



دانشکده علوم کشاورزی
گروه زراعت و اصلاح نباتات
(اصلاح نباتات)

عنوان:

**تجزیه ارتباط برای تحمل به تنش غرقابی در جو
[*Hordeum vulgare* L.] با استفاده از نشانگرهای AFLP**

از:

راویه حیدری

استادان راهنما:

دکتر عاطفه صبوری

دکتر حسین صبوری

استاد مشاور:

مهندس حسین علی فلاحی

تیر ۹۲

"اگر درخور تقدیم باشد به رسم ادب تقدیم به:

پدر و مادر عزیزم

به پاس ذره‌ای از مهربانی‌هایشان"

سپاسگزاری

با سپاس از درگاه ایزد منان که با لطف بی‌کران خود، توفیق قدم نهادن در راه این تحقیق را به من ارزانی داشت. اینک، بر خود واجب می‌دانم تا از تمامی دوستان و عزیزانی که مرا در مراحل انجام این پژوهش یاری نمودند، تشکر و قدردانی نمایم. در ابتدا از پدر و مادر عزیز و برادر و خواهرانم که چه در مدت این پژوهش و چه در سایر مراحل زندگی، همواره پشتیبان من بودند، بی‌نهایت سپاسگزاری می‌کنم.

از استاد بزرگوارم سرکار خانم **دکتر عاطفه صبوری** که منت گذاشته و در مقام استاد راهنما با ارائه نظرات ارزشمند خویش، لحظه به لحظه به استوار شدن قدم‌های من در این راه کمک نمودند، بی‌نهایت سپاسگزارم. همچنین بر خود می‌دانم از زحمات بی‌دریغ استاد گرانقدرم جناب آقای **دکتر حسین صبوری** که در طول مراحل مختلف انجام این پایان‌نامه کمک‌های ارزنده خود را از من دریغ ننمودند تشکر و قدردانی نمایم. از استاد مشاور بزرگوارم جناب آقای **مهندس حسین علی فلاحی** که با رهنمودهای ارزنده خود، مرا مورد لطف قرار دادند بسیار سپاسگزارم.

از اساتید محترم آقایان **دکتر حبیب‌اله سمیع‌زاده لاهیجی** و **دکتر محمد مهدی سوهانی** که قبول زحمت نمودند و بازخوانی و داوری این پایان‌نامه را برعهده گرفتند و آقای **دکتر سالار جمالی**، به عنوان نماینده تحصیلات تکمیلی سپاسگزاری می‌کنم. از سایر اساتید گروه زراعت و اصلاح نباتات که در طی دوران تحصیل مقطع کارشناسی ارشد از راهنمایی‌های ارزنده این عزیزان استفاده نمودم، سپاسگزارم.

از آقای دکتر احمد رضا دادرسی و صمیمی‌ترین دوستم خانم مهندس حکیمه درویش که در تمامی مراحل پایان‌نامه از هیچ‌گونه کمکی دریغ نکردند بسیار سپاسگزارم. از تمامی دوستان و همکلاسی‌های عزیزم خانم‌ها دکتر نرجس طبخ‌کار، مهندس سمیه طایفه، مهندس محبوبه الوانچی، مهندس اسما بستامی و مهندس مژده افتاده واجاری و آقایان مهندس حسن هدایتی و مهندس سید رضا خیام نکوئی که در طی تمامی این دوره از کمک‌ها و محبت‌های بی‌دریغشان بهره‌مند بودم، سپاسگزارم و از درگاه پروردگار متعال برای این عزیزان، سعادت، سربلندی و کسب درجات بالای علمی را آرزومندم.

چکیده

تجزیه ارتباط برای تحمل به تنش غرقابی در جو *Hordeum vulgare* L. [با استفاده از نشانگرهای

AFLP

راویه حیدری

با توجه به اهمیت پژوهش‌های مرتبط با تنش‌های غیرزیستی، پژوهش حاضر در راستای شناسایی نشانگرهای مولکولی که ارتباط معنی‌داری با صفات مرتبط با تحمل به تنش غرقابی در جو دارند، انجام گرفت. این بررسی با استفاده از نشانگرهای AFLP و ۴۰ ژنوتیپ جو صورت پذیرفت. به طور کلی تعداد ۲۲ متغیر شامل هشت صفت در شرایط نرمال و تحت تنش غرقابی از جمله وزن خشک اندام هوایی، طول، حجم، وزن تر، وزن خشک، سطح، قطر و چگالی ریشه و شش شاخص تحمل ارزیابی شد. هفت ترکیب آغازگری *EcoRI* و *MseI* در کل تعداد ۲۴۵ نوار تولید نمودند که از این تعداد، ۲۲۷ نوار چندشکل بودند و به طور متوسط ۹۲/۳۷ درصد چندشکلی داشتند. سه ترکیب E100-M160، E90-M160 و E90-M150 نسبت به سایر ترکیبات مقادیر بالاتری از شاخص‌های تنوع ژنتیکی مانند PIC، شاخص نشانگری و شانون را به خود اختصاص دادند و در تمایز ژنوتیپ‌ها مؤثرتر بودند. تجزیه ارتباط با استفاده ماتریس ساختار جمعیت و با مدل‌های آماری GLM و MLM با استفاده از نرم‌افزار TASSEL برای ۲۲ متغیر انجام شد. مدل MLM در سطح احتمال پنج درصد، ۸۷ نشانگر را مرتبط با صفات ارزیابی شده شناسایی نمود. مطابق نتایج تجزیه ارتباط در شرایط نرمال، بالاترین ضریب تبیین به نشانگر E100-M160-27 با توجیه ۳۲ درصد از تغییرات قطر ریشه و برای شاخص‌های تحمل و صفات ارزیابی شده تحت تنش غرقابی به ترتیب به نشانگر E80-M150-1 با ۲۴ درصد توجیه تغییرات مربوط به شاخص GMP و نشانگر E100-M150-22 با تبیین ۲۴ درصد از تغییرات فنوتیپی وزن خشک اندام هوایی اختصاص داشت.

