ژنتیک نوین
دوره دهم، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۴
صفحه ۳۲۸-۳۱۳

نقشه‌یابی نواحی ژنومی کنترل‌کننده برخی صفات فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری در رگه‌های خالص نوترکیب گندم

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

براتعلی فاخری*[۱]، سمیرا دباغ[۲]

۱- به ترتیب دانشیار و دانشجوی کارشناسی‌ارشد، دانشگاه زابل.

Fakheri BA*[1], Dabbagh S[2]

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 تنش شوری، آزمایشی در قالب طرح آلفا لاتیس 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 (کارتنوئید)، غلظت سدیم، غلظت پتاسیم و نسبت آنها اندازه‌گیری شدند. تجزیه QTL با استفاده از نقشه پیوستگی ژنتیکی شامل ۴۷۵ نشانگر AFLP، SSR و DArT به طول ۱۴۴۰/۴ و متوسط فاصله ۳/۰۳ سانتی‌مورگان با نسخه ۲/۵ نرم‌افزار QTL کارتوگرافر به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) انجام گرفت. نتایج تجزیه واریانس مرکب تفاوت معنی‌دار بین لاین‌ها را برای کلیه صفات مورد بررسی نشان داد. حداکثر همبستگی بین محتوای کلروفیل b و محتوای کارتنوئید مشاهده شد. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۲۳ جایگاه واجد QTL (۱۰ و ۱۳ جایگاه به ترتیب برای شرایط نرمال و تنش شوری) نقشه‌یابی شد. واریانس فنوتیپی تبیین شده به وسیله این QTLها از ۶/۸۰ تا ۱۵/۶۵ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی به ترتیب برای نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و محتوای کارتنوئید در شرایط تنش شوری بدست آمد. نمره LOD در دامنه ۷/۸۷-۳/۱۰ قرار داشت. بیشترین و کمترین نمره LOD به ترتیب متعلق به QTLهای نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در شرایط تنش شوری بود. QTLهای Q6ARWC کنترل کننده محتوای آب نسبی برگ، Q3APro کنترل کننده محتوای پرولین، Q6AK کنترل‌کننده غلظت پتاسیم و Q4ANa/K کنترل کننده نسبت غلظت سدیم به پتاسیم در محیط‌های متفاوت مورد مطالعه تظاهر یافتند و از پایداری لازم برخوردار بودند. بنابراین احتمالا 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 تنش شوری در مراحل بحرانی رشد شود.

واژه‌های کلیدی

تنش شوری
صفات فیزیولوژیک
گندم
مکان ژن‌های صفات کمی

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

مقدمه

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 فتوسنتزی 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 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 شناخت ساز وکارهای 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 فتوسنتزی 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 ـ دهیدروژناز) و تولید آن می‌باشد (Vieira Santos 2004). کلروفیل a، b و c (کارتنوئید) گیاهان آلی اساسی‌ترین رنگدانه‌های فتوسنتزی بوده و نقش بسزایی در جذب و بهره‌وری از انرژی نوری و در نتیجه افزایش کارایی فتوسنتزی دارند (Pan and Dong 1995) به طوری‌که همبستگی نرخ فتوسنتز و محتوای کلروفیل برگ مثبت می‌باشد (Thomas et al. 2005). شوری منجر به تخریب ساختار کلروپلاست‌ها و عدم پایداری ترکیب‌های رنگیزه ـ پروتئین می‌شود (Abd-Elsamad and Shaddad 1996).

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 فتوسنتز 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 به‌عنوان واکنش میان مدت به تنش، شاخصی برای تنظیم اسمزی در شرایط تنش می‌باشد. در گیاهان تحت تنش شوری متابولیسم 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 Cl^- و Na^+ افزایش و میزان یون‌های Ca^{2+}، Mg^{2+} و 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 فوق‌العاده مهم برای مقابله با تجمع شوری در بسیاری از گونه‌های گیاهی مطرح است (Ashraf and Khanum 1997).

ازآنجا 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 مکان‌یابی 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 (Phillinpa 1998). وقتی نشانگری (هایی) با QTL پیوسته باشند، انتخاب به

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

کمک نشانگر، انتخاب بر اساس ژنوتیپ خواهد بود و پاسخ به گزینش 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). با استفاده از تجزیه QTL با نشانگرهای AFLP، RFLP و ریزماهواره برای دفع Na^+، ژن‌هایی که با *NAX1* و *NAX2* مشخص شده به ترتیب روی بازوی‌های بلند کروموزوم 2A و 5A گندم دروم نقشه‌یابی شده است (Munns et al. 2003; Lindsay et al. 2004; James et al. 2006). QTLهای TmHKT7-A2 و TmHKT1;5-A (HKT8) به ترتیب نماینده *NAX1* روی بازوی بلند کروموزوم 2A و *NAX2* روی بازوی بلند کروموزوم 5A می‌باشند. ژن همولوگ *NAX2* روی بازوی بلند کروموزوم 5D (*Kna1*) مسئول مقاومت به شوری زیاد در گندم نان است (Byrt et al. 2007). Ma et al. (2007) 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 روی کلیه کروموزوم‌های گندم به جز 1D،1B ، 4B، 5D و7D شناسایی کردند. Genc et al. (2010) جمعیت ۱۵۲ لاین هاپلوئید 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^+ تحت عنوان *HKT1* نقشه‌یابی کردند که روی کروموزوم 2A واقع شده بود. این QTL با جایگاه ژنی *Nax1* در گندم دوروم که توسط Lindsay et al. (2004) پیدا شده، هم‌مکان بود. Mahdinejad et al. (2014) در بررسی جامعه لاین‌های نوترکیب حاصل از تلاقی SeriM82 و Babax در شرایط طبیعی و تنش شوری برای صفات فنولوژیک روز تا سنبله‌دهی و روز تا گرده‌افشانی به ترتیب ۲ و ۳ جایگاه واجد QTL و برای صفات مورفولوژیک تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در سنبله، عملکرد بیولوژیک، وزن هزار دانه، شاخص برداشت و عملکرد دانه به ترتیب ۱، ۲، ۳، ۱، ۳ و ۲ جایگاه واجد QTL شناسایی کردند. Fakheri and Khalegh Babaki (2014) در تجزیه QTL صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک همین جامعه 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 کنترل‌کننده 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 گزینش به کمک نشانگر می‌باشد.

