"مجله علوم زراعی ایران"
جلد پانزدهم، شماره ٤، زمستان ۱۳۹۲

مکان‌یابی QTLهای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو در شرایط تنش خشکی

QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition

براتعلی فاخری[۱] و لیلا مهرآوران[۲]

چکیده

فاخری، ب. ع. و ل. مهرآوران. ۱۳۹۲. مکان‌یابی QTLهای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو در شرایط تنش خشکی. **مجله علوم زراعی ایران. ۱۵(٤): ۳۸٦-۳٦۷.**

به منظور مکان‌یابی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو در شرایط تنش خشکی و تعیین ارتباط آنها با عملکرد دانه، آزمایشی در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه زابل اجرا شد. آزمایش در قالب دو طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی اجرا شد. مواد گیاهی شامل ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس به همراه والدین آنها بودند. صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی شامل عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل و حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II، محتوای آب نسبی برگ، کربوهیدرات‌های محلول در آب و محتوای پرولین برگ اندازه‌گیری شدند. تجزیه QTL به روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب برای هر محیط به طور مجزا و برای میانگین دو شرایط انجام گرفت. نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی جو مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲٦/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود. بر اساس نتایج تجزیه واریانس مرکب، اثررقم برای کلیه صفات مورد بررسی بسیار معنی‌دار بود. برای کلیهٔ صفات مورد مطالعه، تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی مشاهده شد. برای صفات مورد مطالعه در مجموع ۸۵ جایگاه واجد QTL شناسایی گردید که ۷۲ مکان آن از پایداری لازم برخوردار بودند. واریانس فنوتیپی توجیه شده بوسیلهٔ این QTLها از ۸/۲۸ درصد برای محتوای پرولین برگ تا ۲۹/۸۷ درصد برای فلورسانس حداکثرمتغیّر بود. بیشترین مقدار LOD برای فلورسانس حداکثر روی کروموزوم 2H بدست آمد. بر اساس نتایج آزمایش حاضر به نظر می رسد که QTLهای پایدار می‌توانند در برنامه گزینش به کمک نشانگر مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: جو، صفات بیوشیمیایی، صفات فیزیولوژیک، QTL و نقشه یابی.

تاریخ دریافت:۱۳۹۱/۱۰/۱۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۸/۸ این مقاله مستخرج از پایان نامه کارشناسی ارشد نگارنده دوم می‌باشد

۱- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده) (ba_fakheri@yahoo.com)
۲-دانشجوی سابق کارشناسی ارشد دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

مقدمه

تنش خشکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که عملکرد و پایداری عملکرد غلات را متأثر می‌سازد. کمبود آب با تأثیر بر مراحل مختلف رشد گیاه به طور همزمان بسیاری از صفات را تحت تاثیر قرار می‌دهد و منجر به کاهش عملکرد نهایی می‌گردد. تنش خشکی با شناسایی صفاتی که اثر معنی‌داری بر عملکرد دارند و عوامل ژنتیکی که آنها را کنترل می‌کنند، مطالعه می‌شود (Teulat *et al*., 2001). مدل ژنتیکی ساده و سازگاری وسیع جو به تنش‌های غیرزیستی به خصوص کمبود آب، موجب استفاده وسیع از آن برای مطالعات تنش‌ها گردیده است. اصلاح جو برای تحمل به خشکی فرآیندی زمان‌بر و مشکل است. معمولاً ژنوتیپ‌های جو را بر اساس آزمایش‌های مقایسه‌ای در محیط‌های مختلف ارزیابی می‌نمایند. بدین منظور لازم است جنبه‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی تحمل به خشکی که با پایداری عملکرد در شرایط تنش مرتبط هستند را مطالعه نمود و از صفات مناسب برای گزینش استفاده کرد. خصوصیات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مانند محتوای اسید آمینه پرولین، فلورسانس حداکثر، فلورسانس حداقل، حداکثر کارایی فتوسیستم II، محتوای کلروفیل برگ، محتوای آب نسبی برگ و کربوهیدرات‌های محلول در آب می‌توانند در تعیین ارقام مقاوم به خشکی مورد استفاده قرار گیرند (Siahsar and Narouei, 2010 ؛ Manette *et al*., 1988 ؛ Matin *et al*., 1989 ؛ Teulat *et al*., 2001).

نظر بر این است که انباشتگی اسید آمینه پرولین در برگ با میزان تحمل به خشکی گیاه ارتباط مستقیم دارد (This *et al*., 2000). در این زمینه گزارش‌هایی وجود دارد مبنی بر اینکه، پرولین اثر منفی نمک کلرورسدیم و تنش آبی را بر تثبیت کربن اصلاح و کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو را تعدیل می‌نماید (Christopher *et al*., 2008). محتوای پرولین به طور ژنتیکی کنترل می‌شود. امین فر و همکاران (Aminfar *et al*., 2011) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و بدون تنش برای این صفت دو جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که در مجموع ۲۸/۲۱ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند.

اخیراً از فلورسانس کلروفیل بدون تخریب بافت گیاه برای درک روابط صفات فیزیولوژیک و عملکرد به عنوان روشی برای بررسی تحمل گیاهان به بسیاری از تنش‌های محیطی استفاده شده است (Bajji *et al*., 2001). تغییر در میزان فلورسانس کلروفیل نشان دهنده اختلال در فتوسنتز می‌باشد و با اندازه‌گیری نسبت‌های مختلف آن در طی زمان‌های تنش می‌توان از آنها برای بررسی‌های تحمل به تنش استفاده کرد. باجی و همکاران (Bajji *et al*., 2001) از رابطه بین پارامترهای فلورسانس و میزان فتوسنتز برگ برای گزینش تحمل به تنش‌های محیطی در شرایط طبیعی و گلخانه‌ای استفاده کردند. یانگ و همکاران (Yang *et al*., 2007) از پارامترهای فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش خشکی برای بررسی تحمل به از دست رفتن آب در گندم استفاده کردند. این محققین نه مکان ژنی مرتبط با تحمل به خشکی در شرایط تنش و پنج مکان ژنی در شرایط بدون تنش شناسایی نمودند. امین فر و همکاران (Aminfar *et al*., 2011) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و بدون تنش برای اجزای فلورسانس کلروفیل (F_0، Fv و Fv/Fm) به ترتیب ۳، ۲ و ۲ مکان ژنی تعیین نقشه نمودند که در مجموع ۳۸/۸۱، ۲۹/۵۰ و ۳۹/۶۳ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند.

محتوای کلروفیل برگ نشان دهنده ظرفیت فتوسنتزی گیاه می‌باشد و می‌تواند به عنوان شاخصی مطلوب برای اندازه‌گیری عملکرد در شرایط تنش بکار گرفته شود. گوتیریز-رودریگز و همکاران (Gutierrez-Rodriguez *et al.*, 2004) بین محتوای کلروفیل برگ، نرخ فتوسنتز و عملکرد ژنوتیپ‌های

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

گندم کشت شده در شرایط آبیاری مطلوب و خشکی ارتباط بسیار قوی یافتند، بنابراین محتوای کلروفیل برگ نماینده مناسب ظرفیت فتوسنتزی می‌باشد. بائوم و همکاران (Baum *et al.*, 2003) با استفاده از نشانگرهای RAPD و AFLP توانستند، QTLهای متعددی برای محتوای کلروفیل برگ در شرایط دیم شناسایی نمایند. در مطالعه انجام گرفته توسط دیس و همکاران (This *et al*., 2000) QTLهای متعددی برای محتوای کلروفیل برگ در شرایط اتاقک رشد و شرایط مزرعه بر روی کروموزوم‌های ۲، ۴، ۵، ۶ و ۷ جو شناسایی نمودند. امین فر و همکاران (Aminfar *et al*., 2011) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و بدون تنش برای این صفت پنج جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که در مجموع ۶۸/۲۴ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند. محمدی و همکاران (Mohammadi *et al*., 2008) در مطالعه جمعیت هاپلوئید مضاعف جو در دو منطقه تل هادیا و بردا، هشت مکان واجد QTL برای محتوای کلروفیل برگ روی کروموزوم‌های ۲، ۳، ۴ و ۷ شناسایی کردند. بائوم و همکاران (Baum *et al.*, 2003) نیز QTL هایی را روی کروموزوم های ۲، ۳، ۶ و ۷ جو برای این صفت شناسایی کردند.

حفظ محتوای آب نسبی برگ موجب افزایش و پایداری عملکرد می‌گردد (Matin *et al*., 1989)، بنابراین محتوای آب نسبی برگ می‌تواند به عنوان یک شاخص در گزینش برای تحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرد. در آزمایشی که عبدالشاهی و همکاران (Abdoshahi, *et al*., 2009) روی تحمل به خشکی گندم نان انجام دادند، سه جایگاه واجد QTL برای محتوای آب نسبی برگ روی کروموزوم های 2B، 1D و 5B شناسایی کردند که در مجموع ۳۰ درصد از تغییرات مربوط به این صفت را توجیه می‌کردند. امین فر و همکاران (Aminfar *et al*., 2011) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و بدون تنش برای این صفت سه جایگاه واجد QTL مکان‌یابی نمودند که در مجموع ۴۱/۸۲ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند.