کلید واژه: ساختار جمعیت، تنش محیطی، صفات ریشه، ترکیبات آغازگری.

فهرست مطالب

<u>صفحه</u>	<u>عنوان</u>
ذ.....	چکیده فارسی
ر.....	چکیده انگلیسی
۱.....	مقدمه

فصل اول - کلیات و مرور منابع

۴.....	۱-۱- تاریخچه گیاه جو
۴.....	۲-۱- ویژگی‌های گیاهشناسی جو
۵.....	۳-۱- مراحل گوناگون زندگی یجو
۶.....	۴-۱- برداشت جو
۶.....	۵-۱- موارد مصرف جو
۶.....	۶-۱- تنش غرقابی
۶.....	۱-۶-۱- تحمل به غرقابی
۷.....	۲-۶-۱- شرایط و علائم مرتبط با غرقابی
۹.....	۳-۶-۱- اصلاح ژنتیکی تحمل به غرقابی
۹.....	۷-۱- شاخص‌های تحمل به تنش
۹.....	۱-۷-۱- شاخص حساسیت به تنش (SSI)
۹.....	۲-۷-۱- شاخص‌های تحمل (TOL) و میانگین محصول دهی (MP)
۱۰.....	۳-۷-۱- شاخص‌های تحمل به تنش (STI) و میانگین هندسی بهره‌وری (GMP)
۱۰.....	۴-۷-۱- شاخص پایداری عملکرد (YSI) و شاخص عملکرد (YI)
۱۱.....	۸-۱- سیستم ریشه در گیاهان
۱۱.....	۱-۸-۱- ریشه و رشد آن
۱۱.....	۲-۸-۱- عوامل محیطی مؤثر بر رشد ریشه
۱۲.....	۱-۲-۸-۱- رطوبت خاک

۱۲	۱-۲-۸-۲-تهویه خاک.....
۱۲	۱-۲-۸-۳-استغراق.....
۱۳	۱-۲-۸-۴-دمای خاک.....
۱۳	۱-۹-نشانگرهای ژنتیکی.....
۱۴	۱-۹-۱- تفاوت طول قطعه‌های حاصل از تکثیر (AFLP).....
۱۵	۱-۹-۲- مزایای AFLP.....
۱۸	۱-۱۰-تجزیه ارتباط.....
۱۸	۱-۱۰-۱- روش‌های مولکولی تجزیه صفات کمی.....
۱۹	۱-۱۰-۲- تجزیه پیوستگی.....
۲۰	۱-۱۰-۳- تجزیه ارتباط.....
۲۲	۱-۱۰-۴- تاریخچه تجزیه ارتباط.....
۲۲	۱-۱۰-۵- انتخاب جمعیت برای تجزیه ارتباط در برنامه‌های اصلاحی.....
۲۲	۱-۱۰-۵-۱- مجموعه‌های بانک ژنم پلاسما.....
۲۳	۱-۱۰-۵-۲- لاین‌ها و ارقام الیت.....
۲۴	۱-۱۰-۶- تجزیه آماری داده‌ها.....
۲۴	۱-۱۰-۷- مروری بر پژوهش‌های مولکولی.....

فصل دوم- مواد و روش‌ها

۲۹	۲-۱- مواد گیاهی.....
۲۹	۲-۲- زمان و محل اجرای آزمایش.....
۳۰	۲-۳- اطلاعات هواشناسی.....
۳۰	۲-۴- اجرای آزمایش.....
۳۳	۲-۵- صفات مورد مطالعه در آزمایش.....
۳۳	۲-۵-۱- طول ریشه اصلی (TL).....

۳۳وزن ترریشه (RFW).....
۳۳وزن خشک ریشه (RDW).....
۳۳وزن خشک اندام هوایی.....
۳۳حجم ریشه (RV).....
۳۴سطح ریشه (RA).....
۳۴قطر ریشه (RD).....
۳۴چگالی سطح ریشه (RSD).....
۳۵محاسبات آماری داده‌های مورفولوژی.....
۳۶استخراج DNA.....
۳۸تعیین کمیت و کیفیت DNA.....
۳۹اجرای AFLP.....
۳۹هم‌غلظت نمودن نمونه‌ها DNA.....
۳۹هضم DNA ژنومی.....
۴۰دورشته‌ای کردن سازگارها.....
۴۱پیوند سازگارها.....
۴۲پیش تکثیر.....
۴۳تکثیر انتخابی.....
۴۴الکتروفورز عمودی.....
۴۸تجزیه‌های آماری.....

فصل سوم-نتایج و بحث

۴۸معیارهای تنوع.....
۴۹محتوای اطلاعات چندشکلی (PIC).....
۴۹شاخص نشانگری (MI).....