مواد و روش‌ها

جمعیت مورد مطالعه شامل نسل $F_{8:9}$ رگه‌های خالص نوترکیب حاصل از تلاقی دو رقم هگزاپلوئید خالص بهاره و نیمه پاکوتاه گندم به نام‌های Seri M82 (نسبتاً حساس به تنش‌های محیطی با تاریخچه انتخاب M31 IBWSN S-1 MX196-97) و Babax (شدیداً مقاوم به تنش‌های محیطی با تاریخچه انتخاب CM92066-J-0Y-0M-0Y-4M-0Y-0MEX-48BBB-0Y) است. 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 ۹۲-۱۳۹۱ 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، حداکثر مطلق دما ۴۹ و حداقل مطلق آن ۷- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. میانگین سالانه رطوبت نسبی ۳۹/۲۰ درصد و میانگین بارندگی و تبخیر سالانه به ترتیب ۵۳ و ۵۰۰۰-۴۰۰۰ میلی‌متر است. هر لاین در۶ 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

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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 (کارتنوئید)، 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 گرده‌افشانی اندازه‌گیری شدند. محتوای پرولین با استفاده از روش Bates et al. (1973) اندازه‌گیری شد. محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب با استفاده از روش Irigoyen et al. (1992) و براساس میزان جذب آنها با دستگاه اسپکتروفتومتر مدل 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 and El-Enany (1994) پس از استخراج با دستگاه فلیم فتومتر 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.

$$K \text{ یا } Na \text{ (mg/g)} = X\times100/1000\times1000/2 \qquad (۱)$$

برای اندازه‌گیری محتوای کلروفیل a، b و c (کاروتنوئید) از روش Arnon (1949) استفاده شد. در نهایت محتوای کلروفیل a، b و c (کارتنوئید) 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).

$$\text{گرم}=\{۱۲/۷(X_{۶۶۳})-۲/۶۹(X_{۶۴۵})\}\times V/(W\times۱۰۰۰) \qquad (۲)$$

بافت/میلی‌گرم کلروفیل a

$$\text{گرم}=\{۲۲/۹(X_{۶۴۵})-۴/۶۸(X_{۶۶۳})\}\times V/(W\times۱۰۰۰) \qquad (۳)$$

بافت/میلی‌گرم کلروفیل b

$$\text{گرم}=\{۷/۶۰(X_{۴۸۰})-۱۴/۹۰(X_{۵۱۰})\}\times V/(W\times۱۰۰۰) \qquad (۴)$$

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 برگ، TW وزن برگ اشباع شده و DW وزن خشک برگ می‌باشد.

$$RWC\ (\%) = (FW-DW)/(TW-DW)\times100 \qquad (۵)$$

پس از میانگین‌گیری از ده نمونه مورد اندازه‌گیری از هر پلات، تجزیه‌های آماری برای کلیه صفات شامل تجزیه واریانس مرکب برای دو شرایط تنش شوری و بدون تنش با رویه Mixed Model نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۲ انجام گرفت. همبستگی ساده فنوتیپی بین صفات برای هر یک از دو شرایط نرمال و تنش شوری محاسبه شد. آماره‌های توصیفی برای هر صفت به طور مجزا برای هر یک از شرایط نرمال و تنش 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 ($\overline{x}_{RIL} - \overline{x}_p$)، تفکیک متجاوز 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 فنوتیپی (PCV) از تجزیه واریانس مرکب ژنوتیپ‌ها حاصل شد. بدین منظور ابتدا واریانس‌های ژنتیکی، فنوتیپی و محیطی با مساوی قرار دادن اجزای مورد انتظار (امید ریاضی) واریانس‌ها با میانگین مربعات مربوط محاسبه شد. سپس ضرایب تنوع ژنتیکی، محیطی و فنوتیپی از نسبت انحرافات معیار به میانگین تعیین شد. توارث پذیری خصوصی صفات با استفاده از فرمول $h^2 = \left[1-\left(MS_{G\times E} / MS_G\right)\right]/2$ (Therrien 2003) محاسبه شد. پیشرفت ژنتیکی از حاصل‌ضرب دیفرانسیل گزینش استاندارد شده، قابلیت توارث و انحراف معیار فنوتیپی 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 ۱۴۴۰/۴ و متوسط فاصله ۳/۰۳ سانتی‌مورگان بود. این نقشه کلیه کروموزوم‌های گندم را به جز کروموزوم 3D در بر گرفت. تجزیه QTL به طور مجزا برای هریک از شرایط تنش شوری و نرمال انجام گرفت.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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

منابع تغییران	درجه آزادی	میانگین مربعات								
		Pro	WSC	Chla	Chlb	Chlc	RWC	Na^+/K^+	Na^+	K^+
محیط	۱	۸/۰۵**	۳۳/۴۳**	۱۵۱/۰۸**	۵۸/۷۵**	۸۴/۱۷**	۴/۵۸^{ns}	۰/۰۱**	۳/۴۸**	۲۳۴/۴۷**
تکرار (محیط)	۲	۰/۰۰۷	۰/۱۴۳	۰/۰۳۳	۰/۰۱۴	۰/۲۴۷	۳۶/۵۸۴	۰/۰۰۰۳	۰/۲۵۲	۲۶۷/۸۹۰
بلوک (تکرار×محیط)	۱۶	۰/۰۴	۰/۰۵۳	۰/۰۵۰	۰/۰۴۹	۰/۰۵۴	۵۳/۷۱۶	۰/۰۰۰۳	۰/۰۱۱	۱۱/۷۴۵
ژنوتیپ	۱۶۸	۰/۰۹۸**	۲/۰۹۹**	۱/۵۱۰**	۰/۹۴۲**	۶۷۸/۱**	۳۶۸/۴۶۰**	۰/۰۰۰۸**	۰/۰۶۶**	۸/۲۴۵**
ژنوتیپ×محیط	۱۶۸	۰/۰۲۳**	۰/۳۰۷**	۰/۴۴۶**	۰/۳۰۱**	۰/۶۷۴**	۱۷۷/۹۷۱**	۰/۰۰۰۴**	۰/۰۲۷*	۶/۲۵۰**
خطا	۳۲۰	۰/۰۸۴	۰/۲۴۶	۰/۲۳۷	۰/۲۲۵	۰/۲۳۵	۵/۴۵	۰/۰۱۹	۰/۱۰۷	۲/۷۸۵
ضریب تغییرات (٪)		۲۳/۸	۱۸/۶	۱۷/۵	۲۸/۳	۱۱/۸	۱۱/۳۲	۲۳/۰	۲۸/۳۶	۱۹/۷۹
ضریب تبیین (٪)		۹۳/۱	۹۵/۸	۹۶/۴	۹۴/۴	۹۶/۵	۹۱/۲	۶۵/۸	۸۴/۹	۷۵/۴

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro) محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم

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 سانتی‌مورگان (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 (r^2 کل) توجیه می‌شد، محاسبه شد. برای تعیین اینکه آیا دو پیک مجاور هم نماینده QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه‌ای مربوط می‌شوند، از اُفت مقدار LOD بین دو پیک استفاده شد [اگر بین دو پیک مجاور اُفتی به اندازه LOD≥۲ یا LRS≥۹/۲۱ وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت (Fakheri and Khalegh Babaki 2014 ؛ Fakheri and Mehravaran 2014)]. تجزیه QTL با نرم‌افزار WinQTL Cartographer 2.5(Wang et al. 2007) انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم و والدین آنها (Seri M82 و Babax) در جدول ۱ نشان داده شده است. اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. این مسئله، دلالت بر وجود تنوع قابل‌ملاحظه در جمعیت مورد بررسی بود. از آنجا که این جامعه لاین‌های نوترکیب خالص هستند، بنابراین تنوع موجود در این جمعیت غالباً ناشی از آثار افزایشی است. Mahdinejad et al. (2014) تنوع مشابهی را در این جامعه برای صفات فنولوژیک و مورفولوژیک تحت تنش شوری و Fakheri and Khalegh Babaki (2014) برای صفات فیزیولوژیک و مورفولوژیک مرتبط با جوانه زنی در شرایط تنش اسمزی گزارش کردند. اثر محیط برای کلیه صفات به جز محتوای رطوبت نسبی ($P>۰/۰۵$) در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. بنابراین محیط‌های گوناگون در بروز صفات اثر متفاوتی داشته‌اند. اثر متقابل ژنوتیپ × محیط نیز برای کلیه صفات به جز غلظت سدیم ($P≤۰/۰۵$) بسیار معنی‌دار ($P≤۰/۰۱$) بود. در نتیجه ارقام در محیط‌های مختلف عکس‌العمل‌های متفاوتی نشان داده‌اند.

اختلاف بین میانگین فنوتیپی والدین در شرایط نرمال برای صفات محتوای کاروتنوئید (کلروفیل c) و محتوای آب نسبی برگ در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود. این اختلاف برای سایر صفات معنی‌دار نبود (جدول۲). در شرایط تنش شوری تنوع بین والدین برای صفات محتوای رطوبت نسبی برگ و نسبت غلظت سدیم به پتاسیم بسیار معنی‌دار ($P≤۰/۰۱$)، برای محتوای پرولین، محتوای کاروتنوئید، غلظت سدیم و پتاسیم معنی‌دار ($P≤۰/۰۵$) و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار ($P>۰/۰۵$) 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 معنی‌دار بین والدین برای

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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 معنی‌دار 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 معنی‌دار نمی‌باشد. میانگین والدین برای کلیه صفات مورد مطالعه در دامنه تغییرات نتاج قرار داشت و ژنوتیپ‌های پست‌تر و برتر از هر دو والد بدست آمد. ژنوتیپ‌های 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 پرولین، محتوای رطوبت نسبی و غلظت سدیم در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار ($P>0/05$) بود (جدول ۲). در شرایط تنش شوری این اختلاف برای نسبت غلظت سدیم به پتاسیم در سطح احتمال یک درصد، برای محتوای کلروفیل a و محتوای رطوبت نسبی برگ در سطح احتمال پنج درصد و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود (جدول۳). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که رگه‌های خالص نوترکیب مورد مطالعه تا حدودی نماینده تعداد کل لاین‌های خالص ممکن حاصل از تلاقی Seri M82 و Babax 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 پتاسیم، غلظت سدیم و پتاسیم در سطح احتمال یک درصد و برای سایر صفات در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). در شرایط تنش شوری اختلاف 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 پتاسیم بسیار معنی‌دار ($P\leq0/01$) و برای صفات محتوای پرولین، محتوای رطوبت نسبی برگ و نسبت غلظت سدیم به پتاسیم معنی‌دار ($P\leq0/05$) 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 پتاسیم و غلظت سدیم ($P\leq0/05$) و پتاسیم ($P>0/05$) بسیار معنی‌دار ($P\leq0/01$) بود. در شرایط تنش شوری کلیه صفات به جز غلظت پتاسیم ($P>0/05$) و محتوای پرولین، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کلروفیل b، نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و غلظت سدیم ($P\leq0/05$) در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بودند. این مسئله، احتمالاً بیان کننده i وجود تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی است. درنتیجه، آل‌های 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 مرتبط با جوانه زنی این جامعه در شرایط نرمال و تنش اسمزی، Mahdinejad et al. (2014) در بررسی صفات فنولوژیک و مورفولوژیک این جامعه در شرایط تنش شوری و Fakheri and Mehravaran (2014) در بررسی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی جو در شرایط تنش خشکی برای کلیه صفات مورد بررسی تفکیک متجاوز از والدین گزارش کردند.

در شرایط نرمال، بیشترین ضریب تنوع فنوتیپی مربوط به محتوای رطوبت نسبی (۵۷/۹۰ درصد) و پس از آن به ترتیب مربوط به محتوای کاروتنوئید (۳۱/۷۲ درصد)، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۲۲/۱۷ درصد)، غلظت پتاسیم (۲۰/۴۶ درصد) و محتوای کلروفیل b (۱۹/۴۸ درصد) بود. در شرایط تنش شوری، بیشترین ضریب تنوع فنوتیپی مربوط به محتوای رطوبت نسبی برگ (۶۲/۵۱ درصد) و پس از آن به ترتیب مربوط به محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۲۰/۸۹ درصد)، غلظت پتاسیم

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

جدول ۲- آماره‌های توصیفی ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، توارث‌پذیری 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	۲/۳۶	۲/۷۸	۳/۲۶	۲/۷۳	۳/۵۲	Seri M82(P_1)
۱۳/۲۶	۱/۲۴	۰/۱۰	۳۸/۶۸	۲/۶۱	۲/۸۹	۳/۵۱	۲/۸۴	۳/۶۰	Babax(P_2)
$-۱/۸۳^{ns}$	$-۰/۰۲^{ns}$	$-۰/۰۱^{ns}$	$-۸/۹۵^{*}$	$-۰/۲۵^{*}$	$-۰/۱۱^{ns}$	$-۰/۲۵^{ns}$	$-۰/۱۱^{ns}$	$-۰/۰۸^{ns}$	P_1-P_2
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_{RIL}
۱۲/۲۷	۱۲/۹۸	۱۸/۳۷	۲۲/۲۵	۲۹/۰۰	۲۷/۰۲	۲۱/۱۰	۲۷/۶۰	۲۸/۴۴	CV_{RIL}
$۱/۲۳^{ns}$	$-۰/۰۹^{*}$	$-۰/۰۱^{ns}$	$۱۲/۸۶^{*}$	$-۰/۰۳^{ns}$	$-۰/۶۰^{ns}$	$-۰/۰۳^{ns}$	$-۰/۶^{ns}$	$-۰/۸۵^{*}$	$\bar{x}_{RIL}$-$\bar{x}_P$
$-۰/۹۶^{ns}$	$-۰/۲۰^{*}$	$-۰/۰۳^{*}$	$-۷/۲۳^{*}$	$-۱/۷۶^{**}$	$-۱/۳۸^{**}$	$-۱/۷۶^{**}$	$-۱/۳۸^{*}$	$-۲/۴۸^{**}$	$GG_N=W_{RIL}-W_P$
$۵/۰۰^{**}$	$۰/۵۳^{**}$	$۰/۰۶^{**}$	$۴۴/۵۴^{**}$	$۰/۷۷^{**}$	$۱/۳۲^{**}$	$۰/۷۶^{*}$	$۱/۱۵^{**}$	$۰/۳۹^{*}$	$GG_p=B_{RIL}-B_p$
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	$GC_{5\%}$
۱۲/۱۵	۹۹/۱۳	۹۴/۲۱	۶۶/۹۵	۶۵/۲۳	۷۹/۰۶	۷۵/۵۰	۸۰/۸۹	۹۷/۴۳	H^{2}

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم؛ Na غلظت سدیم؛ K غلظت پتاسیم.

