ژنتیک نوین
دوره ششم، شماره ٤، زمستان ۱۳۹۰
صفحه ۸۹-۷۹

بررسی تنوع نوترکیبی ژنتیکی در نقشه پیوستگی نشانگرهای مبتنی بر چندشکلی تک نوکلئوتیدی حاصل از جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب ذرت

محمد فرخاری*[۱]، محمدرضا نقوی[۲]، بهمن یزدی صمدی[۳]، رجب چوگان[٤]

۱، ۲، ۳- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استادان دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران
٤- استادیار موسسه تحقیقات اصلاح نهال و بذر-کرج

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

(تاریخ دریافت: ۸۹/۷/۲٦ - تاریخ پذیرش:۸۹/۱۲/۸)

چکیده

توالی یابی ژنوم ذرت، آن را به یک گیاه مناسب جهت مطالعات ژنتیکی تبدیل کرده است. در این آزمایش تغییرات نرخ نوترکیبی در قسمت‌های مختلف ژنوم ذرت و مناطق کروموزمی دارای انحراف از تفرق مندلی (SDR) در یک جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب ذرت (RIL) با ۷۱ فرد مورد مطالعه قرار گرفت. برای مطالعه تغییرات نرخ نوترکیبی در طول ژنوم مجموعاً ٦٨٦ نشانگر چندشکل تک نوکلئوتیدی (SNP) در ۱۳٤٦ سانتی مورگان نقشه‌یابی گردید. تعداد ۱۵۱ نشانگر SNP از مجموع ۷۱٤ نشانگر چند شکل مورد مطالعه از لحاظ تفرق مندلی در سطح احتمال پنج درصد از نسبت مندلی ۱:۱ انحراف نشان دادند. در مجموع هشت SDR شناسایی گردید که یکی از آن‌ها در محدوده مکان ژن ga_2 قرار گرفته بود. دامنه تغییرات کراسینگ آور از ۰/۰٦ تا ۸/٤۷ بود. همچنین یک منطقه کروموزمی حاوی نواحی هتروکروماتینی فشرده (knobs) تشخیص داده شد. محل‌های تقریبی سانترومرها در کروموزم نیز تعیین گردید. اطلاعات در مورد رابطه بین فاصله‌های ژنتیکی و فیزیکی در امتداد کروموزم‌ها و محل قرارگیری SDRها در تحقیقات اصلاحی و ژنتیکی بسیار موثر است و به صورت‌های مختلف قابل استفاده می‌باشد.

واژه‌های کلیدی

انحراف از تفرق مندلی،
تغییرات نرخ نوترکیبی،
ذرت،
ناب.

مقدمه

تنوع در نرخ نوترکیبی در طول ژنوم و نواحی دارای انحراف از تفرق (SDR) دو پدیده شناخته شده در ژنتیک می‌باشند. مناطق دارای انحراف از تفرق، نواحی از کروموزم می‌باشند که در این نواحی فراوانی‌های مشاهده شده آللی از فراوانی‌های مورد انتظار انحرف نشان می‌دهد. SDRها توسط ژن‌های ایجاد کننده تفرق (SDL) بوجود می‌آید. نرخ نوترکیبی و SDR توسط عوامل ژنتیکی و محیطی کنترل می‌شود (۲،۱). تاکنون تحقیقات زیادی در جهت تعیین SDRها در گیاهان مختلف صورت پذیرفته است (۱، ۳ و ١٤).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

آن‌ها همچنین میزان تغییرات نوترکیبی را در فاصله‌های ٦-٤ سانتی مورگان بین جمعیت‌های مختلف مقایسه نمودند. به‌طور میانگین ۲/۹ برابر تغییرات در نرخ نوترکیبی در نواحی مختلف (از لحاظ نرخ نوترکیبی) و در بعضی از فاصله‌ها تا ۳۰ برابر تغییرات در نرخ نوترکیبی مشاهده شد. نقشه‌های پیوستگی ذرت به صد قسمت هر کدام به طول تقریبی ۲۰ سانتی مورگان تقسیم شده است (١٦). به هر قسمت اصطلاحاً بین (Bin) گفته شده و هر بین توسط دو نشانگر به نام نشانگرهای بدنه[1] در دو انتهای خود از سایر بین‌ها جدا و مشخص می‌گردد. بین‌ها توسط شماره کروموزمی که روی آن قرار گرفته‌اند به همراه دو رقم اعشار (همانند بین ۱/۰۰، ۱/۰۱، ۱/۰۲ و غیره) مشخص می‌گردند (۱۷). براین اساس مقایسه تقریبی نقشه‌های پیوستگی مختلف با یکدیگر ممکن گشته است (۱۷). لیست کاملی از نام نشانگرهای بدنه‌ای در بانک اطلاعاتی MaizeGDB (http://www.maizegdb.org) و همچنین مطالعه داویس و همکاران (۱۷) موجود می باشد. هدف از این تحقیق مطالعه تغییرات نرخ نوترکیبی در سرتاسر طول ژنوم ذرت و تعیین مناطق SDR بود. آگاهی از تغییرات نرخ نوترکیبی و مناطق دارای انحراف از تفرق مندلی در طول کروموزم‌ها علاوه بر اینکه در فعالیت‌های اصلاحی (نظیر تعیین اندازه مناسب جمعیت برای انتخاب) موثر می‌باشد، در تحقیقات ژنتیکی همچون همسانه‌سازی بر اساس نقشه ژنتیکی نیز قابل استفاده می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی، استخراج DNA و ارزیابی ژنوتیپی

در این مطالعه یک جمعیت RIL شامل ۷۱ لاین حاصل از تلاقی دو اینبرد لاین B73 × X178 تهیه شده در بخش علوم گیاهی موسسه آکادمی علوم کشاورزی چین[2]، مورد استفاده قرار گرفت. دو والد این جمعیت مربوط به لاین‌های منطقه معتدل می‌باشند. لاین X178 یک لاین چینی است و متعلق به گروه هتروتیک PN78599 می‌باشد(۱۸). همچنین B73 یک لاین آمریکایی است که متعلق به گروه هتروتیک BSSS[3] می‌باشد(۱۹). DNA ژنومی از برگ‌های گیاهچه‌ها توسط روش CTAB بهینه شده (۲۰) استخراج گردید. ژنوتیپ لاین‌ها توسط دو ریزآرایه (DT و RA) هر یک حاوی ١٥٣٦ نشانگر از طریق فناوری ارزیابی‌گولدن‌گیت[4] تعیین گردید (۲۱). یکی از این ریزآرایه‌ها (RA chip) براساس ژن‌های کاندید بدون در نظر گرفتن عمل آن‌ها و فقط براساس پراکنش آن‌ها در سراسر ژنوم و دیگری (DT chip) بر اساس ژن‌های کاندید کنترل‌کننده صفات دخیل در مقاومت به خشکی طراحی گردیده است (۲۲).

