

مکان‌یابی QTL‌های برخی از صفات رشدی در گیاهچه‌های آفتابگردان تحت شرایط تنش شوری

QTLs Mapping of some Growth Traits in Sunflower Seedlings under Salinity Stress Conditions

فریبا مرسلی آقاجری^۱، رضا درویش‌زاده^{۲*}، محسن برین^۳ و علی‌اصغر حاتم‌نیا^۴

تاریخ دریافت: ۹۲/۰۶/۱۵

تاریخ پذیرش: ۹۳/۰۳/۲۴

چکیده

شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که تولید محصولات زراعی را محدود می‌نماید. به‌منظور بررسی تأثیر سطوح مختلف شوری (صفر، ۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر) بر صفات رشدی گیاهچه‌های آفتابگردان و تجزیه ژنتیکی این صفات در رابطه با تحمل به شوری، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام گرفت. در این مطالعه، طول ریشه‌چه و ساقه‌چه، وزن تر ریشه‌چه و ساقه‌چه و وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه در گیاهچه‌ها ارزیابی شدند. نتایج نشان داد که بین لاین‌ها در سطوح مختلف شوری، از نظر تمامی صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌دار ($P \leq 0.05$) وجود دارد. به‌منظور تجزیه ژنتیکی صفات گیاهچه در رابطه با تحمل به شوری در گیاهچه‌های آفتابگردان، از نقشه پیوستگی SSR/SNP با ۲۲۱ نشانگر و متوسط فاصله ۷/۴۴ سانتی‌مورگان بین نشانگرها استفاده گردید. نتایج مکان‌یابی ژنی نشان داد که در سطوح شوری صفر، ۲، ۴، ۶ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب ۱۸، ۱۳، ۴ و ۱۰ QTL در کنترل صفات رشدی آفتابگردان نقش دارند. در این مطالعه، در سطح شوری ۸ دسی‌زیمنس بر متر به دلیل عدم جوانه‌زنی گیاهچه‌ها، هیچ QTL‌ای یافت نشد. مهم‌ترین QTL‌های شناسایی شده با بالاترین مقدار درصد تغییرات فنوتیپی توجیه شده در سطوح شوری صفر، ۲، ۴، ۶ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب مربوط به صفات وزن تر ریشه‌چه (۶۱/۷۲٪)، طول ریشه‌چه (۵۹/۳۴٪) و وزن خشک ساقه‌چه (۲۱/۳۹٪) بود. نتایج نشان داد که QTL‌های هم‌مکان برای صفات مختلف در چندین گروه پیوستگی پراکنده هستند که وجود چنین حالتی می‌تواند موجب افزایش کارایی انتخاب به کمک نشانگر و پیش‌برد برنامه‌های به‌نژادی گیاهی شود.

واژه‌های کلیدی: آفتابگردان، دانه‌روغنی، تنش شوری، نقشه پیوستگی ژنتیکی، QTL

۱ و ۲. به‌ترتیب دانش‌آموخته کارشناسی ارشد و استاد، گروه اصلاح و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه
۳. استادیار گروه علوم خاک، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه
۴. استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه ایلام، ایلام
* نویسنده مسوول
Email: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

مقدمه

آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) گیاهی یک‌ساله از خانواده Compositae است که خاستگاه اولیه آن آمریکای مرکزی می‌باشد. این گیاه یکی از مهم‌ترین منابع روغن گیاهی در جهان است سیلر و جان (Seiler and Jan, 2010). تنش شوری، پس از تنش خشکی، مهم‌ترین تنش غیرزیستی می‌باشد. کشور ایران، به‌جز نوار باریکی از سواحل دریای خزر، در منطقه‌ی خشک و نیمه‌خشک واقع شده است که بیش از ۹۰ درصد اراضی قابل استفاده‌ی کشاورزی آن با خطر افزایش شوری مواجه می‌باشند عبدل زاده و همکاران؛ کافی و همکاران (Abdolzadeh et al., 2002; Kafi et al., 2009). شور شدن آب و خاک؛ یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی محدودکننده تولید محصولات زراعی، به ویژه در نواحی خشک و نیمه‌خشک جهان، می‌باشد کوچکی و همکاران (Koocheki et al., 1997). تولید بالقوه محصولات کشاورزی در نواحی خشک و نیمه‌خشک جهان به دلیل شور شدن آب و خاک کاهش می‌یابد. برای مقابله با این مشکل، شناسایی و انتخاب ارقام متحمل به شوری ضروری است. تأثیر تنش شوری با توجه به شدت و نوع تنش، میزان تحمل گیاه، مراحل مختلف رشدی و نوع بافت و اندام گیاهی متفاوت است مس و همکاران (Mass et al., 1997). اکرم و همکاران (Akram et al., 2007) در بررسی تأثیر تنش شوری بر روی رشد گیاه آفتابگردان، گزارش نمودند که تنش شوری باعث کاهش رشد و به تبع آن کاهش ماده خشک گیاه می‌گردد و نتایج مشابه در برنج و ذرت نیز توسط سایر محققین گزارش گردیده است سینگ و سینگ؛ اش و همکاران؛ عبید و همکاران (Singh and Singh, 1994; Asch et al., 2000; Abid et al., 2001).

بخش‌هایی از ژنوم که در برگیرنده‌ی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی هستند را QTL (Quantitative trait loci) می‌نامند/یتقن و همکاران (Eathgton et al., 2007). یکی از روش‌های نوین برای اصلاح گیاهان و تولید ارقام جدید شناسایی نشانگرهای DNA پیوسته با ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی (تجزیه QTL) به‌منظور استفاده در گزینش به کمک نشانگر است. اگر محل QTL در روی نقشه کروموزومی تعیین شود و پیوستگی آن‌ها با نشانگرهای مولکولی به اثبات برسد، در این صورت می‌توان در برنامه‌های به‌نژادی انتخاب را بر اساس نشانگرها انجام داد کولارد و همکاران (Collard et al., 2005). مطالعات بسیاری در مورد تعیین جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات مرتبط با رشد و نمو و صفاتی که از نظر زراعی و اقتصادی مهم می‌باشند مثل کمیت و کیفیت روغن

مکرانی و همکاران؛ پرز-ویچ و همکاران (Mokrani et al., 2002; Peres-Vich et al., 2002, 2004a) پاسخ به فتوپریود لئون و همکاران (Leon et al., 2001)، مقاومت به سرما آلین و همکاران (Allinne et al., 2009)، مقاومت به خشکی پورمحمدکیانی و همکاران؛ عبدی و همکاران (Poormohammad Kiani et al., 2007 a,b, 2008)، مقاومت به انگل گل‌جالیز پرز-ویچ و همکاران (2004b)، جنین‌زایی سوماتیکی فلوریس بریوس و همکاران (Flores Berrios et al., 2000)، مقاومت به بیماری‌های ناشی از عوامل *Diaporthe helianthi* برت و همکاران (Bertt et al., 2002)، *Sclerotinia sclerotiorum* میکیک و همکاران؛ برت و همکاران؛ داور و همکاران (Micic et al., 2004; Bert et al., 2002, 2004; Davar et al., 2010)، *Phoma macdonaldii* رشید الشعرائی و همکاران؛ برت و همکاران؛ درویش‌زاده و همکاران (Rachid Al-Chaarani et al., 2002; Bert et al., 2004; Darvishzadeh et al., 2007) در *Plasmopara halstedii* رشید الشعرائی و همکاران (2002) در آفتابگردان با استفاده از جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب حاصل از تلاقی PAC2 × RHA266 انجام گرفته است. در مطالعه‌ی عبدی و همکاران (2012) با استفاده از نقشه پیوستگی SSR/SNP، تعداد ۵ QTL برای عملکرد دانه در شرایط آبیاری نرمال و ۴ QTL برای صفت مذکور در شرایط آبیاری محدود شناسائی نمودند که درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط QTL‌های شناسائی شده بین ۰/۴ تا ۹/۸۵٪ متغیر بوده است و از مجموع ۹ QTL شناسایی شده برای عملکرد دانه ۳ QTL بر روی گروه‌های پیوستگی ۱۲، ۱۳ و ۱۷ هم‌مکان بودند. در مطالعه فوق‌الذکر مهم‌ترین QTL برای عملکرد دانه بر روی گروه پیوستگی ۱۴ قرار داشته و ۹/۸۵٪ از تغییرات فنوتیپی صفت را کنترل می‌نمود و آلل مثبت از والد پدری (RHA266) انتقال یافته بود. هم‌چنین داور و همکاران (2011) با استفاده از جمعیت مورد استفاده در تحقیق حاضر و نقشه پیوستگی SSR/AFLP، مکان‌یابی QTL برای صفات جوانه‌زنی، قدرت بذر و رشد و نمو دانه‌رست‌ها در شرایط کاملاً کنترل شده را انجام دادند و برای طول ریشه و ساقه به‌ترتیب ۳ و ۴ QTL در گروه‌های ۳، ۸، ۱۲، ۱۳ و ۱۶ شناسایی نمودند که درصد تغییرات فنوتیپی توجیه شده توسط آن‌ها بین ۷/۱٪ الی ۱۸/۱٪ متغیر بوده است و آلل‌های مطلوب از هر دو والد منتقل شده بودند. داور و همکاران (2010) برای صفت زمان ظهور دانه‌رست‌ها ۶ QTL در گروه‌های پیوستگی ۳، ۵، ۸ و ۱۰ شناسایی کردند که درصد تغییرات فنوتیپی توجیه شده توسط

