اثر تنش شوری بر توراث و نحوه عمل ژن‌ها در برخی صفات فیزیولوژیکی گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.)

فصلنامه بوم‌شناسی گیاهان زراعی
جلد ۱۷، شماره ۱، صفحات ۶۲-۴۹
(بهار ۱۴۰۰)

سیاوش صلحی اندرآب[۱]، ورهرام رشیدی[۱]✉، حسین شهبازی[۲]، فرهاد فره وش[۱]، علیرضا احمدزاده[۱]
۱- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، واحد تبریز، دانشگاه آزاد اسلامی، تبریز، ایران.
۲- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، واحد اردبیل، دانشگاه آزاد اسلامی، اردبیل، ایران.
(✉ vrashidi22@gmail.com : نویسنده مسئول)

چکیده

به منظور تعیین وراثت‌پذیری برخی صفات فیزیولوژیکی تحت تنش شوری در ارقام جو، یک تلاقی دی آلل ۷×۷ یکطرفه در سال ۱۳۹۶- ۱۳۹۵ در دانشگاه آزاد اسلامی واحد اردبیل، انجام شد. بذور F1 حاصل به همراه والدین در یک آزمایش گلدانی در گلخانه و در شرایط بدون تنش (شاهد) و تنش شوری ۸ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر، کاشته شدند. بعد از اعمال تنش شوری، صفاتی نظیر شاخص کلروفیل برگ، پارامترهای فلورسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای، اندازه‌گیری شدند. وراثت‌پذیری خصوصی صفات از ۰/۱۶ تا ۰/۵۴ متغیر بود، در حالیکه وراثت‌پذیری عمومی صفات، بالا بوده و از ۰/۷۰ تا ۰/۸۷ متغیر بود. درجه متوسط غالبیت در تمام موارد بزرگتر از یک بود که حاکی از کنترل صفات توسط اثرات فوق غالبیت است. ضریب همبستگی بین میانگین والدین و جهت غالبیت نشان داد در صفت هدایت روزنه‌ای، آلل‌های غالب باعث افزایش مقدار صفات مذکور می‌شوند. در حالیکه در بقیه صفات، چنین رابطه‌ای مشاهده نگردید. بر اساس اثرات قابلیت ترکیب عمومی (GCA) می‌توان نتیجه گرفت که والدین افضل، ریحان و صحرا، آلل‌های مطلوبی برای هدایت روزنه‌ای دارند. ارقام افضل، نصرت، و یوسف، آلل‌های مطلوبی برای محتوی کلروفیل داشتند و ارقام افضل، نصرت، والفجر و کویر، آاللهای مناسبی برای فلورسانس کلروفیل دارا بودند. با توجه به اینکه هدایت روزنه‌ای در بین صفات، بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی را داشته و با توجه به سرعت بالای غربالگری توسط دستگاه‌های هدایت‌سنج و توان عملیاتی بالا، می‌توان از این صفت در گزینش تحمل به شوری در نسل‌های اولیه اصلاحی جو استفاده کرد.

شناسه مقاله

نوع مقاله: پژوهشی
تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۱/۱۰
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۰۸/۱۸

واژه‌های کلیدی

- تنش شوری
- جو
- دی‌آلل
- صفات فیزیولوژیکی
- وراثت‌پذیری

این مقاله با دسترسی آزاد تحت شرایط و قوانین The Creative Commons of BY- NC- ND انتشار یافته است.

10.22034/AEJ.2022.696785

مقدمه

گیاهان در محیط رشد خود، پیوسته با تنش‌های متعددی مواجه هستند که شانس نمو و بقای آنها را به نوعی محدود می‌سازد (Gohari *et al.*, 2017). بخش قابل توجهی از اکوسیستم‌های طبیعی و زراعی دنیا، تحت تنش شوری قرار دارد. در ایران نیز معادل ۲۵ درصد مساحت زمین‌های کشور، دارای شوری است (Alinia and Kazemini, 2017). تنش شوری یکی از مهمترین تنش‌های غیر زنده در تولید گیاهان زراعی به‌شمار می‌رود (Khan *et al.*, 2009; Khalilpour and Jafari Nina, 2016). که فرآیندهای بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و بیوسنتز متابولیت‌ها را در گیاهان تحت تأثیر قرار می‌دهد (Hendawy and Khalid, 2005). شروع تنش شوری زمانی است که میزان انباشتگی نمک‌ها بخصوص کلرید سدیم در ناحیه ریشه، بیش از حد تحمل گیاه شده و در نتیجه باعث بروز اختلالاتی در فرآیندهای حیاتی گیاه مثل جذب و انتقال مواد غذایی، تعرق و فتوسنتز بشود. اثرات مخرب شوری روی رشد گیاه شامل پتانسیل اسمزی پایین در محلول خاک، عدم تعادل تغذیه‌ای و اثر اختصاصی یون (سمیت یونی) یا ترکیبی از این عوامل می‌باشد (Heidari *et al.*, 2011).