کربوهیدرات‌های محلول در آب مهم‌ترین منبع کربن برای پر شدن دانه در شرایط تنش که فتوسنتز را محدود می‌سازد، محسوب می‌شوند. حتی در شرایط بدون تنش نیز ممکن است مواد پرورده موجود برای پر شدن معمول دانه محدود شده باشد. این سازوکار بستگی به تجمع ذخایر قبل از گلدهی و حرکت مجدد و انتقال آنها در طول پر شدن دانه دارد. کاهش اسیمیلاسیون در طول پر شدن دانه در شرایط تنش‌های متفاوت ممکن است موجب افزایش حرکت ذخایر ساقه و استفاده آنها به وسیله دانه شود. پتانسیل تجمع کربوهیدرات‌های محلول زیاد در ساقه‌ها به طور ژنتیکی کنترل می‌شود (Yang *et al*., 2007). یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2007) چندین QTL برای تجمع و حرکت مجدد کربوهیدرات‌های محلول در گندم یافتند. امین فر و همکاران (Aminfar *et al*., 2011) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط متفاوت تنش شوری و بدون تنش برای این صفت دو مکان واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که در مجموع ۲۹/۰۳ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کردند.

واکنش گیاهان به تنش خشکی به صورت‌های مختلفی از جمله پاسخ‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی نمود می‌یابد. مطالعه واکنش‌های فوق و عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده آنها، در گیاهان زراعی از جمله جو در شرایط بدون تنش و تنش می‌تواند به شناسایی سازوکارهای مؤثر در سازگاری به تنش کمک کند. هدف از این تحقیق، مکان‌یابی QTLها، برآورد میزان تأثیر هر یک از آنها، تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آنها و پیشنهاد آنها برای استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسل‌های اوّلیه برنامه‌های اصلاحی بوده است.

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

مواد و روش‌ها

به منظور مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مرتبط با تحمل به خشکی و تعیین ارتباط آنها با عملکرد دانه در جو، آزمایشی با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین آنها (استپتو و مورکس) در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی اجرا گردید. جامعه مورد مطالعه از مضاعف نمودن کروموزوم‌های هیبریدهای F_1 هاپلوئید حاصل از تلاقی ارقام استپتو (CI15229) و مورکس (CI15773) به وسیله روش تغییر یافته *Hordeum bulbosum*، که توسط چن و هیز (Chen and Hayes, 1989) تشریح شده است، از طریق برنامه به‌نژادی جو دانشگاه ایالت اورگون آمریکا توسط هیز (Hayes, 1992) تهیه شده بود. محل مورد آزمایش در ۲۵ کیلومتری جنوب زابل با طول جغرافیایی ۶۱ درجه و ۳۱ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و ارتفاع ۴۸۰ متر از سطح دریا قرار داشت و طبق تقسیم بندی آمبرژه دارای اقلیم بیابانی معتدل با متوسط بارندگی سالانه ۵۵ میلی‌متر، حداکثر درجه حرارت ۴۸/۲ و حداقل درجه حرارت ۷- درجه سانتی‌گراد بود. هر لاین هاپلوئید مضاعف یا والدینی در کرت‌های چهار ردیفی به طول ۳ متر و فاصله بین خطوط ۲۵ سانتی‌متر کشت شد. کاشت برای هر دو شرایط در ۱۵ آبان به صورت هیرم‌کاری صورت گرفت. روش آبیاری مزرعه به صورت جوی و پشته بود. پس از آبیاری اولیه برای سبز شدن، آبیاری‌های بعدی برای آزمایش بدون تنش پس از رسیدن رطوبت به ظرفیت زراعی و برای آزمایش تنش خشکی پس از رسیدن رطوبت به ۱۷/۵ درصد رطوبت حجمی خاک صورت گرفت. اندازه‌گیری رطوبت خاک با دستگاه رطوبت سنج TDR انجام شد.

در مرحله گلدهی صفات محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل (F_0)، فلورسانس حداکثر (Fm)، حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm)، محتوای آب نسبی برگ (RWC)، کربوهیدرات‌های محلول در آب (WSC) و محتوای پرولین برگ روی ۱۰ بوته از کرت که به طور تصادفی انتخاب شده بودند، اندازه گیری شدند. عملکرد دانه در زمان برداشت با حذف حاشیه برای کل کرت‌ها اندازه‌گیری شد. میزان کلروفیل برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل‌سنج (Hansatech-Model-cl-01, Hansatech Instruments Ltd, UK)، مولفه‌های فلورسانس کلروفیل با استفاده از دستگاه فلورومتر (Handy PEA, Hansatech Instruments Ltd, UK) (Habash *et al.*, 1985)، کربوهیدرات‌های محلول در آب با استفاده از روش یمن و ویلیس (Yemen and Willis, 1954) و محتوای پرولین برگ با استفاده از روش بیتز و همکاران (Bates *et al.*, 1973) اندازه گیری شدند. محتوای آب نسبی برگ با استفاده از رابطه (۱) محاسبه گردید که در آن LFW وزن تر برگ، LDW وزن خشک برگ و LTW وزن آماس برگ می باشند (Pessarakli, 1999).

$$RWC=(LFW-LDW)(LTW-LDW)\times 100 \quad (1)$$

پس از میانگین گیری از داده‌های نمونه‌های هر کرت (۱۰ نمونه) تجزیه‌های آماری برای کلیه صفات شامل تجزیه واریانس مرکب برای دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی انجام گرفت. آماره‌های توصیفی، توارث‌پذیری، پیشرفت ژنتیکی و ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی برای هر صفت به طور مجزا روی میانگین دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش محاسبه شد. اختلاف بین والدین و اختلاف بین میانگین والدین و میانگین لاین‌های هاپلوئید مضاعف با استفاده از LSD حاصل از تجزیه واریانس رگه‌های اینبرد نوترکیب به همراه والدین مقایسه شدند. تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی به ترتیب با رابطه‌های (۲) و (۳) محاسبه شدند که در آنها G_p و G_N به ترتیب تفکیک

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

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 می باشند.

$$G_N=W_{DH}-W_p \quad (۲)$$

$$Gp=B_{DH}-B_P \quad (۳)$$

تفکیک متجاوز از والدین با استفاده از LSD حاصل از تجزیه واریانس رگه‌های اینبرد نوترکیب به همراه والدین مقایسه شدند. توارث‌پذیری خصوصی صفات با استفاده از رابطه (۴) محاسبه شد.

$$h^2 = \left[1-\left(MS_{G\times E} / MS_G\right)\right]/2 \quad \text{(Therrien, 2003)} \quad (۴)$$

همبستگی ساده فنوتیپی بین صفات برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی محاسبه شد. محاسبات آماری با استفاده از نسخه ۹/۲ نرم افزار SAS انجام شد.

نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی جو از سایت http://barleygenomics.wsu.edu بازیابی و برای مکان‌یابی صفات مذکور مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود که توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه شده است (Kleinhofs *et al*., 1993). تجزیه QTL به طور مجزا برای هریک از شرایط تنش خشکی، بدون تنش و میانگین آنها انجام گرفت. برای تعیین QTLها و برآورد اندازه اثرات آنها، از روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) استفاده گردید. حداقل LOD برای شناسایی QTLها ۲/۵ و حداقل فاصله پویش دو سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. نشانگرهای پس‌زمینه (Cofactor) با 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 آنها در یک مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شد، محاسبه گردید. 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 نمایندهٔ QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه‌ای مربوط می شوند، از اُفت مقدار LOD بین دو قله استفاده شد (اگر بین دو قله مجاور اُفتی به اندازه LOD≥۲ یا LRS≥۹/۲۱ وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت). تجزیه QTL با نرم افزار WinQTL Cartographer 2.5 انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (ارقام استپتو و مورکس) نشان داد که اثر رقم برای کلیه صفات مورد بررسی به جز محتوای کلروفیل برگ، اثر محیط برای کلیه صفات به جز محتوای کلروفیل برگ و فلورسانس حداکثر و اثر متقابل رقم×محیط برای عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، محتوای آب نسبی برگ، محتوای پرولین برگ و حداکثر کارایی فتوسیستم II معنی دار بود. اثر متقابل رقم×محیط برای فلورسانس حداقل و حداکثر معنی دار نبود. باجی و همکاران (Bajji *et al*., 2001) افزایش معنی‌دار پرولین در گیاهان تحت تنش خشکی را نسبت به گیاهان شاهد گزارش کردند. با توجه به معنی‌دار شدن اثر محیط و کاهش عملکرد کلیه ارقام در حالت تنش خشکی نسبت به شرایط بدون تنش، می‌توان نتیجه گرفت که از نظر عملکرد دانه بین دو محیط اختلاف معنی‌داری وجود داشت. به نظر می‌رسد که کاهش فتوسنتز پس از گلدهی در اثر تنش خشکی، میزان ذخیره ماده خشک در دانه را کند کرده و بر عملکرد نهایی دانه تأثیر منفی گذاشته است. در آزمایش انجام شده دیگر روی این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک اثر ژنوتیپ و اثر ژنوتیپ در محیط معنی‌دار گزارش شد (Siahsar and Narouei, 2010).

