**	۳۶۸/۴۶۰**	۶۷۸/۱**	۰/۹۴۲**	۱/۵۱۰**	۲/۰۹۹**	۰/۰۹۸**	۱۶۸	ژنوتیپ	
۶/۲۵۰**	۰/۰۲۷*	۰/۰۰۰۴**	۱۷۷/۹۷۱**	۰/۶۷۴**	۰/۳۰۱**	۰/۴۴۶**	۰/۳۰۷**	۰/۰۲۳**	۱۶۸	ژنوتیپ×محیط	
۲/۷۸۵	۰/۱۰۷	۰/۰۱۹	۵/۴۵	۰/۲۳۵	۰/۲۲۵	۰/۲۳۷	۰/۲۴۶	۰/۰۸۴	۳۲۰	خطا	
۱۹/۷۹	۲۸/۳۶	۲۳/۰	۱۱/۳۲	۱۱/۸	۲۸/۳	۱۷/۵	۱۸/۶	۲۲/۸	(%)	ضریب تغییرات (%)	
۷۵/۴	۸۴/۹	۶۵/۸	۹۱/۲	۹۶/۵	۹۴/۴	۹۶/۴	۹۵/۸	۹۳/۱	(%)	ضریب تبیین (%)	

ns، \* و \*\* به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد. (Pro) محتوای پروولین؛ (Chla) محتوای کلروفیل (Chlb) محتوای کلروفیل (Chlc) محتوای کلروفیل (RWC) محتوای رطوبت نسبی؛ (Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>) نسبت سدیم به پتاسیم

این جمعیت غالباً ناشی از آثار افزایشی است. Mahdinejad et al. (2014) تنوع مشابهی را در این جامعه برای صفات فنولوژیک و Fakheri and Khalegh Babaki (2014) برای صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک تحت تنش شوری و مورفولوژیک مرتبه با جوانه زنی در شرایط تنش اسمزی گزارش کردند. اثر محیط برای کلیه صفات به جز محتوای رطوبت نسبی ( $P > 0/05$ ) در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود. بنابراین محيط‌های گوناگون در بروز صفات اثر متفاوتی داشته‌اند. اثر متقابل ژنوتیپ × محیط نیز برای کلیه صفات به جز غلظت سدیم ( $P \leq 0/05$ ) بسیار معنی دار ( $P \leq 0/01$ ) بود. در نتیجه ارقام در محیط‌های مختلف عکس العمل-های متفاوتی نشان داده‌اند.

اختلاف بین میانگین فنوتیپی والدین در شرایط نرمال برای صفات محتوای کاروتینوئید (کلروفیل<sup>c</sup>) و محتوای آب نسبی برگ در سطح احتمال پنج درصد معنی دار بود. این اختلاف برای سایر صفات معنی دار نبود (جدول ۲). در شرایط تنش شوری تنوع بین والدین برای صفات محتوای رطوبت نسبی برگ و نسبت غلظت سدیم به پتاسیم بسیار معنی دار ( $P \leq 0/01$ ), برای محتوای پروولین، محتوای کاروتینوئید، غلظت سدیم و پتاسیم معنی دار ( $P \leq 0/05$ ) و برای سایر صفات غیرمعنی دار ( $P > 0/05$ ) بود (جدول ۳). از آنجا که جامعه حاصل از Seri M82 و Babax به منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده و هدف از تشکیل این جامعه نقشه‌یابی QTL‌ها در شرایط تنش خشکی بوده، بنابراین عدم اختلاف معنی دار بین والدین برای

برای تعیین QTL‌ها و برآورد اندازه اثرات آنها، از روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) استفاده شد. حداقل LOD برای شناسایی QTL‌ها ۲/۵ و حداقل فاصله پویش دو سانتی‌مترگان (پیش فرض نرم افزار) در نظر گرفته شد. علاوه بر تعیین جایگاه و میزان اثر هر QTL، واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTL‌ها ( $r^2$ ) و نیز توسط مجموع QTL‌ها در یک مدل رگرسیون چندگانه ( $t^2$  کل) توجیه می‌شد، محاسبه شد. برای تعیین اینکه آیا دو پیک مجاور هم نماینده QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه-ای مربوط می‌شوند، از افتخرا مقدار LOD بین دو پیک استفاده شد [اگر بین دو پیک مجاور افتخاری به اندازه  $LRS \geq 9/21$  یا  $LOD \geq 2$  وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت (Fakheri and Mehravar 2014 WinQTL Cartographer 2014)]. تجزیه QTL با نرم‌افزار (Wang et al. 2007) انجام گرفت.

## نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم و والدین آنها (Babax و Seri M82) در جدول ۱ نشان داده شده است. اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود. این مسئله، دلالت بر وجود تنوع قابل ملاحظه در جمعیت مورد بررسی بود. از آنجا که این جامعه لاین‌های نوترکیب خالص هستند، بنابراین تنوع موجود در

بهترین لاین اینبرد نوترکیب و بهترین والد برای محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کلروفیل a، محتوای کلروفیل b، محتوای کلروفیل c، غلظت سدیم و پتانسیم بسیار معنی دار ( $P \leq 0.01$ ) و برای صفات محتوای پروولین، محتوای رطوبت نسبی برگ و نسبت غلظت سدیم به پتانسیم معنی دار ( $P \leq 0.05$ ) بود. پست‌ترین لاین اینبرد نوترکیب از نظر کلیه صفات مورد مطالعه پست‌تر از پست‌ترین والد بود و اختلاف آنها در شرایط نرمال، برای کلیه صفات به جز محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای رطوبت نسبی برگ، نسبت غلظت سدیم به پتانسیم و غلظت سدیم ( $P \leq 0.05$ ) و پتانسیم ( $P > 0.05$ ) بسیار معنی دار ( $P \leq 0.01$ ) بود. در شرایط تنش شوری کلیه صفات به جز غلظت پتانسیم ( $P > 0.05$ ) و محتوای پروولین، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کلروفیل b، نسبت غلظت سدیم به پتانسیم و غلظت سدیم ( $P \leq 0.05$ ) در سطح احتمال یک درصد معنی دار بودند. این مسئله، احتمالاً بیان کنندۀ وجود تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی است. در نتیجه، آلل‌های زیادی بین دو لاین والدینی برای کنترل صفات فیزیولوژیک تحت شرایط نرمال و تنش شوری پراکنده شده‌اند. Fakheri and Khalegh Babaki (2014) در بررسی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک این جامعه در شرایط نرمال و تنش اسمزی، Mahdinejad et al. (2014) در شرایط نرمال، بیشترین ضریب تنوع فنوتیپی مربوط به محتوای رطوبت نسبی ( $57/90$  درصد) و پس از آن به ترتیب مربوط به محتوای کاروتئین ( $31/72$  درصد)، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $22/17$  درصد)، غلظت پتانسیم ( $20/46$  درصد) و محتوای کلروفیل b ( $19/48$  درصد) بود. در شرایط تنش شوری، بیشترین ضریب تنوع فنوتیپی مربوط به محتوای رطوبت نسبی برگ ( $62/51$  درصد) و پس از آن به ترتیب مربوط به محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $20/89$  درصد)، غلظت پتانسیم

پاره‌ای از صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری قابل توجیه می‌باشد (Fakheri and Khalegh Babaki 2014). علی‌رغم این مسئله، از آنجا که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد معنی دار بود. بنابراین تنوع قابل‌ملاحظه‌ای در جمعیت مورد بررسی برای صفات مورد مطالعه وجود دارد و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTL‌های کنترل کننده صفات خواهد شد. Mahdinejad et al. (2014) در بررسی صفات فنولوژیک و مورفولوژیک این جامعه در شرایط تنش شوری بیان داشتند که اختلاف والدین برای صفات روز تا سنبله‌دهی، تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه معنی دار نمی‌باشد. میانگین والدین برای کلیه صفات مورد مطالعه در دامنه تغییرات نتاج قرار داشت و ژنتیک‌های پست‌تر و برتر از هر دو والد بدست آمد. ژنتیک‌های پست‌تر و برتر از هر والد نشانگر طیف وسیعی از تنوع صفات مورد مطالعه در نتاج بود. این مساله دال بر وجود تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی بود. در شرایط نرمال، اختلاف بین میانگین لاین‌های اینبرد نوترکیب و میانگین والدین برای صفات محتوای پروولین، محتوای رطوبت نسبی و غلظت سدیم در سطح احتمال پنج درصد معنی دار بود و برای سایر صفات غیرمعنی دار ( $P > 0.05$ ) بود (جدول ۲). در شرایط تنش شوری این اختلاف برای نسبت غلظت سدیم به پتانسیم در سطح احتمال یک درصد، برای محتوای کلروفیل a و محتوای رطوبت نسبی برگ در سطح احتمال پنج درصد و برای سایر صفات غیرمعنی دار بود (جدول ۳). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که رگه‌های خالص نوترکیب مورد مطالعه تا حدودی نماینده تعداد کل لاین‌های خالص ممکن حاصل از تلاقی M82 و Babax Seri و بودند و اکثر صفات مورد مطالعه با اثرات جمع‌پذیر ژن‌ها کنترل می‌شدند. برای کلیه صفات مورد بررسی بهترین لاین اینبرد نوترکیب در مقایسه با بهترین والد مقادیر بیشتری را نشان داد و این مقادیر در شرایط نرمال برای محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کلروفیل b، محتوای کلروفیل c، محتوای رطوبت نسبی برگ، نسبت غلظت سدیم به پتانسیم، غلظت سدیم و پتانسیم در سطح احتمال یک درصد و برای سایر صفات در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار بود (جدول ۲). در شرایط تنش شوری اختلاف

جدول -۲ - آمارهای توصیفی ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، توارث پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و بازده ژنتیکی حاصل از پنج درصد گزینش برای نه صفت فیزیولوژیک در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم و والدین آنها در شرایط نرمال.