۴۹ تجزیه خوشه‌ای ۲-۱۰-۲
۵۰ تجزیه ساختار ۳-۱۰-۲
۵۰ تجزیه ارتباط ۴-۱۰-۲
۵۳ تجزیه واریانس ۱-۳
۵۵ مقایسه میانگین‌ها ۲-۳
۵۵ مقایسه میانگین‌ها در هر کدام از شرایط تنش ۱-۲-۳
۵۶ مقایسه میانگین ژنوتیپ‌ها ۲-۲-۳
۵۷ رتبه‌بندی ژنوتیپ‌ها از لحاظ کلیه صفات ۳-۲-۳
۶۱ ضریب همبستگی ۳-۳
۶۱ ضریب همبستگی صفات مورد بررسی ۱-۳-۳
۶۲ ضریب همبستگی شاخص‌های تحمل به تنش ۲-۳-۳
۶۴ تجزیه خوشه‌ای ۴-۳
۶۸ تجزیه به مؤلفه‌های اصلی ۵-۳
۷۰ تعداد شمار مشاهده شده و درصد چندشکلی ترکیبات آغازگری مورد استفاده در پژوهش ۶-۳
۷۰ محتوای اطلاعات چندشکلی (PIC) ۷-۳
۷۱ تعداد و فراوانی آلل‌ها، تنوع ژنتیکی نی و شاخص شانون ۸-۳
۷۲ تجزیه خوشه‌ای ۹-۳
۷۴ تجزیه ساختار ژنتیکی ۱۰-۳
۷۸ تجزیه ارتباط ۱۱-۳
۸۵ نتیجه‌گیری ۱۲-۳
۸۶ پیشنهادها
۸۹ منابع

فهرست جدول‌ها

<u>عنوان</u>	<u>صفحه</u>
جدول ۱-۱-۱- مراحل مختلف زندگی جو.....	۵
جدول ۱-۲- نام و شجره ژنوتیپ‌های مورد استفاده در پژوهش.....	۲۹
جدول ۲-۲- اطلاعات هواشناسی مربوط به سال اجرای آزمایش (۱۳۹۱).....	۳۱
جدول ۳-۲- مخلوط واکنش جهت دو رشته‌ای کردن سازگار ساز <i>EcoRI</i>	۴۰
جدول ۴-۲- مخلوط واکنش جهت دو رشته‌ای کردن سازگار ساز <i>MseI</i>	۴۰
جدول ۵-۲- اجزاء واکنش جهت اتصال سازگار سازهای <i>EcoRI</i> و <i>MseI</i> به DNA هضم شده.....	۴۱
جدول ۶-۲- اجزای واکنش برای تکثیر DNA در مرحله پیش تکثیر.....	۴۳
جدول ۷-۲- اجزای واکنش برای تکثیر DNA در مرحله تکثیر انتخابی.....	۴۴
جدول ۸-۲- ترکیبات آغازگری مورد استفاده در تجزیه AFLP.....	۴۴
جدول ۹-۲- سه مدل آماری استفاده شده برای انجام تجزیه ارتباط نشانگرهای AFLP و صفات فنوتیپی.....	۵۰
جدول ۱۰-۳- تجزیه واریانس صفات مورد بررسی براساس آزمایش اسپلت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی.....	۵۴
جدول ۲-۳- میانگین صفات مورد مطالعه در هر کدام از شرایط تنش در ژنوتیپ‌های جو.....	۵۶
جدول ۳-۳- میانگین صفات مورد مطالعه در متوسط سطوح تنش.....	۵۸
ادامه جدول ۳-۳- میانگین صفات مورد مطالعه در متوسط سه.....	۵۹
جدول ۴-۳- رتبه‌بندی ژنوتیپ‌ها به روش آروناچالام.....	۶۰
جدول ۵-۳- ضریب همبستگی صفات مورد بررسی در پژوهش.....	۶۲
جدول ۶-۳- ضرایب همبستگی بین شاخص‌های تحمل و عملکرد ژنوتیپ‌های جو در محیط بدون تنش (N) و دارای تنش (S).....	۶۳
جدول ۷-۳- دو شاخص برتر برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل جو در شرایط غرقاب.....	۶۴
جدول ۸-۳- گروه‌ها و اعضای هر گروه همراه با میانگین و درصد انحراف از میانگین کل برای صفات مورد مطالعه در شرایط شاهد و متوسط شرایط تنش.....	۶۶
جدول ۹-۳- مؤلفه‌های اصلی، مقادیر ویژه، میزان واریانس توجیه‌شده توسط آنها برای شاخص‌های مقاومت به تنش.....	۶۸
جدول ۱۰-۳- بردارهای ویژه مؤلفه‌های اصلی برای شاخص‌های مورد مطالعه روی ژنوتیپ‌ها.....	۶۸
جدول ۱۱-۳- آماره‌های تنوع ژنتیکی برای ۷ ترکیب آغازگری.....	۷۲
جدول ۱۲-۳- آماره‌های محاسبه شده برای تعیین مقدار K برای ژنوتیپ‌های جو.....	۷۶
جدول ۱۳-۳- عضویت ژنوتیپ‌ها براساس نتایج مستخرج از نرم افزار STRUCTURE.....	۷۷
جدول ۱۴-۳- نتایج تجزیه ارتباط بین نشانگرهای AFLP و صفات مختلف در شرایط نرمال، تنش غرقابی و شاخص‌های تحمل با سه مدل آماری.....	۸۱