جدول ۳- آماره‌های 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 شوری.

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_1)
۱۵/۷۰	۱/۴۴	۰/۱۲	۸۰/۲۶	۳/۱۰	۱/۹۲	۲/۵۶	۲/۳۱	۱/۸۷	Babax(P_2)
$-۳/۳۷^{*}$	$-۰/۲^{*}$	$-۰/۰۸^{**}$	$-۳۷/۹۰^{**}$	$-۰/۲۰^{*}$	$-۰/۰۷^{ns}$	$-۰/۰۱^{ns}$	$-۰/۳۲^{ns}$	$-۰/۲۲^{*}$	P_1-P_2
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_{RIL}
۱۲/۸۰	۱۱/۸۰	۱۱/۸۰	۲۷/۵۳	۲۸/۵۹	۲۵/۳۳	۲۹/۸۵	۲۹/۹۵	۱۳/۹۱	CV_{RIL}
$۱/۳۷^{ns}$	$-۰/۰۱^{ns}$	$۱/۲۳^{**}$	$-۸/۶۹^{*}$	$۰/۰۲^{ns}$	$-۰/۱۳^{ns}$	$-۰/۵۶^{*}$	$۰/۳۶^{ns}$	$-۰/۱۳^{ns}$	$\bar{x}_{RIL}$-$\bar{x}_P$
$-۲/۸۹^{ns}$	$-۰/۲۱^{*}$	$-۰/۰۳^{*}$	$-۲۲/۴۲^{**}$	$-۱/۴۲^{**}$	$-۰/۴۳^{*}$	$-۱/۱۹^{**}$	$-۰/۵۰^{*}$	$-۰/۴۷^{*}$	$GG_N=W_{RIL}-W_P$
$۷/۴۰^{**}$	$۰/۴۵^{**}$	$۰/۰۲^{*}$	$۹/۴۹^{*}$	$۴/۳۰^{**}$	$۱/۶۴^{**}$	$۱/۵۳^{**}$	$۲/۳۲^{**}$	$۰/۶۵^{*}$	$GG_p=B_{RIL}-B_p$
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	$GC_{5\%}$
۱۳/۰۳	۹۸/۸۶	۹۴/۷۶	۷۰/۹۱	۷۴/۷۶	۷۶/۹۵	۷۹/۰۳	۷۹/۱۵	۹۵/۹۰	H^{2}

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم؛ Na غلظت سدیم؛ K غلظت پتاسیم.

(۲۰/۰۲ 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 نرمال و تنش شوری) تعلق داشت. در شرایط نرمال بیشترین ضریب تنوع ژنتیکی مربوط به محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۱۹/۹۱ درصد) و پس از آن محتوای کارتنوئید (۱۶/۷۲

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

درصد) بود. در شرایط تنش شوری، صفات محتوای کارتنوئید (۱۸/۷۵ درصد) و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۱۸/۵۹ درصد) دارای بیشترین ضریب تنوع ژنتیکی بودند (جدول۳). بالا بودن ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی برای صفات محتوای رطوبت نسبی برگ، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای کارتنوئید و محتوای کلروفیل b نشان دهنده این است که این صفات نقش تعیین‌کننده‌ای در تنوع فنوتیپی و ژنتیکی دارند. توارث‌پذیری صفات از ۱۲/۱۵ تا ۹۹/۱۳ درصد متغیر بود. بیشترین توارث‌پذیری به غلظت سدیم و کمترین آن به غلظت پتاسیم تعلق داشت. بازده ژنتیکی حاصل از پنج درصد گزینش از ۲/۴۴ تا ۴۹/۸۶ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین بازده ژنتیکی به ترتیب به محتوای پرولین 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 پرولین، محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب و غلظت سدیم دارای توارث پذیری بالا و پیشرفت ژنتیکی نسبتا بالایی بودند. بنابراین در توارث این صفات احتمالاً کنترل ژنتیکی جمع‌پذیر وجود دارد. سایر صفات به طور توأم 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 (۰/۸۲۰ و ۰/۸۱۰ به ترتیب برای شرایط نرمال و تنش شوری) را داشتند (جدول ۴). کاروتنوئیدها 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 al. 2007). بنابراین همبستگی بالای بین محتوای کلروفیل b و محتوای کارتنوئید در هر دو شرایط نرمال و تنش شوری دور از انتظار نمی‌باشد. در شرایط نرمال محتوای پرولین با محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۰/۷۵۷**)، محتوای کلروفیل b با محتوای کارتنوئید (۰/۸۲۰**) و محتوای رطوبت نسبی برگ (۰/۵۶۵**)، محتوای کاروتنوئید با محتوای رطوبت نسبی برگ (۰/۶۳۷**) همبستگی مثبت معنی‌داری نشان دادند. در شرایط تنش شوری محتوای کلروفیل b با محتوای کاروتنوئید (۰/۸۱۰**)، محتوای پرولین با محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۰/۶۹۸**)، محتوای رطوبت نسبی برگ با کلروفیل b (۰/۴۵۶**) و محتوای کاروتنوئید (۰/۴۶۱**)، نسبت غلظت سدیم به پتاسیم با محتوای پرولین (۰/۴۹۷**) و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب (۰/۳۵۶*) همبستگی مثبت معنی‌داری داشتند. در بررسی همبستگی‌ها در شرایط نرمال و تنش شوری ملاحظه می‌شود که در شرایط تنش شوری نسبت غلظت سدیم به پتاسیم با محتوای پرولین 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 پرولین و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب می‌باشند (Khan et al. 2009). Poustini et al. (2007) افزایش محتوای پرولین 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 پرولین نمی‌تواند نقش حفاظتی در مقابل تنش شوری داشته باشد. همچنین بین پتانسیل آب برگ و محتوای پرولین همبستگی وجود نداشت و نقش یون‌های سدیم و پتاسیم در تنظیم اسمزی را به مراتب موثرتر از محتوای پرولین دانستند. در مجموع، پایین بودن غلظت سدیم سیتوزولی و عدم تعادل نسبت یون پتاسیم به سدیم (K^+/Na^+) یکی از مهم‌ترین جنبه‌های تحمل به شوری شناخته می‌شود. ارقام متحمل به شوری گونه‌های زراعی، نسبت پتاسیم به سدیم بالایی را نشان می‌دهند (Summart et al. 2010). سازوکار جذبی که بین یون‌های مشابه، نظیر سدیم و پتاسیم تمایز قائل می‌شود، می‌تواند یک شاخص انتخاب مفید برای گزینش ارقام متحمل در برنامه‌های اصلاحی به منظور بهبود و

