

مکان یابی QTL های کنترل کننده یون های سدیم و پتاسیم در ریشه و اندام هوایی گندم تحت شرایط نرمال و تنش شوری

بهرام مسعودی^{۱*}، اسلام مجیدی هروان^۲، محسن مردی^۳، محمدرضا بی همتا^۴، محمدرضا نقوی^۵، بابک ناخدا^۶ و اشکبوس امینی^۷

۱. دانشجوی دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران

۲، ۳ و ۶. استاد، دانشیار و استادیار، پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی کرج

۴ و ۵. استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

۷. مربی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۱/۲۷ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۲/۷/۲۰)

چکیده

مشخص شده است که خروج یون سدیم و نسبت K^+/Na^+ بیشتر در گندم با تحمل به شوری ارتباط دارد، بنابراین به منظور شناسایی QTL های دارای تأثیرات افزایشی برای مقدار یون های سدیم و پتاسیم در ریشه و اندام هوایی گندم، ۳۱۹ لاین نوترکیب خالص (RIL F₇) گندم نان، حاصل از تلاقی رقم روشن (متحمل به شوری) و رقم فلات (حساس به شوری)، به همراه والدین و دو شاهد (ارگ، مغان ۳) در قالب دو طرح مجزا (تنش و نرمال) به صورت بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه ای در سال ۱۳۹۱ ارزیابی شدند. صفات مورد بررسی در این تحقیق عبارت بودند از مقدار سدیم و پتاسیم ریشه و اندام هوایی، نسبت پتاسیم به سدیم ریشه و اندام هوایی و نسبت جابه جایی سدیم و پتاسیم از ریشه به اندام هوایی. از ۷۳۰ نشانگر (۷۰۹ نشانگر دارت و ۲۱ نشانگر SSR) در تهیه نقشه پیوستگی استفاده شد. طول نقشه پیوستگی ۴۵۰۵/۷۱ سانتی مورگان و متوسط فاصله بین دو نشانگر ۶/۱۷ سانتی مورگان بود. در مجموع ۳۱ QTL افزایشی به وسیله نرم افزار QTL Cartographer با استفاده از ارزش فنوتیپی هر یک از تیمارها به طور جداگانه شناسایی شد. نتایج نشان داد که مسیرهای بیوشیمیایی تجمع یون سدیم و پتاسیم به احتمال زیاد جدا هستند و نیز صفات مقدار سدیم اندام هوایی، نسبت جابه جایی سدیم و پتاسیم از ریشه به اندام هوایی را می توان به عنوان شاخص های مهمی در انتخاب ارقام متحمل به حساس در شرایط تنش شوری به کار برد.

واژه های کلیدی: تنش شوری، صفات فیزیولوژیک، گندم نان، QTL.

مقدمه

شوری خاک و آب آبیاری، از مهم ترین عوامل محدود کننده افزایش تولیدات کشاورزی است. مناطق وسیعی از سطح زمین به دلیل تحمل کم گیاهان زراعی به تنش شوری و نبود اطلاعات کافی در مورد سازوکارهای تحمل به این تنش (در زمینه گزینش مؤثر ارقام متحمل)، عملاً برای

کشاورزی کاربرد ندارند (Kazemi Arbat, 1995).

تخمین زده می شود که حدود ۲۰ درصد از زمین های زراعی و حدود نیمی از زمین های آبی با تهدید شوری مواجه اند (Jones, Munns, 2006; Flowers, 2004). که این سطوح همچنان در حال افزایش است.

اصلاح برای تحمل به شوری باید بر گزینش صفات

مطالعه شناسایی QTL های افزایشی مرتبط با تجمع یون های سدیم و پتاسیم در ریشه و اندام هوایی گندم است که در نهایت می توان از QTL های شناسایی شده در انتخاب به کمک نشانگر بهره جست.

مواد و روش ها

در این تحقیق ۳۱۹ لاین نوترکیب خالص (RIL F₇) گندم حاصل از تلاقی رقم روشن (متحمل به شوری) و رقم فلات (حساس به شوری) (Poustini & Siosemardeh, 2004)، به همراه والدین و ۲ شاهد (ارگ و مغان ۳) در دو طرح مجزا برای تیمار شوری (۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم) و نرمال (شوری صفر) در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه بخش چغندر قند مؤسسه اصلاح نهال و بذر کرج در طی تیر و مرداد ۱۳۹۱ ارزیابی شدند. به منظور کشت، حدود ۱۰۰ بذر از هر ژنوتیپ با هیپوکلریت سدیم ۱۰ درصد به مدت ۱ دقیقه ضد عفونی و با آب مقطر سه بار شست و شو داده شده و یک شبانه روز در پتری دیش های مخصوص حاوی آب مقطر خیسانده شدند. سپس بذرها با پنس به روی کاغذ صافی واتمن منتقل و جوانه دار شدند. پس از جوانه زنی بذرها، عملیات منتقل کردن آنها به سوراخ های تعبیه شده در یونولیت هایی به قطر ۲ سانتی متر صورت پذیرفت. یک طرف یونولیت ها توری مخصوصی چسبانده شده بود تا ریشه چه بتواند به راحتی از آن عبور کند. ابعاد این یونولیت ها هم اندازه جعبه های کشت ۲۵ لیتری بود. برای هوادهی ریشه گیاهان در محیط هیدروپونیک از یک سنگ هوای ۱۰ سانتی متری داخل هر یک از باکس ها استفاده شد و هوادهی با استفاده از چند پمپ هوا انجام می گرفت. محلول غذایی مورد استفاده نیز طبق روش Hogland & Arnon (1950) تهیه شد. بذرها در ابتدا در محیط کشت حاوی آب مقطر قرار گرفتند و در هر تکرار از هر ژنوتیپ، هشت گیاهچه کشت شد. دو روز بعد از انتقال، محیط کشت حاوی محلول غذایی با نصف غلظت محلول غذایی هوگلند اعمال شد و دو روز بعد نیز غلظت کامل محلول هوگلند اعمال شد. دو روز بعد، تیمار شوری شروع شد و برای جلوگیری از وارد شدن شوک به گیاهچه ها، غلظت نمک طی سه روز به ۱۵۰ میلی مولار رسانده شد (روزی ۵۰ میلی مولار). pH