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

شاخص‌های آماری ساده برای صفات مورد بررسی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها نشان داد که اختلاف بین والدین برای عملکرد دانه ($P\leq0.01$) و محتوای پرولین برگ ($P\leq0.05$) معنی‌دار و برای سایر صفات معنی‌دار نبود (جدول ۱). اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای عملکرد دانه معنی‌دار ($P\leq0.01$) و برای سایر صفات معنی‌دار نبود، بنابراین هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نماینده کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو بوده و صفات مورد بررسی عمدتاً با اثرات جمع‌پذیر ژنها کنترل می‌شدند. برای کلیه صفات، بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتری را نشان داد و این مقادیر برای محتوای کلروفیل برگ، محتوای آب نسبی برگ و محتوای پرولین برگ ($P\leq0.01$)، برای میزان فلورسانس حداقل ($P\leq0.05$) معنی‌دار و برای سایر صفات معنی‌دار نبود. برای تمامی صفات مورد بررسی بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد مقادیر بیشتری را نشان داد و این مقادیر برای عملکرد دانه، حداکثر کارایی فتوسیستم II و محتوای پرولین برگ ($P\leq0.01$)، محتوای کلروفیل برگ، حداقل فلورسانس، محتوای آب نسبی برگ ($P\leq0.05$) معنی‌دار و برای سایر صفات معنی‌دار نبود، بنابراین برای کلیه صفات تفکیک متجاوز از والدین در هر دو جهت مثبت و منفی وجود داشت. پدیده تفکیک متجاوز از والدین، نشان دهنده این است که آلل‌های مثبت و منفی مطلوب و نامطلوب زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور پراکنده شده‌اند. سیاه سر و همکاران (Siahsar ؛ Siahsar *et al*., 2009b ؛ Siahsar *et al*., 2010) در مطالعه تعیین QTLهای مربوط به کمیّت و کیفیّت علوفه جو، پیغمبری و همکاران (Peighambari *et al*., 2005) در مطالعه QTLهای صفات زراعی جو و سیاه‌سر و نارویی (Siahsar and Narouei, 2010) در بررسی QTLهای صفات فیزیولوژیک جو تحت تنش شوری در این جامعه نیز تفکیک متجاوز از والدین را گزارش نموده‌اند.

ضرایب تنوع فنوتیپی کلیه صفات مورد بررسی بیشتر از ضرایب تنوع ژنتیکی بود. بالاتر بودن ضرایب تنوع فنوتیپی برای صفات عملکرد دانه و محتوای پرولین برگ نشان داد که این صفات نقش تعیین کننده‌ای در تنوع فنوتیپی داشتند. توارث‌پذیری خصوصی صفات در دامنه ۷۲/۶۳–۲۲/۲۸ درصد قرار داشت. بیشترین توارث‌پذیری به کربوهیدرات‌های محلول در آب و کمترین آن به عملکرد دانه تعلق داشت. مانته و همکاران (Manette *et al*., 1988) نشان دادند که محتوای آب نسبی برگ در گندم زمستانه دارای وراثت‌پذیری بالایی می‌باشد و اثر ژن کنترل کننده آن به صورت افزایشی است. توارث پذیری صفات تحت مطالعه نسبتاً بالا بودند، در نتیجه برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا می‌توان از آنها استفاده نمود. در این بین کربوهیدرات‌های محلول در آب مهم‌ترین معیار برای انتخاب ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط تنش خشکی می‌باشد و می‌توان انتخاب را بر نمود فنوتیپی این صفت پایه ریزی نمود.

با توجه به تغییرات موجود برای بعضی از صفات، مشخص گردید که انتخاب برای بهبود آنها مؤثر خواهد بود. با این حال، کارایی انتخاب بستگی به پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد. صفاتی که دارای توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالا هستند، ممکن است تحت کنترل اثرات افزایشی ژنها باشند. علاوه بر این، برآورد بالای توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی ممکن است به دلیل واریانس محیطی پائین صفات باشد (Panse, 1957). صفاتی که به طور همزمان توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالایی ندارند، احتمالاً تحت کنترل اثرات ژنی غیر افزایشی (غالبیت و اپیستازی) می‌باشند (Liang and Walter, 1968). در شدت انتخاب پنج درصد، میزان پیشرفت ژنتیکی مورد

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

انتظار که به صورت درصدی از میانگین بیان شده است، از ۰/۰۹ برای حداکثر کارایی فتوسیستم II تا ۴۲/۲۷ برای کربوهیدرات‌های محلول در آب متغیر بود. صفات کربوهیدرات‌های محلول در آب ، محتوای آب نسبی برگ، محتوای پرولین برگ، فلورسانس حداقل و حداکثر دارای توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی نسبتاً بالایی بودند. بنابراین در توارث‌پذیری این صفات احتمالاً کنترل ژنتیکی افزایشی وجود دارد. توارث‌پذیری نسبتاً بالا و پیشرفت ژنتیکی کم سایر صفات نشان داد که احتمالاً اثرات ژنی غیر افزایشی سهم قابل ملاحظه‌ای را در توارث آنها دارا می باشند.

همبستگی‌های ساده فنوتیپی صفات مورد بررسی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) نشان داد که همبستگی بین کلیه صفات مورد بررسی به جز محتوای کلروفیل برگ با F_0، محتوای آب نسبی برگ با F_0، Fm و Fv/Fm معنی‌دار بود (جدول ۲). عملکرد دانه با صفات کربوهیدرات‌های محلول در آب و محتوای کلروفیل برگ همبستگی قوی مثبت و معنی‌داری (به ترتیب ۰/۶۹ و ۰/۶۸) داشت. همبستگی این صفت با محتوای پرولین برگ، محتوای آب نسبی برگ، F_0، Fv/Fm و Fm متوسط مثبت و معنی‌دار بود. همبستگی فنوتیپی قوی منفی و بسیار بالایی بین Fv/Fm و Fm وجود داشت. شهبازی و همکاران (Shahbazi *et al*., 2009) نیز همبستگی غیرمعنی‌داری را بین Fm و F_0 با محتوای آب نسبی برگ بدست آوردند. همبستگی بالای بین صفات مذکور ممکن است ناشی از مکان یکسان QTLهای کنترل کننده یا پیوستگی بین آنها باشد. علاوه بر این، ممکن است تنوع یک صفت، تنوع صفات دیگر (پلیوتروپی) را تشریح نماید.

برای صفات مورد بررسی در مجموع ۸۵ جایگاه واجد QTL شناسایی گردید (جدول های ۳ و ۴ و شکل ۱). واریانس فنوتیپی تبیین شده توسط این QTLها بین ۸/۲۸ تا ۲۷/۲۹ درصد متغیّر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی تبیین شده به ترتیب برای QTLهای محتوای پرولین برگ و فلورسانس حداکثر در میانگین شرایط تنش و بدون تنش (به ترتیب *Qprol4Hm* و *Qfm5Ha*) بدست آمد. مقدار LOD در دامنه ۹/۳۵– ۲/۵۴ قرار داشت. بیشترین و کمترین مقدار LOD برای QTLهای میزان پرولین برگ و فلورسانس حداکثر در میانگین شرایط بدون تنش و تنش خشکی (به ترتیب *Qprol4Hm* و *Qfm2Hb*) بدست آمد.

QTLهای مکان یابی شده در مجموع ۶۸/۸۷، ۷۵/۴۷ و ۷۶/۶۳ درصد از تنوع کل عملکرد دانه را به ترتیب در شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها تبیین نمودند. QTL های Qgyl2Ha، Qgyl2Hb، Qgyl2Hc، Qgyl4Hs و Qgyl5H به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 2H، 4H و 5H در جایگاه‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲، ۱۲۲/۴ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165، WG114 و ABC482 در شرایط تنش خشکی و QTLهای Qgyl2Ha، Qgyl2Hb، Qgyl2Hc، Qgyl5H و Qgyl5Hn به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 2H، 5H و 5H در جایگاه‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲، ۱۷۳/۰ و ۱۴۱/۷ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165، ABC482 و MWG514B در شرایط بدون تنش نقشه یابی شدند. QTLهای شناسایی شده در شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۸/۳۵، ۱۳/۹۴، ۱۵/۲۵، ۱۱/۹۷ و ۱۵/۹۶ درصد و QTLهای شناسایی شده در شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۵/۶۷، ۱۲/۶۳، ۱۲/۳۶، ۱۶/۱۲ و ۱۲/۰۹ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را تبیین نمودند. برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی QTLهای Qgyl2Ha، Qgyl2Hb، Qgyl2Hc و Qgyl5Hb به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 5H و 5H در جایگاه‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165 و ABC482 تعیین نقشه شدند. این QTLها به ترتیب ۱۸/۸۵، ۲۳/۷۸، ۱۷/۶۵ و ۱۶/۳۵

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

جدول ۱- آماره‌های توصیفی، ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی، توارث پذیری و پیشرفت ژنتیکی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در ۷۲ لاین هاپلویید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین شرایط بدون تنش و تنش خشکی