در بین گیاهان زراعی، جو چهارمین گیاه مهم در جهان است و بنا به نظر بسیاری از پژوهشگران، یکی از مقاومترین گیاهان زراعی به تنش شوری است اما تنش شوری تولید این گیاه را نیز در بسیاری از نقاط دنیا به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک، محدود می‌کند (Kalaji *et al.*, 2011). بیشتر برنامه‌های اصلاح تحمل به تنش‌ها مخصوصاً تنش‌های محیطی بر اساس گزینش تجربی عملکرد بوده است که به‌علت وراثت‌پذیری پایین و اثر متقابل ژنوتیپ × محیط، کارایی چندان بالایی ندارد. بنابراین، گزینش غیر مستقیم بر اساس صفات فیزیولوژیک به‌عنوان مکملی برای گزینش عملکرد پیشنهاد شده است (Reynolds *et al.*, 1998). با ترکیب اطلاعاتی در مورد اساس فیزیولوژیکی محدودیت عملکرد و با استفاده از ابزارهای گزینش جدید، سرعت پیشبرد ژنتیکی تحمل به تنش، قابل افزایش است. از دیدگاه اصلاح نباتات هر صفت ثانویه‌ی فیزیولوژیک باید دارای تنوع ژنتیکی کافی، همبستگی ژنتیکی قوی با عملکرد و وراثت‌پذیری بالاتری نسبت به عملکرد باشد (Jackson *et al.*, 1996). به علاوه، ارزیابی این صفات باید سریع، آسان و ارزان باشد (Araus *et al.*, 2001). یکی از صفات فیزیولوزیک مورد استفاده در سنجش تحمل به شوری گیاهان زراعی فلورسانس کلروفیل است (Misra *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2007) چرا که تنش شوری یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی محدود کننده‌ی فتوسنتز است (Sayed, 2003). تنش شوری با اعمال تنش اسمزی، با بسته شدن روزنه‌ها و کاهش CO_2 داخل سلولی می‌گردد و در نتیجه باعث تجمع ناقلین الکترون پرانرژی، تشکیل رادیکال‌های آزاد، آشفتگی کمپلکس های برداشت کننده نور و افت کارایی فتوسنتز می‌گردد (Griffiths and Parry, 2002). تنش شوری موجب افزایش فلورسانس متغیر (Fv)، فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس اولیه (Fo) وکاهش حداکثر عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II در شرایط سازگار شده با تاریکی (Fv/Fm) شده (Zhao *et al.*, 2007) و حفظ غلظت کلروفیل تحت شوری، به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند. شوری باعث کاهش کربوهیدرات‌هایی می‌شود که برای رشد سلول‌ها و مراحل اصلی فرآیند فتوسنتز و سرعت آن ضروری است. کربوهیدرات‌ها مراحل اصلی فرآیند فتوسنتز و سرعت فتوسنتز را حمایت می‌کنند و معمولاً پایین‌ترین سرعت‌های فتوسنتزی در گیاهان تحت تنش شوری مشاهده شده است (Parida and Das, 2005). از آنجائیکه کاهش کلروفیل برگ دلالت بر سمیت سدیمی در بافت‌ها، در نتیجه تجمع سدیم می‌باشد، بنابراین محتوی کلروفیل برگ می‌تواند به عنوان یک شاخص حساس در تحمل به تنش شوری مورد استفاده قرار گیرد (Khosravinejad *et al.*, 2008). کاهش محتوی کلروفیل برگ تحت تنش شوری در ارقام حساس نسبت به ارقام متحمل، بیشتر است

(Ashraf *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2004; Qiu and Lu, 2003). نتایج نشان داده که از هدایت روزنه‌ای تحت تنش شوری می‌توان به عنوان ابزاری برای گزینش تحمل به شوری در گندم و سایر غلات استفاده کرد (Rahnama *et al.*, 2009).

داشتن اطلاعات لازم از وراثت‌پذیری صفات مرتبط با تحمل تنش شوری برای طراحی روش اصلاحی و اصلاح ژنوتیپ‌های برتر، ضروری است (Hallauer and Miranda, 1981). این پژوهش با هدف تعیین وراثت‌پذیری شاخص‌های مختلف کارایی فتوسیستم II هفت رقم جو مقاوم و حساس به تنش شوری، انجام گرفته است.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۶-۱۳۹۵ در مزرعه و آزمایشگاه دانشگاه آزاد اسلامی واحد اردبیل به اجرا درآمد. هفت رقم جو مقاوم و حساس به تنش شوری (جدول ۱) در یک تلاقی دی‌آلل ۷× ۷ یک طرفه شرکت کرده و بذور F1 به همراه والدین در یک آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه در سه شرایط بدون تنش (شاهد) و تنش شوری ۸ و ۱۲ دسی زیمنس بر متر، کشت گردیدند. کاشت در گلدان‌های پلاستیکی به قطر دهانه ۲۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۳۰ سانتی‌متر انجام شد. برای تهیه خاک گلدان‌ها، ماسه، کود پوسیده دامی و خاک زراعی به نسبت ۱:۱:۱ با هم مخلوط گردید. برای راحتی جوانه‌زنی و سبز شدن ارقام حساس، اعمال تنش بعد از رشد بوته‌ها و رسیدن به مرحله چهار برگی انجام شد. اعمال تنش شوری به‌صورت آبیاری گلدان‌ها و با استفاده از نمک کلریدسدیم (NaCl) در هدایت‌های الکتریکی مورد نظر، انجام گردید. به این ترتیب که در هر سطح شوری، نمک با شوری مورد نظر بتدریج به گلدان‌ها اضافه گردید و هدایت الکتریکی زه‌آب گلدان‌ها اندازه‌گیری شد. برای کنترل سطح تنش از هدایت الکتریکی (EC) زه‌آب گلدان‌ها استفاده شده و بعد از رسیدن EC آب خروجی گلدان به حد مورد نظر، آبیاری بعدی با آب معمولی انجام شد. برای برگرداندن آب اضافی به گلدان و جلوگیری از خروج نمک از زیرگلدانی استفاده شد. اعمال تنش شوری به تدریج و در طی دو هفته انجام شد.

صفات مورد اندازه گیری

فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm)

بعد از رسیدن شوری خاک گلدان‌ها به تنش شوری مورد نظر و رسیدن بوته‌ها به مرحله گرده‌افشانی، فلورسانس کلروفیل اندازه گیری شد. سه برگ پرچم از هر ژنوتیپ انتخاب شده و بعد از ایجاد ۱۰ دقیقه تاریکی توسط کلیپس‌های مخصوص، شاخص حداکثر کارایی فتوسیستم II (Fv/Fm) با دستگاه (OS30P, OPTI-Science) اندازه‌گیری شد.