مرتبط با تحمل به شوری متمرکز باشد، نه گزینش فنوتیپی برای عملکرد و اجزای آن (Shannon & Noble, 1990; Yeo *et al.*, 1990; Flowers & Yeo, 1995; Rajendran *et al.*, 2009). مکان یابی ژن های کنترل کننده صفات کمی (QTL) و در ادامه آن استفاده از انتخاب به کمک نشانگر (MAS) قابلیت زیادی برای تسریع فرایندهای اصلاحی به وسیله روش گزینش بر پایه صفت دارد. از لحاظ ژنتیکی، تحمل به شوری را باید صفتی کمی در نظر گرفت که تحت تأثیر محیط قرار می گیرد (Foolad & Jones, 1993; Winicov, 1998). مشخص شده است که صفات فیزیولوژیکی متفاوتی مانند تبعیض یون پتاسیم، خروج و دسته بندی یون سدیم^۱ با تحمل به شوری در گونه های مختلف گیاهی ارتباط دارند (Abel & MacKenzie, 1964; Storey & Wyn Jones, 1978; Yeo & Flowers, 1982; Kingsbury *et al.*, 1984; Kingsbury & Epstein, 1986; Weimberg, 1987; Yeo *et al.*, 1990). گزینش در زمینه چنین معیارهایی می تواند در برنامه های اصلاح نباتات به کار رود. بیشتر کارهای اصلاحی برای تحمل به شوری در گندم بر خروج یون سدیم تمرکز یافته اند (Ashraf & Khanum, 1997; Tester & Davenport, 2003; Garthwaite *et al.*, 2005). هر چند که تا کنون از این طریق هیچ وارینه تجاری معرفی نشده است (Flowers, 2004; Munns *et al.*, 2006). البته همیشه رابطه مستقیمی بین خروج سدیم و تحمل به شوری وجود ندارد (Ashraf & McNeilly, 1988; Hollington, 2000; Munns & James, 2003; El-Hendawy *et al.*, 2005).

ژنتیک کمی روش مفیدی برای مطالعه صفات کمی پیچیده است و از آن می توان برای تخمین تعداد و اثر مکان های ژنی دخیل در صفت کمی مورد نظر استفاده کرد (Tanksley, 1993). فهم ساختار ژنتیکی صفات پیچیده از چالش های مهم تحقیقات ژنتیکی است (Yang *et al.*, 2007). در مطالعات گذشته گزارش های اندکی در مورد بررسی مکان های کنترل کننده صفات مرتبط با تجمع یون های سدیم و پتاسیم در ریشه و اندام هوایی به صورت همزمان تحت تنش شوری در گندم مشاهده می شود (Xu *et al.*, 2012)، بنابراین هدف از این

سانتی‌مورگان و متوسط فاصله بین دو نشانگر ۶/۱۷ سانتی‌مورگان بود. مکان‌یابی QTL‌ها به وسیله نرم‌افزار QTL Cartographer ver.2.5 انجام گرفت. در نرم‌افزار QTL cartographer مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) با استفاده از مدل ۶ نرم‌افزار (مدل استاندارد) با حداقل فاصله پویش ۱ سانتی‌مورگان و اندازه پنجره ۱۰ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. برای شناسایی QTL‌های سطح آستانه LOD از آزمون Permutation با ۱۰۰۰ مرتبه تکرار و سطح معنی‌داری ۵ درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

تنوع فنوتیپی و روابط بین صفات

تجزیه واریانس مرکب داده‌های گلخانه‌ای نشان داد که لاین‌های بررسی‌شده از نظر صفات مورد بررسی در مرحله گیاهچه اختلاف معنی‌داری با یکدیگر داشتند ($P < 0.01$). اثر متقابل لاین در مکان نیز برای کلیه صفات مورد بررسی در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار است (جدول ۱).

در مورد صفات اندازه‌گیری‌شده با توجه به دامنه صفات مختلف مشاهده می‌شود که تفکیک متجاوز در لاین‌های نوترکیب رخ داده است. براساس نتایج جدول ۲ مشاهده می‌شود که میانگین صفات مقدار سدیم اندام هوایی و مقدار سدیم ریشه در شرایط تنش نسبت به شرایط نرمال در هر دو والد افزایش داشته، درحالی‌که مقدار پتاسیم اندام هوایی، مقدار پتاسیم ریشه، نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی و نسبت پتاسیم به سدیم ریشه تحت شرایط تنش نسبت به شرایط نرمال در هر دو والد کاهش یافته است.

همان‌طور که مشاهده می‌شود، مقدار سدیم اندام هوایی در شرایط تنش نسبت به شرایط نرمال در والد حساس فلات، در حدود ۳۶۰ درصد افزایش یافت، درحالی‌که در والد متحمل روشن این افزایش حدود ۱۶۰ درصد است. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که رقم متحمل روشن دارای سازوکارها یا ژن‌هایی است که از افزایش مقدار یون سدیم در اندام‌های هوایی خود می‌کاهد و در نتیجه به شوری تحمل نشان می‌دهد. در مورد صفت نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی، این نسبت در والد روشن (والد متحمل به شوری)

