

مکان یابی QTL های مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد در گیاه جو (*Hordeum vulgare* L.)

QTL mapping for yield and yield components in *Hordeum vulgare*

مرتضی براتی^{۱*}، رضا امیری^۲، محسن ابراهیمی^۳، محمدرضا نقوی^۴، حمیدرضا نیکخواه^۵، حسن سلطانلو^۶، ساره یوسفی راد^۷، سیده ساناز رمضانپور^۸

۱،۲،۳- کارشناس ارشد، دانشیار و استادیار، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران

۴و۵- استاد و دانشجوی دکتری، پردیس کشاورزی کرج، دانشگاه تهران

۶و۷،۸- استادیار، کارشناس ارشد و دانشیار، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

Barati M^{1*}, Amiri R², Ebrahimi M³, Naghavi MR⁴, Nikkhah HR⁵, Soltanloo H⁶, Yusefi Rad S⁷, Ramazanpoor S⁸

1,2,3. Graduate MSc, Associate Professor and Assistant Professor, College of Aboureihan, University of Tehran

4,5. Professor and PhD Student, University College of Agricultural and Natural Resources, University of Tehran

6,7,8. Assistant Professor, Graduate MSc and Associate Professor, Gorgan Agriculture Science and Natural Resource University

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mbaraty@alumni.ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۱/۱/۱۹- تاریخ پذیرش: ۹۱/۱۱/۲۹)

چکیده

عملکرد و اکثر صفات مورفولوژیک به وسیله تعدادی از ژن‌ها کنترل می‌شوند. به منظور مکان‌یابی صفات عملکرد و اجزای عملکرد، ۱۶۹ لاین نوترکیب جو حاصل از تلاقی دو رقم ایگری و آریگاشار در قالب طرح لاتیس ساده (دو گانه) در سال زراعی ۸۷-۱۳۸۶ در مزرعه تحقیقاتی قزلاق پردیس ابوریحان دانشگاه تهران کشت شدند. صفات مورد بررسی شامل تعداد سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد بود. در تجزیه واریانس تفاوت بین لاین‌ها برای همه صفات معنی‌دار بود که نشان‌دهنده تنوع کافی در مواد مورد استفاده می‌باشد. در بین صفات مورد مطالعه مشخص شد که صفت وزن هزار دانه با بیشترین وراثت پذیری خصوصی عمدتاً توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شود. برای تهیه نقشه پیوستگی از نشانگرهای SSR و AFLP استفاده شد که تعداد ۴ کروموزوم در جو نقشه‌یابی شدند. برای کلیه صفات اندازه‌گیری شده از جمعیت لاین‌های نوترکیب، دو QTL روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ و ۵ به دست آمد. اثرات آلی افزایشی (مثبت و منفی) مربوط به QTL ها، توجیه کننده همبستگی های مثبت و منفی موجود بین صفات بود. همبستگی بالای بین صفات نیز ممکن است از هم مکانی (پلیوتروپی) QTL های کنترل کننده یا پیوستگی بین آنها باشد.

واژه‌های کلیدی

جو،
عملکرد و اجزای عملکرد،
لاین‌های نوترکیب،
مکان‌یابی صفات کمی،
QTL

مقدمه

در ایران جو از لحاظ سطح زیر کشت و میزان تولید در بین غلات پس از گندم در رتبه دوم قرار دارد (Arzani 1997). سطح برداشت شده جو کشور در سال زراعی ۱۳۸۹-۱۳۸۸، حدود ۱/۵۸ میلیون هکتار برآورد شده که ۴۰/۶۹ درصد آن آبی و ۵۹/۳۱ درصد دیم بوده است. همچنین میزان تولید جو، حدود ۳/۵۸ میلیون تن برآورد شده که ۶۴/۷۵ درصد آن از اراضی آبی و ۳۵/۲۵ درصد از کشت دیم حاصل شده است (Agricultural Statistics 2010). شناخت و بررسی خصوصیات مورفولوژیک و فنولوژیک گیاه جو جهت تعیین اهمیت هر یک از آنها در افزایش عملکرد و استفاده در برنامه‌های به‌نژادی از اهمیت خاصی برخوردار است. بیشتر صفاتی که برای اصلاح‌گران از اهمیت زیادی برخوردارند، دارای کنترل ژنتیکی پیچیده‌ای بوده و توسط تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند که با همدیگر و نیز با محیط اثر متقابل داشته و به همین خاطر پیش‌بینی عملکرد آنها تا حدودی دشوار است. این گونه صفات کمی و دارای توزیع پیوسته بوده و قابل اندازه‌گیری است. مطالعه ژن‌های کنترل کننده صفات کمی نقش مهمی در اصلاح گیاهان و حیوانات ایفا می‌کند، زیرا اکثر صفات دارای ارزش‌های اقتصادی مانند عملکرد از نوع صفات کمی هستند. از آنجایی که معمولاً اثر ژن‌ها کمی کوچک است، شناسایی و تعیین دقیق تعداد و محل قرارگیری آنها در ژنوم مشکل بوده و از اصطلاح QTL^۱ (مکان ژنی صفت کمی) برای آنها استفاده می‌شود (Naghavi et al. 2009). در واقع QTL به قسمتی از ژنوم گفته می‌شود که روی صفت کمی تاثیر می‌گذارد و معمولاً شامل تعداد زیادی ژن یا مکان‌های ژنی می‌باشند که همه یا بعضی و یا گاهی حتی یکی از آنها به صفت کمی مربوط می‌شوند. یک اختلاف بین QTL و ژن‌های اصلی در آن است که ژن‌های اصلی تولیدکننده یک صفت هستند و ایجاد تغییر در آنها باعث خاموش شدن تظاهر صفت می‌شود، در حالی که QTL‌ها، ژن‌های مختلفی هستند که می‌توانند میزان بیان ژن‌های اصلی را تغییر دهند (Rabiei 2003). اکثر صفات مورفولوژیک به خصوص عملکرد به وسیله تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند و بنابراین دستکاری آنها در برنامه‌های اصلاحی کمی مشکل و پیچیده است. به علاوه عملکرد خود از