K	Na	Na/K	RWC	Chlc	Chlb	Chla	WSC	Pro	
۱۱/۴۳	۱/۲۲	۰/۰۹	۲۹/۷۳	۲/۲۶	۲/۷۸	۳/۲۶	۲/۷۳	۳/۵۲	Seri M82(P <sub>1</sub> )
۱۳/۲۶	۱/۲۴	۰/۱۰	۳۸/۶۸	۲/۶۱	۲/۸۹	۳/۵۱	۲/۸۴	۳/۶۰	Babax(P <sub>2</sub> )
-۱/۸۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	-۸/۹۵*	-۰/۲۵*	-۰/۱۱ <sup>ns</sup>	-۰/۲۵ <sup>ns</sup>	-۰/۱۱ <sup>ns</sup>	-۰/۰۸ <sup>ns</sup>	P <sub>1</sub> -P <sub>2</sub>
۱۲/۳۵	۱/۲۳	۰/۱۰	۳۴/۲۱	۲/۴۸	۲/۸۴	۳/۳۸	۲/۷۹	۳/۵۶	$\bar{X} = (P_1+P_2)/2$
۱۰/۴۷	۱/۰۲	۰/۰۶	۲۲/۵۰	۰/۵۹	۱/۴۰	۱/۴۹	۱/۳۵	۱/۰۶	Worst RIL
۱۸/۲۶	۱/۷۷	۰/۱۶	۸۳/۲۳	۳/۳۸	۴/۲۲	۴/۲۸	۴/۱۷	۴/۰۰	Best RIL
۱۳/۸۴	۱/۲۰	۰/۸۸	۴۸/۲۷	۲/۳۳	۲/۳۸	۳/۲۳	۲/۳۳	۲/۷۱	Renge
۱۳/۵۸	۱/۱۴	۰/۰۸	۴۷/۰۸	۲/۴۵	۲/۲۴	۳/۳۵	۲/۱۹	۲/۷۲	$\bar{X}_{RIL}$
۱/۶۹۰	۰/۱۵۶	۰/۰۱۶	۳/۷۴۲	۰/۶۸۲	۰/۶۴۴	۰/۶۸۲	۰/۶۴۴	۰/۷۷۲	SD <sub>RIL</sub>
۱۲/۲۷	۱۲/۹۸	۱۸/۳۷	۲۲/۲۵	۲۹/۰۰	۲۷/۰۲	۲۱/۱۰	۲۷/۶۰	۲۸/۴۴	CV <sub>RIL</sub>
۱/۲۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۹*	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	۱۲/۸۶*	-۰/۰۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۴ <sup>ns</sup>	-۰/۰۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۸*	$\bar{X}_{RIL}-\bar{X}_P$
-۰/۹۶ <sup>ns</sup>	-۰/۲۰*	-۰/۰۳*	-۷/۲۳*	-۱/۷۶**	-۱/۳۸**	-۱/۷۶**	-۱/۳۸*	-۲/۴۸**	GG <sub>N</sub> =W <sub>RIL</sub> -W <sub>P</sub>
۵/۰۰**	۰/۵۳**	۰/۰۶**	۴۴/۵۴**	۰/۷۷**	۱/۳۲**	۰/۷۶*	۱/۱۵**	۰/۳۹*	GG <sub>p</sub> =B <sub>RIL</sub> -B <sub>p</sub>
۷/۱۳	۹/۶۱	۹/۵۰	۱۴/۵۵	۱۶/۷۲	۱۴/۹۲	۱۴/۶۸	۱۹/۹۱	۲/۰۰	GCV(%)
۲۰/۴۶	۷/۹۰	۹/۸۴	۵۷/۹۰	۳۱/۷۲	۱۹/۴۸	۱۶/۹۰	۲۲/۱۷	۱/۹۸	PCV(%)
۱۷/۲۲	۳۲/۸۸	۲/۸۸	۲۰/۱۵	۱۸/۳۰	۱۹/۳۴	۱۴/۱۹	۳۳/۴۳	۴۹/۸۶	GC <sub>5%</sub>
۱۲/۱۵	۹۹/۱۳	۹۴/۲۱	۶۶/۹۵	۶۵/۲۳	۷۹/۰۶	۷۵/۰۵	۸۰/۸۹	۹۷/۴۳	H <sup>L</sup>

\* و \*\* به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro: محتوای پرولین؛ WSC: محتوای کربوهیدرات های محلول در آب؛ Chla: محتوای کلروفیل a؛ Chlb: محتوای کلروفیل b؛ RWC: محتوای رطوبت نسبی؛ Na/K: نسبت سدیم به پتاسیم؛ Na: غلط سدیم؛ K: غلط پتاسیم.

جدول -۳ - آمارهای توصیفی، ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، توارث پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و بازده ژنتیکی حاصل از پنج درصد گزینش برای نه صفت فیزیولوژیک در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم و والدین آنها برای شرایط تنش سوری.

K	Na	Na/K	RWC	Chlc	Chlb	Chla	WSC	Pro	
۱۲/۳۲	۱/۲۴	۰/۰۴	۴۲/۳۶	۲/۹۰	۱/۸۵	۲/۵۵	۱/۹۹	۱/۶۵	Seri M82(P <sub>1</sub> )
۱۵/۷۰	۱/۲۴	۰/۱۲	۸۰/۲۶	۲/۱۰	۱/۹۲	۲/۵۶	۲/۳۱	۱/۸۷	Babax(P <sub>2</sub> )
-۳/۳۷*	-۰/۲*	-۰/۰۸**	-۳۷/۹۰**	-۰/۰۲*	-۰/۰۸ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	-۰/۳۲ <sup>ns</sup>	-۰/۲۲*	P <sub>1</sub> -P <sub>2</sub>
۱۴/۰۱	۱/۳۴	۰/۰۸	۶۱/۳۱	۲/۹۹	۱/۸۹	۲/۵۶	۲/۱۵	۱/۷۶	$\bar{X} = (P_1+P_2)/2$
۹/۴۳	۱/۰۳	۰/۰۵	۱۹/۹۳	۱/۴۷	۱/۴۲	۱/۳۶	۱/۴۹	۱/۱۸	Worst RIL
۲۳/۱۰	۱/۸۸	۰/۱۴	۸۹/۷۶	۷/۴۰	۳/۵۶	۴/۰۹	۴/۶۳	۲/۵۳	Best RIL
۱۵/۴۸	۱/۳۵	۱/۳۵	۵۳/۶۰	۳/۰۳	۱/۹۰	۲/۱۸	۲/۷۵	۱/۶۴	Renge
۱۵/۳۸	۱/۳۳	۱/۳۳	۵۲/۶۲	۳/۰۲	۱/۷۶	۱/۹۹	۲/۵۱	۱/۶۲	$\bar{X}_{RIL}$
۱/۹۸۲	۰/۱۵۹	۰/۱۵۹	۱۴/۷۵۷	۰/۸۶۵	۰/۴۸۰	۰/۶۴۹	۰/۸۲۵	۰/۲۲۷	SD <sub>RIL</sub>
۱۲/۸۰	۱۱/۸۰	۱۱/۸۰	۲۷/۵۳	۲۸/۵۹	۲۵/۳۳	۲۹/۸۵	۲۹/۹۵	۱۳/۹۱	CV <sub>RIL</sub>
۱/۳۷ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱ <sup>ns</sup>	۱/۲۳**	-۸/۶۹*	۰/۰۲ <sup>ns</sup>	-۰/۱۱ <sup>ns</sup>	-۰/۰۵*	۰/۳۶ <sup>ns</sup>	-۰/۱۳ <sup>ns</sup>	$\bar{X}_{RIL}-\bar{X}_P$
-۲/۸۹ <sup>ns</sup>	-۰/۲۱*	-۰/۰۳*	-۲۲/۴۲**	-۱/۴۲**	-۰/۴۳*	-۱/۱۹**	-۰/۰۵*	-۰/۴۷*	GG <sub>N</sub> =W <sub>RIL</sub> -W <sub>P</sub>
۷/۴۰**	۰/۴۵**	۰/۰۲*	۹/۴۹*	۴/۳۰**	۱/۶۴**	۱/۵۳**	۲/۳۲**	۰/۶۵*	GG <sub>p</sub> =B <sub>RIL</sub> -B <sub>p</sub>
۷/۲۳	۶/۸۹	۹/۸۴	۱۵/۸۶	۱۸/۷۵	۱۴/۹۳	۱۷/۶۶	۱۸/۵۹	۸/۴۳	GCV(%)
۲۰/۰۲	۶/۹۴	۹/۸۵	۶۲/۵۱	۱۹/۵۶	۱۶/۰۵	۱۹/۸۸	۲۰/۸۹	۸/۴۶	PCV(%)
۱۹/۰۳	۳۱/۷۰	۲/۴۴	۲۸/۲۵	۱۷/۶۹	۱۸/۹۵	۱۷/۴۹	۳۵/۷۳	۴۷/۵۳	GC <sub>5%</sub>
۱۳/۰۳	۹۸/۸۶	۹۴/۷۶	۷۰/۹۱	۷۴/۷۶	۷۶/۹۵	۷۹/۱۰۳	۷۹/۱۵	۹۵/۹۰	H <sup>L</sup>