محلول روزانه تنظیم و بین ۵/۵ تا ۶ نگهداری شد. محلول غذایی هر هفته تعویض شد. محدوده دمای گلخانه بین ۱۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد متغیر بود. چهار هفته بعد از تیمار شوری، گیاهچه‌ها برداشت و با آب مقطر شست‌وشو داده شد. ریشه و اندام هوایی از هم جدا شده و به مدت ۴۸ ساعت در داخل آون در حرارت ۷۵ درجه سانتی‌گراد خشک شد. سپس ۰/۱ گرم از ریشه و اندام هوایی هر ژنوتیپ توسط محلول ۰/۱ مولار اسید استیک به مدت چهار ساعت در دمای ۹۰ درجه سانتی‌گراد تیمار شد و برای اندازه‌گیری مقدار سدیم و پتاسیم توسط دستگاه فلیم فتومتر (410, Corning M410, U.K) به کار رفت. در نهایت صفات مقدار سدیم اندام هوایی (SNC)، مقدار پتاسیم اندام هوایی (SKC)، مقدار سدیم ریشه (RNC)، مقدار پتاسیم ریشه (RKC)، نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی (SKN)، مقدار پتاسیم به سدیم ریشه (RKN)، و نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی از طریق معادله زیر محاسبه شد:

$$RTSN = \frac{\text{مقدار سدیم اندام هوایی}}{\text{مقدار سدیم ریشه}}$$

(نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی)

نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی نیز از طریق معادله زیر سنجیده شد:

$$RTSK = \frac{\text{مقدار پتاسیم اندام هوایی}}{\text{مقدار پتاسیم ریشه}}$$

(نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی)

تجزیه واریانس مرکب داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۱ و مقایسه مقادیر پارامترهای آماری و همبستگی بین صفات با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۱۵ انجام پذیرفت.

از مجموع ۲۳۷۵ نشانگر (۲۱۱۲ نشانگر دارت و ۲۶۳ نشانگر SSR) مورد آزمون، در نهایت پس از حذف نشانگرهای منومورف و نشانگرهایی که داده‌های گمشده زیادی داشتند (بیش از ۳۰)، از ۷۳۰ نشانگر (۷۰۹ نشانگر دارت و ۲۱ نشانگر SSR) در تهیه نقشه پیوستگی استفاده شد. طول نقشه پیوستگی ۴۵۰۵/۷۱

نرمال، رقم متحمل روشن افزایشی حدود ۸۰ درصدی را نشان می‌دهد، درحالی‌که رقم حساس فلات در حدود ۲ درصد افزایش داشته است. در شرایط تنش میانگین صفات مقدار پتاسیم اندام هوایی، مقدار سدیم ریشه، نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی و همچنین نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی در والد روشن بیشتر از والد فلات بوده است.

لاین‌های اینبرد نوترکیب تنوع زیادی برای صفات مورد بررسی نشان دادند (۷۸/۷-۱۰/۳) و ضریب تغییرات به‌جز برای صفات مقدار پتاسیم اندام هوایی در هر دو شرایط، برای سایر صفات بیش از ۱۵ درصد بود که می‌تواند نشان‌دهنده تفاوت دو والد نسبت به یکدیگر در صفات مورد بررسی باشد (جدول ۲).

در هر دو شرایط نرمال و تنش، کمتر از والد فلات (حساس به شوری) بوده است. نتیجه مهم دیگر این است که در شرایط تنش نسبت به نرمال در والد روشن برای صفت نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی، در حدود ۴۰ درصد کاهش مشاهده می‌شود، درحالی‌که در والد حساس فلات افزایشی حدود ۳۰ درصدی به چشم می‌خورد. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که رقم متحمل روشن دارای سازوکار یا به‌عبارت دیگر ژن یا ژن‌هایی است که سبب می‌شود در شرایط تنش مقدار کمتری یون سدیم از ریشه به اندام‌های هوایی انتقال یابد. همچنین نتایج معکوسی برای نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی مشاهده می‌شود؛ بدین صورت که در شرایط تنش نسبت به

جدول ۱. تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف در لاین‌های مورد بررسی

میانگین مربعات								درجه آزادی	منابع تغییرات
نسبت جابه‌جایی	نسبت جابه‌جایی	نسبت	نسبت پتاسیم	مقدار	مقدار	مقدار	مقدار		
پتاسیم از ریشه	سدیم از ریشه	پتاسیم به سدیم ریشه	به سدیم اندام هوایی	پتاسیم ریشه	سدیم ریشه	پتاسیم اندام هوایی	سدیم اندام هوایی		
۱۸۶۰/۷۱۶**	۱۱۱۱/۳۷۰**	۲۸۴۷/۶۲۵**	۵۱۴۶/۳۴۹**	۱۳۰/۹۸۹**	۳۵۵/۹۹۴**	۱۲۱/۴۷**	۱۹۹/۴۷۵**	۱	مکان
۱۲/۳۷۳	۱/۹۹۹	۰/۰۰۵	۴/۰۱۴	۰/۰۰۰۸	۰/۰۰۰۲۴	۳/۵۸۵	۰/۱۶۶	۴	بلوک داخل مکان
۱۹/۵۱۵**	۰/۴۴۵۷**	۱/۳۷۹**	۱/۴۹۹**	۰/۲۱۹**	۰/۰۶۲۷**	۰/۱۰۹**	۰/۱۸۷**	۳۲۲	لاین
۱۶/۴۵۵**	۰/۵۰۸۷**	۱/۳۳۶**	۱/۹۶۳**	۰/۲۰۸۷**	۰/۰۷۲۸**	۰/۰۹۹**	۰/۲۰۸**	۳۲۲	لاین × مکان
۰/۱۸۶	۰/۰۳۷	۰/۰۰۱	۰/۳۳۶	۰/۰۰۰	۰/۰۰۰	۰/۰۲۴	۰/۰۱۷	۱۲۸۶	خطا

** اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد.

جدول ۲. تنوع فنوتیپی صفات در والدین و لاین‌های اینبرد نوترکیب در شرایط نرمال (N) و تنش (S)