نقشه پیوستگی

نرم افزار Mapmaker (۲۳) برای تهیه نقشه پیوستگی مورد استفاده قرار گرفت. ضریب نوترکیبی با استفاده از تابع کوزامبی(٢٤) به فاصله ژنتیکی تبدیل و تابع تعیین خطا در سطح یک درصد مورد استفاده قرار گرفت (۲۵). صحت مکان قرارگیری نشانگرها توسط آزمون ریپل[5] (٢٦) در LOD بیش از دو تایید گردید. در این آزمون یک پنجره n تایی از مارکرها در نظر گرفته می شود که با قدم‌های یک مارکری سرتاسر نقشه لینکاژی را می‌پیماید (پنجره کشویی[6]). در هر مرحله تعداد کل جایگشت‌ها برای n مارکر قرار گرفته در پنجره انجام شده و برای هر جایشگت میزان درست نمایی[7] کل گروه لینکاژی محاسبه می‌گردد. سپس میزان راست نمایی اولیه نقشه لینکاژی (ترتیب اولیه مارکرها بدون جایگشت) نسبت به سایر حالت‌ها محاسبه می‌گردد و چنانچه نسبت به تمام حالات بیشتر از ۱۰۰ برابر باشد (برای حداکثر درست‌نمایی برابر با ۲) ترتیب مارکرها بر روی نقشه لینکاژی تایید می‌گردد.

تعیین مکان‌های فیزیکی نشانگرها

برای تعیین موقعیت فیزیکی نشانگرهای SNP از توالی اولیه نشانگرهای SNP برای انجام بلاست ان[8] (۲۷) در مقابل Accessioned Golden Path (AGPv1: Release 4a.53) بدست آمده از موسسه آریزونا ژنوم[9] مورد استفاده قرار گرفت. تنها بلاست‌هایی با بالاترین امتیازبه شرط دارا بودن

[1] Core marker
[2] Crop Science, Chinese Academy of Agriculture Sciences
[3] Iowa Stiff Stalk Synthetic
[4] GoldenGate assay
[5] Ripple Test
[6] Sliding Window
[7] Likelihood
[8] BlastN
[9] Arizona Genome

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

(http://www.panzea.org/) e-value threshold ≤ e-15 برای تعیین موقعیت فیزیکی مورد استفاده قرار گرفتند. همچنین توالی-های مربوط به نشانگرهای بدنه‌ای از بانک اطلاعاتی MaizGDB استخراج گشته و جهت انجام بلاست همانند روش ذکر شده برای نشانگرهای SNP مورد استفاده قرار گرفت.

اضافه کردن نشانگرهای بدنه‌ای به نقشه پیوستگی

برای مکان‌یابی نشانگرهای بدنه‌ای در نقشه پیوستگی، ابتدا این نشانگرها براساس موقعیت فیزیکی خود به نقشه فیزیکی نشانگرهای SNP منتسب شدند و سپس توسط نرم‌افزار GENOPLANTE® BIOMERCATOR v2.1 به نقشه پیوستگی نشانگرهای SNP اضافه شدند (۲۸). این نرم‌افزار از مکان‌یابی متجانس[1] برای معرفی و جایابی نشانگرها از یک نقشه به نقشه دیگر(در اینجا از نقشه فیزیکی به نقشه ژنتیکی) نشانگری استفاده می کند. این جایابی بر اساس نشانگرهای مشابه بین دو نقشه نشانگری می باشد (۲۸).

تعیین نشانگرهای SNP دارای انحراف از تفرق مندلی

تمام SNPهای چند شکل در مقابل فراوانی آللی والد X178 رسم شدند (شکل ۱). انحراف از نسبت ۱:۱ توسط آزمون کی دو در سطح احتمال پنج درصد توسط نرم افزار اکسل[2] تعیین گردید. تعیین یک ناحیه دارای انحراف از تفرق مندلی براساس وجود حداقل سه نشانگر مجاور هم که در یک جهت مشابه انحراف از تفرق مندلی نشان دادند تعیین گردید.

تعیین تغییرات در نرخ نوترکیبی در طول ژنوم

نرخ نوترکیبی از تقسیم فاصله ژنتیکی (سانتی مورگان، cM) به فاصله فیزیکی (میلیون جفت باز، Mbp) براساس ترتیب مارکرها در نقشه لینکاژی به دست آمد (۲۹). این نسبت برای هر بین به صورت جداگانه محاسبه گردید و همچنین تغییرات پیوسته در طول ژنوم با رسم کردن فاصله ژنتیکی (سانتی مورگان) در مقابل فاصله فیزیکی میلیون جفت باز) بدست آمد (شکل ۲).

نتایج و بحث

ارزیابی ژنوتیپی و تهیه نقشه فیزیکی

از مجموع ۳۰۷۲ نشانگر SNP تعیین ژنوتیپ شده به ترتیب ۱۰۴۹ و ۱۰۹۰ نشانگر در دو ریزآریه RA و DT قابل امتیاز دهی بودند. ٤٦ درصد از نشانگرهای قابل امتیاز دهی در این جمعیت چندشکل بودند. تعداد نشانگرهای قابل امتیاز دهی در دو ریزآرایه تقریبا برابر بود اما نسبت نشانگرهای چند شکل در ریزآرایه RA بیشتر از ریز آرایه DT بود (جدول ۱).

جدول ۱- اطلاعات عددی نشانگرهای SNP

نشانگر	RA	DT	مجموع	Phy.
چند شکل	۶۴۵	۳۳۷	۹۸۲	۸۸۱
یک شکل	۴۰۴	۷۵۳	۱۱۵۷	۹۱۵
مجموع	۱۰۴۹	۱۰۹۰	۲۱۳۹	۱۷۹۶
مکان یابی شده	۴۵۶	۲۳۰	۶۸۶	۶۲۱

Phy. = تعداد نشانگرهای SNP که موقعیتشان روی نقشه فیزیکی مشخص می باشد، DT = نشانگرهای SNP متعلق به ریزآرایه DT، RA = نشانگرهای SNP متعلق به ریزآریه RA

پس از انجام نقشه‌یابی فیزیکی مجموعی از۱۷۹٦ نشانگر SNP از ۲۱۳۹ نشانگر قابل امتیازدهی دارای یک موقعیت فیزیکی بر اساس بلاست ان در مقابل (Accessioned golden path AGPv1: Release 4a.53) بود. جایگاه بیش از ۹۸ درصد نشانگرهای مکان‌یابی شده در نقشه پیوستگی در کروموزم مشابه با جایگاه آن‌ها در نقشه فیزیکی بود. همچنین تنها ۳/۵ درصد از نشانگرهای نقشه‌یابی شده از لحاظ ترتیب با نقشه فیزیکی تطابق نداشتند.