هدایت روزنه‌ای برگ

هدایت روزنه‌ای با دستگاه پرومتر (DECAGON)، روی سه برگ پرچم انتخابی از هر ژنوتیپ، اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری‌ها بین ساعت ۱۰ تا ۱۲ ظهر انجام شده و میزان هدایت روزنه‌ای برحسب (ثانیه × سانتی‌مترمربع / میلی‌مول) محاسبه شد.

شاخص کلروفیل برگ

برای اندازه‌گیری شاخص کلروفیل برگ با دستگاه (CCM200, OPTI-Science)، سه برگ پرچم از هر ژنوتیپ، انتخاب شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

تجزیه واریانس دی‌آلل به روش گرافیکی هیمن (۱۹۵۴)، که بعدا توسط والترز و مورتون (۱۹۷۸)، برای نیم دی‌آلل[1] توسعه یافت، انجام گردید. برای محاسبه اجزاء ژنتیکی کوواریانس متوسط بین اثرات افزایشی و غالبیت (F)، واریانس غالبیت تصحیح (H_2)،

1- Half diallel

واریانس غالبیت تصحیح نشده (H_1)، اثرات غالبیت (h^2) و واریانس ژنتیکی افزایشی (D) از روشی که توسط سینگ و سینگ (۱۹۸۴)، برای دی آلل یکطرفه ارائه شده است، استفاده گردید (Singh and Singh, 1984). تجزیه دی آلل نیز به روش گریفینگ انجام شد (Griffing,1956). برای تست مدل افزایشی- غالبیت از روش تجزیه رگرسیون Wr بر Vr (Hallauer and Miranda, 1981) و تجزیه واریانس Wr-Vr (Hayman, 1954) استفاده گردید. وراثت‌پذیری خصوصی، عمومی و درجه غالبیت متوسط با استفاده از روش متر و جینکز استفاده شد. تجزیه واریانس گرافیکی دی‌آلل با استفاده از نرم افزار DIAL98، محاسبه واریانس و کواریانس بین ردیف‌ها (Wr و Vr) و محاسبه اجزا و پارامترهای ژنتیکی دی آلل یکطرفه با استفاده از نرم‌افزار Excel محاسبه گردید. تجزیه واریانس به روش گریفینگ با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.1 انجام گردید.

نتایج و بحث

تجزیه گرافیکی هیمن

میانگین مربعات تفاضل واریانس از کوواریانس ردیف (Wr–Vr) برای تمام موارد به جز هدایت روزنه‌ای در تنش ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر، غیرمعنی‌دار بوده (جدول ۲) که حاکی از کفایت مدل افزایشی- غالبیت در اکثر موارد می‌باشد. شیب خط رگرسیون Wr (کوواریانس ردیف) روی Vr (واریانس ردیف) در تمام موارد بزرگتر از صفر بوده و با یک، اختلاف معنی‌داری نشان نداد، بجز در شرایط تنش شوری ۱۲ دسی زیمنس بر متر در صفات محتوی کلروفیل و هدایت روزنه‌ای (که با یک اختلاف معنی‌داری داشته) و حاکی از کفایت مدل افزایشی- غالبیت برای این صفات است (جدول ۳). نتایج فوق تا حد زیادی با نتایج دشتی و همکاران (Dashti *et al.*, 2010) تأیید می‌گردد. اثر افزایشی (جزء a) در جدول ۴ و واریانس ژنتیکی افزایشی (جزء ژنتیکی D) در جدول ۵ در تمام موارد، معنی‌دار گردید که حاکی از نقش اثرات افزایشی در کنترل این صفات است. اثرات ژنتیکی غالبیت (منبع تغییرات b) برای تمام صفات بجز محتوی کلروفیل برگ در شرایط بدون تنش معنی‌دار بود که نشان‌دهنده اثرات غالبیت در کنترل صفات است. جزء b1 (غالبیت جهت‌دار) که نشان‌دهنده اختلاف F_1 ها از میانگین والدین بوده و بیانگر هتروزیس می‌باشد (Singh and Singh, 1984). فقط برای صفت فلورسانس کلروفیل (شرایط بدون تنش) و هدایت روزنه‌ای (شرایط تنش و بدون تنش) معنی‌دار بود (جدول ۵) که حاکی از عدم وجود هتروزیس در صفت محتوی کلروفیل می‌باشد. همچنین واریانس غالبیت تصحیح نشده و تصحیح شده (اجزاء H_1 و H_2) نیز در تمام موارد معنی‌دار بودند. که دلالت بر اهمیت اثرات غالبیت دارد. جزء b2 (تعادل فراوانی ژنی) برای صفات فلورسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای معنی‌دار ولی برای محتوی کلروفیل غیرمعنی‌دار، معنی‌داری b2 نمایان گر وجود عدم تقارن در توزیع آلل‌ها در بین والدین می‌باشد (Singh and Singh, 1984; Hayman, 1954). نتایج با یافته‌های سایر پژوهشگران (Zhao *et al.*, 2007; Bongi and Loreto, 1989) مطابقت داشت. معنی‌دار بودن جزء b_2 همچنین براین واقعیت دلالت دارد که برخی از والدین نسبت به بقیه دارای برتری هستند (Zhao *et al.*, 2007). از آنجائیکه b_2 در فلورسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای معنی‌دار است بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که جزء a، ژنتیک افزایشی را بطور شفافی برآورد نکرده و همواره با واریانس غیرافزایشی اختلاط خواهد داشت (Singh and Singh, 1984; Chaudhari *et al.*, 1995). برآورد توزیع آلل‌های مثبت و منفی در والدین (H2/4H) نشان داد که مقدار این نسبت برای تمام صفات، کمتر از ۲۵ درصد بود که نشان‌دهنده وجود عدم تقارن درتوزیع آلل‌های مثبت و منفی در بین والدین برای این صفات می‌باشد. جزء b3 که معادل واریانس قابلیت ترکیب خصوصی است برای محتوی کلروفیل و هدایت روزنه‌ای در تمام شرایط و در فلورسانس کلروفیل در شرایط بدون تنش معنی‌دار بود. جزء b_3 اثرات غالبیت باقیمانده‌ای را برآورد می‌کند که از ترکیب اثرات