CV(%)	SD	اینبرد لاین‌ها			والدین		تیمار	صفات
		Max.	Min.	Mean	فلات	روشن		
۲۵	۰/۱	۰/۶	۰/۳	۰/۴	۰/۲۹±۰/۰۳	۰/۲۹±۰/۰۲	N	مقدار سدیم اندام هوایی (میلی‌مول بر گرم وزن خشک)
۲۷/۳	۰/۳	۲/۰	۰/۳	۱/۱	۱/۳۴±۰/۴۷*	۰/۷۴±۰/۳۶	S	
۱۰/۵	۰/۲	۲/۸	۱/۵	۱/۹	۱/۹۵±۰/۲۴	۱/۹۶±۰/۲۲	N	مقدار پتاسیم اندام هوایی (میلی‌مول بر گرم وزن خشک)
۷/۱	۰/۱	۱/۸	۰/۹	۱/۴	۱/۳۲±۰/۱۲	۱/۴۵±۰/۲۴	S	
۳۳/۳	۰/۱	۱/۹	۰/۱	۰/۳	۰/۳۱±۰/۰۸	۰/۳۴±۰/۰۵	N	مقدار سدیم ریشه (میلی‌مول بر گرم وزن خشک)
۱۶/۷	۰/۲	۱/۶	۰/۵	۱/۲	۱/۱۳±۰/۲۰*	۱/۳۲±۰/۱۴	S	
۵۰/۰	۰/۴	۱/۶	۰/۱	۰/۸	۰/۸۸±۰/۴۳	۰/۸۸±۰/۲۷	N	مقدار پتاسیم ریشه (میلی‌مول بر گرم وزن خشک)
۳۳/۳	۰/۱	۰/۷	۰/۰	۰/۳	۰/۵۰±۰/۲۰*	۰/۳۴±۰/۰۸	S	
۱۷/۰	۰/۸	۶/۵	۳/۱	۴/۷	۶/۷۳±۰/۷۰	۶/۷۲±۰/۳۸	N	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی
۳۵/۷	۰/۵	۵/۱	۰/۶	۱/۴	۱/۱۴±۰/۵۴*	۲/۳۲±۰/۹۲	S	
۳۷/۰	۱/۰	۴/۷	۰/۳	۲/۷	۲/۵۴±۰/۸۶	۲/۵۱±۰/۶۴	N	نسبت پتاسیم به سدیم ریشه
۳۳/۳	۰/۱	۰/۶	۰/۱	۰/۳	۰/۴۵±۰/۱۶*	۰/۲۶±۰/۰۵	S	
۲۸/۶	۰/۴	۴/۰	۰/۳	۱/۴	۰/۹۴±۰/۳۵	۰/۸۵±۰/۱۵	N	نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی
۳۳/۳	۰/۳	۲/۱	۰/۳	۰/۹	۱/۲۲±۰/۴۱*	۰/۵۵±۰/۲۸	S	
۷۸/۷	۲/۳۳	۱۷/۶۷	۱/۰۸	۲/۹۶	۲/۹۵±۱/۷۲	۲/۴۴±۰/۸۲	N	نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی
۵۳/۲	۲/۶۴	۳۱/۲۵	۱/۹	۴/۹۶	۳±۱/۴۵*	۴/۴±۱/۲۵	S	

والدین در سطح ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دارند.

توانایی تحمل مقادیر بیشتری از شوری را دارد (Reynolds *et al.*, 2001).

نتایج همبستگی ساده صفات نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین مقدار سدیم اندام هوایی و مقدار پتاسیم اندام هوایی در شرایط نرمال و همچنین بین مقدار سدیم ریشه و مقدار پتاسیم ریشه در هر دو شرایط وجود دارد (جدول ۳). در شرایط نرمال همبستگی بین مقدار سدیم و پتاسیم ریشه با مقدار سدیم اندام هوایی منفی و معنی‌دار بود، درحالی‌که در شرایط تنش تنها مقدار پتاسیم ریشه با مقدار سدیم اندام هوایی همبستگی منفی و معنی‌دار داشت. همان‌طور که مشاهده می‌شود مقدار پتاسیم اندام هوایی و ریشه رابطه‌ای با یکدیگر ندارند.

اثر تیمار شوری برای کلیه صفات در لاین‌های نوترکیب مشاهده شد و همان‌طور که دیده می‌شود، میانگین صفات برای لاین‌های نوترکیب در شرایط نرمال بیشتر از میانگین آن صفات در شرایط تنش است، به جز صفات مقدار سدیم اندام هوایی، مقدار سدیم ریشه و نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی که تحت شرایط تنش افزایش یافته‌اند. Xu *et al.* (2012) اشاره کردند که تنش شوری سبب کاهش مقدار پتاسیم ریشه و اندام هوایی و نسبت تبعیض سدیم به پتاسیم در ریشه و اندام هوایی می‌شود، ولی مقدار سدیم ریشه و اندام هوایی افزایش می‌یابد. مقدار سدیم در شرایط نرمال و تنش در ریشه، بیشتر از اندام هوایی است. تحقیقات نشان داده است که ریشه در مقایسه با برگ

جدول ۳. ضرایب همبستگی بین صفات در شرایط نرمال (پایین قطر) و شرایط تنش (بالای قطر)