فهرست شکل‌ها

صفحه	عنوان
۳۲	شکل ۱-۲- مکان انجام آزمایش الف) نمایی از طرح آزمایشی، ب) تنک کردن و واکاری گیاه جو به نحوی که به ریشه گیاه آسیبی وارد نشود... ۳۲
۳۲	شکل ۲-۲- ایجاد تنش غرقابی با اشباع حوضچه‌ها از آب به میزانی که سطح خاک گلدان‌ها در حالت غرقاب قرار گیرد..... ۳۲
۴۱	شکل ۳-۲- برنامه زمانی برای دو رشته‌ای کردن سازگارها..... ۴۱
۴۲	شکل ۴-۲- برنامه دمایی برای عمل پیوند سازگار ساز..... ۴۲
۴۳	شکل ۵-۲- برنامه دمایی برای مرحله پیش تکثیر..... ۴۳
۴۴	شکل ۶-۲- برنامه دمایی برای مرحله تکثیر انتخابی..... ۴۴
۴۷	شکل ۷-۲- دستگاه ژل عمودی..... ۴۷
۴۷	شکل ۸-۲- رنگ آمیزی ژل..... ۴۷
۴۸	شکل ۹-۲- الگوی نواری ترکیب آغازگری E110-M150 حاصل تفکیک در الکتروفورز عمودی..... ۴۸
۶۷	شکل ۱-۳- دندروگرام حاصل از تجزیه خوشه‌ای به روش Ward در شرایط نرمال..... ۶۷
۶۷	شکل ۲-۳- دندروگرام حاصل از تجزیه خوشه‌ای به روش Ward در شرایط متوسط تنش..... ۶۷
۶۹	شکل ۳-۳- نمودار دو بعدی ژنوتیپ‌ها با استفاده دو مؤلفه اول و دوم تجزیه به مؤلفه‌های اصلی بر روی شاخص‌های مقاومت به تنش..... ۶۹
۷۴	شکل ۴-۳- دندروگرام حاصل از تجزیه خوشه‌ای به روش اتصال همسایگی (Neighbor Joining) و ضریب تشابه جاکارد با نشانگرهای مولکولی AFLP..... ۷۴
۷۷	شکل ۵-۳- نمودار دو طرفه برای تعیین تعداد بهینه K..... ۷۷
۷۸	شکل ۶-۳- ساختار جمعیت استنتاج شده از نرم افزار STRUCTURE..... ۷۸

مقدمه

مقدمه

جو (*Hordeum vulgare* L.) بعد از گندم، برنج و ذرت جزء مهمترین غلات در تأمین غذای مردم جهان می‌باشد. این گیاه با داشتن قابلیت رشد و تولید در محیط‌های خشک، دمای پایین و شور از اهمیت بسیار بالایی برخوردار است [Baum et al., 2003]. از سوی دیگر جو به عنوان یک گیاه مدل در پژوهش‌های ژنتیکی و فیزیولوژیکی محسوب می‌شود که این قابلیت آن به خصوصیات از جمله داشتن تنوع ژنتیکی و مورفو-فیزیولوژیکی بالا، در دسترس بودن نقشه ژنتیکی قابل استناد، یکساله بودن، چرخه زندگی کوتاه و قابلیت تلاقی با گونه‌های درون خزانه‌های ژنی اولیه بر می‌گردد [Tomas, 2002]. جو به‌عنوان چهارمین غله مهم دنیا علی‌رغم تحمل نسبتاً مطلوب آن به تنش خشکی و شوری، نسبت به تنش غرقابی به ویژه در استان‌های مستعد بارندگی، مورد خسارت جدی قرار می‌گیرد [امام، ۱۳۸۶]. با توجه به اینکه مشکل تنش غرقابی، تقریباً یک میلیون هکتار از اراضی زیر کشت ایران را تهدید می‌کند [قبادی و همکاران، ۱۳۸۵] لذا مطالعه در زمینه به‌نژادی تنش غرقابی در جو از جایگاه ویژه‌ای برخوردار است.

با وجود این‌که بهره‌مندی از علم ژنتیک و اصلاح نباتات بیشترین نقش را در افزایش محصول و تولید فراورده‌های غذایی به‌عهده داشته است، به دلیل رشد روزافزون جمعیت، تلاش بیشتری برای چیرگی بر شرایط نامساعد محیطی، اعم از عوامل زیستی و غیرزیستی و افزایش کیفیت محصول لازم است. در سال‌های اخیر، پیشرفت‌های تحسین برانگیزی که در زمینه زیست‌شناسی مولکولی و بیوتکنولوژی صورت گرفته، ابزار قدرتمندی را برای پژوهش‌های ژنتیک تفصیلی گیاهان عالی از جمله گیاهان زراعی فراهم کرده‌اند. شاید اساسی‌ترین و مفیدترین این ابزار نشانگرهای DNA باشند که همان تفاوت‌های قابل ثبت ردیف‌های بازی DNA موجود بین دو یا چند نمونه‌اند [نقوی و همکاران، ۱۳۸۸].