متقابل افزایشی × افزایشی، افزایشی × غالبیت، غالبیت × غالبیت غیر مرتبط به اثرات b_1 و b_2 بدست آمده‌اند (Chaudhari *et al.*, 1995). کوواریانس متوسط بین اثرات افزایشی و غالبیت (جزء ژنتیکی F) برای تمام موارد بجز محتوی کلروفیل برگ (تحت شوری) معنی‌دار بود (جدول ۵). مقادیر مثبت و معنی‌داری برای این شاخص‌ها نشان‌دهنده فراوانی بیشتر آلل‌های غالب در بین والدین است. نسبت کل آلل‌های غالب و مغلوب در والدین (KD/KR) برای صفات مورد ارزیابی، در تمام موارد بالاتر از ۱ بود که نشان‌دهنده فراوانی آلل‌های غالب در کنترل این صفات است. مقدار عددی بالاتر از یک برای این نسبت با مقدار مثبت F تأیید گردید. اثرات غالبیت (جزء h_2) نیز معمولا در شرایط تنش، غیرمعنی‌دار و در شرایط بدون تنش، معنی‌دار بودند که نتایج شبیه (جزء b_1) بود. درجه متوسط غالبیّت برای تمام موارد بزرگتر از یک بوده، بنابراین می‌توان گفت این صفات توسط اثر فوق غالبیت ژن‌ها کنترل می‌شوند. وجود اثرات فوق غالبیّت در صفات از طریق عرض از مبدأ منفی خط رگرسیون Wr بر روی Vr نیز قابل اثبات است. کنترل صفات توسط اثرات فوق غالبیت بیانگر نقش بیشتر اثرات غالبیت در مقایسه با اثرات افزایشی است که با یافته‌های روهام و همکاران (Roham *et al.*, 2014) همخوانی دارد. در مطالعه متوالی و همکاران (Metwali *et al.*, 2014) نیز میزان کلروفیل a وb توسط اثرات فوق غالبیت، کنترل گردید. اهمیّت اثرات غالبیت در صفات گندم تحت تنش شوری توسط دشتی و همکاران (Dashti *et al.*, 2010) نیز مورد اشاره قرار گرفته است.

وراثت‌پذیری خصوصی صفت فلورسانس کلروفیل در شرایط بدون تنش و تنش شوری ۸ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر به‌ترتیب ۰/۱۹، ۰/۱۶ و ۰/۲۴ و برای صفت میزان کلروفیل به ترتیب ۰/۲۹، ۰/۴۰ و ۰/۳۶ بود. وراثت‌پذیری خصوصی هدایت روزنه‌ای در شرایط بدون تنش و تنش ۸ دسی زیمنس به ترتیب ۰/۲۶ و ۰/۵۴ برآورد گردید. وراثت‌پذیری عمومی صفات بالا بوده و از ۰/۷۰ تا ۰/۸۷ برآورد گردید. فاصله بین وراثت‌پذیری خصوصی و عمومی حاکی از تقش بالای اثرات غالبیت در بین ژنهاست. ضریب همبستگی بین (Wr+Vr) و عملکرد ردیف که نشان‌دهنده جهت غالبیت است، فقط در هدایت روزنه‌ای منفی و معنی‌دار بود، لذا آلل‌های غالب باعث افزایش مقدار هدایت روزنه‌ای در جو می‌شوند، در حالیکه در سایر صفات چنین رابطه‌ای مشاهده نشد. با توجه به وجود رابطه بین مطلوبیت و غالبیت در صفت هدایت روزنه‌ای، نمودار رگرسیون Wr بر روی Vr در مورد این صفت ارائه گردید. بر اساس فاصله والدین از مبداء مختصات رگرسیون Wr روی Vr می‌توان نتیجه گرفت که در صفت هدایت روزنه‌ای در شرایط بدون تنش، ارقام یوسف و ریحان و والفجر دارای آلل‌های مغلوب و بقیه ارقام، حالت بینابین داشتند. تحت شرایط تنش شوری ۸ دسی زیمنس بر متر، ارقام یوسف، نصرت و صحرا دارای آلل‌های مغلوب و رقم ریحان دارای حالت بینابین و ارقام اَفضل، کویر و والفجر دارای آلل‌های غالب بودند.

تجزیه به روش گریفینگ

در تجزیه به روش گریفینگ، واریانس قابلیت ترکیب عمومی (GCA) برای صفت هدایت روزنه‌ای تحت شرایط بدون تنش و برای صفات فلورسانس کلروفیل و کلروفیل برگ تحت شرایط بدون تنش و تنش شوری ۸ دسی زیمنس بر متر، معنی‌دار گردید. معنی‌داری این واریانس نقش بیشتر اثرات افزایشی را در کنترل این صفت، نشان می‌دهد. واریانس قابلیت ترکیب خصوصی در صفات فلورسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای فقط تحت تنش معنی‌دار بود، در صورتی که در صفت کلروفیل برگ قابلیت ترکیب خصوصی در شرایط بدون تنش و ۱۲ دسی زیمنس بر متر، معنی‌دار بود. چنین به نظر می‌رسد که با افزایش شدت تنش، نقش اثرات غالبیت، اهمیت بیشتری پیدا می‌کند. افزایش درجه متوسط غالبیت با افزایش شدت تنش در جدول ۵ نیز قابل ملاحظه می‌باشد. با توجه به نسبت بیکر، چنین به نظر می‌رسد که سهم اثرات افزایشی در صفات محتوی کلروفیل و فلورسانس کلروفیل بیشتر از هدایت روزنه‌ای است.