اجزایی مثل: وزن دانه در خوشه، تعداد دانه، وزن هزار دانه و وزن کل دانه در گیاه تشکیل شده است. تکنیک‌های بیولوژی مولکولی و پیشرفت‌های اخیر در مکان‌یابی ژن‌های کمی توانسته عملکرد را نقشه‌یابی کند و ارتباط بین عملکرد و اجزای آن را توضیح دهد (Marcial and Sarrafi 1996). امروزه نشانگرهای مولکولی ابزارهای ارزشمندی برای اصلاح صفات کمی در تکمیل روش‌های کلاسیک اصلاح نباتات به شمار می‌رود. در صورتی که بتوان نشانگرهای پیوسته با عوامل ژنتیکی کنترل‌کننده صفات کمی را تشخیص داد، امکان گزینش در نسل‌های در حال تفکیک تسهیل و تسریع شده و کارایی گزینش و پیشرفت ژنتیکی حاصل از گزینش افزایش می‌یابد (Knapp 1998). از جمله نشانگرها که به طور گسترده برای نقشه-یابی ژنومی استفاده می‌شوند توالی‌های ساده تکراری (SSR)^۲ هستند که به ریزماهورها مشهورند و به طور تصادفی در ژنوم یوکاریوت-ها پخش هستند. همچنین آنها دارای تنوع زیادی در تکرار هستند و توارث هم‌بازری دارند. ویژگی‌های منحصر به فرد نشانگر SSR می-تواند در این نوع تحقیقات مفید باشد (Naghavi et al. 2009).

در مطالعه‌ای یک توده جو حاصل از تلاقی مورکس^۳ و استپتو^۴ مورد مطالعه قرار گرفت و برای صفت عملکرد دانه، سه QTL مشخص به صورت 2s-QTL، 3-QTL و 5l-QTL معرفی شد. در همین تحقیق مشخص شد که برای هر یک از صفات ارتفاع گیاه، تعداد سنبلچه در سنبله و وزن دانه یک QTL در روی کروموزوم شماره ۳ وجود دارد. لازم به ذکر است در این مطالعه از ۱۵ نشانگر RFLP، چهار نشانگر RAPD، یک نشانگر میکروساتلیت و ۷۷ نشانگر AFLP استفاده شده بود (Kandemir et al. 2000). تحقیق دیگری نشان داد که برای صفت عملکرد دانه گندم، بیشترین سهم واریانس ژنتیکی به واریانس اثرهای غیر افزایشی ژن‌ها اختصاص دارد و برای صفات ارتفاع بوته، تعداد پنجه، طول سنبله، تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه بیشترین سهم مربوط به اثرات افزایشی می‌باشد (Ghandi et al. 1997). در مطالعه‌ای به منظور تعیین QTL‌های جو با استفاده از نشانگرهای مولکولی مختلف از جمله، نشانگر AFLP، یک نقشه پیوستگی از کروموزوم (5H) تهیه