نقشه پیوستگی

نقشه تهیه شده با مجموعی از ٦٨٦ نشانگر تفاوت تک نوکلئوتیدی طولی معادل ۱۳٤٦ سانتی مورگان از ۱۰ کروموزم ذرت را پوشش داد (شکل ۳). در مطالعات معتبر قبلی در جمعیت‌های RIL و F_2 طول کل ژنوم ذرت بین ۱۸۰۰-۱۱۷۸ تخمین زده شده است (۱٦، ۱۷، ۳۰). نسبت تعداد کل نشانگرهای نقشه‌یابی شده به فاصله ژنتیکی کل ۰/۵۱ SNP در هر سانتی مورگان بود. کروموزم‌های ۱ و ۱۰ به‌ترتیب با ۲۲۱/۹ و ۸۸/٤ سانتی مورگان دارای بیشترین و کمترین طول بودند. تعداد ۷٤ نشانگر از مجموع ۹۰ نشانگر بدنه‌ای به‌صورت فیزیکی نقشه‌یابی شده و به نقشه لینکاژی اضافه شدند. اطلاعات نشانگری به تفکیک برای هر کروموزم در جدول ۲ آمده است. در این جدول

[1] Homothetic Projection
[2] Microsoft Office Excel

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

میزان تراکم مارکرها در هر کروموزم توسط شاخص تعداد SNP در هر سانتی مورگان نشان داده شده است.

جدول ۲- اطلاعات عددی نشانگرها به تفکیک هر کروموزم

کروموزم ها	تعداد SNPs	تعداد نشانگر بدنه ای	تعداد کل نشانگرها	طول (cM)	SNP/ cM
۱	۱۲۶	۱۲	۱۳۸	۲۲۱/۹	۰/۵۷
۲	۷۴	۹	۸۳	۱۶۴	۰/۴۵
۳	۷۳	۸	۸۱	۱۴۶/۵	۰/۵۰
۴	۵۹	۷	۶۶	۱۲۰	۰/۴۹
۵	۱۰۱	۷	۱۰۸	۱۴۴	۰/۷۰
۶	۵۳	۷	۶۰	۱۱۲/۲	۰/۴۷
۷	۳۳	۵	۳۸	۱۱۲/۵	۰/۲۹
۸	۷۶	۶	۸۲	۱۲۸	۰/۵۹
۹	۴۰	۸	۴۸	۱۰۸/۵	۰/۳۷
۱۰	۵۱	۵	۵۶	۸۸/۴	۰/۵۸
میانگین	۶۸۶	۷۴	۷۶۰	۱۳۴۶	۰/۵۱

انحراف از تفرق مندلی

مجموع ۱۵۱ (۲۱/۱ درصد) نشانگر از تعداد کل ۷۱٤ نشانگر مورد بررسی (مکان‌یابی شده و مکان‌یابی نشده در نقشه پیوستگی) از تفرق مندلی مورد نظر (۱:۱) انحراف نشان دادند. تعداد نواحی SDR شناسایی شده هشت عدد بود. از مجموع ۱۵۱ نشانگری که انحراف از تفرق مندلی معنی‌داری نشان دادند ۱۰۵ نشانگر در نواحی SDR قرار داشتند. مکان SDR در روی کروموزم‌ها در شکل ۱ و ۳ نشان داده شده است. تعداد نشانگرهای موجود در SDR بین ۵ تا ۵۰ عدد بود. تغییرات فراوانی آللی تمام SNPهای چند شکل در طول ژنوم در شکل ۱ نشان داده شده است. در این شکل مناطق SDR نیز تعیین شده‌اند.

تغییرات نرخ نوترکیبی ژنتیکی

میانگین نرخ نوترکیبی در کل ژنوم برابر با ۰/٦۳ سانتی مورگان بر میلیون جفت باز بود. تغییرات در نرخ نوترکیبی در بین‌های مختلف در جدول ۳ نشان داده شده است. بیش‌ترین فرونشانی نوترکیبی در بین‌های متعلق به سانترومرها بود و بر میزان نرخ نوترکیبی به سمت دوانتهای کروموزم به تدریج افزایش یافت. نرخ نوترکیبی بین ۰/۰٦ در نواحی سانترومری تا ٤۷/۸ در نواحی نزدیک تلومر متغیر بود. در تمام کروموزم‌ها فرونشانی نوترکیبی در نواحی پری سانترومریک مشاهده گردید (شکل ۲). یک ناحیه با طول بلند (بیش‌از cM ۱۰) در بازوی بلند کروموزم ٤ کاهش شدیدی در نرخ نوترکیبی داشت (شکل ۲). نرخ نوترکیبی در این ناحیه کمتر از ۱/۵ سانتی مورگان در میلیون جفت باز می‌باشد.

نقشه فیزیکی

نقشه فیزیکی که در این مطالعه استفاده گردید (AGP v1, release 4a.53) تقریبا یک نقشه کامل محسوب می گردد وتنها ٦ درصد از آن (۱۲۷/۸ Mbp) از لحاظ ژنتیکی مرتب و جهت‌یابی نشده است (۱۳). از ٦۸٦ نشانگر نقشه‌یابی شده در این جمعیت تنها برای ۷ (یک درصد) و۲٤(۳/۵ درصد) نشانگر به ترتیب از لحاظ شماره کروموزم و ترتیب آن بین نقشه ژنتیکی و فیزیکی تناقص وجود داشت که بیانگر دقت بالای نقشه فیزیکی مورد استفاده قرار گرفته است.