تجزیه آماری داده‌ها

تجزیه واریانس داده‌های مربوط به رشد گیاهچه‌های آفتابگردان با استفاده از مدل خطی عمومی (GLM) در نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۲ (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) انجام گرفت. همبستگی ساده خطی بین صفات مورد مطالعه، با استفاده از نرم‌افزار SAS محاسبه شد. توزیع فراوانی صفات در لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب و والدین آن‌ها در نرم‌افزار SPSS (SPSS Inc.,) <http://www.spss.com> SPSS/PC-16, SPSS Inc.,) (Chicago, IL, USA) رسم شد. میانگین جمعیت لاین‌های خالص نوترکیب و والدین آن‌ها برای صفات مورد نظر با استفاده از آزمون LSD مورد مقایسه آماری قرار گرفتند. با مقایسه میانگین ۱۰٪ از بهترین RILs برای هر یک از صفات با میانگین والدین آن‌ها، سود ژنتیکی محاسبه گردید.

نقشه پیوستگی و شناسایی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات

در این آزمایش از نقشه پیوستگی تهیه شده توسط حدادی و همکاران (Haddadi et al., 2012) و عموزاده و همکاران (Amouzadeh et al., 2013) برای شناسایی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات گیاهچه‌های آفتابگردان استفاده شد. نقشه ژنتیکی گزارش شده، از ۲۲۱ نشانگر SSR و SNP با میانگین تراکم ۷/۴۴ سانتی‌مورگان بین نشانگرها تشکیل یافته است. موقعیت کروموزومی QTLها با روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (Composite interval mapping: CIM) با استفاده از نرم‌افزار WinQTL Cartographer Version 2.5 شناسایی شدند و انگ و همکاران (Wang et al., 2011). بدین منظور ژنوم در فواصل ۲ سانتی‌مورگان با اندازه پنجره ۱۵ سانتی‌مورگان مورد کاوش قرار گرفت و سطح آستانه یا LOD برای شناسایی QTLهای معنی‌دار از طریق آزمون جایگشت (n=1000) توسط نرم‌افزار تعیین شد چورچیل و درج (Churchill and Doerge, 1994). از موقعیت پیک QTL جهت تخمین درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط آن (R²) استفاده شد بستن و همکاران (Basten et al., 2002). برای رسم گروه‌های پیوستگی و نشان دادن موقعیت QTLهای شناسایی شده در گروه‌های پیوستگی از نرم‌افزار MapChart (<http://www.wageningenur.nl/en/show/Mapchart.htm>) استفاده شد. نام‌گذاری QTLها به صورت (شوری + سطح شوری + صفت + گروه پیوستگی + شماره QTL) انجام گرفت و اگر بیش از یک QTL در یک گروه پیوستگی شناسایی شود به ترتیب با شماره‌های یک، دو و غیره نشان داده شدند.

آن‌ها بین ۶/۹۵٪ تا ۱۴/۶۲٪ نوسان داشت. براساس مقاله مروری /شرف و فولاد (Ashraf and Foolad, 2013) ژنتیک تحمل به شوری در گیاهان در مراحل مختلف رشدی متفاوت است و بنابراین بهترین راهکار این است که ژن‌های تحمل در شرایط و مراحل مختلف رشدی شناسایی شده و سپس راهکار هرمبندی ژن‌ها انجام گردد. با توجه به کمی تعداد مطالعات انجام شده در زمینه ژنتیک تحمل به شوری در آفتابگردان، مطالعه حاضر به منظور تجزیه ژنتیکی صفات مرتبط با رشد و نمو گیاهچه‌های آفتابگردان در سطوح مختلف تنش شوری و شناسایی نشانگرهای پیوسته با آن‌ها با استفاده از جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب حاصل از تلاقی دو لاین PAC2 × RHA266 انجام گرفت.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و اندازه‌گیری صفات گیاهچه‌ای تحت شرایط تنش شوری

مواد گیاهی مورد استفاده در این پژوهش، لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب (نسل F_۲) حاصل از تلاقی PAC2 × RHA266 بود که توسط انیستیتو ملی تحقیقات آگرونومی فرانسه (INRA) تهیه شده بودند. واکنش لاین‌های آفتابگردان (فاکتور اول) به سطوح مختلف شوری (فاکتور دوم) شامل صفر، ۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در آزمایشگاه گروه اصلاح و بیوتکنولوژی گیاهی دانشگاه ارومیه ارزیابی شدند. هر واحد آزمایشی شامل ۱ پتری‌دیش با قطر ۹۵ میلی‌متر و حاوی ۲۰ بذر بود. بذرها با هیپوکلرید سدیم ۵٪ ضدعفونی و سه بار با آب مقطر استریل شست‌وشو شدند و سپس در پتری‌دیش‌هایی شامل سه لایه کاغذ واتمن و ۸ میلی‌لیتر آب مقطر با شوری (NaCl) صفر، ۲، ۴، ۶ و ۸ دسی‌زیمنس بر متر بسته به نوع تیمار کشت و به اتاق رشد با دمای ۲۵±۱ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۵۸٪ و دوره روشنایی ۱۶ ساعت با شدت نور ۲۰۰ μEm⁻² منتقل شدند. بذرها زمانی جوانه‌زده به حساب می‌آمدند که ریشه‌چه حدود یک میلی‌متر طول داشت خانه و همکاران (Khane et al., 2004). ۱۳ روز پس از انتقال، صفات رشد و نمو گیاهچه‌ها شامل طول ساقه‌چه (Shoot length (SL))، طول ریشه‌چه (Root length (RL))، وزن تر ساقه‌چه (Shoot fresh weight (SFW))، وزن تر ریشه‌چه (Root dried weigh (RDW))، وزن خشک ساقه‌چه (Shoot dried weigh (SDW))، وزن خشک ریشه‌چه (Root dried weight (RDW)) اندازه‌گیری شدند.

نتایج و بحث

ارزیابی صفات گیاهچه‌های آفتابگردان تحت شرایط تنش شوری

نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد که صفات مورد مطالعه به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر ژنوتیپ (لاین)، سطح شوری و اثر متقابل شوری در لاین قرار گرفتند که بیانگر وجود تنوع ژنتیکی در جمعیت مورد مطالعه می‌باشد. نظیر چنین تنوعی توسط حسین و همکاران (Hussain et al., 2011) برای صفات مرتبط با تحمل به تنش شوری در آفتابگردان گزارش شده است. همچنین این تنوع در توافق با گزارش‌های قبلی در مطالعات مربوط به رشد و توسعه گیاهچه در آفتابگردان رشید /الشعرانی و همکاران (2005) و نیز در برنج لو و همکاران (Lu et al., 2007) می‌باشد. با توجه به جدول ۲، تفاوت بین میانگین لاین‌های خویش‌آمیخته نو ترکیب (\bar{X} RILs) و میانگین والدین (\bar{X} p) از نظر تمامی صفات مورد مطالعه به غیر از صفات وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه در سطوح شوری ۲ و ۴ و نیز برای تمامی صفات مورد مطالعه به غیر از وزن خشک ریشه‌چه در سطوح شوری صفر و ۶ معنی‌دار است. سود ژنتیکی برای تمام صفات مورد مطالعه به غیر از صفت وزن خشک ریشه‌چه معنی‌دار بود (جدول ۲) که این پدیده می‌تواند به دلیل ماهیت کمی صفات و تجمع آلل‌های مطلوب از هر دو والد در لاین‌های خویش‌آمیخته نو ترکیب باشد و این روند با نتایج مطالعات داور و همکاران (2011) مطابقت دارد. مقایسه میانگین لاین‌ها (جدول ۲) نشان داد که برای هر یک از صفات مورد مطالعه، میانگین صفات در شرایط شوری کاهش یافته و شوری ۶ (دسی‌زیمنس بر متر) بعد از سطح شوری ۸ دسی‌زیمنس بر متر (که هیچ‌گونه جوانه‌زنی در نمونه‌ها مشاهده نگردید) دارای کم‌ترین مقادیر میانگین‌ها است. در پژوهش حاضر، صفات طول ریشه‌چه و ساقه‌چه تحت تنش شوری کاهش نشان دادند که این امر مطابق با نتایج گزارش‌های قبلی نصیرخان و همکاران (Nasir Khan et al., 2007) می‌باشد. همچنین کاهش وزن تر ریشه‌چه و ساقه‌چه (جدول ۲) با نتایج نور و همکاران (Noor et al., 2001) مطابقت داشت. آن‌ها در بررسی اثر تنش شوری بر طول ریشه‌چه ۱۱ رقم پنبه نشان دادند که طول ریشه‌چه حساس‌ترین صفت نسبت به تنش شوری بوده، تحت شرایط تنش شوری، عملکرد هورمون سیتوکینین در ریشه‌چه متوقف می‌گردد و بنابراین طبق نتایج حاصله اظهار شد که طول ریشه‌چه معیار مناسبی برای اندازه‌گیری تحمل به تنش شوری در آن گیاه است. همان‌طوری‌که نتایج (جدول ۲) نشان داد وزن