^۲ Simple Sequence Repeats^۳ Morex^۴ Steptoe^۱ Quantitative traits loci

مواد و روش‌ها

۱۶۹ لاین نوترکیب (RILs)^۲ ژنتیکی جو نسل F_۶ حاصل از تلاقی دو رقم ایگری^۳ و آریگاشار^۴ در قالب طرح لاتیس ساده (دوگانه) به منظور بررسی تنوع و روابط موجود بین صفات زراعی با عملکرد و اجزای آن در سال زراعی ۸۷-۱۳۸۶ در مزرعه تحقیقاتی فزلاق پردیس ابوریحان دانشگاه تهران واقع در ۵ کیلومتری شهرستان پاکدشت کشت شدند. بذور کلیه لاین‌ها از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر بخش غلات تهیه شده بود. صفات مورد بررسی عبارت بودند از: تعداد سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد بر حسب گرم. رقم ایگری دوردیفه و زمستانه است که منشأ اروپایی دارد، مقاوم به بیماری سفیدک پودری و لکه نواری می‌باشد. رقم آریگاشار شش‌رديفه و بومی سیستان و بلوچستان است، دارای تیپ رشدی بهاره و حساس به بیماری‌های سفیدک پودری و لکه نواری، مقاوم به شوری می‌باشد. بنابراین از نظر عملکرد این دو رقم اختلاف زیادی داشتند که برای تعیین مکان‌یابی عملکرد و صفات مرتبط با آن بکار گرفته شد.

به منظور تخمین وراثت‌پذیری از فرمول $h^2 = \delta^2 g / \delta^2 p$ استفاده شد که به ترتیب h^2 برآورد وراثت‌پذیری، $\delta^2 g$ واریانس ژنتیکی و $\delta^2 p$ واریانس فنوتیپی است. همچنین ضریب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی از فرمول‌های زیر محاسبه شدند:

$$PCV = \sqrt{Vp} / \mu \times 100$$

$$GCV = \sqrt{Vg} / \mu \times 100$$

GCV ضریب تنوع ژنتیکی، PCV ضریب تنوع فنوتیپی، Vp واریانس ژنتیکی، Vg واریانس فنوتیپی و μ میانگین صفت مورد مطالعه می‌باشد (Singh and Chaudhary 1985). لازم به ذکر است میانگین مربعات کل به عنوان واریانس فنوتیپی در نظر گرفته شد و واریانس ژنتیکی پس از کسر خطای آزمایشی از میانگین مربعات کل به دست آمد.

به منظور استخراج DNA از نمونه‌های برگ، از روش (Saghaie-Maroo et al. 1984) با کمی تغییرات استفاده شد. جهت تعیین کیفیت DNA از نسبت جذب ۲۸۰/۲۶۰ توسط دستگاه اسپکتوفتومتری استفاده شد. تعداد آغازگرهای SSR استفاده شده در

شد. در این تحقیق با استفاده از ۳۹۸ نشانگر AFLP و با مطالعه توده حاصل از تلاقی ارقام E22/3 × Blenheim یک نقشه ژنتیکی برای جو تهیه شد که در روی کروموزوم شماره 7H، ۴۳ نشانگر AFLP به ۱۹ نشانگر شناخته شده قبلی اضافه شد. تعدادی QTL برای صفات ارتفاع گیاه، عملکرد و وزن مخصوص در روی کروموزوم شماره 7H مشخص شد. در این مطالعه در مجموع نقشه ژنتیکی تهیه شده ۷۷۷ سانتی مورگان از ژنوم را تحت پوشش قرار داد (Powell et al. 1997). به منظور مطالعه QTL‌های برخی صفات زراعی مهم در جو، یک نسل هاپلوئید مضاعف شده جو حاصل از تلاقی بین دو رقم جوی شش ردیفه (Botania × Rolfi) مورد مطالعه قرار گرفت. برای تهیه نقشه لینکاژی در جو از نشانگر RAPD استفاده شد که نهایتاً ۶۵۴ سانتی مورگان از ژنوم در این مطالعه تحت پوشش قرار گرفت و برای هر یک از صفات ارتفاع بوته، عملکرد سنبله، وزن هزار دانه، بین یک تا هفت QTL مشخص شد. شایان ذکر است که تعداد زیادی از این QTL ها، با QTL هایی که قبلاً شناخته شده بود هم‌پوشانی داشتند (Helsingin 2000). در مطالعه دیگری که بر روی نسل دوم ۹۹ لینه هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی Angorax × W704/137 انجام گرفت، از ۱۵۰ نشانگر AFLP، ۱۵ نشانگر جو میکروساتلیت و ۶ نشانگر مورفولوژیکی استفاده شد و در نهایت ۸۱ QTL برای صفات مطالعه‌شده مشخص شد؛ به این ترتیب که برای اکثر صفات (۶۳ درصد صفات) یک QTL معنی‌دار یافت شد، برای ۲۳ درصد صفات هیچ QTL یافت نشد و برای ۱۵ درصد صفات دو یا سه QTL معنی‌دار یافت شد. بیش از ۹۶/۰ QTL‌های معنی‌دار تنها در سه کروموزوم جو^۱ (۷H، ۶H، ۳H) قرار داشتند. سه QTL روی کروموزوم‌های ۳H و ۶H برای صفت تعداد پنجه وجود داشت که ۱۶/۳ تا ۳۰/۶ درصد تغییرات فنوتیپی را توجیه کرد و دو QTL روی کروموزوم‌های ۶H و ۷H یافت شد که در کنترل صفت تعداد دانه در خوشه نقش داشته و حدود ۱۵/۷ تا ۱۷/۶ درصد تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد (Gerhard 2002).