مناطق کروموزومی دارای انحراف از تفرق مندلی

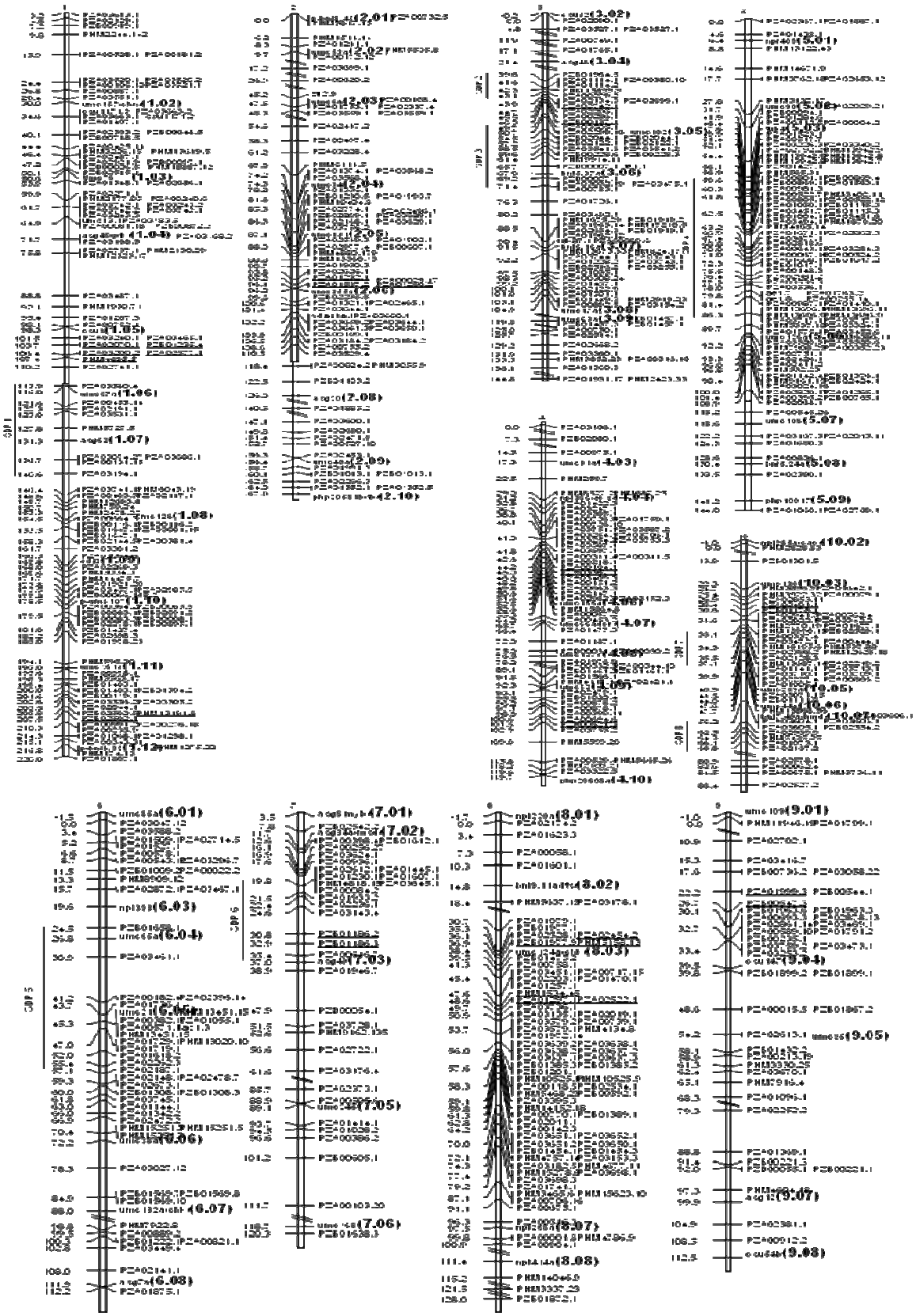
تشخیص SDRs توسط نشانگرهای مولکولی در مورد گیاهان بسیاری به کار رفته است. یک دلیل رایج برای انحراف از تفرق مندلی خطاهای آزمایشی است که البته انحرافات تفرقی که بر اثر خطای آزمایشی به وجود می‌آید به‌صورت تصادفی در طول ژنوم پراکنده می‌شوند و تشکیل SDR را نخواهند داد. اما در مقابل یک SDR نواحی از کروموزم می‌باشند که تمام نشانگرهای قرار گرفته در این نواحی انحرف از تفرق مندلی را نشان می‌دهند (۱،۱۵). نواحی SDR معمولا بر اثر مکان‌های ژنی ایجاد کننده انحراف از تفرق مندلی تولید می‌شوند (۱). مکانیزم عمل SDLs شامل رقابت در رشد لوله گرده، اثرات کشنده دانه گرده، تلقیح انتخابی و حذف انتخابی زیگوت می‌باشد (۱۵). همچنین عوامل غیر ژنتیکی شامل عوامل محیطی و فیزیولوژیکی نیز باعث ایجاد انحراف از تفرق مندلی می شوند (۱). با فرض اینکه تمام نشانگرها دارای انحراف از تفرق مندلی به‌صورت تصادفی و براساس خطاهای آزمایشی تولید شده باشند، احتمال اینکه ۵ عدد از آن‌ها به طور تصادفی در کنار یکدیگر قرار گرفته و تشکیل یک SDR را بدهند برابر است با :

$(۰/۲۱)^{۵}$ =۰/۰۰۰٤ $\longrightarrow$ (تعداد نشانگرها)(فراوانی نشانگرها دارای انحراف از تفرق مندلی)

این احتمال با افزایش تعداد نشانگرهای موجود در SDR به صورت نمایی کاهش پیدا می‌کند.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]



شکل ۳- نقشه لینکاژی. نشانگرهای بدنه‌ای با فونت قطور و شماره بین مربوط به آن‌ها در داخل پرانتز نشان داده شده اند.نشانگرهای زیر خط دار نشانگر هایی هستند که ترتیب نقشه لینکاژی آن‌ها با نقشه فیزیکی مطابقت ندارد. خطوط عمودی در سمت چپ نشانگر محل‌های قرارگیری SDRs می‌باشد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

جدول ۳- نرخ نوترکیبی در بین‌های مختلف.