خشک دو اندام مذکور هم کاهش یافته که کاهش وزن خشک ریشه‌چه بیشتر بوده، نتایج با یافته‌های محققین قبلی /استفان و همکاران؛ اکرم و همکاران؛ بونیامین و همکاران؛ بایوردی و طباطبایی؛ کریمی و همکاران؛ تونکتورک و همکاران (Stephan et al., 2002; Akram et al., 2007; Bunyamin et al., 2008; Bybord and Tabatabaei, 2009; Karimi et al., 2011; Tuncturk et al., 2011)، در مورد کاهش وزن خشک و تر اندام هوایی و کاهش تعداد برگ در گیاه برنج مطابقت داشت. آن‌ها علت کاهش وزن خشک گیاهچه برنج در شرایط شوری را کاهش شدید جذب توسط ریشه گیاه گزارش نمودند که از طریق کاهش پتانسیل آب در اطراف ریشه توسط غلظت ناشی از NaCl ایجاد می‌گردد. الگوی پیوسته توزیع فراوانی لاین‌های خویش‌آمیخته نو ترکیب و والدین آن‌ها برای صفات مورد مطالعه (شکل ۱) نشان داد که برای صفات مورد مطالعه تفکیک متجاوز وجود داشته، در نتیجه رشد و نمو گیاهچه‌ها توسط یک سیستم چندژنی کنترل می‌شود.

با توجه به ضرایب همبستگی (جدول ۳) از بین تمامی صفات مورد مطالعه، بین وزن تر ریشه‌چه در سطوح شوری ۴ با ۶ دسی‌زیمنس بر متر و نیز بین وزن تر ریشه‌چه در سطوح شوری ۲ با ۴ دسی‌زیمنس بر متر همبستگی مثبت و معنی‌داری در سطح احتمال ۱٪ وجود داشت. در نتایج حاصل از مطالعه رشید /الشعرانی و همکاران (2005) و داور و همکاران (2010) ارتباط معنی‌دار بین صفات رشد و نمو دانه‌رست‌ها در آفتابگردان گزارش شده است. همبستگی مشاهده شده بین صفات مورد مطالعه (جدول ۳) می‌تواند به دلیل وجود پلیوتروپی یا پیوستگی نزدیک ژن‌ها باشد /ستویت؛ ولدبوم و همکاران (Aastveit, 1993; Veldboom et al., 1994). از طرفی با توجه به این‌که در لاین‌های خویش‌آمیخته برای رسیدن به هموزیگوتی کراسینگ‌اورهای فراوانی اتفاق افتاده است، بنابراین از مقدار همبستگی‌های ناشی از پیوستگی بین ژن‌ها کاسته شده و به احتمال زیاد همبستگی‌های قوی می‌تواند فقط ناشی از اثرات پلیوتروپی باشند هالدن و همکاران (Haldane et al., 1931). انتظار می‌رود صفاتی که با هم همبستگی دارند، QTL‌های هم‌مکان برای آن‌ها وجود داشته باشد که در این حالت امکان گزینش هم‌زمان برای چندین صفت را امکان‌پذیر می‌سازد.

شناسایی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات رشدی گیاهچه‌های آفتابگردان

چندین نقشه پیوستگی در آفتابگردان، با استفاده از جمعیت‌های مختلف هو (Hu, 2010)، به‌ویژه لاین‌های خویش

سطح شوری ۲ دسی‌زیمنس بر متر، دامنه LOD بین ۳/۱۷ الی ۶/۱۸ و دامنه تغییرات فنوتیپی توجیه شده (R^2) بین ۰.۱۰ الی ۰.۵۹/۳۴٪، در سطح شوری ۴ دسی‌زیمنس بر متر، دامنه LOD بین ۲/۵۲ الی ۱۴/۵۳ و دامنه تغییرات فنوتیپی توجیه شده (R^2) بین ۰.۱۲٪ تا ۰.۳۷/۸۵٪ و در سطح شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر، دامنه LOD بین ۳/۰۵ الی ۵/۱۴ و دامنه تغییرات فنوتیپی توجیه شده (R^2) بین ۰.۱۰٪ تا ۰.۲۱٪ متغیر بودند. بیش‌ترین مقادیر R^2 در سطح شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر متعلق به صفات وزن خشک ریشه‌چه (۰.۱۶٪)، وزن خشک ساقه‌چه و طول ساقه‌چه (۰.۲۱ و ۰.۱۶٪) به‌ترتیب در گروه‌های ۱، ۱۳ و ۵ بودند (جدول ۴). بیش‌ترین مقدار LOD در سطح شوری ۲ دسی‌زیمنس بر متر و برای صفت وزن تر ریشه‌چه مشاهده گردید که در کروموزوم ۱۲ قرار گرفته است. این QTL حدود ۰.۲۳٪ از واریانس فنوتیپی صفت فوق را کنترل نموده و با توجه به علامت مثبت اثر افزایشی آلل مثبت از والد پدری (RHA266) منتقل شده است. در تعدادی از مطالعات QTL‌هایی با R^2 بالاتر برای صفات کمی شناسایی و گزارش شده است. به‌عنوان نمونه در مطالعات پورمحمدکیانی و همکاران (2009) با استفاده از نقشه پیوستگی $PAC2 \times$ RHA266، ۵ QTL برای عملکرد دانه در شرایط آبیاری محدود و ۳ QTL در شرایط آبیاری نرمال شناسایی شد. درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط QTL‌های شناسایی شده بین ۵ تا ۴۰٪ متغیر بود.

آمیخته نو ترکیب جان و همکاران؛ گنتزبیتل و همکاران؛ تانگ و همکاران؛ پورمحمد کیانی و همکاران (Jan et al., 1998; Gentzittel et al., 1999; Tang et al., 2002, Poormohammad Kiani et al., 2007a کمی پورمحمدکیانی و صرافی (Poormohammad Kiani and Sarrafi, 2010) و کیفی هاهن و ویکخورست (Hahn and Wieckhorst, 2010) تهیه شده است. استفاده از جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نو ترکیب (RILs) بسیار مفید است زیرا جمعیت‌های پایداری هستند؛ بنابراین ارزیابی فنوتیپی آن‌ها در قالب طرح آزمایشی تکراردار امکان‌پذیر می‌باشد. با توجه به این‌که جمعیت مورد مطالعه لاین‌های خالص می‌باشد، بنابراین برای هیچ یک از QTL‌های مکان‌یابی شده در این مطالعه، اثرات غالبیت مشاهده نگردید.

برای تمامی صفات مورد مطالعه و در سطوح مختلف شوری، در مجموع تعداد ۴۵ QTL شناسایی شدند. در این مطالعه، QTL‌های مربوط به صفات در سطوح مختلف شوری در سراسر ژنوم آفتابگردان (۱۷ گروه پیوستگی) پراکنده بودند (شکل ۲). کم‌ترین تعداد QTL (۱ عدد) در گروه‌های پیوستگی ۳، ۴، ۱۲ و ۱۴ و بیش‌ترین تعداد QTL (۶ عدد) در گروه پیوستگی ۲ شناسایی شد (شکل ۲). در این تحقیق، در سطوح شوری صفر، ۲، ۴، ۶ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب ۱۸، ۱۳، ۴ و ۱۰ QTL شناسایی گردید و در سطح شوری ۸ دسی‌زیمنس بر متر به دلیل عدم جوانه‌زنی هیچ QTL‌ای یافت نشد (جدول ۴). دامنه LOD در سطح شوری صفر، بین ۳/۱۳ الی ۶/۱۰ و دامنه تغییرات فنوتیپی توجیه شده (R^2) بین ۰.۱۰٪ الی ۰.۶۱/۷۲٪ در

جدول ۱: تجزیه واریانس صفات گیاهچه‌ای در لاین‌های خویش آمیخته نو ترکیب آفتابگردان تحت سطوح مختلف تنش شوری
 Table 1: Analysis of variance of growth traits in recombinant inbred lines (RILs) population of sunflower under salinity stress conditions