از آنجا که نشانگرهای مولکولی وابسته به DNA از نظر فنوتیپی خنثی بوده و تحت تأثیر محیط قرار نمی‌گیرند، تعداد زیادی از این نشانگرها را می‌توان برای تجزیه و تحلیل ژنتیکی مورد استفاده قرار داد. این نشانگرها را می‌توان به‌راحتی در کل ژنوم جستجو نمود. از طرفی شناسایی نشانگرهای مولکولی پیوسته با صفات مهم کشاورزی، امکان استفاده از انتخاب به کمک نشانگر را فراهم می‌کند و تولید ارقام جدید را سرعت می‌بخشد. تکنیک AFLP به واسطه کارایی، تکرارپذیری و قابلیت اعتماد بالا، برای بررسی چندشکلی‌ها در بیشتر گونه‌های گیاهی و همچنین مطالعات ژنتیکی مورد استفاده قرار می‌گیرند [طالبی بداف و همکاران، ۱۳۸۵].

جایگاه‌های کنترل کننده صفات کمی^۱ و شناسایی آنها که QTL mapping نامیده می‌شود، پس از توسعه فناوری نشانگرهای مولکولی DNA، در بسیاری از گیاهان تاکنون توانسته اطلاعات ژنتیکی بسیار ارزشمندی در ارتباط با عوامل دخیل در کنترل صفات پیچیده در اختیار محققین قرار دهد [Gomez et al., 2011]. اما در بسیاری از این مطالعات QTL‌های شناسایی شده فاصله ژنتیکی زیادی با نشانگرهای همجوار خود داشته‌اند که این موضوع به عوامل زیادی از جمله اشباع نبودن نقشه پیوستگی و تفرق پایین افراد در جمعیت‌های مصنوعی مورد مطالعه بر می‌گردد و در نتیجه این امر برنامه‌های ژنتیکی و اصلاحی بعدی همانند انتخاب به کمک نشانگر یا همسانه‌سازی زن بر اساس نقشه را دچار مشکل می‌کند [Breseghello and Sorells, 2006].

در سال‌های اخیر روش مکان‌یابی ارتباط یا تجزیه ارتباط معرفی شده است که نه تنها امکان مکان‌یابی دقیق ژن‌ها و مکان‌های کنترل‌کننده صفات کمی را فراهم می‌کند، بلکه امکان شناسایی نواحی کروموزومی دیگری که در مطالعات مبتنی بر پیوستگی امکان‌پذیر نیستند را نیز میسر می‌سازد. در این روش نیازی به تهیه جمعیت در حال تفرق که نیاز به زمان زیادی دارد نمی‌باشد، ولی بهتر است از داده‌های فنوتیپی چندساله استفاده شود [Breseghello and Sorells, 2006]. در علوم گیاهی این روش همچنان رو به گسترش است.

تحقیق حاضر به منظور ارزیابی ژنوتیپ‌های مختلف جو از لحاظ تحمل به تنش غرقابی در مرحله گیاهچه‌ای، تعیین تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های جو با استفاده از نشانگرهای AFLP و شناسایی نشانگرهای مرتبط با تحمل به غرقابی در مرحله گیاهچه‌ای در جو با ۴۰ ژنوتیپ جو تهیه شده از موسسه تحقیقات و منابع طبیعی استان گلستان در دو سطح غرقاب ۱۰ و ۲۰ روز انجام گردید.

^۱. Quantitative traits loci

فصل اول

کلیات و مرور منابع

۱-۱- تاریخچه گیاه جو

جو (*Hordeum vulgare* L.) از قدیمی‌ترین گیاهان زراعی است و پیشینه کشت آن به ۵ تا ۷ هزار سال پیش از میلاد می‌رسد. خاستگاه جو همانند گندم، همان منطقه هلال حاصل‌خیز، می‌باشد. جو زراعی شاید از گونه جو وحشی دو ردیفه به نام (*Hordeum spontaneum*) که دارای محور سنبله شکننده‌ای است و به راحتی قابل تلاقی با جو زراعی است، منشاء گرفته باشد. جو اگر چه دارای گونه‌های دیپلوئید و تتراپلوئید است، ولی ارقام زراعی آن دیپلوئید ($2n=2x=14$) می‌باشند. این گیاه زراعی کم‌توقع‌ترین و قانع‌ترین گیاه زراعی است که دامنه سازگاری و پراکنش آن از سایر گیاهان زراعی گسترده‌تر است و متحمل‌ترین گیاه زراعی نسبت به شوری است. جو چهارمین غله مهم دنیاست، یعنی پس از گندم، برنج و ذرت مهم‌ترین ماده غذایی است. گر چه جو در اقلیم‌های متفاوت و از نقاط هم‌سطح با دریا تا ارتفاع ۴۵۰۰ متری از سطح دریا قابل کشت می‌باشد، ولی چون غله سه کربنه مناطق معتدله است، بهترین منطقه رویش آن عرض جغرافیایی ۳۰ درجه در هر یک از نیم‌کره‌های شمالی و جنوبی است. ارقام اهلی جو به دو گروه شش ردیفه (Six-rowed) و دوردیفه (Two-rowed) تقسیم‌بندی می‌شوند. اختلاف ژنتیکی این دو گروه فقط در یک جفت ژن است که حالت مغلوب آن فنوتیپ شش ردیفه را به وجود می‌آورد و در صورت تلاقی با یکدیگر، نسل اول همگی دو ردیفه و نسل دوم به نسبت سه به یک، دو ردیفه و شش ردیفه خواهند بود. به طور معمول عملکرد ارقام جو شش ردیفه زیاده‌تر از دوردیفه هاست. جو شش ردیفه را در شرایط کشت آبی می‌کارند. شاید نخستین ارقامی از جو که اهلی شده‌اند، از جوهای دوردیفه بوده‌اند و جوهای شش ردیفه از جوهای دوردیفه مشتق شده‌اند. ارقام پرمحصول جو دارای ارتفاع ساقه کمتر و شاخص برداشت بیشتری نسبت به ارقام قدیمی می‌باشند. بیشتر مطالعات توارث صفات به دلیل کم بودن شمار کوروموزوم ($n=7$) و سادگی هیبریداسیون در جو صورت گرفته است [امام، ۱۳۸۶].