هدف از این تحقیق، شناسایی QTL‌های کنترل‌کننده صفات عملکرد و اجزای عملکرد در گیاه جو و همچنین تعیین اثرات ژنی به کمک جمعیت لاین‌های نوترکیب جو و نشانگرهای SSR و AFLP بود.

^۲ Recombinant Inbred Lines

^۳ Igri

^۴ Arigashar

^۱ *Hordeum vulgare* L.

ژنتیکی و وراثت‌پذیری صفات می‌تواند در انتخاب روش‌های اصلاحی، اندازه جمعیت و شدت گزینش موثر باشد. از آنجایی که در این تحقیق از لاین‌های اینبرد استفاده شد، واریانس ژنتیکی تنها از واریانس افزایشی تشکیل شده بود، بنابراین وراثت‌پذیری محاسبه‌شده در واقع وراثت‌پذیری خصوصی بود. محاسبه اجزای واریانس برای صفات مورد بررسی نشان داد که سهم واریانس افزایشی و در نتیجه میزان وراثت‌پذیری خصوصی برای اکثر صفات در حد متوسطی برآورد شد.

ضرایب تنوع فنوتیپی برای همه صفات بیشتر از ضرایب تنوع ژنتیکی به دست آمد که نشان‌دهنده اثر بیشتر محیط در بروز این صفات داشت که این موضوع مشابه مطالعات (Linge et al. 2010) بود. ضریب تنوع ژنتیکی در محدوده ۱۴/۰۸ تا ۳۳/۵۳ قرار داشت که بیشترین مقدار آن برای عملکرد به دست آمد. با این حال در مورد عملکرد، با وجود تنوع ژنتیکی بالا به علت زیاد بودن واریانس محیطی برای این صفت وراثت‌پذیری خصوصی آن در حد متوسط بدست آمده است. بررسی وراثت‌پذیری خصوصی و زیاد بودن آن به منزله زیاد بودن سهم واریانس افزایشی می‌باشد. در بین صفات این مطالعه، صفت وزن هزاردانه با بیشترین وراثت‌پذیری خصوصی عمده‌تاً توسط اثرات افزایشی کنترل می‌شود. بنابراین با توجه به این امر روش‌های اصلاحی مبتنی بر گزینش براساس فنوتیپ مانند روش‌های توده‌ای و بالک، روش‌های مناسبی در جهت بهبود این صفت می‌باشند. در مطالعه Ehdaie and Waines (1989)، وراثت‌پذیری برای صفات تعداد سنبله در گیاه و تعداد دانه در سنبله متوسط و برای عملکرد کم بدست آمد که مشابه نتایج این مطالعه بود. محققان زیادی به سهم بارز عمل افزایشی ژن در کنترل اکثر صفات دخیل در عملکرد اشاره نموده‌اند (Peng and Virmani 1999; Satyanarayana et al. 2000; Ramalingan et al. 1993). به طور کلی نتایج این پژوهش نشان داد که تنوع ژنتیکی قابل‌ملاحظه‌ای از نظر صفات مهم زراعی در بین لاین‌های موردبررسی وجود دارد. از بین ۲۰ آغازگر استفاده شده ۸ آغازگر دارای چندشکلی بود که برای تهیه نقشه پیوستگی استفاده شد. شکل ۱ الگوی الکتروفورزی آغازگر شماره ۱۴ SSR را نشان می‌دهد. برای تهیه نقشه پیوستگی از نشانگرهای SSR و