\* و \*\* به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro: محتوای پرولین؛ WSC: محتوای کربوهیدرات های محلول در آب؛ Chla: محتوای کلروفیل a؛ Chlb: محتوای کلروفیل b؛ RWC: محتوای رطوبت نسبی؛ Na/K: نسبت سدیم به پتاسیم؛ Na: غلط سدیم؛ K: غلط پتاسیم.

نرمال و تنش سوری) تعلق داشت. در شرایط نرمال بیشترین ضریب تنوع ژنتیکی مربوط به محتوای کربوهیدرات های محلول در آب (۱۹/۹۱ درصد) و پس از آن محتوای کارتونیئید (۱۶/۷۲ درصد)، محتوای کلروفیل a (۱۹/۸۸ درصد) بود. کمترین ضریب تنوع فنوتیپی در هر دو شرایط مورد مطالعه به محتوای پرولین (به ترتیب ۱/۹۸ و ۸/۴۶ درصد برای شرایط

al. 2007). بنابراین همبستگی بالای بین محتوای کلروفیل b و محتوای کارتنوئید در هر دو شرایط نرمал و تنش شوری دور از انتظار نمی‌باشد. در شرایط نرمال محتوای پروولین با محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $0.757^{**}$ ،  $0.0757^{**}$ )، محتوای کلروفیل b با محتوای کارتنوئید ( $0.0820^{**}$ ) و محتوای رطوبت نسبی برگ ( $0.565^{**}$ )، محتوای کاروتونوئید با محتوای رطوبت نسبی برگ ( $0.0637^{**}$ ) همبستگی مثبت معنی‌داری نشان دادند. در شرایط تنش شوری محتوای کلروفیل b با محتوای کاروتونوئید ( $0.0810^{**}$ )، محتوای پروولین با محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $0.0698^{**}$ )، محتوای رطوبت نسبی برگ با کلروفیل b ( $0.0456^{**}$ ) و محتوای کاروتونوئید ( $0.0461^{**}$ )، نسبت غلظت سدیم به پتاسیم با محتوای پروولین ( $0.0497^{**}$ ) و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $0.0356^{**}$ ) همبستگی مثبت معنی‌داری داشتند. در بررسی پروولین و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب همبستگی معنی‌دار داشت ولی در شرایط نرمال این همبستگی معنی‌دار نبود. این مسئله بیانگر این موضوع است که یون‌های سدیم و پتاسیم در تنظیم اسمزی به مراتب مؤثرتر از سایر صفات از جمله محتوای پروولین و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب می‌باشند (Khan et al. 2009). Poustini et al. (2007) افزایش محتوای پروولین بر اثر شوری را در گندم گزارش کردند، اما این افزایش در رقم حساس به مراتب بیشتر از رقم مقاوم به شوری بود و نتیجه گرفتند که محتوای پروولین نمی‌تواند نقش حفاظتی در مقابل تنش شوری داشته باشد. همچنین بین پتانسیل آب برگ و محتوای پروولین همبستگی وجود نداشت و نقش یون‌های سدیم و پتاسیم در تنظیم اسمزی را به مراتب مؤثرتر از محتوای پروولین دانستند. در مجموع، پایین بودن غلظت سدیم سیتوزولی و عدم تعادل نسبت یون‌پتاسیم به سدیم ( $K^+/Na^+$ ) یکی از مهم‌ترین جنبه‌های تحمل به شوری شناخته می‌شود. ارقام متتحمل به شوری گونه‌های زراعی، Summert et al. (2010). سازوکار جذبی که بین یون‌های مشابه، نظیر سدیم و پتاسیم تمایز قائل می‌شود، می‌تواند یک شاخص انتخاب مفید برای گزینش ارقام متتحمل در برنامه‌های اصلاحی به منظور بهبود و

درصد) بود. در شرایط تنش شوری، صفات محتوای کارتنوئید ( $0.1875^{**}$ ) و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب ( $0.1859^{**}$ ) درصد) دارای بیشترین ضریب تنوع ژنتیکی بودند (جدول ۳). بالا بودن ضرایب تنوع فنتویپی و ژنتیکی برای صفات محتوای رطوبت نسبی برگ، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کارتنوئید و محتوای کلروفیل b نشان دهدۀ این است که این صفات نقش تعیین‌کننده‌ای در تنوع فنتویپی و ژنتیکی دارند. توارث‌پذیری صفات از  $0.12/0.15$  تا  $0.099/0.13$  درصد متغیر بود. بیشترین توارث‌پذیری به غلظت سدیم و کمترین آن به غلظت پتاسیم تعلق داشت. بازده ژنتیکی حاصل از پنج درصد گزینش از  $0.02/0.044$  تا  $0.049/0.086$  درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین بازده ژنتیکی به ترتیب به محتوای پروولین و نسبت غلظت سدیم به پتاسیم تعلق داشت. با توجه به تنوع موجود برای اکثر صفات، انتظار می‌رود که انتخاب برای بهبود آن‌ها موثر باشد. با این حال کارایی انتخاب بستگی به مقدار توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد. صفاتی که دارای توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالا هستند، ممکن است تحت کنترل عمل جمع‌پذیر ژن‌ها باشند. علاوه بر این برآورد بالای قابلیت توارث و بازده ژنتیکی ممکن است به دلیل واریانس محیطی پایین صفات باشد. صفاتی که به طور همزمان قابلیت توارث و پیشرفت ژنتیکی بالایی ندارند، احتمالاً تحت کنترل اثرات غیرجمع‌پذیر ژن‌ها (غالبیت و اپیستازی) باشند (Panse 1957). صفات محتوای پروولین، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب و غلظت سدیم دارای توارث‌پذیری بالا و پیشرفت ژنتیکی نسبتاً بالایی بودند. بنابراین در توارث این صفات احتمالاً کنترل ژنتیکی جمع‌پذیر وجود دارد. سایر صفات به طور توانم دارای وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالایی نبودند. بنابراین در توارث این صفات احتمالاً کنترل ژنتیکی غیرجمع‌پذیر وجود دارد.