۱-۲- ویژگی‌های گیاه‌شناسی جو

ساقه جو بندبند و توخالی است و در محل گره‌ها (Nodes) توپرمی‌باشد. به طور معمول هر ساقه‌جو از ۵ تا ۷ میانگره (Internodes) تشکیل شده است که میانگره‌های پایینی کوتاه‌تر از بالایی می‌باشند. به آخرین میانگره ساقه که زیر سنبله قرار دارد، دم‌گل‌آذین (Peduncle) گفته می‌شود. شمار ساقه در هر بوته‌جو تحت تأثیر عامل‌های کارآمد بر پنجه‌زنی به طور معمول بین یک تا شش ساقه متغیر است. طول ساقه در ارقام گوناگون متفاوت و از ۲۵ سانتیمتر در جوهای پا کوتاه تا ۱۵۰ سانتیمتر در جوهای پا بلند متغیر است. فاصله بین برگ پرچم تا سنبله در ارقام گوناگون متفاوت است و در برخی رقم‌های جو، سنبله به‌ندرت از غلاف برگ پرچم بیرون می‌آید، حال آنکه در ارقام دیگر (بیشتر ارقام وحشی) فاصله‌سنبله

تا برگ پرچم زیاد است. به محل اتصال ساقه به سنبله گریبان (Collar) گفته می‌شود [امام، ۱۳۸۶]. جو دارای گل‌آذین سنبله مرکب است، ولی در هر سنبلک جو فقط یک گلچه (Floret) وجود دارد. در جو به هر پلکان محور سنبله سه سنبلک چسبیده است. از سه سنبلکی که به هر پلکان محور سنبله چسبیده‌اند، در جوهای دوردیفه تنها یک سنبلک (سنبلک وسطی) و در جوهای شش ردیفه هر سه سنبلک بارور هستند. جو تقریباً به طور کامل خودگشن یا اتوگام است و گلدهی از قسمت تحتانی سنبله شروع شده و مدت آن حدود ۵ تا ۸ روز است [خدابنده، ۱۳۷۹]. همه ارقام جو ریشک (Awn) دارند. دربرخی انواع جو، ریشک‌ها نزدیک به زمان رسیدن دانه می‌ریزند که به آنها ریشک‌های خزان‌دار گفته می‌شود. میوه جو، گند مه (Caryopsis) می‌باشد و وزن هزار دانه آن از ۳۷ تا ۵۰ گرم متغیر است. جنین تشکیل‌دهنده ۳ تا ۵ درصد وزن خشک نهایی بذراست. بخش عمده وزن دانه (۶۰ تا ۷۵ درصد) را نشاسته تشکیل می‌دهد. در ارقام جودوردیفه، اندازه بذرها کم و بیش مساوی است، ولی در جوهای شش ردیفه یک سوم بذرها (مربوط به سنبلک‌های وسطی) از دوسوم باقیمانده (سنبلک‌های کناری) درشت‌ترند [امام، ۱۳۸۶]. سیستم ریشه‌ای جو همانند سایر غلات، افشان و سطحی است و حدود ۶۱ درصد آن در عمق ۲۵ سانتی‌متری اول خاک گسترش یافته و به ندرت تا عمق ۱۲۰ سانتی‌متری نفوذ می‌کند [بهنیا، ۱۳۷۶؛ خدابنده، ۱۳۷۹] و شامل ریشه‌های بذری (Seminal roots) و ریشه‌های تاجی (Crown roots) است که ریشه‌های بذری در اعماق خاک (۱ تا ۲ متری) و ریشه‌های تاجی در لایه‌های سطحی خاک منتشر می‌شوند. در جریان جوانه‌زنی بذر جو ممکن است تا ۹ ریشه بذری هم از بذر خارج شوند [امام، ۱۳۸۶].

۱-۳- مراحل گوناگون زندگی جو [امام، ۱۳۸۶]

جدول ۱-۱- مراحل مختلف زندگی جو

مرحله	کد زیداکس	معادل انگلیسی
جوانه زنی	۰	Germination
سبز شدن	۱	Emergence
پنجه زنی	۲	Tillering
ساقه رفتن	۳	Stem elongation
غلاف رفتن (آبستنی)	۴	Booting
ظهور سنبله	۵	Ear emergence
گلدهی (گرده افشانی)	۶	Flowering
شیری شدن دانه	۷	Milk development
خمیری شدن دانه	۸	Dough development
رسیدن دانه	۹	Ripening

جو در درجات حرارت بین ۳ تا ۳۸ درجه رشد می‌کند و درجه حرارت اپتیمم برای جوانه‌زنی جو ۱۰ تا ۲۰ درجه و برای رشد رویشی ۲۴ درجه و در طول مدت گل‌دادن ۳۰ درجه است. جو نسبت به سرما تا حدودی حساس بوده و در ۱۶

درجه زیر صفر تقریباً تمام بوته‌های جو از بین می‌روند [بهنیا، ۱۳۷۶]. جو نسبت به شرایط غرقاب حساس است. خاک‌های اسیدی (PH کمتر از ۶) برای زراعت جو مناسب نیستند. گرچه جو مقاوم‌ترین غله نسبت به شوری خاک است، ولی رشد و عملکرد دانه آن حتی در شوری‌های کم خاک نیز کاهش می‌یابد [امام، ۱۳۸۶].