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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

صفت	Pro	WSC	Chla	Chlb	Chlc	RWC	Na/K	Na	K
Pro	۱	۰/۷۵۷**	−۰/۰۰۵^{ns}	۰/۰۷۶^{ns}	۰/۰۳۱^{ns}	۰/۰۸۰^{ns}	−۰/۱۹۵*	−۰/۰۱۲^{ns}	−۰/۰۳۷^{ns}
WSC	۰/۶۹۸**	۱	۰/۱۴۷^{ns}	۰/۰۸۲^{ns}	۰/۰۶۱^{ns}	۰/۰۶۲^{ns}	۰/۱۱۱^{ns}	۰/۱۲۴^{ns}	−۰/۱۰۹^{ns}
Chla	−۰/۰۸۸^{ns}	۰/۰۱۵^{ns}	۱	۰/۰۸۳^{ns}	۰/۱۰۰^{ns}	−۰/۰۵۱^{ns}	۰/۱۲۶^{ns}	-۰/۲۴۰*	−۰/۲۷۷*
Chlb	۰/۱۲۸^{ns}	۰/۰۳۸^{ns}	۰/۰۴۴^{ns}	۱	۰/۸۲۰**	۰/۵۶۵**	۰/۰۱۵^{ns}	−۰/۰۷۱^{ns}	−۰/۰۷۶^{ns}
Chlc	۰/۰۵۲^{ns}	۰/۰۲۸^{ns}	۰/۰۵۲^{ns}	۰/۸۱۰**	۱	۰/۶۳۷**	۰/۰۲۰^{ns}	−۰/۱۱۰^{ns}	−۰/۰۶۱^{ns}
RWC	۰/۱۳۵^{ns}	−۰/۰۴۰^{ns}	−۰/۱۲۰^{ns}	۰/۴۵۶**	۰/۴۶۱**	۱	−۰/۰۲۳^{ns}	−۰/۰۵۲^{ns}	−۰/۰۱۸^{ns}
Na/K	۰/۴۹۷**	۰/۳۵۶*	−۰/۰۷۱^{ns}	−۰/۱۰۱^{ns}	−۰/۰۲۰^{ns}	−۰/۰۶۸^{ns}	۱	۰/۰۹۳^{ns}	−۰/۰۳۱^{ns}
Na	/۰۹۵^{ns}	۰/۰۶۹^{ns}	−۰/۲۰۷*	−۰/۰۱۳^{ns}	-۰/۰۲۸^{ns}	−۰/۰۰۴^{ns}	۰/۱۸۶*	۱	−۰/۷۲۳**
K	−۰/۰۶۸^{ns}	−۰/۰۰۹^{ns}	*۰/۱۶۷	۰/۰۲۹^{ns}	۰/۰۴۳^{ns}	۰/۰۶۳^{ns}	−۰/۱۰۶^{ns}	−۰/۵۹۶**	۱

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد. Pro محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم؛ Na غلظت سدیم؛ K غلظت پتاسیم . داده‌های بالا و پایین جدول به‌ترتیب متعلق به شرایط نرمال و تنش شوری می‌باشند.

یونی و تنظیم اسمزی، فعالیت بسیاری از آنزیم‌ها و متابولیسم سلول و نیز ایجاد سمیت بازدارنده است. فراوانی سدیم در خاک باعث لطمه به جذب پتاسیم توسط گیاه می‌شود Munns and (Termaat 1986; Turan et al. 2009) بنابراین همبستگی منفی و بالای بین غلظت سدیم و پتاسیم دور از انتظار نمی‌باشد.

جذب موثر عناصر غذایی باشد (Khan et al. 2009). در هر دو شرایط مورد بررسی همبستگی بین غلظت سدیم و پتاسیم (۰/۷۲۳**- و ۰/۵۹۶**- به ترتیب شرایط نرمال و تنش شوری) منفی و معنی‌دار 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 کنترل‌کننده آنها باشد. علاوه براین، ممکن است تنوع یک صفت، تنوع صفات دیگر را تشریح کنند (Siahsar and Narouei 2010). برای 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 فنوتیپی توجیه شده به وسیله این QTLها از ۶/۸۰ تا ۱۵/۶۵ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی به ترتیب برای نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و محتوای کاروتنوئید در شرایط تنش شوری بدست آمد. نمره LOD در دامنه ۷/۸۷-۳/۱۰ قرار داشت. بیشترین و کمترین نمره LOD به ترتیب متعلق به QTLهای نسبت غلظت سدیم به پتاسیم و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در آب در شرایط تنش شوری بود.

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 سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر 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. Siahsar and Narouei (2010) در مطالعه جمعیت هاپلوئید 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 QTL (Q1DWSC.n) روی کروموزوم 1D در موقعیت۶۳/۷ سانتی‌مورگان، در مجاورت نشانگر aca/cag-3 و در شرایط تنش شوری QTLهای Q3AWSC.s، Q4AWSC.s و Q6AWSC.s به ترتیب روی کروموزوم‌های3A، 4A و 6A در موقعیت‌های ۴۷/۱، ۱۰۱/۸ و ۴/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای agc/cag-13، acc/cat-5 و gwm1069 تعیین مکان شدند. این QTLها روی هم رفته به ترتیب حدود ۱۶/۸۱، ۲۳/۱۶، ۲۳/۵۹ و ۲۲/۴۱ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند. برای محتوای پرولین در هر یک از شرایط نرمال و تنش شوری یک جایگاه واجد QTL (Q3APro.n 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.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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

صفت	نام QTL	نام کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیتQTL	حدود اعتماد۰/۹۵	LOD	اثر افزایشی	R^2	R^2 کل
RWC	Q6ARWC.n	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۲/۸-۷۹/۰	۳/۳۱	-۳/۱۶۶	۸/۱۳	۱۹/۵۳
WSC	Q1DWSC.n	1D	aca/cag-3	۶۳/۷	۵۴/۰-۶۶/۶	۳/۳۴	۰/۲۲۴	۸/۳۱	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	۲۳/۳	۲۳/۲-۲۵/۵	۴/۹۹	-۰/۹۰۰	۱۲/۹۵	۲۲/۲۷
Chlb	Q5DCHLb.n	5D	wPt-5870	۲۳/۳	۲۲/۴-۲۵/۵	۵/۲۴	-۰/۵۱۰	۱۳/۲۹	۲۷/۵۴
Chlc	Q3BCHLc.n	3B	gwm644	۱۳۸/۶	۱۳۰/۴-۱۴۱/۲	۳/۴۴	۰/۲۰۵	۸/۶۲	۱۳/۳۵
	Q4ACHLc.n	4A	wPt-1357	۵۰/۸	۴۵/۱-۵۸/۶	۴/۵۰	-۰/۲۶۲	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	-۰/۸۷۹	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

Pro محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم؛ Na غلظت سدیم؛ K غلظت پتاسیم.