محتوای کلروفیل b با محتوای کارتنوئید بیشترین مقدار همبستگی ( $0.0820^{**}$  و  $0.0810^{**}$ ) به ترتیب برای شرایط نرمال و تنش شوری) را داشتند (جدول ۴). کاروتونوئیدها گروهی از رنگدانه‌های زرد و نارنجی هستند که محلول در چربی بوده و در غشاء تیلاکوئیدی کلروپلاست یافت می‌شوند. وظیفه این رنگدانه‌ها جمع‌آوری انرژی و محافظت نوری از مولکول کلروفیل می‌باشد (Ahmadi et

جدول ۴- همبستگی ساده فتوتیپی ۹ صفت فیزیولوژیک در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب و والدین آنها در شرایط تنش شوری و نرمال

K	Na	Na/K	RWC	Chlc	Chlb	Chla	WSC	Pro	صفت
-۰/۰۳۷ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱۲ <sup>ns</sup>	-۰/۱۹۵*	۰/۰۸۰ <sup>ns</sup>	۰/۰۳۱ <sup>ns</sup>	۰/۰۷۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۰۵ <sup>ns</sup>	۰/۷۵۷**	۱	Pro
-۰/۱۰۹ <sup>ns</sup>	۰/۱۲۴ <sup>ns</sup>	۰/۱۱۱ <sup>ns</sup>	۰/۰۶۲ <sup>ns</sup>	۰/۰۶۱ <sup>ns</sup>	۰/۰۸۲ <sup>ns</sup>	۰/۱۴۷ <sup>ns</sup>	۱	۰/۶۹۸**	WSC
-۰/۲۷۷*	-۰/۲۴۰*	۰/۱۲۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۵۱ <sup>ns</sup>	۰/۱۰۰ <sup>ns</sup>	۰/۰۸۳ <sup>ns</sup>	۱	۰/۰۱۵ <sup>ns</sup>	-۰/۰۸۸ <sup>ns</sup>	Chla
-۰/۰۷۶ <sup>ns</sup>	-۰/۰۷۱ <sup>ns</sup>	۰/۰۱۵ <sup>ns</sup>	۰/۰۵۶ <sup>**</sup>	۰/۰۸۰ <sup>**</sup>	۱	۰/۰۴۴ <sup>ns</sup>	۰/۰۳۸ <sup>ns</sup>	۰/۱۲۸ <sup>ns</sup>	Chlb
-۰/۰۶۱ <sup>ns</sup>	-۰/۱۱۰ <sup>ns</sup>	۰/۰۲۰ <sup>ns</sup>	۰/۰۳۷ <sup>**</sup>	۱	۰/۰۸۱ <sup>**</sup>	۰/۰۵۲ <sup>ns</sup>	۰/۰۲۸ <sup>ns</sup>	۰/۰۵۱ <sup>ns</sup>	Chlc
-۰/۰۱۸ <sup>ns</sup>	-۰/۰۵۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲۳ <sup>ns</sup>	۱	۰/۰۴۶ <sup>**</sup>	۰/۰۴۵ <sup>**</sup>	-۰/۰۲۰ <sup>ns</sup>	-۰/۰۴۰ <sup>ns</sup>	۰/۱۲۵ <sup>ns</sup>	RWC
-۰/۰۳۱ <sup>ns</sup>	۰/۰۹۳ <sup>ns</sup>	۱	-۰/۰۶۸ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲۰ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱۰ <sup>ns</sup>	-۰/۰۷۱ <sup>ns</sup>	۰/۳۵۶*	۰/۴۹۷**	Na/K
-۰/۷۲۳**	۱	۰/۱۸۶*	-۰/۰۰۴ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲۸ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱۳ <sup>ns</sup>	-۰/۰۲۰ <sup>*</sup>	۰/۰۶۹ <sup>ns</sup>	/۰۹۵ <sup>ns</sup>	Na
۱	-۰/۰۵۹ <sup>ns</sup>	-۰/۰۱۶ <sup>ns</sup>	۰/۰۶۳ <sup>ns</sup>	۰/۰۴۳ <sup>ns</sup>	۰/۰۲۹ <sup>ns</sup>	* /۰۱۶۷	-۰/۰۰۹ <sup>ns</sup>	-۰/۰۶۸ <sup>ns</sup>	K

<sup>a</sup> و <sup>\*\*</sup> به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro: محتوای پروولین؛ WSC: محتوای کلروفیل a؛ Chla: محتوای کلروفیل b؛ Chlb: محتوای کلروفیل c؛ RWC: محتوای رطوبت نسبی؛ Na/K: نسبت سدیم به پاتاسیم؛ K: غلظت سدیم؛ Na: نسبت سدیم به پاتاسیم؛ Chlc: داده‌های بالا و پایین جدول به ترتیب متعلق به شرایط نرمال و تنش شوری می‌باشد.

برای صفت محتوای آب نسبی برگ در هر یک از شرایط نرمال و تنش شوری یک جایگاه واجد QTL (Q6ARWC.n) و (Q6ARWC.s) روی کروموزوم‌های 6A در موقعیت ۷۶/۴ سانتی-مورگان در مجاورت نشانگر 1-aac/ctg-1 نقشه‌یابی شد. این QTL‌ها در مجموع حدود ۱۹/۵۳ و ۱۹/۴۱ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش شوری توجیه کردند. Siahzar and Narouei (2010) در مطالعه جمعیت هایلوبنید مضاعف جو برای این صفت در شرایط تنش شوری دو جایگاه واجد QTL شناسایی کردند. برای توجیه تغییرات محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در شرایط نرمال یک جایگاه واجد (Q1DWSC.n) QTL روی کروموزوم 1D در موقعیت ۶۳/۷ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگر aca/cag-3 و در شرایط تنش شوری QTL های Q6AWSC.s، Q4AWSC.s، Q3AWSC.s و acc/cat-<sup>13</sup> در موقعیت‌های ۴۷/۱، ۴۷/۲ و ۱۰۱/۸ و ۵/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای agc/cag-13 و gwm1069 تعیین مکان شدند. این QTL‌ها روی هم رفته به ترتیب حدود ۱۶/۸۱، ۲۳/۱۶، ۲۳/۵۹، ۲۳/۴۱ و ۲۲/۴۱ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند. برای محتوای پروولین در هر یک از شرایط نرمال و تنش شوری یک جایگاه واجد QTL (Q3APro.n) Q3APro.s و (Q3APro.s) شناسایی شد که به ترتیب ۹/۶۳ و ۷/۳۱ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کردند. این QTL‌ها روی کروموزوم 3A در جایگاه ۴۷/۴ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر agc/cag-13 قرار داشتند.

یونی و تنظیم اسمزی، فعالیت بسیاری از آنزیم‌ها و متابولیسم سلول و نیز ایجاد سمیت بازدارنده است. فراوانی سدیم در خاک باعث لطمہ به جذب پاتاسیم توسط گیاه می‌شود Munns and Termaat 1986; Turan et al. 2009) (بالای بین غلظت سدیم و پاتاسیم دور از انتظار نمی‌باشد. جذب موثر عناصر غذایی باشد (Khan et al. 2009). در هر دو شرایط مورد بررسی همبستگی بین غلظت سدیم و پاتاسیم (-۰/۷۲۳\*\* و -۰/۰۵۹<sup>ns</sup>) به ترتیب شرایط نرمال و تنش شوری منفی و معنی دار بود. بسیاری از گیاهان زراعی حساسیت قابل ملاحظه‌ای نسبت به شرایط شور دارند که این موضوع به علت تجمع یون سدیم در داخل سلول و تاثیر آن بر اختلال در تعادل همبستگی‌های بالای بین صفات ممکن است ناشی از هم‌مکانی QTL‌های کنترل کننده آنها باشد. علاوه بر این، ممکن است تنوع Siahzar and Narouei 2010 (یک صفت، تنوع صفات دیگر را تشریح کند) (بالای بین صفات مورد بررسی در مجموع ۲۳ جایگاه واجد QTL ۱۰ و ۱۳ جایگاه به ترتیب برای شرایط نرمال و تنش شوری) بدست آمد (جداول ۵ و ۶ و شکل ۱). واریانس فتوتیپی شده به وسیله این QTL‌ها از ۶/۸۰ تا ۱۵/۶۵ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فتوتیپی به ترتیب برای نسبت غلظت سدیم به پاتاسیم و محتوای کاروتینوئید در شرایط تنش شوری بدست آمد. نمره LOD در دامنه ۳/۱۰-۷/۸۷ قرار داشت. بیشترین و کمترین نمره LOD به ترتیب متعلق به QTL‌های نسبت غلظت سدیم به پاتاسیم و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در شرایط تنش شوری بود.

جدول ۵-QTL های شناسایی شده برای ۹ صفت مورد بررسی در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم در شرایط نرمال.