بر اساس اثرات قابلیت ترکیب عمومی (GCA) می‌توان نتیجه گرفت که تحت تنش، رقم متحمل افضل و ارقام حساس ریحان و صحرا دارای آلل‌های مطلوبی برای هدایت روزنه‌ای می‌باشند (جدول ۷). هدایت روزنه‌ای بالا در ارقام حساس نشان می‌دهد که حساسیت ریحان و صحرا به شوری، بیشتر می‌تواند نتیجه سمیت یونی باشد تا اثرات اسمزی شوری، زیرا ارقام مزبور تحت تنش شوری توانسته‌اند آب کافی استحصال کرده و روزنه‌هایشان را باز نگه‌داشته‌اند. ارقام متحمل افضل و نصرت و رقم حساس یوسف، آلل‌های مطلوبی برای محتوای کلروفیل داشتند. تحت تنش ۸ دسی زیمنس بر متر، ارقام متحمل افضل، نصرت و والفجر و تحت تنش ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر، ارقام متحمل افضل و کویر، آلل‌های مطلوبی برای فلورسانس کلروفیل داشتند. انتخاب والدین مناسب، گام مهمی در برنامه‌های به‌نژادی اصلاح عملکرد و صفات مربوطه می‌باشد. بنابراین شناسایی لاین‌های والدینی با قابلیت ترکیب عمومی بالا، می‌تواند در برنامه‌های اصلاحی مفید باشد.

نتیجه‌گیری کلی

برقراری فرضیات تجزیه دی‌آلل نشان داد که مدل ژنتیکی ساده‌ای در توارث صفات تحت مطالعه دخیل می‌باشد. در مطالعه‌ای که رو توارث تحمل تنش شوری جو انجام شد، تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که مقدار K^+، Na^+ و K^+/Na^+ تحت تأثیر اثرات غالبیت و اپیستازی است، در حالیکه میزان کلروفیل تحت تأثیر اثرات افزایشی و غالبیت قرار داشت (Farshadfar *et al.*, 2011). وراثت‌پذیری عمومی بالای صفات نشان داد که اثرات محیط در مقایسه با اثرات ژنوتیپ کمتر بوده و بنابراین گزینش بر اساس صفات فوق در گزینش تحمل به شوری می‌تواند مفید واقع شود. مطالعه اجزای ژنتیکی صفات یکی از عوامل ضروری در موفقیت برنامه‌های اصلاحی است. بنابراین اطلاعات دقیق و جامع از پارامترهای ژنتیکی کنترل کننده صفات فیزیولوژی برای تصمیم گیری در مورد روش اصلاحی مناسب ضروری است. کارهای قبلی در گندم نشان داد که تحمل به تنش شوری تحت تأثیر اثرات افزایشی و غیرافزایشی قرار دارد (Munns *et al.*, 2006; Singh *et al.*, 2003). گرچه تظاهر تحمل به تنش شوری در گیاهان زراعی پیچیده است ولی ارزیابی مواد گیاهی از طریق ارزیابی صفات فیزیولوژیکی، یک روش کاربردی برای تعیین صدمه ناشی از تنش شوری است (Colmer *et al.*, 2005). از آنجائیکه درجه متوسط غالبیت در مورد کلیه صفات بزرگتر از یک بوده، بنابراین می‌توان گفت این صفات توسط اثر فوق غالبیت کنترل گردیده و نقش اثرات غالبیت در کنترل صفات بالاست. وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالا در هدایت روزنه‌ای نشان می‌دهد که این صفت از طریق گزینش در نسل‌های اولیه اصلاحی قابل اصلاح است، در حالیکه در بقیه موارد بدلیل وراثت‌پذیری خصوصی پایین و نقش بیشتراثرات غالبیت گزینش در نسل‌های پیشرفته و بعد از رسیدن به خلوص پیشنهاد می‌شود. از آنجائیکه پاسخ به گزینش تا حد زیادی به وراثت‌پذیری خصوصی صفت وابسته است بنابراین، در بین صفات اندازه‌گیری صفت هدایت روزنه‌ای به عنوان یک صفت مناسب در گزینش تحمل به شوری می‌تواند مطرح باشد. معنی‌داری واریانس GCA نشان‌دهنده وجود تنوع در قابلیت ترکیب عمومی والدین بوده و بنابراین پیشبرد ژنتیکی از طریق گزینش نسل‌های تفرق قابل دستیابی خواهد بود. در تجزیه قابلیت ترکیب، اپیستازی افزایشی× افزایشی قسمتی از واریانس قابلیت ترکیب عمومی را شکل می‌دهد، در حالیکه اپیستازی نوع افزایشی× غالبیت و غالبیت × غالبیت با واریانس قابلیت ترکیب خصوصی اختلاط دارند (Griffing, 1956). از آنجائیکه اثرات افزایشی و اپیستازی افزایشی× افزایشی در ژنوتیپ‌های هموزیگوت قابل استفاده و بکارگیری هستند، بنابراین برآورد اثرات GCA لاین‌های والدینی پیشگویی کننده‌های مفیدی برای عملکرد نتاج در گیاهان خودبارور به حساب می‌آیند (Baker, 1978). در این راستا ارقام

افضل، ریحان و صحرا دارای آلل‌های مطلوبی برای هدایت روزنه‌ای، ارقام متحمل افضل و نصرت و رقم حساس یوسف، آلل‌های مطلوبی برای محتوی کلروفیل و ارقام افضل، نصرت، والفجر و کویر، آلل‌های مطلوبی برای فلورسانس کلروفیل داشتند.

References

Alinia M, Kazemini S.A.R. Effect of salinity on growth, yield and some physiological characteristics of forage sorghum cultivars. *Journal of Crop Production and Processing*. **2017**, 7(2). [In Persian].

Araus J.L, Casadesus J, Bort J. Recent tools for the screening of physiological traits determining yield. In: Reynolds M.P, Ortiz-Monasterio J.L, McNab A, eds. Application of physiology in wheat breeding. *Mexico. D.F. CIMMYT*. **2001**, 59-77.