Table 1. Descriptive statistics, phenotypic and genotypic coefficient of variation, narrow sense heritability and genetic gain of physiological and biochemical traits in 72 DHs of barley and their two parents (Steptoe and Morex) for mean of non-stress and drought stress conditions

آماره‌های ساده Simple statistics	عملکرد دانه Grain yield ($kg.m^{-2}$)	محتوای کلروفیل برگ Chlorophyll content	فلورسانس حداقل F_0	فلورسانس حداکثر Fm	حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	محتوای آب نسبی برگ RWC	کربوهیدرات‌های محلول در آب WSC	محتوای پرولین برگ Proline content
Steptoe (P_1)	7.22	21.08	2979.83	3818.91	0.23	75.11	7.06	10.66
Morex (P_2)	3.70	18.82	2792.45	3848.68	0.19	74.38	7.47	8.42
P_1- P_2	3.53^{**}	$2.26^{n.s}$	$187.38^{n.s}$	$-29.77^{n.s}$	$0.04^{n.s}$	$0.73^{n.s}$	$-0.41^{n.s}$	$2.24^{n.s}$
$\bar{x}_P = (P_1 + P_2)/2$	5.46	19.95	2886.14	3833.80	0.21	74.74	7.26	9.54
W_{DHs}	3.16	11.34	3029.90	3658.00	0.15	57.63	6.63	3.13
B_{DHs}	29.39	24.67	3252.00	3894.00	0.34	87.73	7.56	20.37
$\bar{x}_{DHs}$	9.46	17.35	2924.00	3846.00	0.24	72.46	7.04	10.84
SD_{DHs}	3.81	3.26	158.62	38.22	0.04	6.32	0.89	3.40
$C.V_{DHs}$	7.12	8.81	5.42	0.99	6.24	8.73	6.44	10.35
$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$	4.01^{**}	$-2.60^{n.s}$	$37.86^{n.s}$	$12.20^{n.s}$	$0.03^{n.s}$	$-2.28^{n.s}$	$-0.22^{n.s}$	$1.29^{n.s}$
$G_N=W_{DH}-W_p$	$-0.54^{n.s}$	-7.48^{**}	-237.45^{*}	$-160.91^{n.s}$	$-0.04^{n.s}$	-16.74^{**}	$-0.43^{n.s}$	-5.29^{**}
$G_p=B_{DH}-B_P$	21.67^{**}	3.59^{*}	272.16^{*}	$45.32^{n.s}$	0.11^{**}	12.62^{*}	$0.09^{n.s}$	9.72^{**}
GCV(%)	11.23	7.49	3.82	0.39	12.01	4.80	4.24	3.81
PCV(%)	40.56	44.68	10.94	2.20	29.91	16.43	45.36	62.50
$GC_{5\%}$	4.68	2.38	34.17	28.72	0.09	27.78	42.27	28.34
h^2 *(%)*	22.28	40.92	51.90	62.35	62.50	63.56	72.63	56.91

ns: غیر معنی‌دار، * و **: به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. GG_N، پیشرفت ژنتیکی در جهت منفی؛ GG_P، پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت؛ B_{DHs}، بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ W_{DHs}، بدترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ B_p، بهترین والد؛ W_p، بدترین والد؛ PCV، ضریب تنوع فنوتیپی؛ GCV، ضریب تنوع ژنتیکی؛ $GC_{5\%}$، بازده ژنتیکی برای ۵ درصد گزینش؛ h^2، توارث‌پذیری خصوصی

Ns: Not significant, * and **: significant at 5 and 1% probability levels, respectively and: GG_N, downward genetic gain; GG_P, upward genetic gain; B_{DHs}, DH with maximum trait value; W_{DHs}, DH with minimum trait value; B_p, parent with higher trait value; W_p, parent with higher trait value; PCV, phenotypic coefficient of variation; genotypic coefficient of variation; $GC_{5\%}$, genetic gain for 5% selection index; h^2, narrow sense heritability

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

جدول ۲- همبستگی‌های ساده فنوتیپی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین شرایط بدون تنش و تنش خشکی

Table 2. Simple phenotypic correlation of physiological and biochemical traits in 72 DHs of barley and their two parents (Steptoe and Morex) for mean of normal and drought stress conditions

صفات گیاهی Plant characteristic	عملکرد دانه Grain yield	محتوای کلروفیل برگ Chlorophyll content	فلورسانس حداقل F_0	فلورسانس حداکثر Fm	حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	محتوای آب نسبی برگ RWC	کربوهیدرات‌های محلول در آب WSC
محتوای کلروفیل برگ Chlorophyll content	0.68^{**}						
فلورسانس حداقل F_0	0.48^{**}	$0.21^{n.s}$					
فلورسانس حداکثر Fm	0.53^{**}	0.27^{*}	0.30^{**}				
حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	0.46^{**}	-0.25^{*}	-0.38^{**}	-0.74^{**}			
محتوای آب نسبی برگ RWC	0.57^{**}	-0.41^{**}	$-0.13^{n.s}$	$-0.17^{n.s}$	$0.16^{n.s}$		
کربوهیدرات‌های محلول در آب WSC	0.69^{**}	0.52^{**}	0.32^{**}	0.43^{**}	-0.52^{**}	-0.37^{**}	
محتوای پرولین برگ Proline content	0.54^{**}	0.42^{**}	0.22^{*}	0.32^{**}	-0.41^{**}	-0.50^{**}	0.36^{**}

ns: Not significant

ns : غیر معنی‌دار

* and **: Significant at 5% and 1% probability levels, respectively

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند.

QTLهای محتوای کلروفیل برگ در مجموع ۸۰/۳۲، ۸۳/۰۸ و ۸۲/۳۲ درصد از تغییرات کل این صفت را در شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها تبیین نمودند. چهار جایگاه واجد QTL برای محتوای کلروفیل برگ در شرایط تنش خشکی (*Qchl5Hs* ،*Qchl2Hc* ،*Qchl2Hb* ،*QchlHa*)، چهار جایگاه واجد QTL در شرایط بدون تنش (*Qchl3Hn* و *Qchl2Hc* ،*Qchl2Hb* ،*QchlHa*) و پنج جایگاه واجد QTL برای میانگین دو شرایط (*Qchl5Hm* و *Qchl4Hm* ،*Qchl2Hc* ،*Qchl2Hb* ،*QchlHa*) شناسایی شدند. در شرایط تنش خشکی این QTLها به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 2H و 5H در مکان‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲ و ۱۵۵/۵ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165 و WG908 قرار داشتند و به ترتیب ۱۹/۷۳، ۲۱/۹۶، ۲۰/۳۵ و ۲۱/۰۴ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را تبیین نمودند. در شرایط بدون تنش این QTLها به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 2H و 3H در موقعیت‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲ و ۱۲۰/۷ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165 و Crg3B نقشه‌یابی گردیدند و ۲۶/۴۹، ۲۱/۲۱، ۱۹/۳۵ و ۱۳/۲۷ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. برای میانگین دو شرایط، QTLهای نقشه‌یابی شده روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 2H، 4H و 5H به ترتیب در مکان‌های۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۶۵/۲، ۶۹/۳ و ۱۵۸/۵ در مجاورت نشانگرهای ABG358، Adh8، ABC165، ABR315 و MWG877 قرار داشتند و ۲۵/۱۸، ۱۸/۳۵، ۱۱/۳۹، ۱۲/۳۰ و ۱۵/۱۰ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. سیاه سر و نارویی (Siahsar and Narouei, 2010) در بررسی جامعه هاپلوئیدهای مضاعف حاصل از تلاقی ارقام جو استپتو و مورکس برای این صفت در شرایط متفاوت تنش شوری و میانگین آنها به ترتیب ۷ و ۶ جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند. QTLهای جایگاه ۶۲/۰ و ۱۶۵/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H در شرایط متفاوت تنش شوری پایدار بود و با نتایج این تحقیق همخوانی داشت.

در هر دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش دو جایگاه واجد QTL، *Qfo2H* و *Qfo5H* کنترل کننده فلورسانس حداقل به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H و 5H در موقعیت‌های ۴۴/۳ و ۶۲/۳ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای ABG358 و ABC706 تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۳۸/۷۵ و ۳۸/۱۷ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین نمودند. QTLهای شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۷/۶۳ و ۲۱/۱۲ درصد و QTLهای شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۸/۶۵ و ۱۹/۵۲ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. در میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی برای این صفت سه جایگاه واجد QTL، *Qfo2H*، *Qfo5H* و *Qfo7H* روی کروموزوم‌های 2H، 5H و 7H در مجاورت نشانگرهای ABG358، ABC706 و ABC308 در موقعیت‌های ۴۴/۳، ۶۲/۳ و ۸۳/۳ سانتی‌مورگان نقشه‌یابی گردیدند که در مجموع ۴۵/۲۹ درصد از واریانس فنوتیپی کل این صفت را تبیین نمودند. QTLهای میانگین شرایط بدون تنش و تنش خشکی به ترتیب ۱۷/۸۴، ۱۵/۶۳ و ۱۱/۸۲ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. سیاه سر و نارویی (Siahsar and Narouei, 2010) در این جامعه برای شرایط تنش شوری برای این صفت سه جایگاه واجد QTL روی کروموزوم 5H و برای میانگین شرایط متفاوت تنش شوری چهار جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H و 5H نقشه‌یابی نمودند. QTL جایگاه ۶۲/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H در شرایط تنش شوری از پایداری لازم برخوردار بود و با نتایج این تحقیق مطابقت داشت.