صفت	نام QTL	نام کروموزوم	نژدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۰/۹۵	LOD	اثر افزایشی	R <sup>2</sup>	Kل
RWC	Q6ARWC.n	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۲/۸-۷۹/۰	۲/۳۱	-۳/۱۶۶	۸/۱۳	۱۹/۵۳
WSC	Q1DWSC.n	1D	aca/cag-3	۶۳/۷	۵۴/۰-۶۶/۶	۲/۳۴	۰/۲۲۴	۸/۲۱	۱۶/۸۱
Pro	Q3APro.n	3A	agc/cag-13	۴۷/۴	۴۵/۴-۴۹/۱	۴/۷۶	-۰/۰۹۳	۹/۶۳	۲۶/۶۲
Chla	Q5DCHLa.n	5D	wPt-5870	۲۲/۳	۲۲/۲-۲۵/۵	۴/۹۹	-۰/۰۹۰	۱۲/۹۵	۲۲/۲۷
Chlb	Q5DCHLb.n	5D	wPt-5870	۲۲/۳	۲۲/۴-۲۵/۵	۵/۲۴	-۰/۰۵۱	۱۳/۲۹	۲۷/۵۴
Chlc	Q3BCHLc.n	3B	gwm644	۱۳۸/۶	۱۳۰/۴-۱۴۱/۲	۳/۴۴	۰/۰۲۰	۸/۶۲	۱۳/۳۵
Q4ACHLc.n	Q4ACHLc.n	4A	wPt-1357	۵۰/۸	۴۵/۱-۵۸/۶	۴/۵۰	-۰/۰۲۶	۱۳/۰۶	۲۶/۴۲
Na	Q4ANa.n	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۰	۱۰۰/۵-۱۰۳/۶	۵/۸۹	-۰/۰۴۳	۱۳/۵۶	۲۱/۱۲
K	Q6AK.n	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۳/۹-۷۹/۰	۳/۴۱	-۰/۰۸۷۹	۸/۳۵	۲۰/۰۱
Na/K	Q4ANa/K.n	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۳	۱۰۰/۵-۱۰۲/۶	۶/۴۴	-۰/۰۰۶	۱۴/۴۲	۲۰/۸۶

WSC محتوای پرولین؛ Chlc محتوای کلروفیل a؛ Chla محتوای کلروفیل b؛ RWC محتوای رطوبت نسبی؛ Na/K نسبت سدیم به پتاسیم؛ Na غلط سدیم؛ K غلط پتاسیم.

۲۵۴ رگه خالص نوترکیب حاصل از تلاقی سبلان و چمران برای محتوای کلروفیل برگ هفت QTL روی کروموزومهای ۲B، 6B، 7B، 5A و 7D نقشه‌یابی کردند. برای غلط سدیم یک مکان واحد Q4ANa.n QTL روی کروموزوم 4A در جایگاه ۱۰۱/۰ وجود دارد. acc/cat-5 QTL در شرایط نرمال و سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر شناخته شدند. در مجاورت نشانگرها (Q4ANa.s) روی کروموزوم 1B و 4A در جایگاه‌های ۶۱/۹ و ۹۵/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای wpt-7280 و gwm301b در شرایط تنفس شوری نقشه‌یابی شدند. این QTLها روی هم رفته حدود ۱۸/۹۵ درصد از تنوع فنتوپیپی کل این صفت را توجیه کردند. (Genc et al. 2010) در بررسی ۱۵۲ لاین هایپولویید مضاعف گندم در محله جوانه‌زنی تحت شرایط تنفس شوری برای غلط سدیم یک جایگاه واحد QTL روی کروموزومهای ۲A، 2B، 6A و 7A در هر یک از شرایط نرمال و تنفس شوری برای صفت غلط پتاسیم یک مکان واحد QTL و تنفس شوری برای صفت غلط پتاسیم که به ۷۶/۴ و ۶A در جایگاه aac/ctg-1 شناسایی شد. این صفت را ترتیب ۲۰/۰۱ و ۲۳/۹۴ درصد از تنوع فنتوپیپی کل این صفت را توجیه کرد. (Genc et al. 2010) در بررسی ۱۵۲ لاین هایپولویید مضاعف گندم در محله جوانه‌زنی تحت شرایط تنفس شوری برای غلط پتاسیم برگ ۱۰ موقعیت واحد QTL روی کروموزومهای ۱D، 3B، 3D، 4A، 4D، 5A، 5B، 5D و 7D نقشه‌یابی کردند. Q4ANa/K.s QTL برای صفت نسبت غلط سدیم به پتاسیم به ترتیب در شرایط نرمال و تنفس

دو Q4BCHLa.s و Q5DCHLa.n QTL تنوع صفت محتوای کلروفیل a را در شرایط نرمال و تنفس شوری کترل می‌کردند که روی کروموزومهای 5D و 4B به ترتیب در جایگاه‌های ۲۳/۳ و ۱۰/۶ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای wPt-5870 و aac/caa-1 قرار داشتند. این QTLها در مجموع ۲۲/۲۷ و ۲۳/۱۷ درصد از تغییرات کل این صفت را به ترتیب در شرایط نرمال و تنفس شوری توجیه کردند. برای محتوای کلروفیل b در شرایط نرمال یک جایگاه واحد Q5DCHLb.n (Q5DCHLb.s) و در شرایط تنفس شوری دو جایگاه واحد Q4BCHLb.s (Q1DCHLb.s) و Q4BCHLb.s (Q4ACHLc.n) قرار داشتند. این صفت را در هر یک از این شرایط تبیین کردند. این QTLها به ترتیب روی کروموزوم 5D، 5D و 4B در مکان‌های ۱۰/۶، ۱۲۵/۸ و ۲۳/۳ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای wPt-5870 و aac/caa-1 قرار داشتند. دو جایگاه واحد ۵.870 و ۱۳۵/۷ QTL در شرایط تنفس شوری (Q4BCHLc.s) روی کروموزوم 4B مورگان نزدیک نشانگرهای gwm644 و gwm375 در مکان ۱۳/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر gwm375 کاروتنوئید را در شرایط نرمال کترل می‌کردند که روی کروموزومهای 3B و 4A به ترتیب در جایگاه‌های ۱۳۸/۶ و ۵۰/۸۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای gwm644 و wPt-1357 قرار داشتند. در شرایط تنفس شوری (Q4BCHLc.s) روی کروموزوم 4B در مکان ۲۶/۴۲ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر gwm375 کاروتنوئید شناسایی شد. این سه QTL در مجموع ۲۶/۴۲، ۱۳/۳۵ و ۱۹/۸۰ درصد از تغییرات کل این صفت را در شرایط نرمال و تنفس شوری توجیه کردند. (Ghaedrahamti et al. 2014) در بررسی صفات مربوط به تنفس شوری در مرحله جوانه زنی در

نقشه‌یابی نواحی ژئومی کنترل کننده برخی صفات فیزیولوژیک ...

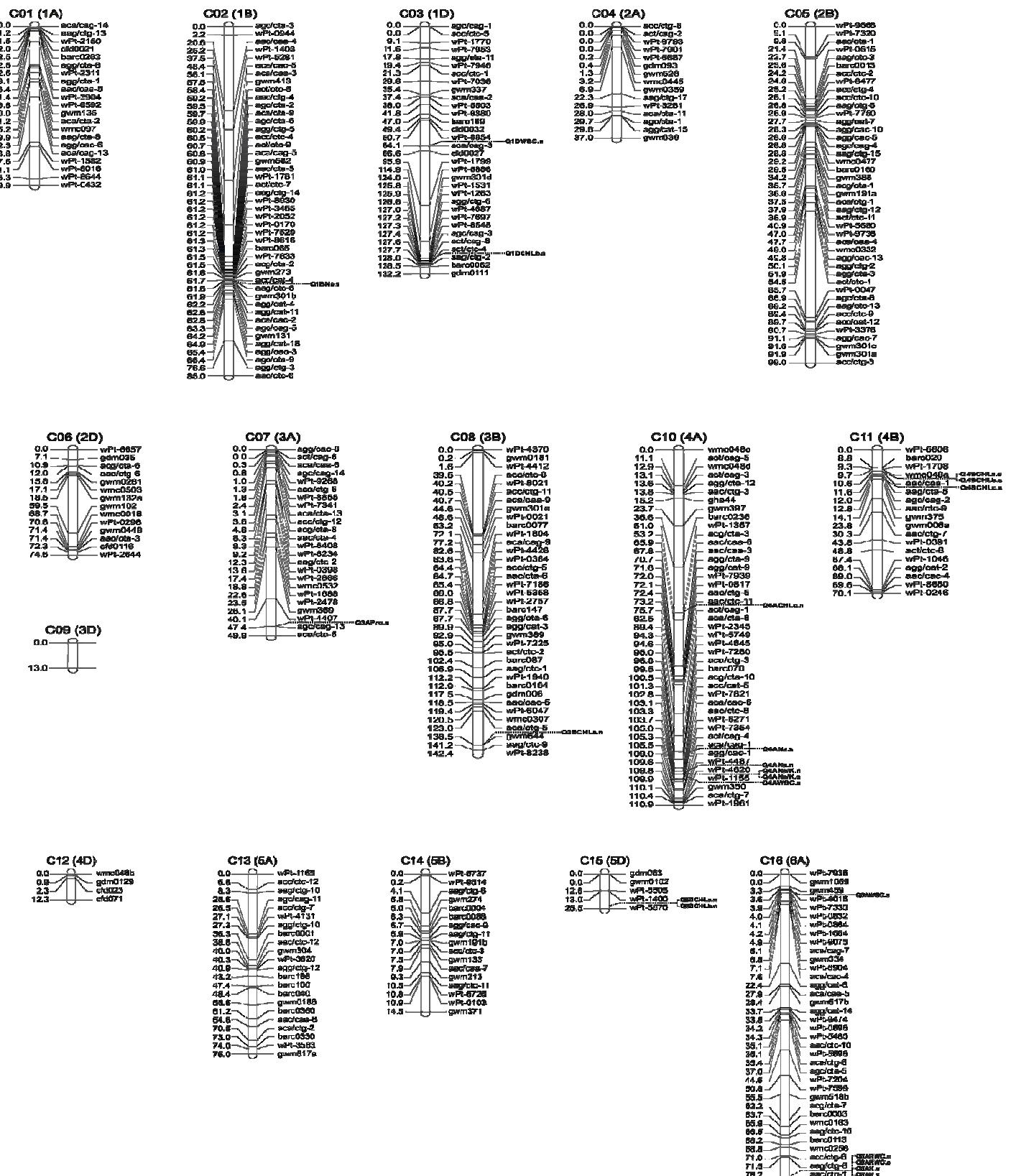
جدول ۶-QTL‌های شناسایی شده برای ۹ صفت مورد بررسی در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم در شرایط تنش شوری.