دو QTL، Q5DCHLa.n و Q4BCHLa.s تنوع صفت محتوای کلروفیل a را در شرایط نرمال و تنش شوری کنترل 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 تنش شوری توجیه کردند. برای محتوای کلروفیل b در شرایط نرمال یک جایگاه واجد QTL (Q5DCHLb.n) و در شرایط تنش شوری دو جایگاه واجد QTL (Q1DCHLb.s و Q4BCHLb.s) شناسایی شد که در مجموع ۲۷/۵۴، ۲۴/۹۷ و ۱۶/۸۹ درصد از تنوع کل این صفت را در هر یک از این شرایط تبیین کردند. این QTLها به ترتیب روی کروموزوم 5D، 1D و 4B در مکان‌های ۲۳/۳، ۱۲۵/۸ و ۱۰/۶ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای wPt-5870، wpt-1531 و aac/caa-1 قرار داشتند. دو جایگاه واجد QTL (Q3BCHLc.n و Q4ACHLc.n) تنوع صفت محتوای کاروتنوئید را در شرایط نرمال کنترل کردند 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 تنش شوری QTL، Q4BCHLc.s روی کروموزوم 4B، در مکان ۱۳/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر gwm375 برای کاروتنوئید شناسایی شد. این سه QTL در مجموع ۱۳/۳۵، ۲۶/۴۲ و ۱۹/۸۰ درصد از تغییرات کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش شوری توجیه کردند. Ghaedrahmati et al. (2014) در بررسی صفات مربوط به تنش شوری در مرحله جوانه زنی در ۲۵۴ رگه خالص نوترکیب حاصل از تلاقی سبلان و چمران برای محتوای کلروفیل برگ هفت QTL روی کروموزوم‌های 2B، 6B، 7B، 5A و 7D نقشه‌یابی کردند. برای غلظت سدیم یک مکان واجد QTL (Q4ANa.n) روی کروموزوم 4A در جایگاه ۱۰۱/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر acc/cat-5 در شرایط نرمال و دو موقعیت واجد QTL (Q1BNa.s و Q4ANa.s) روی کروموزوم 1B و 4A در جایگاه‌های ۶۱/۹ و ۹۵/۰ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای gwm301b و wpt-7280 در شرایط تنش شوری نقشه‌یابی شدند. این QTLها روی هم رفته حدود ۲۱/۱۲، ۱۸/۸۷ و ۱۸/۹۵ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کردند. Genc et al. (2010) در بررسی ۱۵۲ لاین هاپلویید مضاعف گندم در محله جوانه‌زنی تحت شرایط تنش شوری برای غلظت سدیم برگ ۵ جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 2A، 2B، 6A و 7A مکان‌یابی کردند. در هر یک از شرایط نرمال و تنش شوری برای صفت غلظت پتاسیم یک مکان واجد QTL (Q6AK.n و Q6AK.s) روی کروموزوم 6A در جایگاه ۷۶/۴ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر aac/ctg-1 شناسایی شد که به‌ترتیب ۲۰/۰۱ و ۲۳/۹۴ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کرد. Genc et al. (2010) در بررسی ۱۵۲ لاین هاپلوئید مضاعف گندم در محله جوانه‌زنی تحت شرایط تنش شوری برای غلظت پتاسیم برگ ۱۰ موقعیت واجد QTL روی کروموزوم‌های 1D، 3B، 3D، 4A، 4D، 5A، 5B، 5D، 7A و 7D نقشه‌یابی کردند. QTLهای Q4ANa/K.n و Q4ANa/K.s برای صفت نسبت غلظت سدیم به پتاسیم به ترتیب در شرایط نرمال و تنش

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

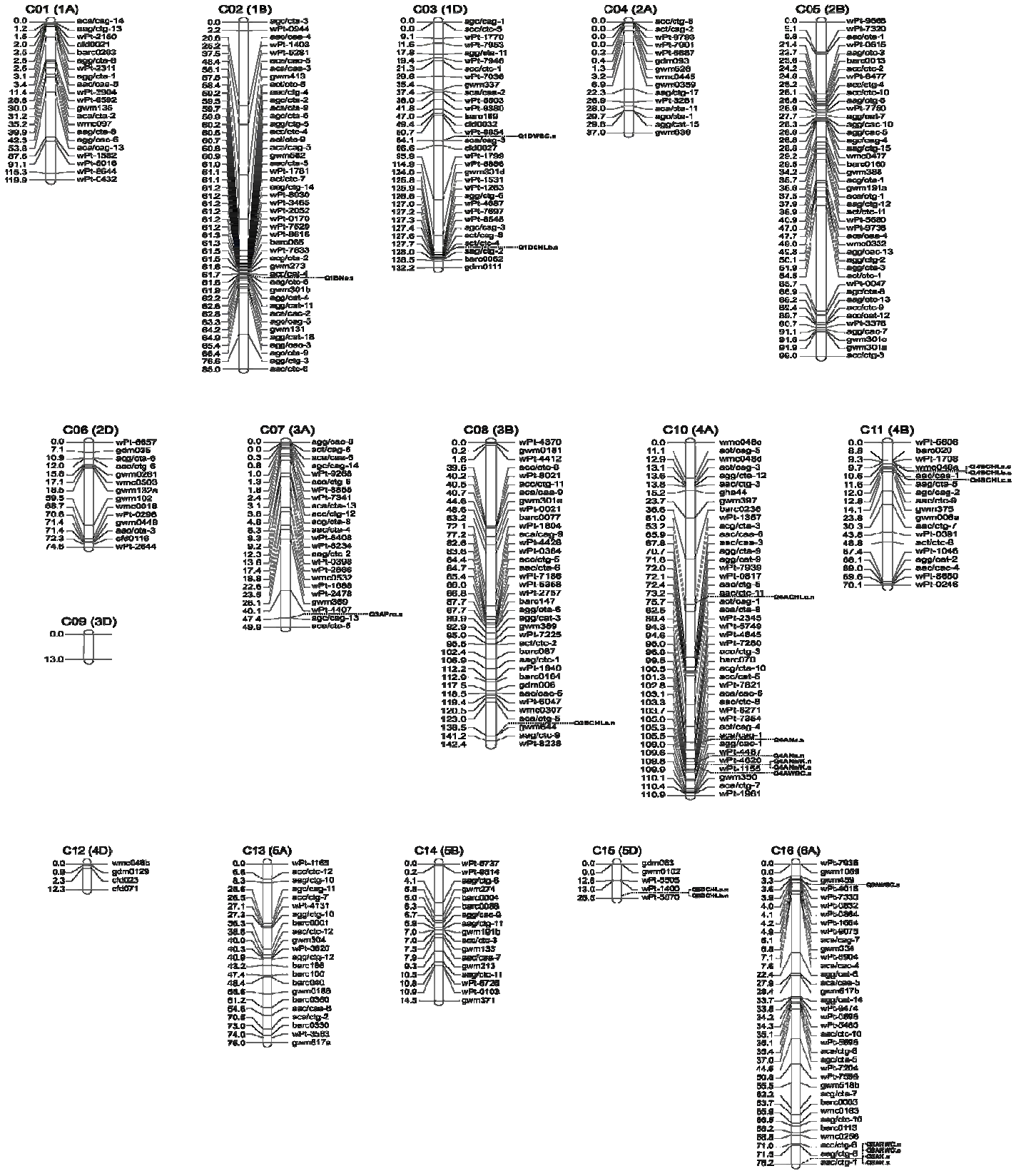
جدول ۶- QTLهای شناسایی شده برای ۹ صفت مورد بررسی در ۱۶۷ لاین اینبرد نوترکیب گندم در شرایط تنش شوری.