Ashraf M, Karim F, Rasul E. Interactive effects of gibberellic acid (GA_3) and salt stress on growth, ion accumulation and photosynthetic capacity of two-spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Plant Growth Regulation*. **2002**, 36: 49-59.

Baker A.J.M. Ecophysiological aspects of zinc tolerance in silence maritime with ecological and evolutionary consequences of plant-fungal invasions. *Campinas, Brazil*. **1978**, 80 (3): 635-642.

Bongi G, Loreto F. Gas exchange properties of salt-stressed olive (*Olea europaea* L.) leaves. *J. Plant Physiol*. **1989**, 90: 533-545.

Chaudhari S.M, Kharche S.M, Desai U.T. Effect of sowing date on seed production in coriander. *Journal of Maharashtra Agricultural Universities*. **1995**, 20(1): 139.

Colmer T.D, Munns R, Flowers T.J. Improving salt tolerance of wheat and barley; future prospects. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. **2005**, 45: 1425-1443.

Dashti H, Naghavi M.R, Tajabadipour A. Genetic analysis of salinity tolerance in a bread wheat cross. *J. Agr. Sci. Tech*. **2010**, 12: 347-356.

Farshadfar E, Aghaie Sarbarzah M, Sharifi M, Yaghotipour A. Assessment of salt tolerance inheritance in barley via generation mean analysis. *J. Biol. Sci*. **2008**, 8(2): 461-465.

Farshadfar E, Allahgholipour M, Zarei L, Kiani M. Genetic analysis of field and physiological indicators of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using diallel mating design. *African Journal of Biotechnology*. **2011**, 10: 13071-13081.

Gohari Gh, Rasouli F, Zahedi S.M. Evaluation of some growth traits and quantitative characteristics of basil essential oil under salinity stress and humic acid application. *Journal of Agricultural Science and Sustainable Production*. **2017**, 27(2). [In Persian]

Golkar P, Farmer L. Genetic analysis of some physiological traits in safflower under drought stress. *Plant Process and Function*. **2014**, 3(8): 10. [In Persian].

Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science*. **1956**, 9: 463-493.

Griffiths H, Parry M.A.J. Plant responses to water stress. *Ann. Bot*. **2002**, 89: 801-802.

Hallauer A.R, Miranda J.H. Quantitative genetics in maize breeding. *Iowa State University Press, Ames*. **1981**, 124-126.

Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. **1954**, 39: 789-809.

Heidari A, Toorchi M, Bandehagh A, Shakiba M.R. Effect of NaCl stress on growth, water relations, organic and inorganic osmolytes accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines. *Uni. J. Environ. Res. Technol*. **2011**, 1: 351-362.

Hendawy S.F, Khalid K.A. Response of sage (*Salvia officinalis* L.) plants to zinc application under different salinity levels. *J. Appl. Sci. Res*. **2005**, 1(2): 147-155.

Jackson P, Robertson M, Cooper M, Hammer G. The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Res*. **1996**, 49: 11-39.

Kaffi M, Lahooti M, Zand E, Sharifi H.R, Goldani M. Plant physiology. 7th edn. *Jahade- Daneshgahi Mashhad Publications, Mashhad*. **2006**, 190 pp. [In Persian with English Summary]

Kalaji M, Govindjee H, Bosa K, Koscielniak J, Zuk-Golaszewska K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO_2 assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*. **2011**, 73:64-72.

Kearsey M, Pooni H.S. The genetical analysis of quantitative traits. *Chapman and Hall, U.K*. **1996**.

Khalilpour M, Jafari Nina M. Investigation of the effects of salinity and nitric oxide on chlorophyll a fluorescence changes in josser barley by JIP-test. *Iranian Journal of Plant Biology*. **2016**, 9(31): 87-98. [In Persian]

Khan ZH, Qadir I, Yaqoob S, Khan RA, Khan M. A. Response of range grasses to salinity levels at germination and seedling stage. *J. Agric. Res* (Lahore). **2009**, 47 (2): 179-184.

Khosravinejad F, Heydari R, Farboodnia T. Effects of salinity on photosynthetic pigments, respiration, and water content in two barley varieties. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. **2008**, 11(20): 2438-2442.

Lee G, Carrow R.N, Duncan R.R. Photosynthetic responses to salinity stress of halophytic seashore paspalum ecotypes. *Plant .Sci*. **2004**, 166: 1417-1425.

Lee S.Y, Ahn J.H, Cha Y.S, Yun D.W, Lee M.C, Ko J.C, Lee K.S, Fun M.Y. Mappings QTLs related to salinity tolerance of rice at the young seedling stage. *Plant Breeding*. **2007**, 126: 43-46.

Metwali E.M.R, Abd-El-Haleem S.H.M, EL-Saeid R.A.R, Kadasa N.M.S. An investigation of gene action on different traits of barley (*Hordeum Vulgare* L.) using partial diallel crosses system. *Life Science Journal*. **2014**, 11(1): 64-71.

Misra A.N, Misra M, Singh R. Chlorophyll fluorescence in plant biology. In book: Biophysics, Chapter: 7. *Publisher: In Tech, Editors: A. N. MISRA*. **2012**, pp.171-192.

Moghaddam M, Amiri Oghan H. Biometrical methods in quantitative genetic analysis. *Publication of Tabriz University, Tabriz, Iran*. **2010**. [In Persian]

Munns R, James R.A, Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany*. **2006**, 57: 1025-1043.

Parida A.K, Das A.B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicol. Environ. Safety*. **2005**, 60: 324-349.

Qiu N, Lu C. Enhanced tolerance of photosynthesis against high temperature damage in salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica* plants. *Plant Cell Environ*. **2003**, 26: 1137-1145.