صفت	نام QTL	نام کروموزوم	نژدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد ۹۵٪	نمره LOD	اثر افزایشی	R <sup>2</sup>	کل R <sup>2</sup>
RWC	Q6ARWC.s	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۳/۶-۷۹/۰	۲/۲۹	-۳/۲۴۳	۸/۰۷	۱۹/۴۱
WSC	Q3AWSC.s	3A	agc/cag-13	۴۷/۱	۴۶/۱-۴۸/۴	۴/۰۳	۰/۲۱۲	۷/۲۲۳	۲۳/۱۶
Q4AWSC.s	Q4AWSC.s	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۸	۹۴/۱-۱۰۳/۴	۶/۰۸	۰/۲۸۵۰	۷/۹۶	۲۳/۰۹
Q6AWSC.s	Q6AWSC.s	6A	gwm1069	۴۷/۲	۴/۱-۶/۸	۳/۱۰	۰/۲۲۵۳	۶/۸۴	۲۲/۴۱
Pro	Q3APro.s	3A	agc/cag-13	۴۷/۴	۴۰/۱-۴۸/۴	۳/۲۸	-۰/۰۶۳	۷/۳۱	۲۲/۹۲
Chla	Q4BCHLAs	4B	aac/caa-1	۱۰/۹	۱۰/۱-۱۲/۱	۴/۱۵	۰/۳۴۹	۱۱/۱۲	۲۳/۱۷
Chlb	Q1DCHLb.s	1D	wpt-1531	۱۲۵/۸	۱۱۹/-۱۲۰/۹	۳/۶۲	-۰/۰۱۰	۸/۰۷	۲۴/۹۷
Q4BCHLb.s	Q4BCHLb.s	4B	aac/caa-1	۱۰/۶	۹/۳-۱۱/۶	۳/۲۳	۰/۱۳۹	۸/۰۰	۱۶/۸۹
Chlc	Q4BCHLC.s	4B	gwm375	۱۳/۸	۹/۷-۲۳/۴	۳/۹۵	۰/۲۲۹	۶/۸۰	۱۹/۸۰
Na	Q1BNa.s	1B	gwm301b	۶۱/۹	۶۱/۸-۶۲/۲	۳/۲۷	۰/۰۶۱۵	۸/۱۲	۱۸/۸۷
Q4ANa.s	Q4ANa.s	4A	wpt-7280	۹۵/۰	۹۳/۶-۹۶/۰	۰/۷۷	-۰/۰۷۴۶	۱۴/۲۲	۱۸/۹۵
K	Q6AK.s	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۱/۳-۷۷/۲	۴/۰۴	-۰/۰۹۴۷۶	۱۲/۸۴	۲۳/۹۴
Na/K	Q4ANa/K.s	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۳	۹۹/۹-۱۰۱/۹	۷/۸۷	-۰/۰۴۸۳	۱۵/۶۰	۲۴/۸۴

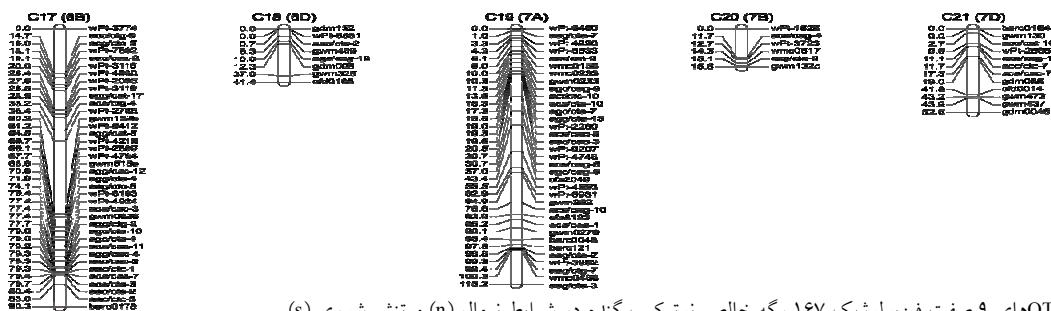
Pro محتوای پروولین؛ WSC محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب؛ Chla محتوای کلروفیل a؛ Chlb محتوای کلروفیل b؛ Chlc محتوای کلروفیل c؛ RWC محتوای رطوبت نسبی؛ Na/K نسبت سدیم به پاتاسیم؛ Na<sup>+</sup> غلظت سدیم؛ K<sup>+</sup> غلظت پاتاسیم.

یک جایگاه واحد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنفس خشکی) واقع شده بودند. ژنوم D دارای کمترین تعداد QTL بود (Ghaedrahmati et al. 2014). این مسئله ممکن است به Quarrie et al. (2005) بر اساس اینکه توزیع کافی نشانگر روی کروموزوم ممکن است چرا که توزیع کافی نشانگر روی کروموزوم ممکن است بیشتر شود. از مهم‌ترین اهداف اصلاح‌گران نباتات، اصلاح ژنتیکی‌های با عملکرد بالا و کیفیت برتر است که موجب شناسایی QTL می‌شود. از مهم‌ترین اهداف اصلاح‌گران نباتات، اصلاح متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (Yadav et al. 2003). این مسئله به ویژه برای اصلاح‌گران گندم نیز صدق می‌کند، چرا که این محصول چند منظوره در اقصی نقاط جهان با شرایط اقلیمی متفاوت کشت می‌شود. برای مقاصد اصلاحی اولین مسئله پایداری در ظهور QTL‌های نقشه‌یابی شده‌ای است که ممکن است کاندیدای گزینش به کمک نشانگر باشند (Fakheri and Mehravar 2014؛ Mahdinejad et al. 2014)؛ Fakheri and Khalegh Babaki 2014 (Fakheri and Khalegh Babaki 2014) پایداری QTL‌ها در محیط‌ها و زمینه‌های رنگی مختلف، مهم‌ترین بخش گزینش به کمک نشانگر است. در این تحقیق پارهای از QTL‌های جایگاه ۷۶/۴ سانتی مورگان کروموزوم 6A صفت RWC و غلاظت پتانسیم، QTL جایگاه ۴۷/۴ سانتی مورگان کروموزوم 3A صفت محتوای پرولین، QTL جایگاه ۱۰۱/۳ سانتی مورگان کروموزوم 4A صفت نسبت غلاظت سدیم به پتانسیم) پایدار بودند یا به عبارت دیگر در هم دو شرایط مورد بررسی، ظاهر بافتند. این

شوری روی کروموزوم 4A در جایگاه ۱۰۱/۳ سانتی مورگان در مجاورت نشانگر ۵-acc/cat نقشه‌یابی شدند که ۲۰/۸۶ و ۲۴/۸۴ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کردند. Koyama et al. (2001) با استفاده از نشانگرهای مولکولی RFLP، AFLP و SSR در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم نشان دادند که QTL‌های جذب پتانسیم در کروموزوم‌های ۱، ۴ و ۱۲، QTL‌های جذب سدیم در کروموزوم‌های ۱ و ۱۰ و QTL‌های نسبت سدیم به پتانسیم در کروموزوم‌های ۱، ۱۰ و ۱۲ قرار دارند. مقایسه نتایج این آزمایش با نتایج آزمایشات محققان دیگر در اثر اینکه نقشه‌های لینکازی توسط جوامع متفاوتی تهیه شده بسیار دشوار است (Ding et al. 2011). تعداد QTL‌های نقشه‌یابی شده در محیط شوری بیشتر از محیط نرمال بود (۱۳ در مقابل ۱۰). این پدیده در جوامع نقشه‌یابی دیگر نیز گزارش شده است (Kumar et al. 2007). QTL‌های نقشه‌یابی شده متفاوت در هر سه ژنوم گندم پراکنده شده بودند ولی بیش از ۵۰ درصد از آنها روی ژنوم A قرار داشتند (۶ و ۸ جایگاه از مجموع ۲۳ جایگاه واحد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنفس شوری). در این ژنوم نیز اکثر QTL‌ها روی کروموزوم 4A واقع شده بودند. بنابراین به نظر می‌رسد که این کروموزوم نقش تعیین کننده‌ای در کنترل صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنفس شوری داشته باشد. پنج مکان واحد QTL روی ژنوم B (یک و چهار جایگاه واحد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنفس خشکی) و چهار جایگاه واحد QTL روی ژنوم D (سه و



نقشه‌یابی نواحی ژنومی کنترل کننده برخی صفات فیزیولوژیک ...