منابع تغییرات Sources of variation	درجه آزادی df						میانگین مربعات Mean square					
	RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW	RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW
تکرار Replication	11	11	1	1	1	1	0.31	8.43	0.00002	0.0003	0.00004	0.000001
RIL	60	60	52	52	54	54	4.32**	45.45**	0.004**	0.005**	0.00036**	0.00002**
شوری Salt	4	4	4	4	4	4	875.72**	7128.68**	0.182**	0.543**	0.1046**	0.0015**
شوری × RIL Salt × RIL	240	240	208	208	216	216	2.96**	40.80**	0.002**	0.004**	0.00019**	0.00001**
اشتباه آزمایشی Experimental error	299	282	205	205	221	223	0.12	1.25	0.0003	0.0005	0.00006	0.000002
ضریب تغییرات CV							19.12	25.05	25.37	19.96	14.87	25.19

RL: طول ریشه‌چه، SL: طول ساقه‌چه، RFW: وزن تر ریشه‌چه، SFW: وزن تر ساقه‌چه، RDW: وزن خشک ریشه‌چه، SDW: وزن خشک ساقه‌چه، ns، * و ** به ترتیب اختلاف غیرمعنی‌دار، اختلاف

معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۱٪ می‌باشند

RL: Root length, SL: Shoot length, RFW: Root fresh weight, SFW: Shoot fresh weight, RDW: Root dried weight, SDW: Shoot dried weight. ns: not significant; *, **, significant at 0.05, 0.01 probability level. RIL: Recombinant inbred line, CV: Coefficient of variation

جدول ۲: پارامترها و بازده ژنتیکی صفات گیاهچه‌ای در لاین‌های نوترکیب آفتابگردان تحت سطوح مختلف تنش شوری

Table 2: Genetic parameters and gains for growth traits in recombinant inbred lines (RILs) population of sunflower under salinity stress conditions

پارامتر Parameter	صفات (صفر دسی‌زیمنس بر متر) Characters (0 ds/m)						پارامتر Parameter	صفات (۲ دسی‌زیمنس بر متر) Characters (2 ds/m)					
	RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW		RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW
PAC2 (P1)	6.39	5.6	0.04	0.13	0.004	0.006	PAC2 (P1)	6.57	6.51	0.04	0.13	0.004	0.008
RHA266 (P2)	5.64	3.59	0.14	0.13	0.009	0.007	RHA266 (P2)	5.25	4.66	0.11	0.11	0.01	0.007
P1-P2	0.75	2.01	0.09	0.0008	0.004	0.0009	P1-P2	1.32	1.85	0.07	0.01	0.005	0.0009
$\bar{X}_{P=(P1+P2)/2}$	6.01	4.59	0.09	0.13	0.006	0.007	$\bar{X}_{P=(P1+P2)/2}$	5.91	5.59	0.07	0.12	0.007	0.007
\bar{X}_{RIL}	6.83	6.81	0.11	0.17	0.005	0.008	\bar{X}_{RIL}	8.72	8.24	0.11	0.19	0.005	0.009
$\bar{X}_{RIL} - \bar{X}_P$	0.81	2.21	0.84	0.04	0.0007	0.81	$\bar{X}_{RIL} - \bar{X}_P$	2.81	2.65	0.03	0.07	0.002	0.001
$\bar{X}_{10\%SRIL}$	11.84	9.01	0.23	0.29	0.013	0.016	$\bar{X}_{10\%SRIL}$	13.67	11.87	0.19	0.3	0.006	0.01
GG10%	5.82	4.41	0.14	0.16	0.007	0.009	GG10%	7.76	6.28	0.11	0.17	0.0007	0.003
پارامتر Parameter	صفات (۴ دسی‌زیمنس بر متر) Characters (4 ds/m)						پارامتر Parameter	صفات (۶ دسی‌زیمنس بر متر) Characters (6 ds/m)					
	RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW		RL	SL	RFW	SFW	RDW	SDW
PAC2 (P1)	4.7	4.5	0.03	0.08	0.005	0.007	PAC2 (P1)	0	0	0	0	0	0
RHA266 (P2)	4	3.5	0.13	0.09	0.01	0.006	RHA266 (P2)	0	0	0	0	0	0
P1-P2	0.7	1	0.1	0.008	0.005	0.001	P1-P2	0	0	0	0	0	0
$\bar{X}_{P=(P1+P2)/2}$	4.33	4	0.08	0.15	0.007	0.007	$\bar{X}_{P=(P1+P2)/2}$	0	0	0	0	0	0
\bar{X}_{RIL}	6.1	7	0.1	0.06	0.006	0.009	\bar{X}_{RIL}	4.5	3	0.05	0.06	0.005	0.006
$\bar{X}_{RIL} - \bar{X}_P$	1.75	3	0.02	0.27	0.001	0.002	$\bar{X}_{RIL} - \bar{X}_P$	4.5	3	0.05	0.06	0.005	0.006
$\bar{X}_{10\%SRIL}$	11.6	11.4	0.2	0.27	0.01	0.016	$\bar{X}_{10\%SRIL}$	10.8	6.7	0.14	0.14	0.008	0.009
GG 10%	7.23	7.4	0.15	0.18	0.007	0.008	GG 10%	10.8	6.7	0.14	0.14	0.008	0.009
LSD 0.05	0.2	0.65	0	0.04	0.01	0.002	LSD 0.05	0.2	0.65	0	0.04	0.01	0.002

\bar{X}_P : میانگین والدین، \bar{X}_{RIL} : میانگین لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب، $\bar{X}_{10\%SRIL}$: میانگین ۱۰٪ از بهترین لاین‌های خویش آمیخته انتخابی برای صفات مورد مطالعه، GG 10%: بازده ژنتیکی زمانی که ۱۰٪ از لاین‌های خویش آمیخته انتخابی با میانگین والدین مقایسه شوند، RL: طول ریشه‌چه، SL: طول ساقه‌چه، RFW: وزن تر ریشه‌چه، SFW: وزن تر ساقه‌چه، RDW: وزن خشک ریشه‌چه، SDW: وزن خشک ساقه‌چه.

\bar{X}_P : Mean of the parents, RILs: Mean of all recombinant inbred lines, 10% SRILs: Mean of the 10% selected RILs, GG 10%: Genetic gain when the mean of 10% selected RILs is compared with the mean of parents. LSD: Least significant difference, RL: Root length, SL: Shoot length, RFW: Root fresh weight, SFW: Shoot fresh weight, RDW: Root dried weight, SDW: Shoot dried weight.

جدول ۳: همبستگی بین صفات گیاهچه‌ای در جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب آفتابگردان تحت سطوح مختلف تنش شوری

Table 3: Correlation among traits in recombinant inbred lines (RILs) population of sunflower under salinity stress conditions

طول ریشه‌چه			وزن تر ریشه‌چه			وزن خشک			
طول ریشه‌چه (۴) دسی‌زیمنس	طول ریشه‌چه (۲) دسی‌زیمنس	طول ریشه‌چه (صفر) دسی‌زیمنس	وزن تر ریشه‌چه (۴) دسی‌زیمنس	وزن تر ریشه‌چه (۲) دسی‌زیمنس	وزن تر ریشه‌چه (صفر) دسی‌زیمنس	وزن خشک (۴) دسی‌زیمنس	وزن خشک (۲) دسی‌زیمنس	وزن خشک (صفر) دسی‌زیمنس	
بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	
RL0d	RL2d	RL4d	RFW0d	RFW2d	RFW4d	RDW0d	RDW2d	RDW4d	
RL2d	0.05 ^{ns}		RFW2d	0.24 ^{ns}		RDW2d	-0.05 ^{ns}		
RL4d	-0.008 ^{ns}	0.05 ^{ns}	RFW4d	0.36 ^{ns}	0.41 ^{ns}	RDW4d	-0.22 ^{ns}	0.3 ^{ns}	
RL6d	0.39 ^{ns}	-0.04 ^{ns}	RFW6d	-0.09 ^{ns}	0.23 ^{ns}	0.63 ^{**}	RDW6d	-0.08 ^{ns}	0.1 ^{ns}
								0.15 ^{ns}	
طول ساقه‌چه			وزن تر ساقه‌چه			وزن خشک			
طول ساقه‌چه (۴) دسی‌زیمنس	طول ساقه‌چه (۲) دسی‌زیمنس	طول ساقه‌چه (صفر) دسی‌زیمنس	وزن تر ساقه‌چه (۴) دسی‌زیمنس	وزن تر ساقه‌چه (۲) دسی‌زیمنس	وزن تر ساقه‌چه (صفر) دسی‌زیمنس	وزن خشک (۴) دسی‌زیمنس	وزن خشک (۲) دسی‌زیمنس	وزن خشک (صفر) دسی‌زیمنس	
بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	بر متر)	
SL0d	SL2d	SL4d	SFW0d	SFW2d	SFW4d	SDW0d	SDW2d	SDW4d	
SL2d	-0.13 ^{ns}		SFW2d	-0.14 ^{ns}		SDW2d	0.15 ^{ns}		
SL4d	0.15 ^{ns}	-0.42 ^{ns}	SFW2d	-0.09 ^{ns}	0.01 ^{ns}	SDW4d	0.17 ^{ns}	0.02 ^{ns}	
SL6d	-0.38 ^{ns}	-0.34 ^{ns}	SFW2d	0.13 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.54 ^{**}	SDW6d	0.30 ^{ns}	0.16 ^{ns}
								0.36 ^{ns}	

RL: طول ریشه‌چه، SL: طول ساقه‌چه، RFW: وزن تر ریشه‌چه، RDW: وزن خشک ریشه‌چه، SDW: وزن خشک ساقه‌چه. ns، * و ** به ترتیب اختلاف غیرمعنی‌دار، اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ می‌باشند.