برای توجیه تغییرات فلورسانس حداکثر در دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی و میانگین آنها چهار

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 5H و 5H شناسایی شد که در مجموع به ترتیب ۸۱/۸۶، ۷۷/۹۹ و ۸۷/۲۷ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین نمودند. این QTLها (*Qfm2Ha*، *Qfm2Hb*، *Qfm5Ha* و *Qfm5Hb*) به ترتیب در مکان‌های ۴۴/۳، ۱۶۵/۲، ۵۰/۲ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG358، ABC165، Ubi2 و ABC482 قرار داشتند. QTLهای شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۹/۳۵، ۵۹/۱۴، ۲۹/۸۷ و ۱۸/۱۲ درصد، QTLهای شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۷/۳۵، ۱۶/۱۲، ۲۷/۲۷ و ۱۷/۲۵ درصد و QTLهای میانگین دو شرایط به ترتیب ۱۹/۷۶، ۲۱/۵۷، ۲۷/۲۹ و ۱۸/۶۵ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. سیاه سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و میانگین آنها برای فلورسانس حداکثر شش جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که QTL جایگاه ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H با *Qfm5Hb* هم مکان بود.

در شرایط بدون تنش و تنش خشکی برای حداکثر کارایی فتوسیستم II به ترتیب سه و دو جایگاه واجد QTL، (*Qfv/fm2H*، *Qfv/fm3Hn* و *Qfv/fm5H* برای شرایط بدون تنش و *Qfv/fm2H* و *Qfv/fm5H* برای شرایط تنش خشکی) روی کروموزوم‌های 2H، 3H و 5H در جایگاه‌های ۴۴/۳، ۹۶/۷ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، ABC176 و ABC482 تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۵۱/۷۳ و ۲۹/۳۲ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش خشکی تبیین نمودند. QTLهای شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۶/۶۰، ۱۸/۲۸ و ۱۶/۸۵ درصد و QTLهای شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۴/۶۸ و ۱۴/۶۴ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. برای میانگین دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش QTLهای *Qfv/fm2H*، *Qfv/fm3Hm*، *Qfv/fm4Hm* و *Qfv/fm5H* به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 3H، 4H و 5H در موقعیت‌های ۴۴/۳، ۱۷۶/۲، ۶۱/۲ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگرهای ABG358، ABG654، ABA003 و ABC482 نقشه‌یابی گردیدند که در مجموع ۵۶/۳۰ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را تبیین نمودند. این QTLها به ترتیب ۱۶/۶۳، ۱۱/۱۴، ۱۲/۴۶ و ۱۶/۰۷ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. سیاه‌سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) در این جامعه برای شرایط تنش شوری و میانگین آنها برای این صفت پنج جایگاه واجد QTL مکان‌یابی نمودند که یکی از آنها (موقعیت ۱۷۳/۰ کروموزوم 5H) هم مکان با QTL، *Qfv/fm5H* بود.

برای صفت محتوای آب نسبی برگ دو جایگاه واجد QTL (*Qrwc2H* و *Qrwc5H*) به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H و 5H در جایگاه‌های ۵۳/۹ و ۶۲/۳ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABC454 و ABC706 در هر یک از شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها نقشه‌یابی گردید که در مجموع حدود ۴۶/۴۵، ۴۸/۶۲ و ۴۴/۵۱ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها تبیین نمودند. در شرایط بدون تنش QTLهای این صفت به ترتیب ۲۶/۲۵ و ۱۹/۲۱ درصد و در شرایط تنش خشکی ۲۲/۰۸ و ۲۶/۵۴ درصد و در میانگین دو شرایط به ترتیب ۲۳/۱۷ و ۲۱/۳۴ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. سیاه‌سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) در این جامعه برای شرایط تنش شوری و میانگین آنها برای این صفت پنج مکان واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که QTL مکان ۶۲/۳ سانتی مورگان کروموزوم 5H (*QRWC5Ha*) با *Qrwc5H* این تحقیق هم مکان بود.

برای کربوهیدرات‌های محلول در آب سه جایگاه واجد QTL، *Qwsc2Ha*، *Qwsc2Hb* و *Qwsc5H* به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 2H و 5H در موقعیت‌های ۴۴/۳، ۷۰/۳ و ۳۶/۷ سانتی‌مورگان نزدیک

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

نشانگرهای ABG358، CDO474B و ABG705 در هر یک از شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۵۰/۲۲، ۵۱/۱۷ و ۵۶/۱۶ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آن تبیین نمودند. QTLهای شرایط بدون تنش به ترتیب ۲۱/۵۲، ۱۴/۳۵ و ۱۴/۳۵ درصد، QTLهای شرایط تنش خشکی به ترتیب ۲۴/۶۵، ۱۲/۹۸ و ۱۳/۵۴ درصد و QTLهای میانگین دو شرایط به ترتیب ۲۶/۴۵، ۱۵/۳۶ و ۱۴/۳۵ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. سیاه‌سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) در این جامعه برای شرایط تنش شوری و میانگین آنها برای این صفت پنج جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H و 5H نقشه یابی نمودند.

پنج جایگاه واجد QTL در شرایط بدون تنش و چهار جایگاه واجد QTL در شرایط تنش خشکی روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 2H، 5H و 5H برای توجیه تغییرات محتوای پرولین برگ یافت گردید که در مجموع حدود ۵۳/۸۰ و ۶۸/۶۲ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش خشکی تبیین نمودند. این QTLها (*Qprol1Hs*، *Qprol2Ha*، *Qprol2Hb*، *Qprol5Ha* و *Qprol5Hb*) به ترتیب در مکان‌های ۱۳۱/۶، ۴۳/۳، ۶۴/۰، ۴۳/۵ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG702، ABG358، Adh8، Adh6 و ABC482 قرار داشتند. QTLهای شرایط بدون تنش به ترتیب ۱۵/۳۶، ۱۴/۶۵، ۱۲/۶۸ و ۱۱/۱۱ درصد و QTLهای شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۲/۲۵، ۱۱/۹۰، ۱۹/۳۷، ۱۲/۶۵ و ۱۲/۴۵ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 2H، 2H، 3H، 4H، 5H و 5H در موقعیت‌های ۴۴/۳، ۶۲/۰، ۱۷۶/۲، ۵۸/۹، ۴۳/۵ و ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG358، Adh8، ABG654، Adh4، Adh6 و ABC482 تعیین مکان گردیدند که در مجموع ۷۷/۲۰ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین نمودند. برای میانگین دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش این QTLها به ترتیب ۱۴/۳۶، ۱۱/۵۲، ۲۰/۵۵، ۸/۲۸، ۱۱/۲۶ و ۱۱/۲۳ درصد از تغییرات این صفت را توجیه نمودند. سیاه سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) در بررسی جامعه حاصل از ارقام جو استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری و بدون تنش برای این صفت هفت مکان ژنی شناسایی نمودند.

در این تحقیق QTLهای *Qgyl2Ha*، *Qchl2Ha*، *Qfo2H*، *Qfm2Ha*، *Qfv/fm2H* و *Qwsc2Ha* موقعیت ۴۴/۳ سانتی مورگان کروموزوم 2H، QTLهای *Qgyl2Hc*، *Qchl2Hc* و *Qfm2Hb* موقعیت ۱۶۵/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H، QTLهای *Qfv/fm3Hm* و *Qprol3Hm* موقعیت ۱۷۶/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 3H، QTLهای *Qprol4Hm* و *Qfv/fm4Hm* ناحیه ۵۴/۹ تا ۶۴/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 4H، QTLهای *Qgyl5Hb*، *Qfm5Hb*، *Qfv/fm5H* و *Qprol5Hb* موقعیت ۱۷۳/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H و QTLهای *Qfo5H* و *Qrwc5H* موقعیت ۶۲/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H از موقعیت یکسانی بر خوردار بودند. سیاه‌سر و ناورویی (Siahsar and Narouei, 2010) و امین‌فر و همکاران (Aminfar *et al.*, 2011) چندین QTL هم مکان برای صفات مختلف فیزیولوژیک در ارتباط با تنش شوری در این جمعیت شناسایی کردند. هم‌مکانی و یا همپوشانی دو QTL بر روی یک کروموزوم می‌تواند مؤید همبستگی فنوتیپی معنی‌دار بین دو صفت باشد. آثار آللی مربوط به این QTLها (جدول‌های ۳ و ۴) توجیه کننده همبستگی مثبت و منفی موجود بین این صفات بود. QTLهای هم مکان با اثرات آللی (افزایشی) یکسان، دارای همبستگی مثبت و QTLهای هم مکان با اثرات آللی متفاوت دارای همبستگی منفی می‌باشند. هم مکانی چند QTL موجب همبستگی‌های بالای صفات شده است. همبستگی‌های