موقعیت فیزیکی (Mbp)	cM/ Mbp	Bin	موقعیت فیزیکی (Mbp)*	cM/ Mbp	Bin**
(۱۷۳-۱۹۰)	۰/۶۲	۵/۰۵	(۱۲-۳)	۲/۸۲	۱/۰۱
(۱۹۲-۲۰۷)	۱/۴۶	۵/۰۶	(۲۸-۱۵)	۱/۱۵	۱/۰۲
(۲۰۸-۲۱۰)	۲/۳	۵/۰۷	(۵۲-۳۵)	۱/۰۶	۱/۰۳
(۲۱۲-۲۱۶)	۲/۹	۵/۰۸-۵/۰۹	(۸۱-۵۴)	۰/۸۳	۱/۰۴
(۲۱-۹۲)	۰/۱۹	۶/۰۱-۶/۰۲	(۱۷۵-۹۱)	۰/۱۷	۱/۰۵
---	---	۶/۰۳	(۱۹۲-۱۸۰)	۰/۵	۱/۰۶
(۱۰۸-۱۱۹)	۱/۲۳	۶/۰۴	(۲۲۸-۲۰۲)	۰/۶۹	۱/۰۷
(۱۲۴-۱۵۳)	۰/۸	۶/۰۵	(۲۴۹-۲۳۱)	۰/۶۲	۱/۰۸
(۱۵۷-۱۶۱)	۱/۶۱	۶/۰۶	(۲۶۳-۲۵۳)	۰/۷۵	۱/۰۹
(۱۶۳-۱۶۵)	۴/۹	۶/۰۷	(۲۸۲-۲۷۰)	۱/۲۴	۱/۱۰
(۱۶۵-۱۶۷)	۱/۹۵	۶/۰۸	(۲۹۵-۲۸۳)	۲/۵۶	۱/۱۱
---	---	۷/۰۰	(۴-۱)	۳/۴۴	۲/۰۰-۲/۰۱
---	---	۷/۰۱	(۱۴-۴)	۳/۹۴	۲/۰۲
(۱۴-۱۲۰)	۰/۱۹	۷/۰۲	(۲۲-۱۶)	۳/۰۱	۲/۰۳
(۱۲۴-۱۵۲)	۰/۸۱	۷/۰۳	(۵۸-۲۸)	۰/۴	۲/۰۴
(۱۶۲-۱۶۳)	۳/۵۱	۷/۰۴	(۱۴۹-۱۰۳)	۰/۱۸	۲/۰۵
(۱۶۳-۱۶۶)	۲/۸۷	۷/۰۵	(۱۸۰-۱۶۹)	۰/۷۳	۲/۰۶
(۱۶۶-۱۶۹)	۶/۳۱	۷/۰۶	(۲۰۰-۱۸۷)	۰/۸۹	۲/۰۷
(۴-۸)	۲/۳۹	۸/۰۱	(۲۲۰-۲۰۷)	۱/۲۵	۲/۰۸
(۱۴-۱۸)	۱/۲۴	۸/۰۲	(۲۲۶-۲۲۰)	۰/۸۸	۲/۰۹
(۱۸-۱۰۶)	۰/۱۹	۸/۰۳	---	---	۳/۰۱
(۱۱۸-۱۳۲)	۰/۲۹	۸/۰۴	(۱۰-۴)	۳/۱۳	۳/۰۲-۳/۰۳
(۱۳۵-۱۵۶)	۰/۸۴	۸/۰۵	(۱۰۳-۲۷)	۰/۱۵	۳/۰۴
(۱۶۰-۱۶۱)	۱/۳۴	۸/۰۶	(۶۰-۱۴۴)	۰/۴۴	۳/۰۵
(۱۶۵-۱۶۶)	۱/۰۸	۸/۰۷	(۱۸۰-۱۷۵)	۱/۳۶	۳/۰۶
(۱۶۹-۱۷۲)	۴/۴۹	۸/۰۸	(۲۰۲-۱۹۲)	۱/۰۸	۳/۰۷
(۱۰-۱۹)	۱/۸۷	۹/۰۱	(۲۲۸-۲۱۳)	۱/۶۷	۳/۰۸-۳/۱۰
(۲۳-۲۴)	۶/۸۱	۹/۰۲	(۱۰-۳)	۲/۱۱	۴/۰۱-۴/۰۲
(۲۴-۸۰)	۰/۰۶	۹/۰۳	(۱۷-۱۴)	۲/۰۶	۴/۰۳
(۹۹-۱۱۷)	۰/۷۹	۹/۰۴	(۱۴۸-۲۴)	۰/۱۴	۴/۰۴-۴/۰۵
(۱۲۴-۱۳۳)	۱/۱۷	۹/۰۵	(۱۶۶-۱۵۱)	۰/۷۴	۴/۰۶
(۱۴۱-۱۴۳)	۴/۲۵	۹/۰۶	(۱۷۸-۱۷۲)	۱/۵۲	۴/۰۷
(۱۴۴-۱۴۵)	۸/۴۷	۹/۰۷	(۲۰۵-۱۸۰)	۰/۵۵	۴/۰۸
---	---	۹/۰۸	(۲۴۲-۲۱۸)	۱/۱۲	۴/۰۹
---	---	۱۰/۰۱	---	---	۴/۱۰
(۶-۱۰)	۳/۸۳	۱۰/۰۲	---	---	۴/۱۱
(۱۵-۱۱۲)	۰/۱۱	۱۰/۰۳	(۳-۱)	۲/۵۲	۵/۰۰
(۱۱۸-۱۲۱)	۱/۲۵	۱۰/۰۴	(۸-۴)	۶/۰۸	۵/۰۱
(۱۳۴-۱۳۷)	۱/۱۹	۱۰/۰۵	(۱۴-۱۲)	۲/۶۹	۵/۰۲
(۱۳۷-۱۴۲)	۱/۸۱	۱۰/۰۶	(۷۱-۱۶)	۰/۳۱	۵/۰۳
(۱۴۴-۱۴۸)	۵/۳۸	۱۰/۰۷	(۱۷۰-۷۸)	۰/۱۲	۵/۰۴

* نشان دهنده نقطه شروع و پایان قطعه مورد ارزیابی قرار گرفته براساس موقعیت فیزیکی (Mbp) می‌باشد.

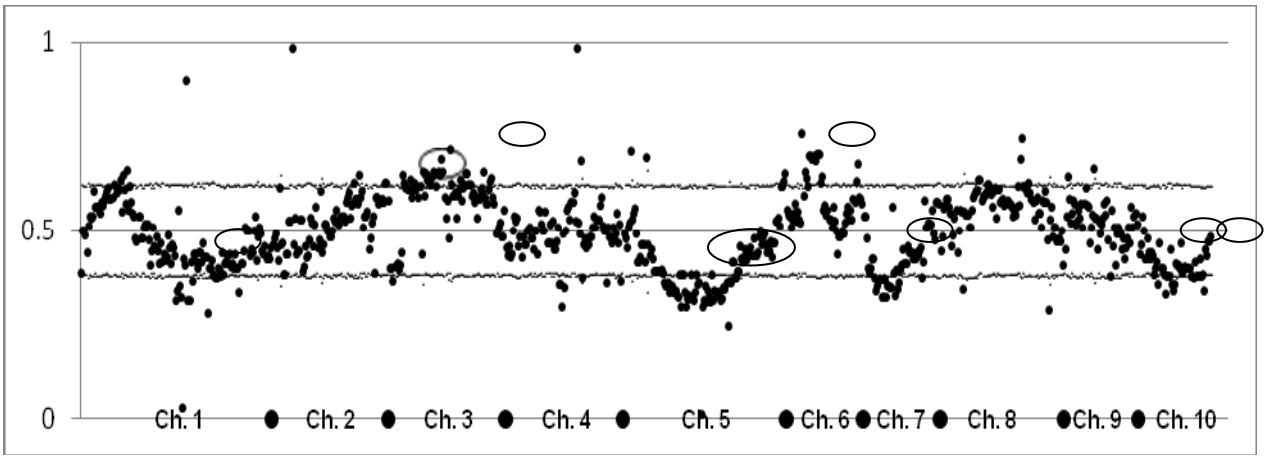
** عدد سمت راست نشان‌دهنده جایگاه بین (کروموزم) و عدد اعشار ترتیب آن را روی کروموزم مربوطه نشان می دهد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