Rahnama A, James R.A, Poustini, K, Munns R. Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*. **2009**, 37(3): 255-263.

Reynolds M.P, Singh R.P, Ibrahim A, Ageeb O.A.A, Larque-Saavedra A, Quick J.S. Evaluating physiological traits to compliment empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica*. **1998**, 100: 85-94.

Roham R, Pirdashti H, Yaghubi M, Nematzadeh G. Spatial distribution of nutsedges (*Cyperus spp* L.) seed bank in rice growth cycle using geostatistics. *Crop Protection*. **2014**, 55: 133-141.

Sayed O.H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal research. *Photosynthetica*. **2003**, 3: 321-330.

Sharma R. Statistical and biometrical techniques in plant breeding. *Publishers H.S. Poplai for New Age International Limited, New Delhi*. **1998**, 178-197.

Singh H, Sharma S.N, Sain R.S, Singhania D.L. The inheritance of production traits in bread wheat by diallel analysis. *Sabrao Journal of Breeding and Genetics*. **2003**, 35(1): 1-9.

Singh M, Singh R.K. A comparison of different methods of half-diallel analysis. *Theor Appl Genet*. **1984**, 67: 323-326.

Singh P.H, Narayanan S.S. Biometrics techniques in plant breeding. *Kalyani Publishers. New Dehli. India*. **1993**.

Zabet M, Unmatched M.R, Talei A, Mardi M, Zinali H, Bagheri S.T.R. Genetic analysis of resistance to wheat age using diallel method. *Agricultural Science and Technology and Natural Resources*. **2008**, 12(46): 15. [In Persian]

Zhao X, Chang A.Y, Toh-E A, Arvan P. A role for Lte1p (a low temperature essential protein involved in mitosis) in proportion processing in the yeast secretary pathway. *J. Biol. Chem*. **2007**, 282(3): 1670-8.

Heritability of physiological traits of barley (*Hordeum vulgare* L.) under salinity stress

Agroecology Journal

Vol. 17, No. 1 (49-62)
(Spring 2021)

Siavash Solhi Andarab[1], Varahram Rashidi✉[1], Hossein Shahbazi[2], Farhad Farahvash[1], Alireza Ahmadzadeh[1]

1- Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Islamic Azad University, Tabriz Branch, Tabriz, Iran.

2- Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Islamic Azad University, Ardabil Branch, Ardabil, Iran.

✉ vrashidi22@gmail.com **(*corresponding author*)**

Received date: 30.01.2020 Accepted date: 8.11.2020

Abstract

In order to determine the heritability and genetic parameters of physiological traits related to salinity stress in barley (*Hordeum vulgare* L.), a 7×7 half diallel cross was conducted at Islamic Azad University, Ardabil, during 2016-2017. The F_1 seeds along with their parents were grown in greenhouse under non-stress, 8 and 12 dS/m salinity stress levels. After exposure of plants to salinity, leaf chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and stomatal conductance were measured. Narrow sense heritability of chlorophyll content ranged from 0.29 to 0.40. These values for chlorophyll fluorescence ranged from 0.16 to 0.24 and for stomatal conductance ranged from 0.26 to 0.54. Broad sense heritability of traits was high and ranged from 0.70 to 0.87. The degree of average dominance was higher than one in all of traits, indicating the presence of over dominance in control of the traits. Dominant alleles were favorable, in stomatal conductance however such relation was not observed in leaf chlorophyll content and chlorophyll fluorescence.

Keywords

- Barley
- Diallel
- Heritability
- Physiological traits
- Salinity stress

This open-access article is distributed under the terms of the Creative Commons-BY-NC-ND which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

10.22034/AEJ.2022.696785

جدول ۱- لیست ارقام جو مورد استفاده در تلاقی دی‌آلل

Table 1. List of barley cultivars used in diallel crosses

Parent	Cultivar	Tolerance	Pedigree, Origin
1	Afzal	tolerant	Chahafzal
2	Nosrat	tolerant	Karoon/Kavir, Iran
3	Walfajr	susceptible	CI-108985, Egypt
4	Kavir	susceptible	Arivat, USA
5	Rihane03	tolerant	As46//Avt/Aths
6	Sahra	susceptible	L. B. LRAN/ Una8271// Giorias "s" Com
7	Yusef	susceptible	Lignee527/chn-01//Gustoe/4/Rhn-08/3/DeirAlla 106//DI71/strain 205

جدول ۲- تجزیه واریانس Wr-Vr برای آزمون مدل افزایش- غالبیت برای صفات مورد سنجش

Table 2) Analysis of variance of Wr-Vr for additive-dominance model for evaluated traits

S.O.V	d.f	Stomatal Conductance			Leaf chlorophyll content			Chlorophyll Fluorescence		
		12	8	0	12	8	0	12	8	0
Replication	2	175622 ns	90431 ns	829462 ns	396.2 ns	55.5 ns	101.4 ns	543.7 ns	179.8 ns	115.6 ns
Row	6	221174**	19028 ns	259166 ns	469.5 ns	78.7 ns	126.3 ns	457.7 ns	181.9 ns	12.9 ns
Error	12	28237	23249	876572	329.1	40.07	195.1	494.7	235.7	50.8

ns، *، ** به ترتیب غیر معنی‌داری و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۳- آزمون مدل افزایشی- غالبیت از طریق رگرسیون Wr روی Vr برای صفات مورد سنجش

Table 3. Analysis of additive -dominant model through regression of Wr on Vr for evaluated traits

Stomatal conductance			Leaf chlorophyll content			Chlorophyll fluorescence			Null hypothesis	
12	8	0	12	8	0	12	8	0		
0.54 *	0.52ns	0.52 ns	0.362**	0.53 ns	0.59 ns	0.612 ns	0.85 ns	0.99 ns	b=1	b (wr/vr)
0.54**	0.52	0.52*	0.362	0.53*	0.59 *	0.612 *	0.85 *	0.99 **	b=0	
0.09	0.19	0.20	0.15	0.17	0.19	0.21	0.31	0.152	Standard deviation	

ns، *، ** به ترتیب غیر معنی‌داری و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد

جدول ۴- تجزیه واریانس دی‌آلل برای صفات مورد سنجش به روش والترز و مورتون

Table 4. Analysis of the variance of diallel for evaluated traits using the Walters and Morton method

Stomatal Conductance		leaf chlorophyll content			Chlorophyll Fluorescence			d.f	Source of Variation
8	0	12	8	0	12	8	0		
288.676ns	259.747ns	6.460ns	21.30ns	10.548ns	31.309ns	8.859ns	5.387ns	2	**replication**
1001.338*	2457.833*	53.376*	34.326**	46.527**	138.479**	98.671**	28.544*	6	**A**
1035.189**	2971.716**	85.787**	35.953**	31.406**	56.581**	38.840**	17.002ns	21	**B**
59.351**	10741.660**	27.114ns	1.394ns	32.659ns	37.030ns	40.802ns	232.396**	1	**b1**
1006**	4397.433**	51.276ns	4.956ns	17.714ns	112.143**	104.426**	16.643ns	6	**b2**
1117.402*	1805.698*	104.768**	51.706**	37.184**	34.166ns	10.591ns	1.770*	14	**b3**
175.003	858.859	22.794	9.380	12.816	23.377	12.547	11.135	54	**Error**

ns، *، ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

جدول ۵- پارامترهای ژنتیکی صفات مورد سنجش در تلاقی دی‌آلل تحت شرایط تنش شوری و بدون تنش

Table 5. Genetic parameters of evaluated traits in diallel cross under salt stress and non-stress conditions

Stomatal Conductance		leaf chlorophyll content			Chlorophyll Fluorescence			Parameter
8	0	12	8	0	12	8	0	
813.19**±8.02	723.11**±15.41	21.04**±3.08	14.5**±2.03	20.7**±2.3	51.72**±3.16	36.13**±2.51	20.14**±1.29	**D**
1029.86**±19.31	5219.95**±37.10	118.56**±7.43	42.72**±4.9	54.9**±5.5	139.34**±7.61	103.82**±6.04	34.97**±3.11	**H1**
703.13**±17.02	3789.26**±32.69	92.58**±6.54	37.55**±4.31	44.65**±4.86	96.94**±6.70	71.52**±5.32	25.37**±2.74	**H2**
209.91**±19.25	1265.32**±36.97	12.95 ns ±7.40	3.82 ns ±4.88	18.61**±5.49	74.02**±7.85	60.26**±6.02	25.12**±3.10	**F**
39.13**±11.43	2759.46**±21.96	2.91 ns ±4.40	-0.47 ns ± 2.90	8.23**±3.26	6.34 ns ±4.50	13.96**±3.57	42.46**±1.84	**h^2**
1.54	2.69	2.37	1.72	1.63	1.64	1.69	1.32	**Average**
0.17	0.18	0.20	0.22	0.20	0.17	0.17	0.18	**H2/4H1**
1.37	1.97	1.30	1.17	1.76	2.54	2.94	2.79	**KD/KR**
0.54	0.26	0.36	0.40	0.29	0.24	0.16	0.19	**Hn**
0.86	0.83	0.84	0.87	0.80	0.81	0.84	0.70	**Hb**
58.33**±2.84	286.29**±5.45	7.59**±1.09	2.53**±0.72	4.21**±0.81	7.79**±1.12	4.18**±0.88	3.71**±0.46	**E**
0.69**	-0.78 ns	-0.22 ns	0.27 ns	0.11 ns	-0.20 ns	-0.25 ns	-0.88 ns	**rYr(wr+vr)**
0.52	0.52	0.36	0.52	0.59	0.61	0.84	0.99	**B**
-20.16	-666.61	-5.84	-1.62	-4.50	-14.22	-16.76	-6.79	**A**

جدول ۶- تجزیه واریانس قابلیت ترکیب عمومی و خصوصی به روش گریفینگ برای صفات مورد سنجش

Table 6. Analysis of variance of general and specific combining ability by Griffing's method for evaluated traits

Stomatal conductance		Leaf chlorophyll content			Chlorophyll fluorescence			d.f	S.O.V
8	0	12	8	0	12	8	0		
267.2ns	1244.06 **	34.05 ns	23.05 **	25.13 **	11.1ns	37.2 **	24.89 **	6	GCA
682.6 **	796.5 ns	41.6 **	10.5 ns	21.01 **	39.4 **	29.71	16.07 ns	21	SCA
302.1	506.3	22.75	10.16	9.75	14.74	12.87	10.07	54	Error
0.44	0.55	0.75	0.71	0.73	0.79	0.89	0.71		Baker's ratio

جدول ۷- اثرات قابلیت ترکیب عمومی والدین استفاده شده در آزمایش

Table 7. General combining ability estimates of parents used in the experiment

Stomatal Conductance		leaf chlorophyll content			Chlorophyll Fluorescence			Salinity
8	0	12	8	0	12	8	0	
3.036	3.957	1.893	1.358	1.00	1.56	1.87	-0.136	**Afzal**
-4.765	-8.725	1.651	1.131	1.03	-0.708	0.208	-0.897	**Nosrat**
-0.873	-6.339	-1.246	-1.329	1.424	-0.461	0.73	1.39	**Walfajr**
-2.610	1.006	-1.251	-0.171	-1.151	1.587	-0.957	0.264	**Kavir**
3.111	4.892	-1.482	-1.32	-1.668	-0.093	-0.466	-0.704	**Rihane**
3.196	0.048	-1.275	-1.329	-0.951	0.172	-0.488	1.10	**Sahra**
-1.095	5.161	1.71	1.66	0.314	-2.06	-0.895	-1.02	**Yusef**
4.79	9.72	5.49	4.78	3.47	6.53	4.26	4.44	