این مطالعه ۲۰ آغازگر بود که ۸ آغازگر DNAهای لاین‌های نوترکیب را تکثیر نکرده و ۶ آغازگر چندشکلی نشان نداد. همچنین در این مطالعه برای انجام روش AFLP، DNA ژنومی با استفاده از آنزیم‌های *EcoRI* و *MseI* هضم شدند. تعداد ۱۶ ترکیب آغازگری مربوط به آدپتورهای *EcoRI* و *MseI* استفاده شد که آغازگر *EcoRI* در انتهای ۵' با استفاده از رنگ فلورسنت HEX نشاندار شده بود. در نهایت ۱۰۹ نشانگر AFLP به دست آمده در تهیه نقشه پیوستگی استفاده شد. برای تهیه نقشه پیوستگی^۱ از نرم‌افزار JOINMAP استفاده شد که گروه‌های لینکاژی به صورت کروموزوم‌هایی با تعیین محل‌های نشانگرها ترسیم شد. همچنین در این برنامه ترتیب و فاصله نشانگرها از هم محاسبه شد. LOD مورد استفاده ۲ و حداکثر فاصله پیش فرض ۵۰ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. بعد از تهیه نقشه ژنتیکی برای مکان‌یابی صفات کمی از برنامه QTL کارتوگرافر^۲ استفاده شد. روش نقشه‌یابی مورد استفاده روش فاصله-ای مرکب^۳ بود. سپس برای هر صفت نمودار برحسب LOD رسم شد و محل QTL‌های یافته شده مشخص شد.

نتایج و بحث

خلاصه تجزیه واریانس برای صفات مورد مطالعه در جدول ۱ آمده است. در این طرح لاتیس ساده، پس از تجزیه واریانس، از آنجاییکه میانگین مربعات بلوک (E_b) بزرگتر از میانگین مربعات خطا (E_e) بود، بنابراین از عامل تصحیح (μ) به منظور تصحیح تیمارها استفاده شد و در نهایت از تیمارهای تصحیح‌شده برای تجزیه و تحلیل استفاده شد. همچنین سودمندی بالای طرح لاتیس به طرح بلوک کامل، تاییدی بر مزیت و دقت طرح مورد استفاده بود. همانطور که ملاحظه می‌شود، تفاوت بین لاین‌ها برای صفات عملکرد، وزن هزاردانه و تعداد سنبله معنی‌دار بود که تنوع کافی در جمعیت مورد مطالعه را تأیید می‌کند.

واریانس افزایشی و فنوتیپی، ضریب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی و وراثت‌پذیری خصوصی صفات در لاین‌های نوترکیب جو در جدول ۲ ارائه شده است. اطلاعات مربوط به اجزای واریانس

¹ Linkage map

² Cartographer

³ Composite interval mapping

جدول ۱- تجزیه واریانس طرح لاتیس ساده برای کلیه صفات در لاین های نو ترکیب جو

میانگین مربعات (MS)				
عملکرد	وزن هزار دانه	تعداد سنبلچه	درجه آزادی	منابع تغییر
743830	604.45	21.20	1	تکرار
68862 **	138.63 **	3.19 **	168	تیمار تصحیح نشده
65811.8 **	136.24 **	3.02 **	168	تیمار تصحیح شده
97899	89.88	4.85	24	بلوک تنظیم شده در تکرار
24808	46.09	1.08	144	خطای داخل بلوک
128.40	106.18	134.80		سودمندی نسبی

ns، * و ** به ترتیب عدم معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد

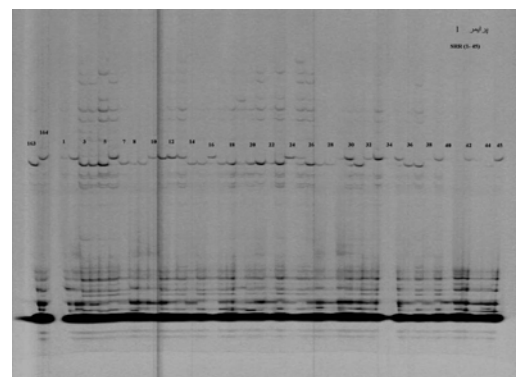
جدول ۲- وراثت پذیری خصوصی صفات در لاین های نو ترکیب جو

وراثت پذیری خصوصی	ضرب تنوع فنوتیپی	ضرب تنوع ژنتیکی	واریانس فنوتیپی	واریانس افزایشی	واریانس خطا	صفات
56.09	18.80	14.08	2.46	1.38	1.08	تعداد سنبلچه
52.48	20.39	14.77	97.00	50.91	46.09	وزن هزار دانه
54.15	45.57	33.53	54108	29300	24808	عملکرد