RL: Root length, SL: Shoot length, RFW: Root fresh weight, SFW: Shoot fresh weight, RDW: Root dried weight, SDW: Shoot dried weight. ns: not significant; *, **, significant at 0.05 and 0.01 probability level.

جدول ۴: موقعیت و اثر QTL های شناسایی شده برای صفات گیاهچه‌ای در جمعیت لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب آفتابگردان حاصل از تلاقی PAC2 × RHA266 تحت سطوح مختلف تنش شوری

Table 4: Position and effect of detected QTLs for growth traits in recombinant inbred lines (RILs) population of sunflower coming from the cross PAC2 (as female parent) × RHA266 (as male parent) under salinity stress conditions

R ²	اثرات			موقعیت	نشانه‌های جانبی کیو	QTL	صفت	شوری	اثرات			موقعیت	نشانه‌های جانبی کیو	QTL	صفت	شوری (۴)
	افزایشی	LOD	Position (cM)						تی ال	تی ال	افزایشی					
0.10	0.95	4.43	0.37	SSL102-ORS887	Salt2.SL.9.1	SL		0.24	-0.99	6.10	0.01	ORS342-ORS229	Salt0.RL.2.1	RL	0	
0.10	-0.008	4.82	0.11	ORS718-HA2920	Salt2.RFW.3.1	RFW		0.10	-0.49	3.28	0.29	ORS428_1-SSL102	Salt0.RL.9.1			
0.11	-0.012	6.14	0.5	ORS1159-ORS1024_2	Salt2.RFW.5.1			0.12	0.82	4.44	0.20	ORS418_2-ORS899	Salt0.RL.16.1			
0.14	-0.04	3.38	0.63	ORS418_1- ORS243	Salt2.RFW.8.1			0.10	-0.21	3.13	0.02	HA928-HA3847	Salt0.SL.10.1	SL		
0.23	0.01	6.18	0.32	HA3059-HA3555	Salt2.RFW.12.1			0.16	-0.32	4.15	0.50	ORS316-SSU39	Salt0.SL.13.1			
0.10	-0.0003	3.34	0.14	ORS892-2- HA3278	Salt2.RDW.8.1	RDW		0.21	-0.03	3.14	0.0001	HA4103-ORS381	Salt0.RFW.6.1	RFW		
0.10	-0.0004	3.92	0.46	ORS1146- ORS354	Salt2.RDW.11.1			0.12	-0.02	3.13	0.83	SSL30-VTE4	Salt0.RFW.8.2			
0.1	-0.02	4.30	0.86	HA293-HA2077	Salt2.SFW.14.1	SFW		0.18	-0.03	3.49	0.03	SQE1-ORS1242	Salt0.RFW.15.1			
0.37	1.48	4.53	0.55	ORS1097-ORS1247	Salt4.RL.17.1	RL	4	0.61	0.04	3.41	0.15	ORS418_2-ORS899	Salt0.RFW.16.1			
0.12	1.15	2.52	0.92	SSU25-ORS8	Salt4.SL.15.1	SL		0.26	-0.02	5.03	0.01	ORS342-ORS229	Salt0.SFW.2.1	SFW		
0.14	-0.76	2.88	0.81	SFH3-HA3673	Salt4.SL.16.1			0.10	-0.013	5.84	0.15	ORS331_1-HA3103	Salt0.SFW.7.1			
0.25	-0.002	4.30	0.66	ORS630-HA4208	Salt4.SDW.13.1	SDW		0.14	-0.004	4.87	0.67	ORS418_1-ORS243	Salt0.SFW.8.1			
0.12	0.02	3.78	0.10	ORS805-ORS1009	Salt6.SFW.9.1	SFW	6	0.24	-0.009	5.68	0.29	ORS428_1-SSL102	Salt0.SFW.9.1			
0.14	-0.02	3.22	0.12	HA928-HA3847	Salt6.SFW.10.1			0.13	-0.01	4.89	0.56	SSU39-ORS630	Salt0.SFW.13.1			
0.10	-1.0996	5.14	0.18	ORS331-1-HA3103	Salt6.RL.7.1	RL		0.13	-0.0009	3.72	0.01	ORS342-ORS229	Salt0.SDW.2.1	SDW		
0.16	0.52	3.05	0.24	ORS523_1-ORS31_2	Salt6.SL.5.1	SL		0.12	-0.001	3.80	0.71	ORS243-SSL30	Salt0.SDW.8.1			
0.10	-0.50	3.12	0.19	ORS331_1-HA3103	Salt6.SL.7.1			0.18	-0.002	4.03	0.14	HA928-HA3847	Salt0.SDW.10.1			
0.14	-0.39	4.16	0.88	POD-SMT_2	Salt6.SL.17.1			0.10	-0.0005	5.03	0.04	ORS333-ORS418_2	Salt0.SDW.16.1			
0.13	-0.02	3.52	0.08	ORS342-ORS229	Salt6.SFW.2.1	SFW		0.21	1.28	3.17	0.48	ORS509-ORS365	Salt2.RL.1.1	RL	2	
0.10	-0.02	3.78	0.20	ORS342-ORS229	Salt6.SFW.2.2			0.59	1.47	3.88	0.13	ORS342-ORS229	Salt2.RL.2.1			
0.16	-0.0006	4.22	0.56	HA4090-ORS959	Salt6.RDW.1.2	RDW		0.19	-0.85	4.38	0.10	HA991-HA432	Salt2.RL.4.1			
0.21	-0.0004	3.07	0.62	ORS630-HA4208	Salt6.SDW.13.1	SDW		0.34	2.33	4.83	0.01	HA4103-ORS381	Salt2.RL.6.1			
								0.15	-1.47	3.78	0.16	HMBPP-SSL27	Salt2.RL.11.1			

RL: طول ریشه‌چه، SL: طول ساقه‌چه، RFW: وزن تر ریشه‌چه، SFW: وزن تر ساقه‌چه، RDW: وزن خشک ریشه‌چه، SDW: وزن خشک ساقه‌چه. cM: سانتی مورگان، LG: گروه پیوستگی،

QTL: مکان های صفت کمی، LOD: لگاریتم بر پایه ۱۰ نسبت درست نمایی (نسبت درست نمایی که اثر بوسیله پیوستگی ایجاد می شود به درست نمایی که اثر بوسیله شانس و تصادف

ایجاد می شود)، R²: درصد تغییرات فنوتیپی توجیه شده بوسیله تک کیو تی ال (QTL).

RL: Root length, SL: Shoot length, RFW: Root fresh weight, SFW: Shoot fresh weight, RDW: Root dried weight, SDW: Shoot dried weight. cM: Centimorgan; LG:

Linkage group, LOD: Log10 likelihood ratio (likelihood that the effect occurs by linkage/likelihood that the effect occurs by chance), QTL: Quantitative trait