RTSK	RTSN	RKN	SKN	RKC	RNC	SKC	SNC	صفات
۰/۲۰**	۰/۸۹**	-۰/۲۷**	-۰/۹۴**	-۰/۲۲**	۰/۰۷	-۰/۰۳		مقدار سدیم اندام هوایی، SNC
۰/۱۱*	-۰/۰۶	۰/۰۴	۰/۳۵**	۰/۰۷	۰/۰۷		۰/۳۷**	مقدار پتاسیم اندام هوایی، SKC
-۰/۴۰**	-۰/۳۷**	۰/۰۵	-۰/۰۵	۰/۴۱**		-۰/۰۴	-۰/۱۲*	مقدار سدیم ریشه، RNC
-۰/۷۶**	-۰/۳۹**	۰/۹۳**	۰/۲۳**		۰/۷۲**	-۰/۰۸	-۰/۲۴**	مقدار پتاسیم ریشه، RKC
-۰/۱۱*	-۰/۸۵**	۰/۲۶**		۰/۱۹**	۰/۰۹	۰/۳۳**	-۰/۷۴**	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی، SKN
-۰/۷۰**	-۰/۲۷**		۰/۲۳**	۰/۹۰**	۰/۴۱**	-۰/۱۱*	-۰/۲۹**	نسبت پتاسیم به سدیم ریشه، RKN
۰/۴۱**		-۰/۴۲**	-۰/۵۵**	-۰/۶۱**	-۰/۷۵**	۰/۲۲**	۰/۷۱**	نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی، RTSN
	۰/۷۱**	-۰/۷۵**	-۰/۱۹**	-۰/۷۸**	-۰/۲۷**	۰/۳۰**	۰/۳۵**	نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی، K RTS

** و * به ترتیب معنی‌دار در سطح ۱ و ۵ درصد.

است با جایگاه ژنی *Nax2* که توسط James *et al.* (2006) در گندم دوروم روی کروموزوم 5A شناسایی شده، ارتباط داشته باشد. جایگاه ژنی *Nax2* سبب کاهش انتقال سدیم از ریشه به اندام هوایی و انتقال نسبت بیشتری از یون پتاسیم می‌شود و در نتیجه افزایش نسبت پتاسیم به سدیم در برگ‌ها را در پی دارد. برای مقدار پتاسیم اندام هوایی سه QTL شناسایی شدند که دو مورد از آنها مربوط به شرایط تنش بود (جدول ۴). همه این QTL‌ها کوچک‌اثر بودند. محدوده LOD این QTL‌ها از ۲/۵۹ تا ۲/۹۶ متغیر بود. آل‌های مربوط به این صفت در شرایط نرمال از والد متحمل به شوری و در شرایط تنش از والد حساس به شوری به ارث رسیده بودند. بیشترین اثر افزایشی مثبت مربوط به QTL واقع بر روی کروموزوم ۱B-۲ در شرایط نرمال بود

QTL‌های افزایشی برای تحمل به شوری در مرحله گیاهچه

در مجموع سه QTL برای صفت مقدار سدیم اندام هوایی شناسایی شد که دو مورد از آنها مربوط به شرایط تنش بود (جدول ۴). همه این QTL‌ها کوچک‌اثر بودند. محدوده LOD این QTL‌ها از ۲/۸۴ تا ۳/۰۸ متغیر بود. آل‌های مربوط به این صفت از هر دو والد به ارث رسیده بودند. Shahzad (2007) روی کروموزوم ۱B، Shamaya *et al.* (2011) روی کروموزوم ۳B، و همچنین Xu *et al.* (2012) روی کروموزوم 5A برای مقدار سدیم اندام هوایی QTL‌هایی شناسایی کرده‌اند. در تحقیق حاضر تحت شرایط تنش شوری همان‌طور که مشاهده می‌شود یک QTL برای مقدار سدیم اندام هوایی بر روی کروموزوم 5A شناسایی شد که ممکن

LOD این QTLها از ۲/۳۳ تا ۶/۱۱ متغیر بود. آل‌های مربوط به QTLهای این صفت در شرایط نرمال و تنش شوری از هر دو والد به ارث رسیده بودند (جدول ۴).

برای نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی شش QTL شناسایی شد که سه مورد مربوط به شرایط تنش بود (جدول ۴). بیشترین اثر افزایشی مثبت مربوط به QTL موجود بر روی کروموزوم ۲-۱B بود که نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی را ۰/۴۵۷ اضافه می‌کرد. آل‌های مربوط به QTLهای این صفت از والد متحمل به شوری به ارث رسیده بودند. Shahzad (2007) روی کروموزوم ۵A برای صفت نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی یک QTL شناسایی کرد.

که مقدار پتاسیم اندام هوایی را اضافه می‌کرد (جدول ۴). Shahzad (2007) روی کروموزوم ۱B، و Xu *et al.* (2012)، Genc *et al.* (2010) و Shahzad (2007) روی کروموزوم ۳B برای مقدار پتاسیم اندام هوایی QTLهای شناسایی کرده‌اند. برای مقدار سدیم ریشه تنها یک QTL آن هم در شرایط تنش روی کروموزوم ۱-۷A در دامنه نشانگرهای Xgwm282-wPt-5524 شناسایی شد که ۸/۷۱ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کرد و آل مربوط به آن از والد متحمل به شوری به ارث رسیده بود (جدول ۴). برای مقدار پتاسیم ریشه هفت QTL شناسایی شدند که چهار مورد از آنها مربوط به شرایط نرمال بود. محدوده

جدول ۴. محل قرار گیری QTLهای افزایشی برای صفات مورد نظر در جمعیت اینبرد لاین‌های نوترکیب در شرایط نرمال و تنش