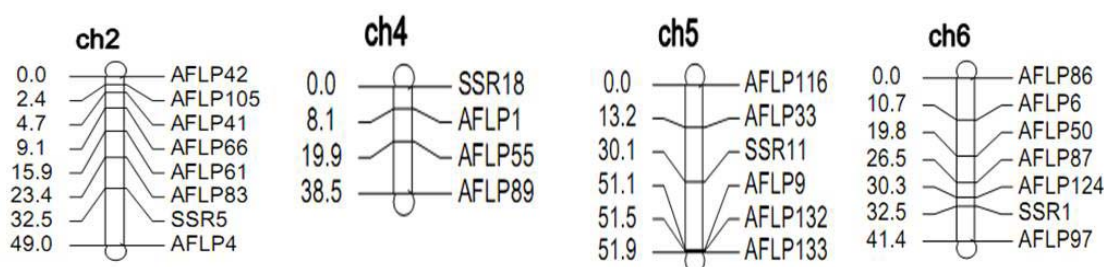
در ادامه نقشه لینکاژی ۵ گروه دیگر نیز بدست آمد (شکل ۳) که به دلیل مشخص نبودن شماره کروموزومی بنام گروه های پیوستگی ۱ تا ۵ نامگذاری شد. در شکل ۳ این ۵ گروه لینکاژی با ترتیب و فاصله نشانگرها آورده شده است. این گروه های پیوستگی ممکن است قسمتی از کروموزوم های ۱، ۳ و ۷ گیاه جو باشد و یا بخشی از کروموزوم های ۲، ۴، ۵ و ۶ باشد که به علت فاصله زیاد، با نشانگرهای روی کروموزوم ها، پیوسته نشده، که در آینده می توان به کمک نشانگرهای اختصاصی از جمله SSR نسبت به شناسایی آنها اقدام نمود.

تجزیه QTL با استفاده از نقشه لینکاژی جامعه ۱۶۴ لاین نو ترکیب جو حاصل از تلاقی ایگری و آریگاشار برای تعیین نواحی کروموزومی ژن (های) کنترل کننده عملکرد و اجزای عملکرد انجام گرفت. برای هر سه صفت مورد مطالعه دو QTL به دست آمد (جدول ۳). واریانس فنوتیپی توجیه شده بوسیله هر یک از این QTL ها از ۵/۴۹ تا ۱۷/۰۲ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی به ترتیب برای صفات تعداد سنبلچه و

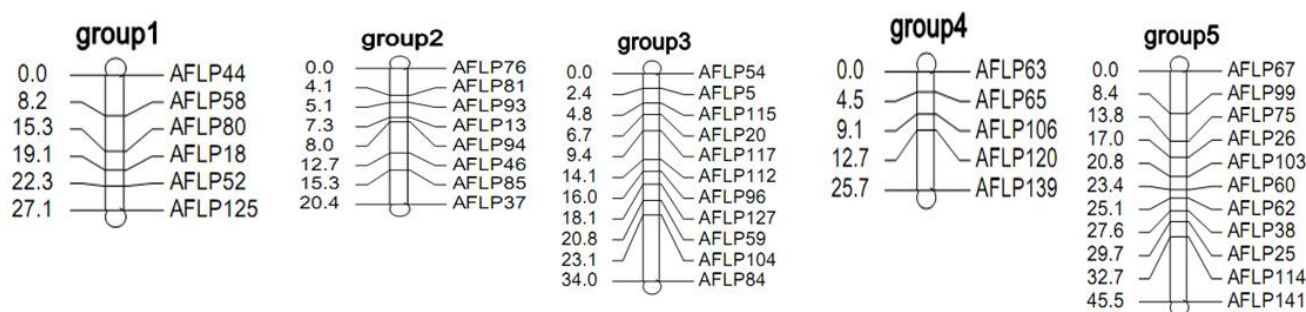
AFLP استفاده شد و در مجموع ۴ کروموزوم از کروموزوم های جو نقشه یابی شدند (شکل ۲) که در کروموزوم ۲، ۸ نشانگر قرار گرفتند که ۴۹ سانتی مورگان از طول کروموزوم را در بر گرفته بود. در کروموزوم ۴، ۴ نشانگر قرار گرفتند که ۳۸/۵ سانتی مورگان از طول کروموزوم را در بر گرفته بود. کروموزوم ۵ با طول ۵۱/۹ سانتی مورگان حاوی ۶ نشانگر بود و در نهایت روی کروموزوم ۶، ۷ نشانگر قرار گرفت و ۴۱/۴ سانتی مورگان از کروموزوم را پوشش داد.



شکل ۱- نمونه ای از الکتروفورز عمودی روی ژل پلی آکرلامید در آغازگر SSR شماره ۱۴



شکل ۲- نتایج گروه بندی پیوستگی نشانگرها برای کروموزوم های ۲، ۴، ۵ و ۶ جو



شکل ۳- گروه بندی پیوستگی سایر نشانگرها در ۵ گروه پیوستگی در جو

صفت را توجیه نمود. این QTL ها، به ترتیب ۷/۹۵ و ۱۰ درصد از تنوع کل صفت وزن هزار دانه را بر شمرده و اثر آلی آنها منفی (به ترتیب ۲/۸۴- و ۲/۶۷-) بود. (Helsingin (2000 برای صفت وزن هزار دانه یک تا هفت QTL را گزارش کرد. مدل های QTL مربوط به عملکرد در حدود ۱۳/۴۴ درصد از تنوع این صفت را توجیه نمود. QTL-7 و QTL-8 روی گروه پیوستگی ۵ در موقعیت های ۲۰/۸۳ و ۳۲/۷۱ سانتی مورگان در مجاورت نشانگرهای AFLP-103 و AFLP-114 تعیین مکان شد. این QTL ها به ترتیب ۵/۴۹ و ۷/۹۵ درصد از تنوع کل عملکرد را کنترل کرد و اثر آلی آنها مثبت (به ترتیب ۴۲/۳۶ و ۵۳/۵۰) بود.