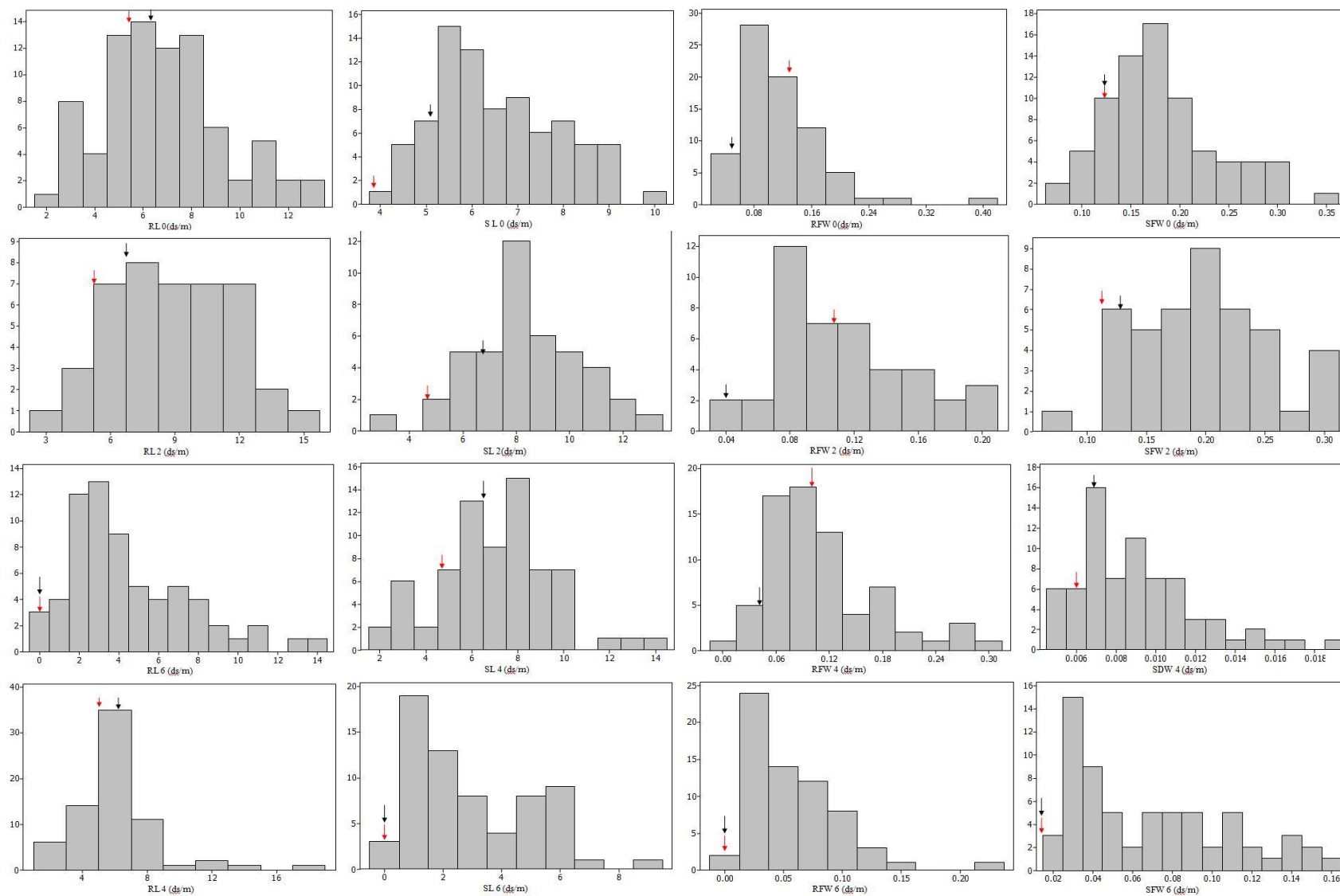
loci, R²: Percentage of phenotypic variance explained by the individual QTL

جدول ۵: موقعیت QTL‌های هم‌مکان شناسایی شده برای صفات گیاهچه‌ای در جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب آفتابگردان حاصل از تلاقی PAC2 × RHA266 تحت سطوح مختلف تنش شوری

Table 5: Position of overlapped QTLs for growth traits in recombinant inbred lines (RILs) population of sunflower coming from the cross PAC2 (as female parent) × RHA266 (as male parent) under salinity stress conditions

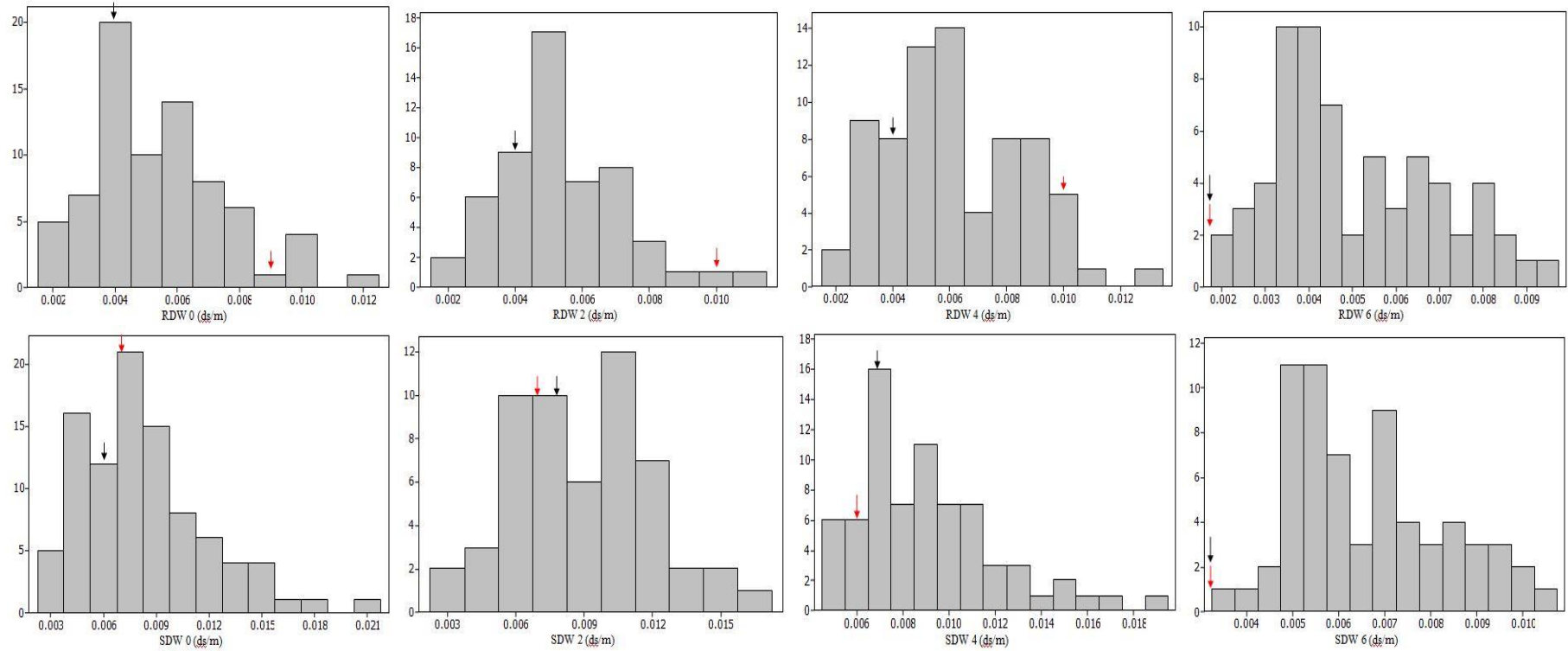
گروه پیوستگی Linkage group	QTL‌های هم‌مکان Overlapped QTLs
2	Salt0. SFW. 2.1, Salt0. SDW. 2.1, Salt0. RL. 2.1; Salt2. SFW. 2.1, Salt6. SFW.2.1
6	Salt0. RFW. 6.1, Salt2. RL. 6.1
7	Salt0. SFW. 7.1, Salt4.SL. 7.1, Salt6. RL. 7.1, Salt6. SL. 7.1
8	Salt0. SFW.8.1, Salt2. RFW.8.1
9	Salt0. RL. 9.1, Salt0. SFW. 9.1
10	Salt0. SL. 10.1, 10.1, Salt6. SFW. 10.1, Salt0. SDW. 10.1
13	Salt4. SDW. 13.1, Salt6.SDW.13.1
16	Salt0. RFW. 16.1, Salt6. RL. 16.1

RL: طول ریشه‌چه، SL: طول ساقه‌چه، RFW: وزن تر ریشه‌چه، SFW: وزن تر ساقه‌چه، RDW: وزن خشک ریشه‌چه، SDW: وزن خشک ساقه‌چه
 RL: Root length, SL: Shoot length, RFW: Root fresh weight, SFW: Shoot fresh weight, RDW: Root dried weight, SDW: Shoot dried weight