به وسیله روش CIM

اثر افزایشی	R ² (%)	والد	LOD	تیمار	فاصله نشانگری	کروموزوم	صفات
۰/۰۲۱۷	۴/۶۳	Falat	۳/۰۸	نرمال	wPt-8682-Xgwm11	1B-2	مقدار سدیم اندام هوایی
۰/۰۹۰۶	۷/۸۹	Falat	۳/۰۶	تنش	wPt-798970-wPt-8303	3B-1	
-۰/۰۷۲۱	۳/۷۶	Roshan	۲/۸۴	تنش	wPt-1903-Xgwm205	5A	
۰/۰۶۱۷	۳/۵۱	Roshan	۲/۶۵	نرمال	wPt-7497-wPt-4916	2B-1	مقدار پتاسیم اندام هوایی
-۰/۰۴۰۹	۷/۴۱	Falat	۲/۵۹	تنش	wPt-741201-wPt-1142	2A-2	
-۰/۰۴۶۸	۸/۰۸	Falat	۲/۹۶	تنش	wPt-9496-wPt-0302	3B-1	
۰/۰۴۹۸	۸/۷۱	Roshan	۴/۵۲	تنش	Xgwm282-wPt-5524	7A-1	مقدار سدیم ریشه
۰/۰۶۵۹	۳/۰۸	Falat	۲/۳۳	نرمال	wPt-1862-wPt-743329	1A-1	مقدار پتاسیم ریشه
۰/۰۹۸	۴/۰۴	Falat	۲/۷۸	نرمال	wPt-7890-wPt-9634	3A-2	
-۰/۱۱۳۵	۴/۲	Roshan	۳/۱۵	نرمال	wPt-1961-wPt-4064	4A-1	
-۰/۱۲۰۸	۵/۹۱	Roshan	۲/۸۶	نرمال	wPt-730913-wPt-6900	4A-2	نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی
۰/۰۲۳۶	۳/۷۷	Falat	۳/۰۱	تنش	wPt-4199-wPt-741382	2B-1	
-۰/۰۳۹۹	۸/۷۵	Roshan	۳/۷۵	تنش	wPt-5736-wPt-3949	2B-2	
-۰/۰۴۶۱	۷/۸۱	Roshan	۶/۱۱	تنش	wPt-0895-wPt-0013	3B-2	نسبت پتاسیم به سدیم ریشه
۰/۴۵۷۱	۵/۶۳	Roshan	۴/۷۸	نرمال	wPt-0359-wPt-9562	1B-2	
-۰/۴۰۸	۱۰/۰۹	Falat	۵/۶۰	نرمال	Xgwm11-wPt-3579	1B-2	
۰/۲۰۸۷	۴/۶۶	Roshan	۳/۱۱	نرمال	wPt-7890-wPt-9634	3A-2	نسبت جابه‌جایی سدیم به اندام هوایی
۰/۱۱۶۲	۴/۵۱	Roshan	۳/۵۳	تنش	Xgwm608-wPt-731148	2D	
-۰/۱۲۲۴	۵/۱۸	Falat	۳/۷۱	تنش	wPt-798970-wPt-8303	3B-1	
۰/۱۳۳۵	۴/۸۵	Roshan	۳/۸۳	تنش	Xgwm205-wPt-9094	5A	نسبت جابه‌جایی پتاسیم به سدیم ریشه
۰/۲۲۱۵	۴/۴۹	Falat	۲/۴۱	نرمال	wPt-5776-wPt-8172	1A-1	
۰/۲۶۷۸	۵/۲	Falat	۲/۹۷	نرمال	wPt-7890-wPt-9634	3A-2	
-۰/۲۳	۳/۵۴	Roshan	۲/۴۸	نرمال	wPt-663820-wPt-744148	7D-2	نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی
۰/۰۲۱۸	۵/۰۱	Falat	۴/۲۶	تنش	wPt-4199-wPt-741382	2B-1	
-۰/۰۳۰۷	۸/۰۹	Roshan	۳/۹۸	تنش	wPt-5736-wPt-3949	2B-2	
-۰/۰۴۷۱	۱۲/۶۸	Roshan	۱۰/۳۶	تنش	wPt-0895-wPt-0013	3B-2	نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی
۰/۱۷۷	۶/۸۹	Falat	۴/۵۸	نرمال	wPt-8682-Xgwm11	1B-2	
۰/۲۴۰۲	۱۳/۵۲	Falat	۶/۴۲	نرمال	wPt-7829-wPt-3995	2B-1	
۰/۰۸۰۷	۶/۶۳	Falat	۴/۸۴	تنش	wPt-8303-wPt-6802	3B-1	نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی
۱/۸۷۳۱	۱۴/۶۶	Roshan	۵/۱۴	نرمال	wPt-2985-wPt-5124	4A-1	
۱/۷۱۸۶	۸/۶۹	Roshan	۶/۵۴	نرمال	wPt-6997-wPt-3349	4A-2	

هوایی در شرایط نرمال و تنش به‌ترتیب همبستگی‌های ۰/۳۷ و ۰/۰۳- وجود داشت که نشان‌دهنده رابطه ضعیف بین مقدار یون سدیم و مقدار یون پتاسیم در سطح ژنتیکی است. QTL‌های مربوط به مقدار سدیم و مقدار پتاسیم (به‌جز کروموزوم ۱-۳B) نیز اغلب در یک ناحیه قرار نگرفته‌اند و این نتایج از این عقیده که مسیرهای بیوشیمیایی تجمع یون سدیم و پتاسیم جدا هستند، حمایت می‌کند. این مطلب در برنج هم پیدا شده است (Garcia et al., 1997).

QTL‌های همتا

صفات ممکن است به‌وسیله ژن‌های همتا از کروموزوم‌های مختلف کنترل شوند که این به‌دلیل طبیعت آلوپلی پلوئید بودن ژنوم گندم است. QTL‌های همتا هم در گندم هگزاپلوئید (Kumar et al., 2007; Quarrie et al., 2005, 2006) و هم تتراپلوئید (Peleg et al., 2009) گزارش شده‌اند. در تحقیق حاضر، چهار جفت از چنین QTL‌هایی روی دو گروه کروموزومی گندم شناسایی شدند که عبارتند بودند از گروه ۲ شامل صفت مقدار پتاسیم اندام هوایی و گروه ۳ شامل صفت مقدار پتاسیم ریشه، نسبت پتاسیم به سدیم اندام هوایی و نسبت پتاسیم به سدیم ریشه. زیاد بودن نسبت QTL‌های همتا نشان‌دهنده سینتنی (Synteny) بین ژنوم‌های A، B و D گندم است. به‌عبارت دیگر می‌توان بیان داشت که این ژن‌ها یا QTL‌ها در یک کروموزوم در گونه‌های مختلف قرار دارند و به بیان دیگر حفاظت شده‌اند.