در مورد اثرهای ژنی مربوط به عملکرد نتایج این تحقیق مشابه با مطالعه Noorulislam (1986) بود که اثرهای ژنی را برای صفت عملکرد عمدتاً افزایشی بیان کرده بود. همچنین در مطالعه ای، بیشترین سهم اثرهای ژنی در کنترل عملکرد اثر افزایشی بود (Ghandi et al. 1997). در حالی که Talei and Beigi (1996) و Noormohammadi (1992) برای عملکرد اثرهای افزایشی و

عملکرد به دست آمد. واریانس فنوتیپی کل توجیه شده به وسیله این QTL ها از ۱۳/۴۴ تا ۱۸/۳۲ درصد به ترتیب برای عملکرد و تعداد ردیف متغیر بود. امتیاز LOD در دامنه ۵/۴۳-۲/۶۱ قرار داشت. بیشترین و کمترین LOD به ترتیب مربوط به QTL های تعداد سنبلچه و عملکرد به دست آمد. دو QTL روی گروه پیوستگی ۵ و ۲ به ترتیب در جایگاه های ۲۰/۸۳ و ۱۲/۷۱ سانتی مورگان در مجاورت نشانگرهای AFLP-103 و AFLP-46 برای توجیه تغییرات تعداد سنبلچه تعیین مکان شدند که در مجموع ۱۸/۳۲ درصد از تغییرات این صفت را توجیه نمودند. QTL های 3-QTL و 4-QTL به ترتیب ۱۲/۱۸ و ۶/۱۴ درصد از تغییرات تعداد سنبلچه را توجیه نمودند و اثر آلی آنها منفی (به ترتیب ۴۳- و ۲۹-) بود. (Gerhard (2002 نیز دو QTL برای این صفت روی کروموزوم های ۶H و ۷H گزارش کرد که حدود ۱۵/۷ تا ۱۷/۶ درصد تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد. 5-QTL و 6-QTL کنترل کننده وزن هزاردانه، روی گروه پیوستگی ۵ قرار داشت و در جایگاه های ۲۰/۸۳ و ۳۱/۷ سانتی مورگان نزدیک نشانگرهای AFLP-103 و AFLP-114 قرار داشت و حدود ۱۷/۹۵ درصد از تنوع کل این

جدول ۳- QTL های ۴ صفت مربوط به عملکرد در ۱۶۴ لاین نوترکیب جو

صفت	QTL	نام کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد	LOD	اثر آلی (افزایشی)	R ²	کل R ²
تعداد سنبلیچه	QTL 3	Group 5	AFLP 103	20.83	8.45-31.7	4.86	-0.43	12.18	18.32
	QTL 4	Group 2	AFLP 46	12.71	0.01-19.27	2.61	-0.29	6.14	
وزن هزاردانه	QTL 5	Group 5	AFLP 103	20.83	20.83-25.08	3.08	-2.84	7.95	17.95
	QTL 6	Group 5	AFLP 114	31.7	25.08-31.7	3.41	-2.67	10	
عملکرد	QTL 7	Group 5	AFLP 103	20.83	20.83-27.58	2.11	42.36	5.49	13.44
	QTL 8	Group 5	AFLP 114	31.71	27.58-44.71	2.82	50.53	7.95	