۴-۱- برداشت جو

جو را زمانی باید برداشت نمود که اندام‌های مختلف گیاه، بخصوص دانه‌ها رسیده و از حالت شیری خارج شده و تقریباً سفت شده باشند. همچنین رنگ برگ‌ها و ساقه‌ها و سنبله‌ها کاملاً زرد شده باشند [خدابنده، ۱۳۷۹]. هنگامی که رطوبت دانه‌ها نزدیک به ۱۴ درصد رسید، مزرعه آماده برداشت با کمباین است. برداشت در نخستین فرصت ممکن که دانه‌ها به بلوغ فیزیولوژیک (حداکثر وزن خشک دانه) رسیدند، توصیه می‌شود، زیرا هنوز سنبله‌ها و ساقه‌ها دارای انعطاف پذیری هستند و کاهش ناشی از شکستگی ساقه یا سنبله و ریزش دانه‌ها کمتر است. رطوبت مناسب برای انبارداری جو ۱۲/۵ درصد است [امام، ۱۳۸۶].

۵-۱- موارد مصرف جو:

دانه جو هم در تغذیه انسان (سوپ جو، آرد جو و نان جو) و هم در تغذیه دام (علوفه) به کار می‌رود و مقدار کمی هم به صورت تازه و در مرحله‌ای که هنوز دانه‌ها نرسیده، مورد تغذیه دام قرار می‌گیرد. عمده‌ترین مصرف آن در تغذیه دام می‌باشد (میزان پروتئین، موادمعدنی و فیبرخام آن از ذرت بیشتر، ولی میزان انرژی آن از ذرت کمتر است) [امام، ۱۳۸۶].

۶-۱- تنش غرقابی

۱-۶-۱- تحمل به غرقابی^۱

عبارت ماندابی یا غرقابی برای توضیح خاک‌هایی به کار می‌رود که آب بیشتر از میزان مورد نیاز گیاه دارند. این موضوع بیشتر در مناطق آب و هوایی گرم، در طول زمستان و بهار و نیز موقتاً در طول تابستان در نتیجه بارندگی و یا آبیاری زیاد رخ می‌دهد [Luxmoor et al., 1973].

غرقابی در بسیاری از مناطق کشت گندم بویژه در محیط‌هایی با کشت آبی و بارندگی بالا، رخ می‌دهد. در مناطق تحت کشت آبی، عدم وجود سیستم‌های مناسب زهکشی، عامل اصلی غرقابی می‌باشد. گاهی مواقع به علت نگهداری ضعیف

^۱. Flooding

کانال‌های آبیاری که در آنها آب جریان پیدا می‌کند، امکانات آبیاری قادر به زهکشی آسان نمی‌باشند. مثال‌های بارز شامل شبه قاره هند، حوضه‌های خاص رودخانه‌ای در چین و دلتای رود نیل در مصر می‌باشد. در دشت‌های شمالی ایندو-جانگتیک هند، ۲/۵ میلیون هکتار گندم تحت تأثیر غرقابی نامنظم قرار می‌گیرند [Sharma and Swarup, 1988].

مشکل تنش غرقابی گریبانگیر حدود ۱۲ درصد از اراضی قابل کشت دنیا و تقریباً یک میلیون هکتار از اراضی زیر کشت ایران است. این پدیده به دلیل افزایش بارندگی، بالا بودن سطح سفره آب زیرزمینی، تهیه نامناسب زمین، آبیاری بیش از حد نیاز، سیلاب، نفوذپذیری پایین خاک و شیب کم بوجود می‌آید. در طول دوره غرقابی، تبادل گاز بین خاک و هوا تقریباً مختل می‌شود، چون انتشار گاز در آب ده هزار مرتبه کاهش می‌یابد. در این حالت اکسیژن موجود در خاک و ریزوسفر به وسیله ریشه تخلیه شده و خاک دارای مشکل کاهش یا فقدان اکسیژن می‌شود [قبادی و همکاران، ۱۳۸۵].