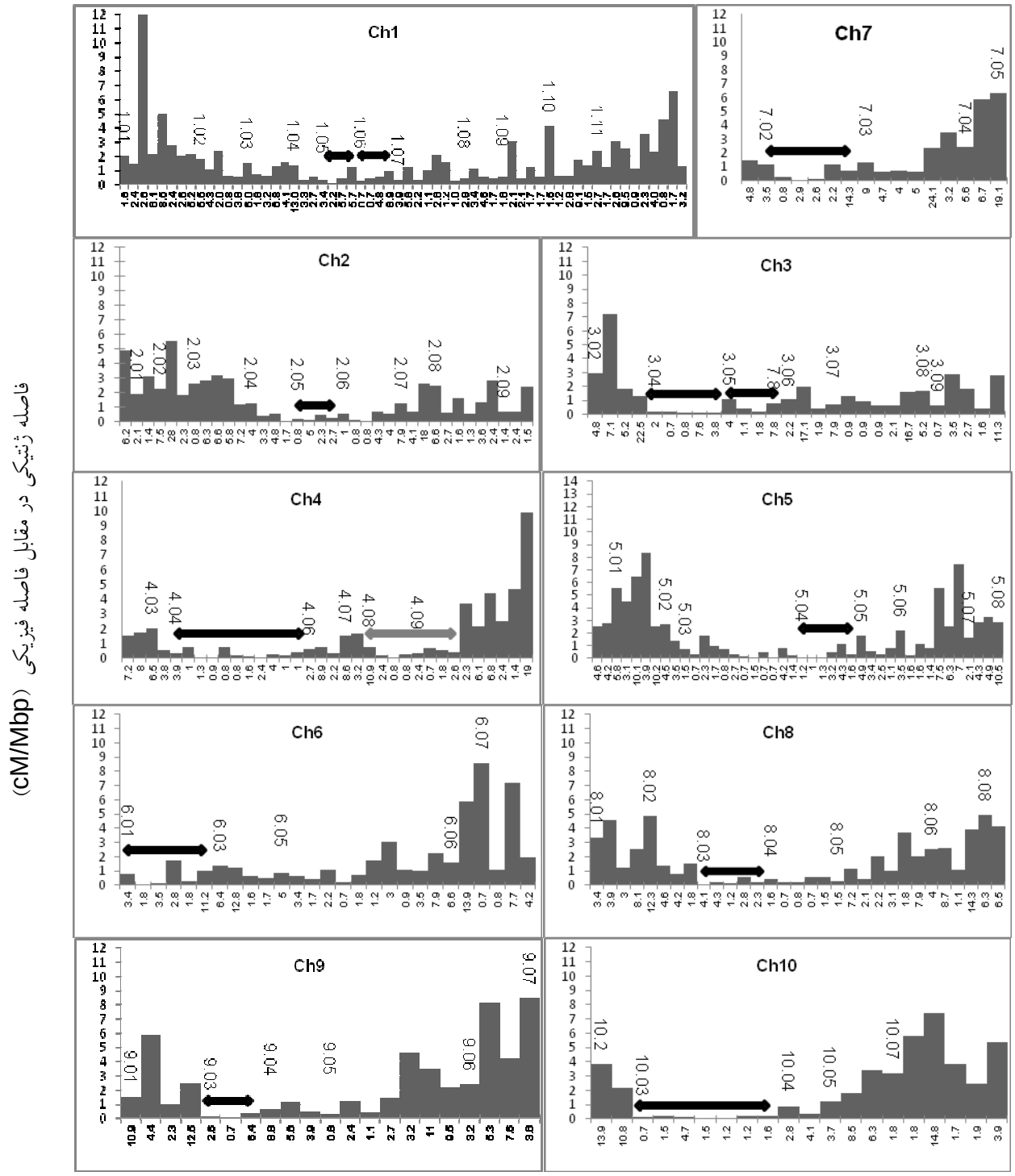
بنابراین فرض اینکه SDRهای تعیین شده در این مطالعه واقعی نبوده (بر اثر خطاهای آزمایشی تولید شده باشد تا اثر یک لوکوس ایجاد کننده عدم تعادل ژنتیکی[1]) بسیار کوچک بوده و SDRهای تعیین شده در سطح بالایی از معنی‌داری قابل اعتماد می‌باشند. همچنین مطابق شکل ۱ تغییرات فراوانی‌های آللی در طول کروموزم دارای یک روند ممتدی است. به تدریج که از مکان SDLها روی کروموزم فاصله گرفته می‌شود فراوانی آللی به نسبت مورد انتظار ۱:۱ نزدیک‌تر می‌شود. فراوانی بعضی از SNP-ها به صورت فردی از روند کلی تغییرات فراوانی آللی در امتداد کروموزم پیروی نمی‌کند. این فراوانی‌ها به علت خطاهای آزمایشی در حین عمل تعیین ژنوتیپ بوجود آمده است. در ذرت رایج‌ترین مکان‌های ژنی تولید کننده SDRها عوامل گامتوفیتی می‌باشد (۳). تا کنون ۵ عدد از این مکان‌های ژنی شناخته و مکان آن‌ها تعیین شده‌اند (http://www.maizegdb.org). در این مطالعه هشت SDRs در طول ژنوم تعیین گردید (شکل۳). بزرگ‌ترین SDR در کروموزم ۵ در بین‌های ۵/۰۳ به ۵/۰۵ قرارگرفته بود. براساس نقشه لینکاژی Genetic 1997 عامل گامتوفیتی ۲ در بین ۵/۰٤ قرار گرفته است. که به این‌ترتیب مکان این عامل گامتوفیتی با SDR شماره ٤ (شکل ۱) مشابه می‌باشد و احتمالاً این SDR تحت تاثیر این مکان ژنی به وجود آمده است. لو و همکاران مجموعاً ۱۸ SDR را در چهار جمعیت مختلف ذرت تعیین نمودند. در این مطالعه آن‌ها در تمام کروموزم‌ها مناطق SDR تشخیص دادند. تمام SDRهای تعیین شده در این مطالعه به جز SDR قرار گرفته بر روی کروموزم ٦ با SDRهای تعیین شده در مطالعه لو و همکاران منطبق بود. SDRهای تعیین شده در دو مطالعه در کروموزم‌های ۳ و ۷ بیش‌ترین انطباق را با یکدیگر نشان می‌دادند.

[1] Segregation Distortion Loci, (SDL.)



شکل ۱- تغییرات فراوانی‌های آللی در طول ژنوم. دایره‌های بزرگ در خط افقی نشان دهنده مرز بین کروموزم‌ها می‌باشد. خطوط افقی آستانه معنی‌داری انحراف از تفرق ۱:۱ را در سطح ۵ درصد نشان می‌دهد. مناطق مربوط به SDRها با بیضی‌ها نشان داده شده‌اند.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]



شکل ۲- ارتباط بین فاصله‌های ژنتیکی و فیزیکی. نواحی سانترومری با پیکان سیاه مشخص شده است. ناحیه با فرونشانی شدید در بازوی بلند کروموزم چهار با پیکان خاکستری نمایش داده شده است. شماره‌ها در زیر بردار افقی نشان دهنده طول هر قسمت به سانتی مورگان است. بردار عمودی نسبت cM به Mbp را نشان می‌دهد. بین‌ها توسط شماره روی هر قسمت نشان داده شده است. برای کروموزم‌های یک و سه دو بین برای سانترومر مشخص شده است. یکی از آن‌ها مربوط به مطالعه داویس و همکاران (۵) می‌باشد و دیگری بر اساس این مطالعه می‌باشد.