شکل ۱- نقشه QTL‌های ۹ صفت فیزیولوژیک ۱۶۷ رگه خالص نوترکیب گندم در شرایط نرم‌ال (n) و تنش شوری (s).

و تنش شوری به ترتیب یک و دو مکان واحد QTL روی کروموزوم‌های 4A و 4B تعیین نفشه شد. مکان‌های واحد QTL کنترل کننده این صفت در شرایط نرمال و تنش شوری به ترتیب در جایگاه‌های ۵۰/۸ و ۹۵/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 4A واقع شده بودند. (Mahdinejad et al. 2014) در بررسی صفات فنولوژیک و مورفولوژیک این جامعه در شرایط تنش شوری بیان داشتند که اکثر QTL‌های نقشه‌یابی شده از پایداری لازم برخوردار نیستند و به نظر می‌رسد که استفاده از گزینش به کمک نشانگر در این جامعه برای صفات تحت بررسی از کارایی لازم برخوردار نیست. 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 داشته باشد (Kearsey and Farquhar 1998). یکی از دلایلی که باعث می‌شود تا یک QTL در نواحی مختلف ژنوم واقع شود، وقوع حواردث درون و بیرون کروموزومی از جمله وارونگی و جابجایی کروموزومی است. البته باید دقت داشت که این موضوع زمانی اهمیت می‌یابد که دو جامعه مورد بررسی باشند و این دو جامعه فاصله زیادی از هم داشته باشند (Hayes et al. 1993). دلیل دیگر می‌تواند اثر محیط Hayes et al. 1993; Fakheri and Khalegh Babaki باشد (2014). جوامع اصلاحی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر مقابل ژنتیپ×محیط نشان می‌دهند. در این حالت QTL‌هایی بروز می‌یابند که اثر مقابل E×QTL نشان می‌دهند (Fakheri et al. 2014 ; Hayes et al. 1993) Fakheri and Khalegh Babaki ، and Mehravarani 2014 (2014). اثر مقابل E×QTL 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 تکرار آزمایش، در چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی QTL

مسئله بیان کننده این است که ژن‌های مسئول این صفات در هر دو شرایط بیان شده‌اند و بیان آنها مختص شرایط شوری نمی‌باشد. در صورت تکرار نتایج فوق در شرایط محیطی، سال‌ها و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت احتمالاً این QTL‌ها بتوانند در گرینش به کمک نشانگر موردن استفاده قرار گیرند. (Fakheri and Khalegh Babaki 2014) در نتیجه ممکن است استفاده از آن در گرینش به کمک نشانگر مؤثر باشد. (Ghaedrahamti et al. 2014) در بررسی صفات مربوط به تنش شوری در مرحله جوانه زنی در ۲۵۴ رگه خالص نوترکیب حاصل از تلاقي سبلان و چمران بیان کردند که QTL واقع روی کروموزوم 5A مجاور نشانگر gwm415 کنترل کننده محتوای کلروفیل برگ در هر دو شرایط نرمال و تنش شوری تظاهر یافت. پاره‌ای از QTL‌های نقشه‌یابی شده از پایداری لازم برخوردار نبودند و فقط در یکی از دو شرایط محیطی مورد بررسی مشاهده شدند. به عبارت دیگر برای یک صفت در دو شرایط موردن بررسی، QTL‌های متنوعی بدست آمد. یا اینکه، محل قرارگیری آنها کمی متفاوت داشت و یا اثرات آللی آنها متفاوت بود. به طور مثال برای محتوای هیدرات‌های کرین محلول در آب در محیط نرمال یک جایگاه واجد QTL روی کروموزوم 1D نقشه‌یابی شد، در حالی که برای این صفت در شرایط تنش شوری سه جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 3A و 4A تعیین نقشه شد. برای محتوای کلروفیل a در هر یک از شرایط نرمال و تنش شوری یک جایگاه واجد QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های 5D و 4B نقشه‌یابی شد. برای محتوای کلروفیل b در شرایط نرمال و تنش شوری به ترتیب یک جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 5D و 1D و 4B و دو جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 3B و 4A تعیین نقشه شد. در شرایط نرمال و تنش شوری برای محتوای کارتوئید به ترتیب دو و یک مکان دارای QTL روی کروموزوم 5D و 4A مکان‌یابی شد. پرای غلاظت سدیم در شرایط نرمال

ژن‌های خوش‌های در آن ناحیه از کروموزوم باشد. ژن‌های خوش‌های صفات مختلف ممکن است موجب همپوشانی QTL‌ها شوند (Siahzar et al. 2008; Siahzar and Narouei 2010; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravar 2014; Siahzar and Narouei (2010). Mahdinejad et al. 2014)

ژن‌های خوش‌های با آثار شدید بر صفات فیزیولوژیک را در جو گزارش کردند. با این وجود، برای فهم این که ماهیت نواحی کترل کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژن‌های خوش‌های است، نقشه با تراکم نشانگری بالا برای نقشه-یابی مورد نیاز می‌باشد.

#### نتیجه‌گیری

این تحقیق اولین گزارش تجزیه QTL مرتبط با صفات فیزیولوژیک جمعیت رگه‌های خالص نوترکیب حاصل از تلاقی Seri M82 و Babax در شرایط مزرعه تحت تنش شوری می‌باشد. در این مطالعه در مجموع ۲۳ جایگاه واحد QTL برای صفات فیزیولوژیک مورد بررسی شناسایی شد که تعداد، نوع و اثر QTL‌های Q6ARWC کترل کننده محتوای آب نسبی برگ، Q3APro کترل کننده محتوای پرولین، Q6AK کترل کننده غلظت پتانسیم و Q4ANa/K کترل کننده نسبت سدیم به پتانسیم در محیط‌های متفاوت مورد مطالعه (شرایط نرمال و تنش شوری) تظاهر یافتند و کاملاً پایدار بودند. بنابراین در صورت تایید نتایج فوق در آزمایشات تکمیلی در سال‌ها، مکان‌ها، محیط‌ها و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت احتمالاً از آنها می‌توان در گزینش به کمک نشانگر استفاده کرد. گزینش به کمک نشانگر برای این صفات ممکن است موجب افزایش تحمل گیاه برای حفظ رشد آن در خاک‌های در معرض تنش شوری در مراحل بحرانی رشد شود.

#### منابع

- Abd-Elsamad HM, Shaddad MAK (1996) Salt tolerance of soybean cultisvar. Biological planetarium 39: 263-269.  
 Ahmad SH, Niazi Ardekani J (2006) The effect of water Salinity on growth and physiological stages of eight Canola (*Brassica napus*) cultivars. Irrigation Science 25: 11- 20.  
 Ahmadi A, Ehsanzadeh P, Jabbari F (2007) Introduction to Plant Physiology. University of Tehran Press. (In Persian)  
 Aminfar Z, Dadmehr M, Korouzhdéhi B, Siahzar BA, Heidari M (2011) Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in

برخوردار باشد چرا که، بعضی از QTL‌ها در شرایط محیطی خاصی (محیط اختصاصی) ظاهر یافته و در صورت عدم تکرار آزمایش در محیط‌های مختلف شناسایی نخواهد شد. گرچه جامعه گیاهی، نرم افزار مکان‌یابی،تابع نقشه‌یابی و تعداد و نوع نشانگرهای مورد استفاده نیز عواملی هستند که ممکن است در نتایج به دست آمده دخالت داشته باشند (Kearsey and Farquhar 1998). اثر متقابل QTLxE در مطالعات متعدد مشاهده شده Mahdinejad et al. 2014؛ Fakheri and Khalegh Babaki 2014 (Fakheri and Mehravar 2014). عوامل محیطی از جمله شوری اندازه‌های کمی صفات را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به عبارت دیگر میزان تنوع ممکن است در درجات متفاوت شوری متنوع باشد و موجب ناپایداری QTL‌ها شود. علاوه بر این مقادیر متفاوت خطأ در آزمایشات متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری QTL‌ها شود. بنابراین برای این که بتوان از QTL‌ها در چهت بهبود ارقام زراعی استفاده کرد، نیاز به مطالعات زیادی در سال‌ها، مکان‌ها، زمینه‌های ژنتیکی متفاوت و همچنین جمعیت‌های مختلف می‌باشد.