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

جدول ۳- QTLهای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی

Table 3. QTLs of physiological and biochemical traits in 72 DHs of barley for mean of non-stress and drought stress conditions

صفات گیاهی Plant characteristics	QTL	کروموزوم Chromosome	نزدیکترین نشانگر Nearest marker	موقعیت QTL QTL position	حدود اعتماد ۹۵٪ QTL QTL interval (95%)	نمره LOD LOD score	اثر آللی Allelic effect	ضریب تبیین R^2 (%)	ضریب تبیین کل Total R^2 (%)
عملکرد دانه Grain yield	*Qgyl2Ha*	2H	ABG358	44.3	41.2-47.6	4.2	-4.2539	18.85	76.63
	Qgyl2Hb	2H	Adh8	62.0	59.6-66.7	5.34	-3.7675	23.78	
	Qgyl2Hc	2H	ABC165	165.2	163.56-170.15	6.36	4.8561	17.65	
	*Qgyl5H*b	5H	ABC482	173.0	169.35-180.96	7.56	2.2543	16.35	
محتوای کلروفیل برگ Chlorophyll contents	*Qchl2Ha*	2H	ABG358	44.3	42.52-49.45	6.6	-2.3625	25.18	82.32
	Qchl2Hb	2H	Adh8	62.0	52.75-63.35	4.37	-4.2575	18.35	
	Qchl2Hc	2H	ABC165	165.2	163.94-169.65	3.34	0.3542	11.39	
	Qchl4Hm	4H	ABR315	69.3	63.6-72.3	2.81	-1.4921	12.30	
	Qchl5Hm	5H	MWG877	158.5	153.9-171.5	3.29	-1.3317	15.10	
فلورسانس حداقل F_0	*Qfo2H*	2H	ABG358	44.3	41.3-46	4.17	-108.7363	17.84	45.29
	Qfo5H	5H	ABC706	62.3	59.25-64.62	4.06	2.3544	15.63	
	Qfo7Hm	7H	ABC308	83.3	82.4-85.2	3.07	-62.3980	11.82	
فلورسانس حداکثر Fm	*Qfm2Ha*	2H	ABG358	44.3	40.25-48.47	4.27	-5.4251	19.76	87.27
	Qfm2Hb	2H	ABC165	165.2	171.64-165.34	9.35	6.3675	21.57	
	Qfm5Ha	5H	Ubi2	50.2	47.37-54.23	5.64	12.8200	27.29	
	*Qfm5H*b	5H	ABC482	173.0	167.85-178.35	3.35	6.3454	18.65	
حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	*Qfv/fm2H*	2H	ABG358	44.3	45.5-47.1	3.59	0.0232	16.63	56.30
	Qfv/fm3Hm	3H	ABG654	176.2	176.2-178.8	2.97	0.0139	11.14	
	Qfv/fm4Hm	4H	ABA003	61.2	55.1-64.2	3.30	0.0141	12.46	
	Qfv/fml5H	5H	ABC482	173.0	169.3-177.2	4.87	-0.9136	16.07	
محتوای آب نسبی برگ RWC	*Qrwc2H*	2H	ABC454	53.9	49.6-58.2	3.27	3.2536	23.17	44.51
	Qrwc5H	5H	ABC706	62.3	59.69-34.35	5.75	-4.9542	21.34	
کربوهیدرات‌های محلول در آب WSC	*Qwsc2Ha*	2H	ABG358	44.3	39.87-45.46	8.54	5.5215	26.45	56.16
	Qwsc2Hb	2H	CDO474B	70.3	69.24-73.65	4.45	0.9546	15.36	
	Qwsc5H	5H	ABG705	36.7	35.65-39.75	5.75	2.6542	14.35	
محتوای پرولین Proline content	*Qprol2Ha*	2H	ABG358	43.3	39.52-44.45	4.96	4.6525	14.36	77.20
	Qprol2Hb	2H	Adh8	64.0	62.54-66.54	6.54	-2.5426	11.52	
	Qprol3Hm	3H	ABG654	176.2	174.2-180.2	5.68	-1.5949	20.55	
	Qprol4Hm	4H	Adh4	58.9	54.9-61.2	2.54	-1.43.4	8.28	
	*Qprol5H*a	5H	Adh6	43.5	39.75-47.46	3.56	1.7029	11.26	
	*Qprol5H*b	5H	ABC482	173.0	170.29-168.25	3.49	1.1774	11.23	

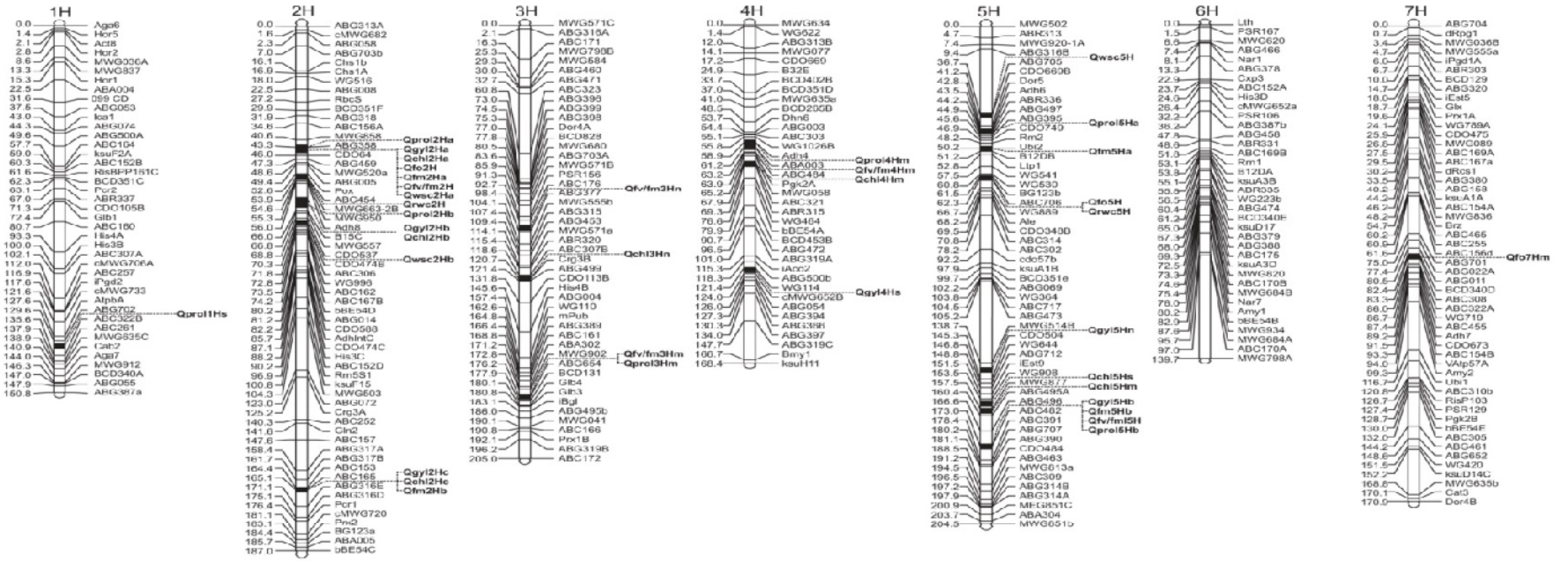
[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

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

Table 4. QTLs of physiological and biochemical traits in 72 DHs of barley in normal and drought stress conditions