صفت	نام QTL	نام کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیتQTL	حدود اعتماد۰/۹۵	نمرهLOD	اثر افزایشی	R^2	R^2 کل
RWC	Q6ARWC.s	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۳/۶–۷۹/۰	۳/۲۹	–۳/۳۴۳	۸/۰۷	۱۹/۴۱
WSC	Q3AWSC.s	3A	agc/cag-13	۴۷/۱	۴۶/۱–۴۸/۴	۴/۵۳	۰/۲۱۲	۷/۲۳	۲۳/۱۶
	Q4AWSC.s	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۸	۹۴/۱–۱۰۳/۴	۶/۰۸	۰/۲۸۵۰	۷/۹۶	۲۳/۵۹
	Q6AWSC.s	6A	gwm1069	۴/۲	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	Q4BCHLa.s	4B	aac/caa-1	۱۰/۶	۱۰/۱–۱۲/۱	۴/۱۵	۰/۳۳۹	۱۱/۳۲	۲۳/۱۷
Chlb	Q1DCHLb.s	1D	wpt-1531	۱۲۵/۸	۱۱۹/۰–۱۲۵/۹	۳/۶۲	–۰/۱۵۰	۸/۰۷	۲۴/۹۷
	Q4BCHLb.s	4B	aac/caa-1	۱۰/۶	۹/۳–۱۱/۶	۳/۳۳	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	۳/۳۷	۰/۰۶۱۵	۸/۱۲	۱۸/۸۷
	Q4ANa.s	4A	wpt-7280	۹۵/۰	۹۳/۶–۹۶/۰	۵/۷۷	–/۰۷۴۶	۱۴/۲۲	۱۸/۹۵
K	Q6AK.s	6A	aac/ctg-1	۷۶/۴	۷۱/۳–۷۷/۲	۴/۵۴	–۰/۹۴۷۶	۱۲/۸۴	۲۳/۹۴
Na/ K	Q4ANa/K.s	4A	acc/cat-5	۱۰۱/۳	۹۹/۰۹–۱۰۱/۹	۷/۸۷	–۰/۰۴۸۳	۱۵/۶۵	۲۴/۸۴

Pro محتوای پرولین؛ 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 پتاسیم؛ Na غلظت سدیم؛ K غلظت پتاسیم.

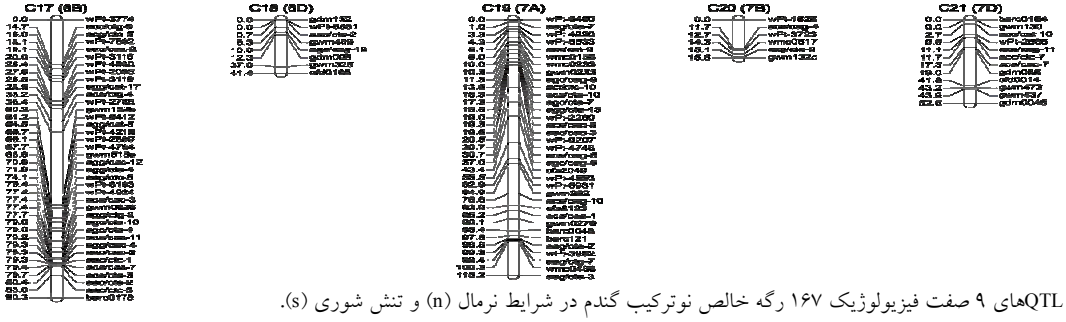
شوری روی کروموزوم 4A در جایگاه ۱۰۱/۳ سانتی مورگان در مجاورت نشانگر acc/cat-5 نقشه‌یابی شدند که ۲۰/۸۶ و ۲۴/۸۴ درصد از تغییرات کل این صفت را توجیه کردند. Koyama et al. (2001) با استفاده از نشانگرهای مولکولی AFLP، RFLP، SSR در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم نشان دادند که QTLهای جذب پتاسیم در کروموزوم‌های ۱، ۴ و ۱۲، QTLهای جذب سدیم در کروموزوم‌های ۱ و ۱۰ و QTLهای نسبت سدیم به پتاسیم در کروموزوم‌های ۱، ۱۰ و ۱۲ قرار دارند. مقایسه نتایج این آزمایش با نتایج آزمایشات محققان دیگر در اثر اینکه نقشه‌های لینکاژی توسط جوامع متفاوتی تهیه شده بسیار دشوار است (Ding et al. 2011). تعداد QTLهای نقشه یابی شده در محیط شوری بیشتر از محیط نرمال بود (۱۳ در مقابل ۱۰). این پدیده در جوامع نقشه-یابی دیگر نیز گزارش شده‌است (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 واجد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنش 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 تنش شوری داشته‌باشد. پنج مکان واجد QTL روی ژنوم B (یک و چهار جایگاه واجد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی) و چهار جایگاه واجد QTL روی ژنوم D (سه و یک جایگاه واجد QTL به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی) واقع شده بودند. ژنوم D دارای کمترین تعداد QTL بود (Ghaedrahmati et al. 2014). بود. این مسئله ممکن است به واسطه طول و تراکم نشانگرهای واقع در آن باشد (Quarrie et al. 2005). چرا که توزیع کافی نشانگر روی کروموزوم ممکن است موجب شناسایی QTL بیشتر شود. از مهم‌ترین اهداف اصلاحگران نباتات، اصلاح ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا و کیفیت برتر است که در محیط‌های متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (Yadav et al. 2003). این مسأله به‌ویژه برای اصلاحگران گندم نیز صدق می کند، چرا که این محصول چند منظوره در اقصی نقاط جهان با شرایط اقلیمی متفاوت کشت می‌شود. برای مقاصد اصلاحی اولین مسأله پایداری در ظهور QTLهای نقشه‌یابی شده‌ای است که ممکن است کاندیدای گزینش به کمک نشانگر باشند (Mahdinejad et al. 2014 ؛ Fakheri and Mehravaran 2014؛ Fakheri and Khalegh Babaki 2014). پایداری QTLها در محیط‌ها و زمینه‌های ژنتیکی مختلف، مهم‌ترین بخش گزینش به کمک نشانگر است. در این تحقیق پاره‌ای ازQTLها (QTLهای جایگاه ۷۶/۴ سانتی‌مورگان کروموزوم 6A صفت RWC و غلظت پتاسیم، QTL جایگاه ۴۷/۴ سانتی‌مورگان کروموزوم 3A صفت محتوای پرولین، QTL جایگاه ۱۰۱/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم 4A صفت نسبت غلظت سدیم به پتاسیم) پایدار بودند یا به عبارت دیگر در هر دو شرایط مورد بررسی تظاهر یافتند. این