در این تحقیق چندین QTL هم‌مکان مشاهده شد که نشان‌دهنده همبستگی بین صفات بود. به عنوان مثال، QTL‌های Q6ARWC در جایگاه  $\frac{76}{4}$  سانتی‌مورگان کروموزوم 6A یا در شرایط نرمال QTL‌های Q4ANa.n و Q4ANa/K.n جایگاه  $\frac{101}{3}$  سانتی‌مورگان کروموزوم 4A از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. هم‌مکانی و یا نزدیکی دو QTL بر روی یک کروموزوم می‌تواند نشان‌دهنده همبستگی فتوتیپی معنی‌دار بین دو صفت باشد. همچنین روی هم افتادن QTL‌های صفات مختلف در یک منطقه کروموزومی می‌تواند نشان‌دهنده 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 (Siahzar et al. 2008; Siahzar and Narouei 2010; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravar 2014; Mahdinejad et al. 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 نیست (Siahzar and Narouei 2010). همچنین ممکن است این پدیده به دلیل وجود

barley at the seedling stage. African Jurnal of Biotechnology 10: 8794-8799.

Arnon DT (1949) Copper enzymes in isolation chloroplast phenoloxidase in *Beta Vulgaris*. Plant Physiology 24: 1-15.

Ashraf A, Khanum A (1997) Relationship between iron accumulation and growth in two spring wheat lines differing in salt tolerance at different growth stages. Journal of Agronomy and Crop Science 178: 39-51.

Ashraf M (1994) Breeding for salinity tolerance in plants. Critical Reviews in Plant Sciences 13:17- 42.

Ashraf M (2004) Some important physiological criteria for salt tolerance in plants. Flora 199:361-376.

Bagci SA, Ekiz H, Yilmaz A (2007) Salt tolerance of sixteen wheat genotypes during seedling growth. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 31:363-372.

Bates IS, Waldem RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil 39: 205-207.

Byrt CS, Platten JD, Spielmeyer W, James RA, Lagudah ES, Dennis ES, Tester M, Munns R (2007) HKT1;5-like cation transporters linked to  $\text{Na}^+$  exclusion loci in wheat, Nax2 and Kna1. Plant Physiology 143:1918-1928.

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).

Dashti H, Naghavi MR, Tajabadipour A (2010) Genetic analysis of salinity tolerance in a bread wheat cross. Journal of Agriculture Science and Technology 12:347-356.

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.

Dudley JW (1997) Quantitative genetic and plant breeding. Advanced Agronomy 59: 1-23.

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, Mehravar 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)

Genc Y, Oldach K, Verbyla AP, Lott G, Hassan M, Tester M, Wallwork H, McDonald GK (2010) Sodium exclusion QTL associated with improved seedling growth in bread wheat under salinity stress. Theoretical and Applied Genetics 121:877-894.

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.

Hamada, AM, El-Enany AE, (1994) Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. Biologia Plantarum 36: 75-81.

Hayes PM, Blake T, Chen THH, Tra Goonrung S, Chen F (1993) Quantitative trait location barley chromosome 7 associate with components of winter hardness. Genome 36: 66-71.

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

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. Physiologia Plantarum 84: 55-60.

James RA, Davenport RJ, Munns R (2006) Physiological characterization of two genes for Na<sup>+</sup> exclusion in durum wheat, Nax1 and Nax2. Plant Physiology 142:1537-1547.

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

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

Khan MA, Shirazi MU, Khan MA, Mujtaba SM, Islam E, Mumtaz S, Shereen A, Ansari RU, Ashraf MY (2009) Role of proline, K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> ratio and chlorophyll content in salt tolerance of wheat. Pakistan Journal of Botany 41:633-638.

Khan MA, Ungar IA, Showalter AM (1999) Screening of salt tolerance rapeseed cultivars (*Brassica napus* L.) using physiological methods. Journal of Plant Nutrition 22: 191-204.

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

Kumar N, Kulwal PL, Balyan HS, Gupta PK (2007) QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping population of bread wheat. Molecular Breeding 19:163-177.

Kuznetsov VI, Shevykova NI (1999) ProlineProlineunder stress: Biological role, metabolism, and regulation. Russian Journal of Plant Physiology 46: 274-287.

Lindsay MP, Lagudah ES, Hare RA, Munns R (2004) A Locus for sodium exclusion (Nax1), a trait for salt tolerance mapped in durum wheat. Functional Plant Biology 31:1105-1114.

Ma L, Fengzhou E, Huo N (2007) Genetic analysis of salt tolerance in a recombination inbred population of wheat. Euphytica 153:109-117.

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)

Manette AS, Richard CJ, Carre B, Morhinweg W (1988) Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Science 28:256-531.

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

- McIntyre CL, Mathews KL, Rattey A, Drenth J, Ghaderi M, Reynolds M, Chapman SC, Shorter R (2010) Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theoretical Applied Genetics* 120: 527-541.
- Mirmohammady Meibody SAM, Ghareyazie B (2002) Physiological aspects and breeding for salinity stress in plants. Isfahan University Press. (In Persian).
- Munns R, Rebetzke GJ, Husain S, James RA, Hare RA (2003) Genetic control of sodium exclusion in durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 54:627-635.
- Munns R, Tonnet ML, Shennan C, Gardner PA (1988) Effect of high external NaCl concentration on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in phloem sap. *Plant Cell Environment* 25:235-250.
- Noble CL, Rogers ME (1992) Arguments for the use of physiological criteria for improving the salt tolerance in crops. *Plant Physiology* 146: 99-107.
- Olivares-Villegas JJ, Reynolds MP, McDonald GK (2007) Drought adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Functional Plant Biology* 34:189-203.
- Pan RZ, Dong YD (1995) Plant physiology. Higher Education Press, Beijing.
- Panse VG (1957) Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian Journal of Genetics* 17: 317-328.
- Pessarakli M (1999) Handbook of Plant and Crop Stress, 2<sup>nd</sup> Edition, Revised and Expanded, Marcel Dekker, Inc., New York, 1254 p.
- Phillipps PC (1998) The language of gene interaction. *Genetics* 149: 1171-1167.
- Poustini K, Siosemardeh A, Ranjbar M (2007) Proline accumulation as response to salt stress in 30 wheat (*T. aestivum*) cultivars. *Genetic Resource and Crop Evolution* 54:925-934.
- Quarrie SA, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pijevjakusic D, Farmer P, Saker L, Clarkson DT, Abugalieva A, Yessinbekova M, Turuspekov Y, Abugalieva S, Tuberosa R, Sanguineti MC, Hollington PA, Aragues R, Royo A, Dodig D (2005) A High-density Genetic Map of Hexaploid Wheat (*Triticum aestivum* L.) from the Cross Chinese Spring X SQ1 and Its Use to Compare QTLs for Grain Yield across a Range of Environments. *Theoretical and Applied Genetics* 110:965-990.
- Rivelli AR, James RA, Munns R, Condon AG (2002) Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake. *Functional Plant Biology* 29: 1065-1074.
- Siahzar 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.
- Siahzar 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).
- Srivastava TP, Gupta SC, Lal P, Muralia PN, Kumar A (1988) Effect of salt stress on physiological and biochemical parameters of wheat. *Annals of Arid Zone* 27: 197- 204.
- Summart J, Thanonkeo P, Panichjakul S, Prathepha P, Mc Manse MT (2010) Effect of salt stress on growth, inorganic ion and proline accumulation in Thai aromatic rice. *Callus Culture* 9:145-152.
- Therrien MC (2003). Heritability estimates for forage quality in barley. *Barley Genetics and Newsletter* 33:16-17.
- Thomas JA, Jeffrey AC, Atsuko K, David MK (2005) Regulating the proton budget of higher plant photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 9709-9713.
- Turan MA, Elkiram AHA, Taban N, Tban S (2009) Effect of salt stress on growth, stomatal resistance, proline and chlorophyll concentrations in maize plant. *African Journal of Agricultural Research* 4:893- 897.
- Valentovic M, Lnxova M, Kolarovic L (2006) Effect of osmotic stress on compatible solute content, memberance stability and relations in two maize cnultivars. *Plant and Soil Environment* 52:186-191.
- Vendruscolo ECG, Schster I, Pilegg M, Scapim CA, Molinari HBC, Marur CJ, Vieira LGE (2007) Stress – induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology* 164: 1367-1376.
- Viera Santos C (2004) Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Scientia Horticulturae* 103:93-99.
- Vinocur B, Ahman A (2005) Recet advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: Achievement and limitations. *Current Opinion in Biotechnology* 12: 1-10.
- Wang FH, Wang GX, Li XY, Huang JL, Zheng JK (2008) Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Physiology* 165: 324-330.
- 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>.
- Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme tempratures: toward genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1-14.
- 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.