منابع

- Agricultural Statistics (2010) Ministry of Jihad-e-Agriculture, Iran, Volume I. (In Farsi).
- Arzani A (1997) Crop Breeding. University of Esfahan Press. (In Farsi).
- Ehdaie B, Waines JG (1989) Genetic variation, heritability and path analysis in landraces of bread wheat from southwestern Iran. *Euphytica* 41:183-190.
- Gerhard H (2002) The search for QTL in barley using a new mapping population. *Cellular and Molecular Biology Letters* 7:523-535.
- Ghandi A, Zali A, Vojdani P (1997) Study of GCA and SCA for some traits through Diallel mating. *Seed and Plant Journal* 13: 31-40. (In Farsi).
- Helsingin Y (2000) Genetic mapping of traits important in barley breeding. *Verkkajulkaisut, Helsinki* 26: 318-326.
- Kandemir N, Jones BL, Wesenberg DM, Ullrich SE, Kleinof A (2000) Marker-assisted Analysis of three grain yield QTL in barley using near isogenic lines. *Molecular Breeding* 6: 157-167.
- Knapp SJ (1998) Marker-assisted selection as strategy for increasing the probability of selecting superior genotype. *Crop Science* 38:1164-11174.
- Linge SS, Kalpande HV, Sawargaonkar SL, Hudge BV, Thanki HP (2010) Study of genetic variability and correlation in interspecific derivatives of *Pigeonpea* [*Cajanus cajan* (L.) Millsp.]. *Plant Breeding* 1: 929-935.
- Marcial L, Sarrafi A (1996) Genetic analysis of some chlorophyll Fluorescence and productivity parameters in barley (*H. valgare*). *Plant Breeding* 115:339-342.
- Matthews DE, Carollo VL, Lazo GR, Anderson OD (2002) Graingenes, the genome database for small-grain crops. *Nucleic Acid Research* 31:183-186.
- Naghavi MR, Ghareyazi B, Hoseini Salekdeh G (2009) *Molecular Markers*. Tehran University Press.
- Noormohammadi S (1992) Estimate of heredity and type of gene function for agronomical traits in wheat in tree crosses. MSc thesis, Agriculture College, University of Tehran.

غالبیت را پیشنهاد کرده‌اند. در این تحقیق بیشترین اثر افزایشی برای صفت عملکرد به ترتیب برای QTL-7 و QTL-8، برابر ۴۲/۳۶ و ۵۰/۵۳ بدست آمد که با نتایج (Ghandi et al. 1997) که بیشترین سهم صفات مرتبط با عملکرد را اثرات افزایشی بدست آورده بود، مشابهت زیادی داشت. (Talei and Beigi 1996) برای تعیین نوع عمل ژن از طریق تجزیه میانگین نسل‌ها برای وزن هزار دانه سه نوع اثر افزایشی×افزایشی، افزایشی×غالبیت و غالبیت×غالبیت را بدست آورد، که در این تحقیق اثر افزایشی بدست آمده برای وزن هزار دانه ۲/۸۴- و ۲/۶۷- بود. اما امکان محاسبه اثرهای متقابل در این مطالعه وجود نداشت. همچنین (Noorulislam 1986) برای این صفت نوع عمل ژن را عمدتاً افزایشی بیان کرده است.

با توجه به اینکه QTL های نقشه‌یابی شده ناحیه نسبتاً کمی از ژنوم جو را پوشانده است، مطالعات بعدی می‌تواند با نقشه اشباع‌تر انجام گیرد که با افزایش تعداد نشانگرها، نقشه‌کشی با تراکم بالا صورت می‌گیرد تا حدود اعتماد محدوده حضور QTL ها کاهش یابد. برای نقشه‌کشی دقیق باید شانس وقوع کراسینگ‌اور و تراکم نشانگرها در ناحیه QTL بیشتر شود که مورد اول می‌تواند از راه انجام تلاقی بین افراد دارای این QTL ها و افراد فاقد آنها صورت گیرد و مورد دوم را نیز با نقشه‌کشی با تراکم بالا تحقق می‌یابد.

Noorulislam K (1986) Combining ability in a diallel cross of five barley varieties. Wheat, Barley and Triticale, Abstracts 4:4952.

Peng JY, Virmani S (1999) Combining ability for yield and four related traits in relation to breeding in rice. *Oryza* 37: 1-10.

Powell W, Thomas WTB, Baivd E, Lawrence P, Booth A, Harrower B, McNicol JW, Waugh R (1997) Analysis of quantitative traits in barley by the use of amplified fragment length polymorphisms. *Heredity* 79:48-59.

Rabiei B (2003) QTL Analysis for traits controlling seed in Iranian Rice varieties. Ph.D thesis. Agriculture College, University of Tehran. (In Farsi).

Ramalingan J, Virekanaudan P, Vamiarajan C (1993) Combining ability analysis in lowland early rice. *Crop Research* 6: 220-233.

Saghaie-Maroofof MA, Sliman KM, Jorgensen RA, Allard RW (1984) Ribosomal DNA spacer length polymorphism in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 81: 8014-8018.

Satyanarayana PV, Reddy MSS, Kumer I, Madhuri J (2000) Combining ability studies on yield on yield components in rice. *Oryza* 57: 22-25.

Singh RK, Chaudhary BD (1985) *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers, Ludhiana, India 318p.

Talei A, Beigi M (1996) Study of combining ability and heterosis in wheat cultivars through Diallel mating. *Agriculture Science Journal of Iran* 27: 67-75. (In Farsi).