جدیدترین مطالعه جامع برروی SDRها توسط مک مولن و همکاران (۲) در ۲۷ جمعیت مختلف ذرت انجام پذیرفت. آن‌ها در اکثر قسمت‌های کروموزم در یک یا بیش از یک جمعیت نواحی SDR تشخیص دادند. هنگامی‌که به نژادگر قصد انتخاب یک ترکیب خاص آللی که در یک SDR قرار گرفته است را داشته باشد. چنانچه این SDR باعث کاهش فراوانی‌های آللی

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

مورد نظر شود. در این‌صورت فراوانی ترکیب آللی مورد نظر کمتر از مقدار مورد انتظار (که براساس فاصله‌های ژنتیکی بین مکان‌های ژنی محاسبه شده است) خواهد شد. در این مواقع برای ثابت نگه داشتن میزان احتمال موفقیت در بدست آوردن ترکیب آللی مورد نظر باید اندازه جمعیت نتاج را افزایش داد. با توجه به اینکه مکان‌های ژنی SDL یک اثر تجمعی دارند و بر اثر چرخه-های خودگشنی اثرشان نیز افزایش می‌یابد (۱)، انحراف از تفرق مندلی در جمعیت‌های RIL در مقایسه با سایر جمعیت‌ها نظیر F_2 شدیدتر می‌باشد. از آنجا که مکان‌های SDRها در کروموزم‌های ذرت از جمعیتی به جمعیت دیگر کاملا مشابه نمی‌باشد (۲) تعیین موقعیت SDRها در هر جمعیت ذرت ضروری می‌نماید.

تغییرات نرخ نوترکیبی در طول کروموزم‌ها

نرخ نوترکیبی در بین گونه‌ها، افراد و نواحی مختلف از ژنوم تفاوت معنی‌داری دارد (۲۹). مناطق سانترومری باعث کاهش قابل توجهی در نرخ نوترکیبی می‌شوند (۳۱-۳۳). در این مطالعه نرخ نوترکیبی در این نواحی در مقایسه با نواحی تلومریک به میزان ۱۰۰ برابر کاهش یافت. با توجه به میزان نرخ نوترکیبی، بین‌هایی که در آن‌ها سانترومرها قرار گرفته‌اند تعیین گردید (شکل ۲). این مناطق با مناطق سانترومری که توسط داویس وهمکاران (۱۷) تعیین شده بود به جزء کروموزم‌های ۱ و ۳ منطبق بودند. بر اساس این مطالعه سانترومر کروموزم‌های ۱ و ۳ به‌ترتیب در بین-های ۱/۰۵و ۳/۰٤ قرار گرفته‌اند. داویس و همکاران بین‌های ۱/۰٦ و ۳/۰۵ را به‌عنوان مناطق سانترومری تعیین کرده بودند. سایر مطالعات نیز نتایج این مطالعه را در مورد مکان‌های سانترومری کروموزم‌های ۱ و۳ نیز تایید می‌کنند (۳۵،۳٤). مشابه با مطالعه مک مولن و همکاران (۲) تمام کروموزم‌ها در مناطق پری سانترومریک فرونشانی شدید در نرخ نوترکیبی داشتند. (شکل ۲). علاوه بر مناطق پری سانترومیک یک فرونشانی شدید در نرخ نوترکیبی در بازوی بلند کروموزم ٤ نیز مشاهده گردید که به احتمال زیاد به علت وجود بلوک‌های بزرگ کروموزمی از هتروکروماتین فشرده شده در این مناطق می‌باشد (که این ساختارها تحت عنوان ناب شناخته می‌شوند) که در مکان‌های خاص در طول ژنوم ذرت قرار دارند (۳٦). تاکنون مطالعه دقیقی در رابطه با تاثیر ناب‌ها بر نرخ نوترکیبی در ذرت صورت نگرفته است. اما از آنجایی‌که ناب‌ها و سانترومرها داری یک‌سری شباهت‌ها می‌باشند، بنابراین بسیار دور از ذهن نمی‌باشد که ناب‌ها نیز، مانند سانترومرها بتوانند باعث فرونشانی نوترکیبی شوند. برای مثال ناب‌ها می‌توانند فعالیت سانترومری نیز داشته باشند (۳۷). همانند سانترومرها ناب‌ها نیز دارای بلوک‌های هتروکروماتینی می‌باشند که از توالی‌های تکراری دی.ان.ای تشکیل شده‌اند (۳۸،۳۹). همچنین نمی‌توان فرونشانی نوترکیبی را در قطعات ژنومی بزرگ (بیش از cM ۱۰) به هیچ‌یک از عوامل ژنتیکی شناخته شده نسبت داد و از آنجایی‌که چائوتی و استیفن (٤۰) توسط مطالعات سیتوژنتیک یک‌ناب در بازوی بلند کروموزم ٤ در لاین B73 شناسایی کرده بودند. بنابراین نتیجه‌گیری می‌شود ناحیه با فرونشانی شدید نوترکیبی در بازوی بلند کروموزم ٤ به احتمال زیاد توسط ناب ایجاد شده است. فهم دقیق رابطه بین فاصله‌های ژنتیکی و فیزیکی در امتداد کروموزم‌ها تاثیر زیادی بر تحقیقات اصلاحی و ژنتیکی خواهد گذاشت. اعتبار نقشه‌های ژنتیکی و موفقیت در نقشه‌یابی ژنتیکی و همسانه‌سازی بر اساس نقشه‌ها به تخمین صحیح فراوانی‌های نوترکیبی در طول ژنوم بستگی دارد. با اطلاع از نرخ نوترکیبی در قسمت‌های مختلف ژنوم می‌توان حجم کار مورد نیاز برای نقشه‌یابی دقیق[1] برای به تله انداختن ژن مورد نظر را تخمین زد. با بدست آوردن نرخ نوترکیبی در طول ژنوم برای یک جمعیت خاص در یک شرایط خاص می‌توان تعداد حداقل جمعیت مورد نیاز برای بدست آوردن یک ترکیب خاص آللی را به‌طور دقیقی محاسبه نمود. تعیین محل دقیق و میزان اثر SDLها و همچنین تغییرات نرخ نوترکیبی در طول ژنوم باعث افزایش دقت هرچه بیش‌تر در اصلاح نباتات مولکولی خواهد شد. برای افزایش دقت در برآورد میزان تغییرات نرخ نوترکیبی در طول ژنوم استفاده از جمعیت‌های بزرگتر توصیه می‌گردد.