۱-۶-۲- شرایط و علائم مرتبط با غرقابی

تحت غرقابی متوسط، معمولاً رشد گیاه گندم متوقف، برگ‌های انتهایی زرد، بقای پنجه‌ها کم و ممکن است گل‌چه‌ها عقیم شوند. دمای بالا، باعث بدتر شدن اثرات غرقابی می‌شود. در صورتی که شرایط هوازی بعد از غرقابی فراهم شود رشد گیاه به‌طور آهسته‌ای از سر گرفته می‌شود. غرقابی معمولاً محدود به مناطق پست‌تر زمین می‌باشد. غرقابی زمانی رخ می‌دهد که خاک کاملاً اشباع و آب جایگزین هوای درون خلل و فرج خاک شود. عدم وجود اکسیژن در خاک باعث کاهش تنفس هوازی ریشه‌های در حال رشد و دیگر ارگانیسم‌های زنده می‌شود. در صورت تداوم شرایط بی‌هوازی به مدت چند روز، خواص شیمیایی خاک نیز تغییر کرده و قابلیت دسترسی به برخی از عناصر اصلی یا فرعی افزایش در حالی که قابلیت دسترسی به عناصر دیگر کاهش می‌یابد. تا زمانی که شرایط هوازی خاک مجدداً فراهم شود یا ریشه سازگار به شرایط بی‌هوازی شود، تعرق تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد. همچنین غرقابی، با کاهش تعرق گیاه و تقلیل فعالیت ریشه، جذب عناصر غذایی را کاهش می‌دهد. از دیگر اثرات غرقابی، تحریک تولید برخی هورمون‌های گیاهی خاص است. در شرایط بی‌هوازی این هورمون‌ها با غلظت بیشتر از ریشه آزاد شده و بر فعالیت‌های برگ و ریشه اثر می‌گذارند. اتیلن هورمونی است که هم بوسیله ریشه و هم میکروارگانیسم‌ها در خاک‌های غرقاب تولید می‌شود. اثرات هورمونی اتیلن آزاد شده تحت شرایط غرقاب، بسیار جالب توجه است. آب به عنوان مانعی در برابر گریز اتیلن تولید شده در ریشه و دیگر بافت‌های غوطه‌ور در آب، عمل می‌کند. اتیلن به عنوان تحریک کننده پیری برگ معروف است [Dong et al., 1983].

عامل اصلی تنش برای گیاه در خاک‌های غرقاب کمبود اکسیژن است [Brisson et al., 2002]؛ ملک‌احمدی و همکاران، ۱۳۸۴]. کاهش اکسیژن قابل دسترس در شرایط غرقابی باعث کاهش توسعه ریشه و بخش هوایی گیاه می‌گردد

[Brisson et al., 2002]. در حالت غرقابی اگرچه فقط ریشه گیاهان خشکی‌زی در معرض کمبود اکسیژن محیطی قرار می‌گیرند ولی به کل اندام‌های گیاه آسیب می‌رسد. از عوارض آن می‌توان به کاهش رشد ریشه و در نهایت کاهش رشد اندام هوایی، عملکرد و اجزای عملکرد اشاره نمود [قبادی و همکاران، ۱۳۸۵]. غرقابی طی کشت و جوانه‌زنی، بذر یا جوانه‌های بذری را از بین می‌برد. ریشه‌چه و ریشه‌های بذری سریعاً با غرقابی سازش نیافته و یا به امراض آسیب پذیرتر می‌باشند [Belford et al., 1985].

دانگ و همکاران [Dong et al., 1983] گزارش نمودند در صورتی که در شرایط غرقاب، برگ‌ها در آب غوطه‌ور نشوند و گیاه به خوبی استقرار یابد، گیاه می‌تواند تا بیش از ۱۰ روز در برابر غرقابی بدون هیچ‌گونه کاهش عملکردی مقاومت کنند. همچنین او اظهار داشت اگر بعد از تنش غرقابی اولیه نیتروژن اضافی به گندم داده شود، بهبود شگفت‌انگیزی در گیاه دیده می‌شود. نتایج حاصل از برخی از ژنوتیپ‌های گندم با ریشه‌های نابه‌جا نشان داد که این گیاهان شروع به تشکیل سلول‌های آترانشیم می‌کنند که با حفره‌های به هم پیوسته، قادر به حمل اکسیژن از برگ‌ها به ریشه تحت شرایط بی‌هوازی جهت حفظ تنفس ریشه می‌باشد. با افزایش درجه حرارت، این فرآیند تشدید می‌شود و این یکی دیگر از مکانیزم‌های تحمل غرقابی است. آزمایش قبادی و همکاران [۱۳۸۵] نشان داد که با شروع غرقابی، رشد ریشه تقریباً متوقف شده و این عقب‌ماندگی رشد ریشه تا پایان دوره رشد جبران نگردد و هر چه مدت غرقابی بیشتر شد و یا تنش در مراحل اولیه رشد صورت گرفت، به همان اندازه شدت خسارت به ریشه بیشتر بود.

شیخ و همکاران [۱۳۸۷] برای شناسایی ارقام گندم متحمل به تنش غرقابی آزمایشی را به انجام رساندند. آنها در بررسی خود در مرحله پرشدن دانه بر عملکرد و اجزای عملکرد گندم نان در استان گلستان نتیجه گرفتند که در بین ارقام مورد بررسی، گندم رقم مغان از نظر صفات عملکرد دانه، شاخص برداشت، ارتفاع گیاه، وزن سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله در شرایط غرقابی در سطح بالاتری نسبت به سایر ارقام قرار گرفت.

قبادی و همکاران [۱۳۸۵] نیز به منظور بررسی اثر مدت‌های مختلف ماندابی (۰، ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز) در سه مرحله رشدی زادکس ۱۱، ۱۳ و ۳۱ بر روند رشد ریشه و عملکرد بیولوژیک و دانه سه ژنوتیپ گندم را در رامین اهواز اجرا نمودند و نتایج حاصل نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها، مراحل دوره ماندابی و سطوح مختلف آن، واکنش‌های متفاوتی دیده شد، به‌گونه‌ای که حتی دوره ماندابی ۱۰ روزه در هر مرحله از رشد که اتفاق بیافتد، گیاه به‌هیچ‌وجه نمی‌تواند خسارت وارده را جبران کند.