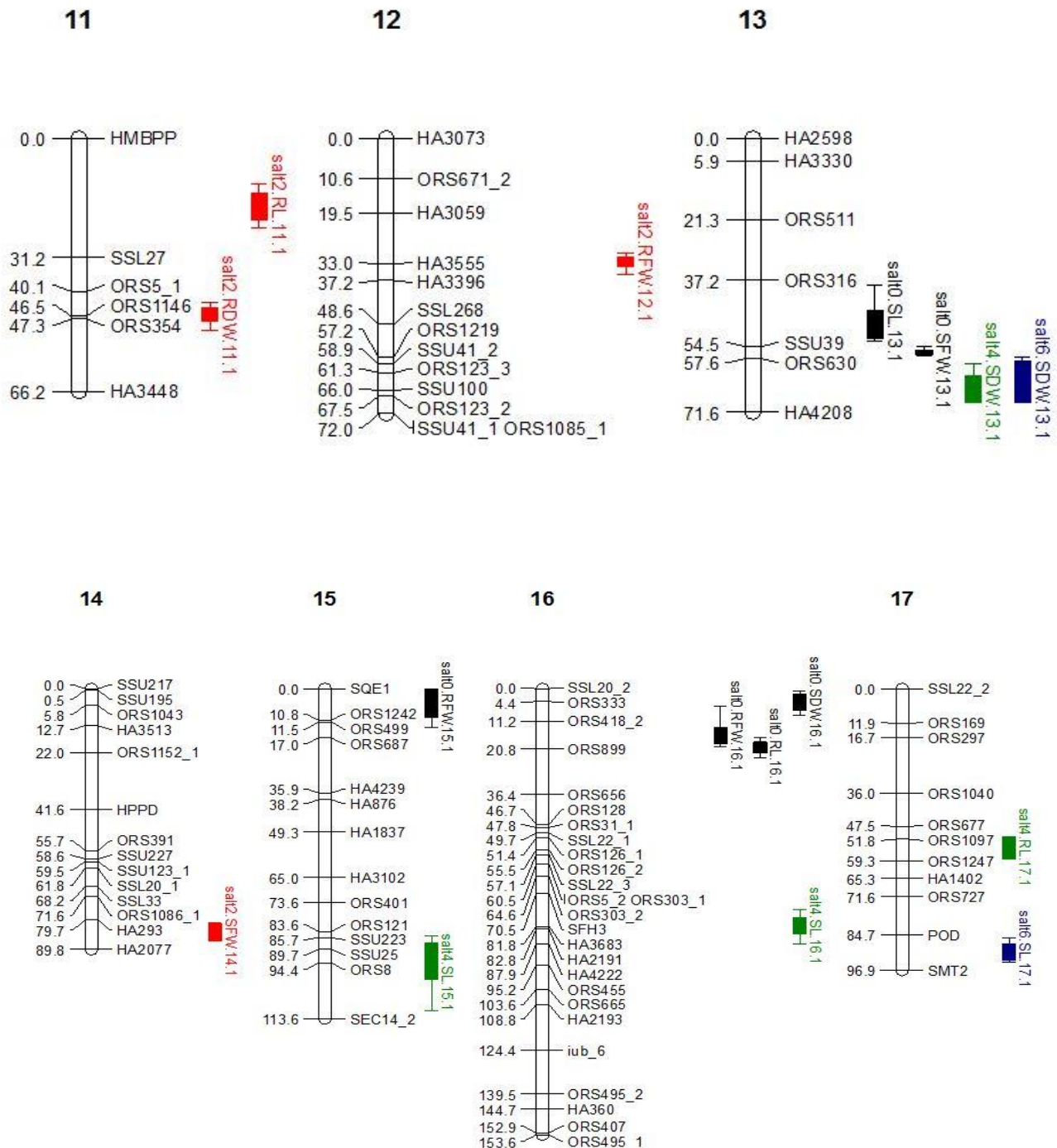
شکل ۱: توزیع فراوانی لاین‌های خویش آمیخته نو ترکیب آفتابگردان و والدین آن‌ها برای صفات گیاهچه‌ای تحت سطوح مختلف تنش شوری. فلش‌ها (قرمز والد مادری و سیاه والد پدری) ارزش‌های فنوتیپی لاین‌های والدی را نشان می‌دهند ($P_2=RHA266$ و $P_1=PAC2$)

Fig. 1: Frequency distribution of sunflower recombinant inbred lines (RILs) and their parents for growth traits under salinity stress conditions. Arrows show phenotypic values of parental lines (red arrows show: $P_1=PAC2$ and black arrows show: $P_2=RHA266$) concerning to each characters



ادامه شکل ۱: توزیع فراوانی لاین‌های خویش آمیخته نو ترکیب آفتابگردان و والدین آن‌ها برای صفات گیاهچه‌ای تحت سطوح مختلف تنش شوری. فلش‌ها (قرمز والد مادری و سیاه والد پدری) ارزش‌های فنوتیپی لاین‌های والدی را نشان می‌دهند ($P_2=RHA266$ و $P_1=PAC2$)

Fig. 1 continued: Frequency distribution of sunflower recombinant inbred lines (RILs) and their parents for growth traits under salinity stress conditions. Arrows show phenotypic values of parental lines (red arrows show: $P_1=PAC2$ and black arrows show: $P_2=RHA266$) concerning to each characters



ادامه شکل ۲: گروه‌های پیوستگی ژنوم آفتابگردان و جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات گیاهچه‌ای در لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب آفتابگردان حاصل از تلاقی PAC2 × RHA266 (حدادی و همکاران، ۲۰۱۲؛ عموزاده و همکاران، ۲۰۱۳) تحت سطوح مختلف تنش شوری

Fig. 2 continued: Sunflower genome linkage groups and loci controlling growth traits in sunflower recombinant inbred lines (RILs) coming from the cross PAC2 (as female parent) × RHA266 (as male parent) (Haddadi *et al.*, 2012; Amouzadeh *et al.*, 2013) under salinity stress conditions

بیش‌ترین تغییرات فنوتیپی توجیه شده برای طول ریشه‌چه (RL) و طول ساقه‌چه (SL) به ترتیب ۲۴/۸۶٪ و مربوط به نشانگرهای ORS342-ORS229 (گروه پیوستگی ۲) بود که آلل مثبت برای این QTL از والد مادری انتقال یافته است (جدول

در شرایط بدون تنش (شوری صفر دسی‌زیمنس بر متر) برای صفات طول ریشه‌چه (RL) و طول ساقه‌چه (SL) به ترتیب ۳ QTL (گروه‌های پیوستگی ۲، ۹ و ۱۶) و ۲ QTL (گروه‌های پیوستگی ۱۰ و ۱۳) شناسایی گردیدند (جدول ۴ و شکل ۲).

شناسایی شد (جدول ۴ و شکل ۲). برای این صفت هر دو آلل مطلوب از طریق PAC2 منتقل شده‌اند. ضریب تبیین برای هر دو QTL شناسایی شده برای این صفت ۱۰/۵۹٪ می‌باشد که آلل مطلوب برای هر دو QTL از والد مادری منتقل شده است (جدول ۴ و شکل ۲).

در سطح شوری ۴ دسی‌زیمنس بر متر، برای صفت طول ریشه‌چه (RL) و وزن خشک ساقه‌چه ۱ QTL در گروه‌های پیوستگی ۱۷ و ۱۳ در موقعیت ۵۵ و ۶۶ سانتی‌مورگان با ضریب تبیین ۳۷٪ و ۲۵٪ شناسایی شدند، که آلل‌های مطلوب به ترتیب از طریق والد پدری و مادری منتقل شده بودند (جدول ۴ و شکل ۲). برای صفت طول ساقه‌چه، ۲ QTL در گروه‌های پیوستگی ۱۵ و ۱۶ شناسایی شد که ضریب تبیین آن‌ها ۱۲ و ۱۴/۰۵٪ متغیر بود که آلل‌های مطلوب برای این صفت به ترتیب از طریق والد RHA266 و PAC2 منتقل شده بودند (جدول ۴ و شکل ۳).

با اعمال شوری ۶ دسی‌زیمنس بر متر، برای طول ریشه‌چه، ۱ QTL در گروه پیوستگی ۷، QTL، Salt6.RL.7.1 با واریانس فنوتیپی ۱۰/۱۱٪ شناسایی شد که آلل مطلوب برای آن از طریق والد مادری منتقل شده است (جدول ۴). برای صفت طول ساقه‌چه، ۳ QTL در گروه‌های پیوستگی ۵، ۷ و ۱۷ شناسایی گردیدند که مهم‌ترین QTL در گروه پیوستگی ۵ و با ضریب تغییرات فنوتیپی ۱۶/۰۲٪ می‌باشد (جدول ۴ و شکل ۲). برای صفت وزن تر ساقه‌چه ۴ QTL در گروه‌های ۹، ۱۰ و ۲ شناسایی شدند که مهم‌ترین QTL (Salt6. SFW.10.1) در گروه ۱۰ بوده و آلل مطلوب برای آن از والد PAC2 منتقل شده است (جدول ۴ و شکل ۲). برای صفت وزن خشک ریشه‌چه و ساقه‌چه، ۱ QTL در گروه‌های پیوستگی ۱ و ۱۳ مکان‌یابی گردیدند (جدول ۴ و شکل ۲) که به ترتیب مکان ژنی Salt6.RDW.1.2 با ضریب تبیین ۱۶/۱۶٪ و مکان ژنی Salt6.SDW.13.1 با ضریب تبیین ۲۱/۳۹٪ می‌باشد (جدول ۴ و شکل ۲). آلل‌های مطلوب برای این ۲ QTL از طریق والد PAC2 منتقل شده‌اند (جدول ۴ و شکل ۲).