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]



[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]



شکل۱- نقشه QTLهای ۹ صفت فیزیولوژیک ۱۶۷ رگه خالص نوترکیب گندم در شرایط نرمال (n) و تنش شوری (s).

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 گزینش به کمک نشانگر مورد استفاده قرار گیرند (Fakheri and Khalegh Babaki 2014) درنتیجه ممکن است استفاده از آن در گزینش به کمک نشانگر مؤثر باشد.Ghaedrahmati et al. (2014) در بررسی صفات مربوط به تنش شوری در مرحله جوانه زنی در ۲۵۴ رگه خالص نوترکیب حاصل از تلاقی 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 مورد بررسی، QTLهای متنوعی بدست آمد. یا اینکه، محل قرارگیری آنها کمی تفاوت داشت و یا اثرات آللی آنها متفاوت بود. به طور مثال برای محتوای هیدرات‌های کربن 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، 4A و 6A 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 و دو جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 5D، 1D و 4B جایابی شد. در شرایط نرمال و تنش شوری برای محتوای کارتنوئید به ترتیب دو و یک مکان دارای QTL روی کروموزوم‌های 3B و 4A مکان‌یابی شد. برای غلظت سدیم در شرایط نرمال و تنش شوری به ترتیب یک و دو مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های 4A و 4B تعیین نقشه شد. مکان‌های واجد 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 حوادث 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 باشد Hayes et al. 1993; Fakheri and Khalegh Babaki (2014). جوامع اصلاحی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر متقابل ژنوتیپ×محیط نشان می‌دهند. در این حالت QTLهایی بروز می‌یابند که اثر متقابل QTL×E نشان می‌دهند (Hayes et al. 1993 ؛ Mahdinejad et al. 2014 ؛ Fakheri and Mehravaran 2014 ؛ Fakheri and Khalegh Babaki 2014). اثر متقابل QTL×E به صورت تغییر در تعداد QTLها در محیط‌های متفاوت و یا تغییر در اندازه اثر آنها در محیط‌های متفاوت بروز می‌یابد (Hayes et al. 1993). بنابراین در تجزیه QTL تکرار آزمایش در چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

برخوردار باشد چرا که، بعضی از QTLها در شرایط محیطی خاصی (محیط اختصاصی) تظاهر یافته و در صورت عدم تکرار آزمایش در محیط‌های مختلف شناسایی نخواهند 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 QTL×E در مطالعات متعددی مشاهده شده است (Mahdinejad et al. 2014؛ Fakheri and Khalegh Babaki 2014؛ Fakheri and Mehravaran 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 خطا در آزمایشات متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری QTLها شود. بنابراین برای این که بتوان از QTLها در جهت 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. به‌عنوان مثال، QTLهای Q6ARWC و Q6AK در جایگاه ۷۶/۴ سانتی‌مورگان کروموزوم 6A یا در شرایط نرمال QTLهای Q4ANa.n و Q4ANa/K.n جایگاه ۱۰۱/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم 4A از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. هم‌مکانی و یا نزدیکی دو QTL بر روی یک کروموزوم می‌تواند نشان‌دهنده همبستگی فنوتیپی 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 (Siahsar et al. 2008; Siahsar and Narouei 2010; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 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 (Siahsar and Narouei 2010). همچنین ممکن است این پدیده به دلیل وجود ژن‌های خوشه‌ای درآن ناحیه از کروموزوم باشد. ژن‌های خوشه‌ای صفات مختلف ممکن است موجب هم‌پوشانی QTLها شوند (Siahsar et al. 2008; Siahsar and Narouei 2010; Fakheri and Khalegh Babaki 2014; Fakheri and Mehravaran 2014; Mahdinejad et al. 2014). Siahsar and Narouei (2010)، QTLهای خوشه‌ای با آثار شدید بر صفات فیزیولوژیک را در جو گزارش کردند. با این وجود، برای فهم این که ماهیت نواحی کنترل‌کننده 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 می-باشد. در این مطالعه در مجموع ۲۳ جایگاه واجد QTL برای صفات فیزیولوژیک مورد بررسی شناسایی شد که تعداد، نوع و اثر QTLهای Q6ARWC کنترل کننده محتوای آب نسبی برگ، Q3APro کنترل کننده محتوای پرولین، Q6AK کنترل کننده غلظت پتاسیم و Q4ANa/K کنترل کننده نسبت سدیم به پتاسیم در محیط‌های متفاوت مورد مطالعه (شرایط نرمال و تنش شوری) تظاهر یافتند و کاملا پایدار بودند. بنابراین در صورت تایید نتایج فوق در آزمایشات تکمیلی در سال‌ها، مکان‌ها، محیط‌ها و زمینه-های ژنتیکی متفاوت احتمالا 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, Korouzhdehi B, Siahsar BA, Heidari M (2011) Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

barley at the seedling stage. African Jurnal of Biotechology 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 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, Mehravaran L (2014) QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition. Iranian Journal of Crop Sciences 15:367-386. (In Persian)
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. Theoritical 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 hardiness. 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 Na1 exclusion in durum wheat, Nax1 and Nax2. Plant Physiology 142:1537-1547.
Jiang, Huang (2001) Effects of drought or heat stress alaone and in combination on Kentuky 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+/Na+ 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. Functinal 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.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]

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. Theoritical 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, Shennon 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 Bioliology 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, 2nd Edition, Revised and Expanded, Marcel Dekker, Inc., New York, 1254 p.

Phillinpa 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, Pijevijakusic 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. Theoritical 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.

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

Siahsar BA, 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, Panichajakul S, Prathepha P, Mc Manse MT (2010) Effect of salt sress 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.

Valentoric 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 tempretures: 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. Theoritical and Applied Genetics 106: 512-520.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.3.4.4]