صفات گیاهی Plant characteristics	نام QTL QTL	کروموزوم Chromosome	نزدیکترین نشانگر Nearest marker	موقعیت QTL QTL position	نمره LOD LOD score		اثر آللی Allelic effect		ضریب تبیین R^2 (%)	
					بدون تنش Normal	تنش Stress	بدون تنش Normal	تنش Stress	بدون تنش Normal	تنش Stress
عملکرد دانه Grain yield	*Qgyl2Ha*	2H	ABG358	44.3	3.84	4.25	-3.57	-2.65	15.67	18.35
	Qgyl2Hb	2H	Adh8	62.0	5.34	5.65	-1.94	-2.97	12.63	13.94
	Qgyl2Hc	2H	ABC165	165.2	3.64	4.45	1.53	2.64	12.36	15.25
	Qgyl4Hs	4H	WG114	122.4	-	3.11	-	-2.15	-	11.97
	Qgyl5H	5H	ABC482	173.0	6.85	5.64	2.37	3.64	16.12	15.96
	Qgyl5Hn	5H	MWG514B	141.7	3.74	-	3.25	-	12.09	-
محتوای کلروفیل برگ Chlorophyll content	*Qchl2Ha*	2H	ABG358	44.3	5.25	4.63	-2.78	-3.72	26.49	19.73
	Qchl2Hb	2H	Adh8	62.0	4.36	5.63	-2.36	-3.33	21.21	21.96
	Qchl2Hc	2H	ABC165	165.2	6.96	5.35	6.37	5.37	19.35	20.35
	Qchl3Hn	3H	Crg3B	120.7	2.79	-	1.38	-	13.27	-
	Qchl5Hs	5H	WG908	155.5	-	4.29	-	-2.50	-	21.04
فلورسانس حداقل F_0	*Qfo2H*	2H	ABG358	44.3	3.80	3.25	-79.77	-109.25	17.63	18.65
	Qfo5H	5H	ABC706	62.3	4.52	5.56	4.52	6.52	21.12	19.52
فلورسانس حداکثر Fm	*Qfm2Ha*	2H	ABG358	44.3	5.91	4.65	-5.70	-5.25	19.35	17.35
	Qfm2Hb	2H	ABC165	165.2	4.52	3.68	2.52	5.65	14.52	16.12
	Qfm5Ha	5H	Ubi2	50.2	4.10	4.09	14.37	13.68	29.87	27.27
	*Qfml5H*b	5H	ABC482	173.0	6.58	5.62	2.21	3.52	18.12	17.25
حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	*Qfv/fm2H*	2H	ABG358	44.3	3.83	3.25	0.02	0.04	16.60	14.68
	Qfv/fm3Hn	3H	ABC176	96.7	3.44	-	-0.03	-	18.28	-
	Qfv/fml5H	5H	ABC482	173.0	4.65	3.35	-2.25	-1.65	16.85	14.64
محتوای آب نسبی برگ RWC	*Qrwc2H*	2H	ABC454	53.9	3.36	2.82	2.59	2.75	26.25	22.08
	Qrwc5H	5H	ABC706	62.3	4.32	3.85	-2.25	-3.98	19.21	26.54
کربوهیدرات‌های محلول در آب WSC	*Qwsc2Ha*	2H	ABG358	44.3	4.62	5.27	-5.65	-4.33	21.52	24.65
	Qwsc2Hb	2H	CDO474B	70.3	4.25	4.56	0.89	0.97	14.35	12.98
	Qwsc5H	5H	ABG705	36.7	4.36	3.27	1.25	2.98	14.35	13.54
محتوای پرولین برگ Proline content	*Qprol1Hs*	1H	ABG702	131.6	-	3.30	-	-1.82	-	12.25
	Qprol2Ha	2H	ABG358	43.3	4.65	3.31	-4.65	-3.31	15.36	11.90
	Qprol2Hb	2H	Adh8	64.0	5.65	4.40	-3.65	-2.91	14.65	19.37
	*Qprol5H*a	5H	Adh6	43.0	3.02	3.75	2.36	2.25	12.68	12.65
	*Qprol5H*b	5H	ABC482	173.0	2.60	2.98	1.61	1.85	11.11	12.45

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]



شکل ۱- QTLهای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها: QTLهایی که در انتهای نام آنها n و s وجود ندارد در هر یک از شرایط بدون تنش، تنش خشکی و میانگین آنها پایدار هستند

Fig. 1. QTLs of physiological and biochemical traits in normal, drought stress conditions and mean of them: QTLs that don't have n and s in the ends of their name, in the non-stress, drought stress and mean of two conditions were stable

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

ضعیف و بسیار ضعیف بین صفات نیز به واسطهٔ عدم وجود QTL مشترک توجیه می‌شود.

گیاهان عالی دارای سیستم زندگی پویا می‌باشند و از جوانه زنی تا بلوغ دچار تغییر می‌شوند. الگوی تغییر در یک محیط از یک ژنوتیپ به ژنوتیپ دیگر یا در محیط‌های متفاوت برای یک ژنوتیپ بندرت یکسان می‌باشد. از مهم‌ترین اهداف به‌نژادگران نباتات، اصلاح ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا و کیفیّت برتر است که در محیط‌های متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (Yadav *et al*., 2003). این موضوع به ویژه برای بهنژادگران جو نیز صدق می‌نماید، زیرا این محصول چند منظوره در نقاط مختلف جهان با شرایط اقلیمی گوناگون کشت می‌شود. بطور کلی، دو روش اصلی برای دست یافتن به پایداری لازم برای یک رقم وجود دارد: اوّل، شناسایی QTLهای محیط غیراختصاصی (پایدار) یا QTLهای با حداقل اثر متقابل Q×E که در گزینش به کمک نشانگر برای دست‌ورزی صفات مفید باشند. دوّم، تهیه ارقام با سازگاری وسیع از طریق هرمی کردن QTLهای متفاوتی که هر یک به شرایط اقلیمی متفاوت سازگاری داشته باشد. با توجه به مطالب فوق، برای مقاصد به‌نژادی اوّلین موضوع پایداری در ظهور QTLهای نقشه‌یابی شده‌ای است که ممکن است کاندیدای گزینش به کمک نشانگر باشند. QTLهای پایدار، موجب پایداری نسبی کنترل ژنتیکی می‌شوند و بر اثر متقابل Q×E فائق می‌آیند. پایداری QTLها در محیط‌ها و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت، ناشی از کنترل صفات بوسیلهٔ تعداد اندکی مکان ژنی با اثرات زیاد است. این موضوع، 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 آزمایش اکثر QTLهای نقشه‌یابی شده کنترل کنندهٔ صفات در دو شرایط تنش خشکی و بدون تنش پایدار بودند، بنابراین در صورت مشابه بودن نتایج در مناطق مختلف محیطی ممکن است از آنها در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. کاربرد گزینش به کمک نشانگر برای صفاتی چون عملکرد و کیفیّت مالت سازی در این جامعه نیز گزارش شده است (Romagosa *et al*., 1999 ؛ Ayoub *et al*., 2003). پیدا کردن نواحی کروموزومی کنترل کننده صفات مورد مطالعه، آغازی برای استفاده از این QTLها در جهت بهبود ارقام زراعی است. هر چند نقشه کشی با تراکم بالا و افزایش تراکم نشانگرها در ناحیه QTLها سبب شناسایی پیوستگی شدیدتر برخی از آنها با نشانگرهای مناسب می‌شود. با توجه به وجود تنوع آب و هوایی در سال‌ها و مناطق مختلف، تقویت اعتبار QTLهای شناسایی شده، مستلزم بررسی‌های بیشتر روی همین زمینه ژنتیکی و سایر زمینه‌های ژنتیکی در مناطق متعددی از حوزه‌های آب و هوایی است. این موضوع امکان ارزیابی دقیق‌تر و بررسی اثر متقابل محیط×QTL برای سنجش پایداری QTLها را فراهم می‌سازد.

در دو محیط تنش و بدون تنش ۷۲ جایگاه واجد QTL از پایداری نسبی برخوردار بودند و بقیه پایدار نبودند، به عبارت دیگر در پاره‌ای از موارد برای یک صفت در دو محیط مورد بررسی، QTLهای متنوعی بدست آمد. جوامع به‌نژادی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر متقابل ژنوتیپ در محیط نشان می‌دهند. در این حالت حداقل پاره‌ای از ژن‌ها QTLهایی را بروز می‌دهند که اثر متقابل QTL در محیط نشان می‌دهند. اثر متقابل QTL در محیط به صورت تغییر در تعداد QTLها یا تغییر در اندازه اثر آنها در محیط‌های متفاوت تظاهر می‌یابد. بنابراین در تجزیه QTL، تکرار آزمایش در چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی برخوردار باشد، زیرا بعضی از QTLها محیط اختصاصی هستند و در صورت عدم تکرار آزمایش در محیط‌های متفاوت قابل شناسایی نمی‌باشند. عوامل محیطی از جمله تنش خشکی اندازه‌های کمّی صفات فیزیولوژیک را تحت تأثیر قرار می‌دهند، به عبارت

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

دیگر میزان تنوع ممکن است در درجات متفاوت خشکی متغیّر باشد و موجب ناپایداری QTLها گردند. علاوه بر این خطا در آزمایش‌های مختلف نیز ممکن است موجب ناپایداری گردد.

اثر بزرگ QTL مجاور نشانگر ABG358 روی کروموزوم 2H بر عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حداقل و حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II و کربوهیدرات‌های محلول یا اثر بزرگ QTL مجاور نشانگر ABC482 روی کروموزوم 5H بر عملکرد دانه، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II و محتوای پرولین برگ یا اثر بزرگ QTL مجاور نشانگر ABC165 روی کروموزوم 2H بر عملکرد دانه، محتوای کلروفیل برگ و فلورسانس حداکثر نشانگر این است که احتمالاً یک یا تعدادی ژن خوشه‌ای کنترل کننده صفات فیزیولوژیک در این نواحی از کروموزوم‌ها جای گرفته‌اند. ژن‌های خوشه‌ای صفات، ممکن است موجب همپوشانی QTLها شوند. منصور و همکاران (Mansur *et al*., 1993) و ارف و همکاران (Orf *et al*., 1999)، QTLهای خوشه‌ای با آثار شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و خوابیدگی را در سویا گزارش نمودند. سیاه‌سر و همکاران (Siahsar *et al*., 2010 ؛ Siahsar *et al*., 2009a ؛ Siahsar *et al*., 2009b) تأثیر QTLهای خوشه‌ای بر صفات کیفی علوفه را گزارش کردند. سیاه سر و نارویی (Siahsar and Narouei, 2010) QTLهای خوشه‌ای با آثار شدید بر صفات فیزیولوژیک را در جو گزارش نمودند.