در مطالعه مربوط به صبوری (2010) در بررسی مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات مرتبط با جوانه‌زنی تحت شرایط شوری NaCl، چندین QTL برای سرعت جوانه‌زنی، طول ریشه‌چه و ساقه‌چه شناسایی گردیده است. در مطالعه‌ای که توسط داور و همکاران (2010) به منظور شناسایی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مربوط به جوانه‌زنی و رشد گیاهچه‌های آفتابگردان انجام شد، برای ۱۰ صفت، ۵۸ QTL با ضریب تبیین بین ۵/۴٪ الی ۳۵/۷٪ شناسایی گردیده است که در آن‌ها آلل‌های مطلوب از

بیش‌ترین تغییرات فنوتیپی توجیه شده برای طول ساقه‌چه (SL)، ۱۶/۶۷٪ (Salt0.SL.13.1) است که آلل‌های مطلوب برای این QTL، از والد PAC2 منتقل شده‌اند (جدول ۴). با توجه به نتایج جدول ۴، ۴ QTL برای وزن تر ریشه‌چه (RFW) (گروه‌های پیوستگی ۶، ۸، ۱۵ و ۱۶) و ۵ QTL (گروه‌های پیوستگی ۲، ۷، ۸، ۹ و ۱۳) برای وزن تر ساقه‌چه (SFW) شناسایی شدند (جدول ۴ و شکل ۲). دامنه تغییرات فنوتیپی توجیه شده برای QTL‌های کنترل‌کننده وزن تر ریشه‌چه بین ۱۲ الی ۶۱/۷۲٪ متغیر بود. آلل‌های مطلوب برای وزن تر ریشه‌چه (RFW) شامل ۳ آلل از والد PAC2 و ۱ آلل از والد RHA266 و برای وزن تر ساقه‌چه (SFW)، هر ۵ آلل از والد PAC2 منتقل شده‌اند. با توجه به نتایج جدول ۴، بیش‌ترین مقدار واریانس فنوتیپی توجیه شده (۶۱/۷۲٪) مربوط به QTL (Salt0. RFW.16.1) شناسایی شده، در گروه ۱۶ بود که آلل مطلوب برای آن از طریق والد RHA266 منتقل شده بود. در سطح شوری صفر، برای وزن خشک ساقه‌چه (SDW) ۴ QTL شناسایی گردیدند که در گروه‌های پیوستگی ۲، ۸، ۱۰ و ۱۶ قرار داشته و بیش‌ترین تغییرات فنوتیپی توجیه شده (۱۸/۵۳٪) مربوط به QTL، Salt0.SDW.10.1 می‌باشد.

با اعمال تنش شوری ۲ دسی‌زیمنس بر متر برای صفت طول ریشه‌چه، ۵ QTL در گروه‌های پیوستگی ۱، ۲، ۴، ۶ و ۱۱ شناسایی شد (جدول ۴ و شکل ۲). دامنه LOD برای QTL-های شناسایی شده بین ۳/۱۷ الی ۴/۸۳ و ضریب تبیین بین ۱۵٪ تا ۵۹/۳۴٪ متغیر بود (جدول ۴). مهم‌ترین QTL برای صفت طول ریشه‌چه روی گروه پیوستگی ۲ شناسایی شد (ضریب تبیین ۵۹/۳۴٪) که آلل مطلوب برای آن از والد پدری منتقل شده است (جدول ۴ و شکل ۲). برای صفت طول ساقه‌چه، ۱ QTL در گروه پیوستگی ۹ شناسایی شد (جدول ۴ و شکل ۲) که ضریب تبیین آن بین ۱۰/۲۳٪ بود (جدول ۴). برای وزن تر ریشه‌چه ۴ QTL در گروه‌های پیوستگی ۳، ۵، ۸ و ۱۲ شناسایی شدند (جدول ۴ و شکل ۲). مهم‌ترین QTL برای این صفت، در گروه پیوستگی ۱۲ قرار دارد که ۲۳٪ از تغییرات فنوتیپی صفت را توجیه می‌نماید که ۳ آلل مطلوب برای QTL‌های کنترل‌کننده این صفت به غیر از QTL Salt2.RFW.12.1 از والد مادری منتقل شده‌اند (جدول ۴ و شکل ۲). برای صفت وزن تر ساقه‌چه یک QTL در موقعیت ۸۶/۰۱ سانتی‌مورگان در گروه پیوستگی ۱۴ شناسایی شد که مقدار LOD آن ۴/۳۰ و ضریب تبیین برابر ۱۰/۳۶٪ می‌باشد و آلل مثبت آن از والد مادری انتقال یافته است (جدول ۴). برای صفت وزن خشک ریشه‌چه، ۲ QTL در گروه‌های ۸ و ۱۱

هر دو والد منتقل شده بودند. در مطالعه‌ای دیگر از دور و همکاران (2011)، مکان‌یابی صفات مرتبط با بنیه بذر و رشد و توسعه بذور در آفتابگردان صورت گرفته است که برای صفات طول ساقه‌چه و ریشه‌چه به ترتیب ۷ و ۴ QTL در گروه‌های پیوستگی ۵، ۸، ۱۰، ۱۲، ۱۳ و ۱۶ شناسایی شدند و اکثر آلل‌های مطلوب برای این دو صفت از والد مادری (PAC2) منتقل شده بودند. در مطالعه ایشان برای وزن تر ریشه‌چه و ساقه‌چه به ترتیب ۸ و ۳ QTL شناسایی گردید که ضریب تبیین بین ۹/۶ تا ۲۱٪ متغیر بود و برای صفات وزن خشک ساقه‌چه و ریشه‌چه در مجموع ۱۷ QTL که در گروه‌های ۱، ۲، ۵، ۷، ۸، ۹، ۱۲ و ۱۵ قرار داشتند، مکان‌یابی گردیده است. اکثریت مکان‌های ژنی شناسایی شده در این مطالعه با نتایج دور و همکاران (2011) در گیاه آفتابگردان مطابقت دارند. در مطالعه مربوط به مکان‌یابی صفات مرتبط با زمان ۵۰ درصد جوانه‌زنی، طول ریشه و ساقه، وزن تر ریشه و ساقه، وزن خشک ریشه و ساقه در آفتابگردان توسط رشید/الشعرانی و همکاران (2005) به ترتیب ۲، ۵، ۴، ۳، ۴ و ۳ QTL شناسایی شدند. مهم‌ترین QTL مربوط به طول ریشه و ساقه در موقعیت ۴۲/۳۲ و ۴/۰۱ سانتی‌مورگان، مربوط به وزن تر ریشه، ساقه و وزن خشک ریشه در موقعیت ۱۲۰/۴۲، و وزن خشک ساقه در موقعیت ۲۲/۲۱ سانتی‌مورگان قرار داشت.

در مطالعه حاضر QTL‌های غیر اختصاصی (هم‌مکان) برای صفات رشدی مورد مطالعه در گیاهچه‌های آفتابگردان شناسایی گردیدند. QTL‌هایی که در سطوح مختلف شوری برای صفات مختلف هم‌مکان بودند در جدول ۵ آورده شده‌اند. در مطالعه‌ای که توسط رشید/الشعرانی و همکاران (2005) انجام گرفت، QTL‌های کنترل‌کننده ویژگی‌های گیاهچه‌ای آفتابگردان از قبیل طول ریشه، ساقه، وزن تر ریشه، ساقه، وزن خشک ریشه و

منابع:

جهت مطالعه منابع به صفحه‌های ۸-۱۰ متن انگلیسی مراجعه شود.

ساقه در تعدادی از گروه‌های پیوستگی با هم هم‌مکان بودند. با توجه به نتایج جدول ۵، در گروه‌های پیوستگی ۲، ۶، ۷، ۸، ۹، ۱۰، ۱۳ و ۱۶ QTL‌های هم‌مکان وجود دارد. شناسایی QTL‌های مربوط به صفات که در گروه‌های پیوستگی با هم تداخل دارند بیانگر وجود اثر پلیوتروپی یا پیوستگی شدید ژن‌ها می‌باشد و اهمیت زیادی در به‌نژادی گیاهی دارد، زیرا گزینش هم‌زمان چندین صفت را امکان‌پذیر می‌سازد و بدین ترتیب کارآیی انتخاب (اصلاح چند صفت به‌طور هم‌زمان) را در برنامه‌های اصلاحی افزایش می‌دهد.

نتیجه‌گیری کلی

در این مطالعه تنوع ژنتیکی بالایی بین لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب آفتابگردان برای صفات مورد مطالعه مشاهده شد که این تنوع ژنتیکی می‌تواند در برنامه‌های به‌نژادی آفتابگردان برای افزایش تحمل به تنش شوری استفاده گردد. وجود تفکیک متجاوز برای صفات مورد مطالعه نشان‌دهنده ترکیب آلل‌های مطلوب والدین در نتاج بود. در این تحقیق QTL‌های بزرگ اثر با ضریب تبیین فنوتیپی بالا از قبیل Salt2.RL.3.1، Salt0.RFW.16.1، Salt4.RL.17.1، Salt6.RDW.1.2، Salt6.SDW.13.1 شناسایی گردیدند که بالقوه می‌توانند توسط اصلاح‌گران در برنامه‌های به‌نژادی مانند هر می نمودن ژن‌ها به‌منظور بالا بردن تحمل گیاه آفتابگردان به تنش شوری استفاده شوند. هم‌چنین شناسایی QTL‌های هم‌مکان (غیراختصاصی) امکان گزینش هم‌زمان و اصلاح هم‌زمان چندین صفت در آفتابگردان تحت تنش شوری را فراهم می‌نماید.