تفاوت تحمل به شوری بین اندام هوایی و ریشه

تحقیقات در گیاه برنج نشان داده است که تفاوت ژنتیکی اساسی برای حمل‌ونقل سدیم و پتاسیم بین ریشه و اندام هوایی وجود دارد (Lin et al., 2004). Xu et al. (2012) بر روی سه کروموزوم QTL‌های مؤثر برای صفات مشترک بین ریشه و اندام هوایی شناسایی کردند که عبارت بود از ۳B (مقدار سدیم ریشه و اندام هوایی)، ۴B (مقدار پتاسیم ریشه و اندام هوایی) و ۵A (وزن خشک ریشه و اندام هوایی). در تحقیق حاضر نیز تنها کروموزوم‌های ۲B و ۳B دارای QTL‌هایی برای مقدار پتاسیم ریشه و اندام هوایی بودند. این نتایج نشان می‌دهد که در حمل‌ونقل سدیم و

برای نسبت پتاسیم به سدیم ریشه شش QTL شناسایی شد که سه مورد مربوط به شرایط تنش بود (جدول ۴). از بین این QTL‌ها تنها یک QTL متوسط‌اثر بر روی کروموزوم ۲-۳B در دامنه نشانگرهای wPt-0895-wPt-0013 شناسایی شد که ۱۲/۶۸ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌کرد. محدوده LOD این QTL‌ها از ۲/۴۱ تا ۱۰/۳۶ متغیر بود. آلل‌های مربوط به QTL‌های این صفت در هر دو شرایط از هر دو والد به ارث رسیده بودند.

برای نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی سه QTL شناسایی شدند که دو مورد از آن مربوط به شرایط نرمال می‌شد (جدول ۴). محدوده LOD این QTL‌ها از ۴/۵۸ تا ۶/۴۲ متغیر بود. آلل‌های مربوط به QTL‌های این صفت در هر دو شرایط از والد حساس به تنش به ارث رسیده بودند.

برای نسبت جابه‌جایی پتاسیم از ریشه به اندام هوایی دو QTL شناسایی شدند که هر دو مورد مربوط به شرایط نرمال می‌شد (جدول ۴). آلل‌های مربوط به QTL‌های این صفت هر دو از والد متحمل به تنش به ارث رسیده بودند.

همان‌طور که در نتایج مشاهده می‌شود، دو صفت مقدار پتاسیم ریشه و نسبت پتاسیم به سدیم ریشه در شرایط تنش بر روی کروموزوم ۲-۳B در حدفاصل نشانگرهای wPt-0895-wPt-0013، کروموزوم ۱-۲B در حدفاصل نشانگرهای wPt-4199-wPt-741382، کروموزوم ۲-۲B در حدفاصل نشانگرهای wPt-5736-wPt-3949 و در شرایط نرمال بر روی کروموزوم ۲-۳A در حدفاصل نشانگرهای wPt-7890-wPt-9634 قرار گرفتند و آلل افزایشی هر دو صفت از والد روشن به ارث رسیده بود. همان‌طور که در قسمت همبستگی ساده بین صفات نیز مشاهده شد، بین این صفات همبستگی مثبت وجود دارد. همچنین دو صفت مقدار سدیم اندام هوایی و نسبت جابه‌جایی سدیم از ریشه به اندام هوایی در شرایط نرمال بر روی کروموزوم ۲-۱B در حدفاصل نشانگرهای wPt-8682-Xgwm11 قرار گرفتند و آلل افزایشی هر دو صفت از والد فلات به ارث رسیده بود. همان‌طور که در قسمت همبستگی ساده بین صفات نیز مشاهده شد بین این صفات همبستگی مثبت وجود دارد.

بین صفت مقدار یون سدیم و مقدار یون پتاسیم اندام

پتاسیم بین ریشه و اندام هوایی کروموزوم‌های متفاوتی نقش اختصاصی در هر یک از اندام‌های ریشه و اندام هوایی دخیل‌اند و احتمالاً کدکننده ژن‌های متفاوتی‌اند که هر یک دارد و متفاوت عمل می‌کند.