این آزمایش از معدود گزارش‌های تجزیه QTL مرتبط با صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در گیاه جو محسوب می‌شود. در این تحقیق خصوصیاتی شناسایی شدند که می‌توانند در برنامه‌های انتخاب لاین‌های جو با عملکرد بیشتر مورد استفاده قرار گیرند. در این آزمایش ۸۵ جایگاه واجد QTL برای صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی شناسایی شدند که تعداد، نوع و اثر ۷۲ جایگاه در مکان‌های متفاوت پایدار بود، بنابراین در صورت تأئید نتایج مشابه احتمالاً از آنها بتوان در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. پایداری QTLها در محیط‌های متفاوت ناشی از کنترل صفات به وسیله تعداد اندکی مکان ژنی با آثار زیاد است. QTLهای پایدار موجب پایداری نسبی کنترل ژنتیکی صفات می‌شوند و بر اثر متقابل QTL در محیط فائق می‌آیند، بنابراین دستیابی به نواحی کروموزومی کنترل کننده صفات مورد مطالعه مکمل برنامه‌های به‌نژادی است. برای استفاده دقیق از این QTLها جهت بهبود ارقام زراعی به مطالعات تکمیلی بیشتری در سال‌ها، مکان‌ها و مواد ژنتیکی بیشتر و متفاوت نیاز است.

منابع مورد استفاده

References

Abdoshahi, R. A., M. Omidi, A. R. Talei and B. Yazdi Samadi. 2009. Mapping QTLs controlling drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum*). J. Agric. Res. 7(2): 527-539.

Aminfar, Z., M. Dadmehr, B. Korouzhdehi, B. A. Siahsar and M. Heidari. 2011. Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in barley at the seedling stage. Afric. J. Biotechnol. 10(44): 8794-8799.

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

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

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

Bates, I. S., R. P. Waldem and I. D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant Soil. 39: 205-207.

Baum, M., S. Grando, G. Bakes, A. Jahoor and S. Ceccarelli. 2003. QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environments identified in recombinant inbred lines of the cross Arta×*H. spontaneum*. Theor. Appl. Genet. 107: 1215–1225.

Chen, F. and P. M. Hayes. 1989. A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using in vitro floret and tiller culture. Theor. Appl. Genet. 77: 701-704.

Christopher, J. T., A. M. Manschadi, G. L. Hammer and E. Boierell. 2008. Developmental and physiological traits associated with high yield and stay-green phonotype in wheat. Aust. J. Agric. Res. 59: 54-364.

Gutierrez-Rodriguez, M., M. P. Reynolds, J. A. Escalante-Estrada and M. T. Gutierrez-Rodriguez. 2004. Association between canopy reflectance indices and yield and physiological traits in bread wheat under drought and well-irrigated conditions. Aust. J. Agric. Res. 55: 1139-1147.

Habash, D., M. P. Percival and N. R. Baker. 1985. Rapid chlorophyll fluorescence technique for the study of penetration of photosynthetically active herbicides into leaf tissue. Weed Res. 25: 389–395.

Hayes, P. M. 1992. Economic trait loci (quantitative trait loci = QTL) analysis progress report. North American Barley Genome Mapping Project (NABGMP). Barley Genet. Newsl. 21: 30-31.

Kleinhofs, A., A. Kilian, M. A. Saghai Maroof, R. M. Biyashev, P. Hayes, F. Q. Chen, N. Lspitan, A. Fenwick, T. K. Blake, V. Kanazin, E. Ananiev, L. Dahleen, D. Kurdna, J. Bollinger, S. J. Knapp, B. Liu, M. Sorrells, M. Heun, J. D. Franckowiak, D. Hoffman, R. Skadsen and B. J. Stefffenson. 1993. A molecular, isozymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare* L.) genome. Theor. Appl. Genet. 86:705-712.

Liang, G. H. and T. L. Walter 1968. Heritability estimates and gene effects for agronomic trials in grain sorghum. Crop Sci. 8: 77-80.

Manette, A. S., C. J. Richard, B. Carre and W. Morhinweg. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci. 28: 256–531.

Mansur, L. M., K. G. Lark, H. Kross and A. Oliveira. 1993. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). Theor. Appl. Genet. 86: 907-913.

Matin, M. A., J. H. Brown and H. Ferguson. 1989. Leaf water potential, relative water content and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. Agron. J. 81: 100-105.

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

Orf, J. H., K. Chase, T. Jarvik, L. M. Mansur, P. B. Cregan, F. R. Adler and K. G. Lark. 1999. Genetics of

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. Crop Sci. 39: 1642-1651.

Panse, V. G. 1957. Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. Indian J. Genet. 17: 317–328.

Peighambari, S. A., B. Yazdi Samadi., A. Nabipour, G. Charmet and A. Sarrafi. 2005. QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. Plant Sci. 169: 1008-1013.

Pessarakli, M. 1999. Handbook of plant and crop stress. Marcel Dekker. Inc. PP. 697.

Romagosa, I., F. Han, S. E. Ullrich, P. M. Hayes and D. Wesenberg. 1999. Verification of QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross. Mol. Breed. 5: 143-152.

Shahbazi, H., M. R. Bihamta, M. Taeb and F. Darvish. 2009. Inheritance of chlorophyll fluorescence parameters and their correlations with terminal drought tolerance in wheat. J. Crop Weed Ecophysiol. (J. Agric. Sci.). 3(10):53-65.

Siahsar, B. A., A. R. Taleei, S. A. Peyghambari, M. R. Naghavi, A. M. Rezaee and Sh. A. Kohkan. 2009a. QTL Analysis of forage quantity and quality-related traits of barley. J. Sci. Technol. Agric. Natur. Ressor. 13: (47):195-208. (In Persian with English abstract).

Siahsar, B. A., S. A. Peighambari, A. R. Taleii, M. R. Naghavi, A. Nabipour and A. Sarrafi. 2009b. QTL analysis of forage quality traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). Cereal Res. Commun. 37(4): 479-488.

Siahsar, B. A., A. R. Taleei, S. A. Peighambari and M. R. Naghavi. 2010. Mapping of forage quality related genomic locations of barley under drought stress condition. Iranian J. Field Crop Sci. 40(4): 35-45. (In Persian with English abstract).

Siahsar, B. A. and M. Narouei. 2010. Mapping QTLs physiological traits associated with salt tolerance in Steptoe×Morex doubled haploid lines of barley at seedling stage. J. Food Agric. Environ. 8(2): 751–759.

Teulat, B., O. Merah, I. Souyris and D. This. 2001. QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. Theor. Appl. Genet. 103: 774–787.

Therrien, M. C. 2003. Heritability estimates for forage quality in barley. Barley Genet. Newsl. 33:16-17.

This, D., C. C. Borris, I. Souyris and B. Teulat. 2000. QTL study of chlorophyll content as a genetic parameter of drought tolerance in barley. Barley Genet. Newsl. 30: 20.

Yadav, R. S., F. R. Bidinger, C. T. Hash, Y. P. Yadav, O. P. Yadav, S. K. Bhatnagar and C. J. Howarth. 2003. Mapping and characterization of QTL×E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. Theor. Appl. Genet. 106: 512-520.

Yang, D. L., J. R. Lian, C. X. Ping and L. Wei. 2007. Quantitative trait loci mapping for chlorophyll fluorescence and associated traits in wheat (*Triticum aestivum*). J. Integrat. Plant Biol. 49(5): 646-654.

Yemen, E. W. and A. J. Willis. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracted by anthrone. Biochem. J. 57: 508-514.

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition

Fakheri, B. A[1]. and L. Mehravaran[2]

ABSTRACT

Fakheri, B. A. and L. Mehravaran. 2014. QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition**. Iranian Journal of Crop Sciences.15(4): 367-386. (In Persian).**

To map genomic locations controlling physiological and biochemical characteristics of barley under normal and drought stress conditions and to determine their relationships with grain yield an experiment was conducted at Research Farm, College of Agriculture, University of Zabol in 2011.The experiment was carried out using two randomized complete block designs with three replications under non-stress and drought stress conditions. Plant materials were 72 doubled haploid lines andtheir parents (Steptoe and Morex). Physiological and biochemical traits such as grain yield, chlorophyll content, F_0, Fm, Fv/Fm, RWC, WSC and proline content were measured. QTL analysis was separately conducted by composite interval mapping (CIM) method for each trait, experiment, and for mean of two experiments. Barley molecular marker linkage map comprised of 327 RFLP markers with 1226.3 cM length and 3.75 cM mean distance. There were significant diffrences among genotypes for all traits and transgressive segregations were also observed in both directions (positive and negative). Eighty five QTLs controlling different traits were identified from which 72 were stable. Phenotypic variances explained by these QTLs varied from 8.28% for proline content to 25.66% for Fm. The highest LOD scores were obtained for Fm on chromosome 2H. Stable QTLs can be used by Marker Assisted Selection (MAS).

Key words: Barley, Biochemical traits, Drought stress, Mapping, Physiological traits and QTL.

[DOR: 20.1001.1.15625540.1392.15.4.6.0]

Received: December, 2012 Accepted: October, 2013

1- Associated prof., University of Zabol, Zabol, Iran (Corresponding author) (Email: ba_fakheri@yahoo.com)
2- Former M.Sc student, University of Zabol, Zabol, Iran