REFERENCES

1. Abel, G.H. & MacKenzie, A.J. (1964). Salt tolerance of soybean varieties (*Glycine max* L. Merrill) during germination and later growth. *Crop Sciences*, 4, 157-161.
2. Ashraf, M. & Khanum, A. (1997). Relationship between ion 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.
3. Ashraf, M. & McNeilly, T. (1988). Variability in salt tolerance of nine spring wheat cultivars. *Journal Agron Crop Sciences*, 160, 14-21
4. El-Hendawy, S.E., Hu, Y.C., Yakout, G.M., Awad, A.M., Hafiz, S.E. & Schmidhalter, U. (2005). Evaluating salt tolerance of wheat genotypes using multiple parameters. *European Journal of Agronomy*, 22, 243-253.
5. Flowers, T.J. (2004). Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 55, 307-319.
6. Flowers, T.J. & Yeo, A.R. (1995). Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Australia Journal Plant Physiology*, 22, 875-884
7. Foolad, M.R. & Jones, R.A. (1993). Mapping salt tolerance genes in tomato (*Lycopersicon esculentum*) using trait-based marker analysis. *Theoretical Applied Genetics*, 87, 184-192
8. Garcia, A., Rizzo, C.A. & Ud-Din, J. (1997). Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice and the mechanisms of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. *Plant Cell Environ*, 20, 1167-1174.
9. Garthwaite, A.J., von Bothmer, R. & Colmer, T.D. (2005). Salt tolerance in wild *Hordeum* species is associated with restricted entry of Na^+ and Cl^- into the shoots. *Journal of Experimental Botany*, 56, 2365-2378.
10. Genc, Y., Oldach, K., Verbyla, A.P., Lott, G., Hassan, M., Tester, M., Wallwork, H. & McDonald, G.K. (2010). Sodium exclusion QTL associated with improved seedling growth in bread wheat under salinity stress. *Theoretical Applied Genetics*, 121(5), 877-894.
11. Hoagland, D. & Arnon, D. (1950). The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experiment Station Circular: 347.
12. Hollington, P.A. (2000). Technological breakthroughs in screening/ breeding wheat varieties for salt tolerance. In: Gupta SK, Sharma SK, Tyagi NK (eds) National conference on salinity management in agriculture. Central Soil Salinity Research Institute, Karnal, pp 273-289.
13. James, R. A., Davenport, R.J. & Munns, R. (2006). Physiological characterization of two genes for Na exclusion in durum wheat, Nax1 and Nax2. *Plant Physiology*, 142, 1537-1547
14. Jones, H.G. (2007). Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58, 119-131.
15. Kazemi Arbat, H. (1995). Private Cultivation; First Volume: Cereals; University Publication Center. (In Farsi).
16. Kingsbury, R.W. & Epstein, E. (1986). Salt sensitivity in wheat- A case for specific ion toxicity. *Plant Physiology*, 88, 651-654.
17. Kingsbury, R.W., Epstein, E. & Percy, R.W. (1984). Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. *Plant Physiology*, 74, 417-423.
18. Koyama, M.L., Levesley, A. & Koebner, R.M.D. (2001). Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice. *Plant Physiology*, 125, 406-422.
19. Kumar, N., Kulwal, P.L., Balyan, H.S. & Gupta, P.K. (2007). QTL mapping for yield and yield contributing traits in two mapping populations of bread wheat. *Molecular Breeding*, 19(2), 163-177.
20. Lin, H.X., Zhu, M.Z., Yano, M.J., Gao, P. & Liang, Z.W. (2004). QTLs for Na and K uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance. *Theoretical Applied Genetics*, 108, 253-260.
21. Munns, R. (2006). Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1025-1043.
22. Munns, R. & James, R.A. (2003). Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant and Soil*, 253, 201-218.
23. Peleg, Z., Fahima, T., Krugman, T., Abbo, S., Yakir, D., Korol, A.B. & Saranga, Y. (2009). Genomic dissection of drought resistance in durum wheat X wild emmer wheat recombinant inbred line population. *Plant, Cell Environ*, 32(7), 758-779.
24. Poustini K, Siosemardeh A (2004) Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. *Field Crops Research*, 85, 125-133.

25. Quarrie, S.A., Steed, A. & Calestani, C. (2005). A high density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring X SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical Applied Genetics*, 110(5), 865-880.
26. Quarrie, S.A., Quarrie, S.P. & Radosevic, R. (2006). Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes. *Journal Experimental Botany*, 57(11), 2627-2637.
27. Rajendran, K., Tester, M. & Stuart, J.R. (2009). Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals. *Plant Cell Environ*, 32, 237-249.
28. Reynolds, M.P., Ortiz monasterio, J.L. & McNab, A. (2001). Application of physiology in wheat breeding. Mexico, D.F. CIMMYT. Pp: 101-110.
29. Shahzad, A. (2007). Biochemical markers for screening wheat for salt tolerance . Ph.D thesis .University of Agriculture, Faisalabad, Pakistan.
30. Shamaya, N., Tester, M., Shavrukoy, Y. & Langridge, P. (2011). QTL study for salinity tolerance in Australian bread wheat. 21st International Triticeae Mapping Initiative Workshop. Mexico City, Mexico. Book of abstracts.
31. Shannon, M.C. & Noble, C.L. (1990). Genetic approaches for developing economic salt tolerant crops. In: Tanji KK (ed) Agricultural salinity assessment and management. ACSE Manuals and reports on engineering practice No. 71. ASCE, New York, pp: 165-185
32. Storey, R. & Wyn Jones, R.G. (1978). Salt stress and comparative physiology in the Gramineae. I. Ion relations of two salt and water-stressed barley cultivars- California Mariout and Arimar. *Australia Journal Plant Physiology*, 5, 801-816
33. Tanksley, S.D. (1993). Mapping polygenes. *Annual Review Genetics*, 27, 205-233.
34. Tester, M. & Davenport, R. (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91, 503-527.
35. Weimberg, R. (1987). Solute adjustments in leaves of two species of wheat at two different stages of growth in response to salinity. *Physiology Plant*, 78, 381-388.
36. Winicov, I. (1998). New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Annual Botany*, 82, 703-710.
37. Xu, Y.F., An, D.G., Liu, D.C., Zhang, A.M., Xu, H.X. & Li, B. (2012). Mapping QTLs with epistatic effects and QTL × treatment interactions for salt tolerance at seedling stage of wheat. *Euphytica*, 186, 233-245.
38. Yang, J., Zhu, J. & Williams, R.W. (2007). Mapping the genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics Original Paper*, 23(12), 1527-1536.
39. Yeo, A.R., Yeo, M. E., Flowers, S.A. & Flowers, T.J. (1990). Screening of rice (*Oryza sativa*) cultivars for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. *Theoretical Applied Genetics*, 79, 377-384.
40. Yeo, A. R. & Flowers, T.J. (1982). Accumulation and localisation of sodium ions within the shoot of rice (*Oryza sativa*) varieties different in salinity resistance. *Physiology Plant*, 56, 342-348.