[1] Fine Mapping

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

منابع

1. Xu Y, Zhu L, Xiao J, Huang N and McCouch SR (1997) Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F2 , backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). Mol Gen Genet, 253: 535 - 545.
2. McMullen MD, Kresovich S, Villeda HS, Bradbury P, Li H, Sun Q, Flint-Garcia S, Thornsberry J, Acharya C and Bottoms C (2009) Genetic properties of the maize nested association mapping population. Science, 325: 737-740.
3. Kesseli RV, Paran I and Michelmore RW (1994) Analysis of a detailed genetic linkage map of *Lactuca sativa* (Lettuce) constructed from RFLP and RAPD markers. Genet. Mol. Biol., 136: 1435–1446.
4. Kazan K, Muehlbauer FJ, Weeden NE and Ladizinsky G (1993) Inheritance and linkage relationships of morphological and isozyme loci in chickpea (*Cicer arietinum* L.). Theor. Appl. Genet., 86: 417-426.
5. Konishi T, Yano Y and Abe K (1992) Geographic distribution of alleles at the *Ga2* locus for segregation distortion in barley. Theor. Appl. Genet., 85: 419-422.
6. Paterson AH, Damon S, Hewitt JD, Zamir D, Rabinowitch HD, Lincoln SE, Lander ES and Tanksley SD (1991) Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparative across species, generations, and environments. Genet. Mol. Biol., 127: 181-197.
7. Kianian SF and Quiros CF (1992) Generation of a *Brassica oleracea* composite RFLP map: linkage arrangements among various populations and evolutionary implications. Theor. Appl. Genet., 84: 544–554.
8. Pillen K, Steinrücken G, Herrmann RG and Jung C (1993) An extended linkage map of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) including nine putative lethal genes and the restorer gene X. . Plant Breed 111: 265–272.
9. Prince IP, Pochard E and Tanksley SD (1993) Construction of a molecular map of pepper and a comparison of synteny with tomato. Genome Biol, 36: 404–417.
10. Brummer EC, Bouton JH and Kochert G (1993) Development of an RFLP map in diploid alfalfa. Theor. Appl. Genet., 86: 329-332.
11. Quillet MC, Madjidian N, Griveau Y, Serieys H, Tersac M, Lorieux M and Bervillé A (1995) Mapping genetic factors controlling pollen viability in an interspecific cross in *Helianthus sect. Helianthus*. Theor. Appl. Genet., 91: 1195-1202.
12. Byrne M, Murrell JC, Allen B and Moran GF (1995) An integrated genetic linkage map for eucalypts using RFLP, RAPD and isozyme markers. Theor. Appl. Genet., 91: 869–875.
13. Perfectti F and Pascual L (1996) Segregation distortion of isozyme loci in cherimoya (*Annona cherimola* Mill). Theor. Appl. Genet., 93: 440-446.
14. Ky CL, Barre P, Lorieux M, Trouslot P, Akaffou S, Louarn J, Charrier A, Hamon S and Noirot M (2000) Interspecific genetic linkage map, segregation distortion and genetic conversion in coffee (*Coffea* sp.). Theor. Appl. Genet., 101: 669-676.
15. Lu H, Romero-Severson J and Bernardo R (2002) Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize. Theor. Appl. Genet., 105: 622-628.
16. Gardiner JM, Coe EH, Melia-Hancock S, Hoisington DA and Chao S (1993) Development of a Core RFLP Map in Maize Using an Immortalized F (2) Population. Genetics, 134: 917-930.
17. Davis GL, McMullen MD, Baysdorfer C, Musket T, Grant D, Staebell M, Xu G, Polacco M, Koster L and Melia-Hancock S (1999) A maize map standard with sequenced core markers, grass genome reference points and 932 expressed sequence tagged sites (ESTs) in a 1736-locus map. Genetics, 152: 1137-1172.
18. Guang F, Yan-yan LI, Xi-qiang J, Liang W and Bing-sheng LU (2010) Key Inbred Lines Cluster Analysis and Heterosis Model Analysis of Different Period Maize Hybrids in China. Rain Fed Crops,
19. Godshalk EB, Lee M and Lamkey KR (1990) Relationship of restriction fragment length polymorphisms to single-cross hybrid performance of maize. Theor. Appl. Genet., 80: 273-280.
20. Laboratory protocols (2003) CIMMYT Applied Molecular Genetics Laboratory. 3nd edition. Mexico DF: 7-11.
21. Fan JB, Gunderson KL, Bibikova M, Yeakley JM, Chen J, Wickham Garcia E, Lebruska LL, Laurent M, Shen R and Barker D (2006) [3] Illumina Universal Bead Arrays. Methods Enzymol., 410: 57-73.
22. Yan J, Shah T, Warburton ML, Buckler ES, McMullen MD and Crouch J (2009) Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers. PLoS ONE. , 12: e8451.
23. Lander ES, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly MJ, Lincoln SE and Newburg L (1987) MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. Genomics, 1: 174-181.
24. Kosambi D (1944) The estimation of map distance from recombinationvalues. . Annals of Eugenics, 12: 172-175.
25. Lincoln SE and Lander ES (1992) Systematic detection of errors in genetic linkage data. Genomics, 14: 604-610.
26. Lincoln SE, Daly MJ and Lander ES (1993) Constructing Genetic Linkage Maps with MAPMAKER/EXP Version 3.0: A Tutorial and Reference Manual.
27. Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW and Lipman DJ (1990) Basic local alignment search tool. J. Mol. Biol., 215: 403-410.
28. Arcade A, Labourdette A, Falque M, Mangin B, Chardon F, Charcosset A and Joets J (2004) BioMercator: integrating genetic maps and QTL towards discovery of candidate genes. Bioinformatics, 20: 2324-2326.
29. Nachman MW (2002) Variation in recombination rate across the genome: evidence and implications. Curr. Opin. Genet. Dev., 12: 657-663.
30. Vuylsteke R, Mank R, Antonise R, Bastiaans E, Senior ML, Stuber CW, Melchinger AE, Lübberstedt T, Xia XC,

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]

Stam P, Zabeau M and Kuiper M (1999) Two high-density AFLP linkage maps of *Zea mays* L.: analysis of distribution of AFLP markers. Theor. Appl. Genet., 99: 921–935.
31. Round EK, Flowers SK and Richards EJ (1997) *Arabidopsis thaliana* centromere regions: genetic map positions and repetitive DNA structure. Genome Res., 7: 1045-1053.
32. Chen M, Presting G, Barbazuk WB, Goicoechea JL, Blackmon B, Fang G, Kim H, Frisch D, Yu Y and Sun S (2002) An integrated physical and genetic map of the rice genome. The Plant Cell Online, 14: 537-545.
33. Copenhaver GP, Nickel K, Kuromori T, Benito MI, Kaul S, Lin X, Bevan M, Murphy G, Harris B and Parnell LD (1999) Genetic definition and sequence analysis of Arabidopsis centromeres. Science, 286: 2468.
34. Okagaki RJ, Jacobs MS, Stec AO, Kynast RG, Buescher E, Rines HW, Vales MI, Riera-Lizarazu O, Schneerman M and Doyle G (2008) Maize centromere mapping: a comparison of physical and genetic strategies. J. Hered., 99: 85–93.
35. Wolfgruber TK, Sharma A, Schneider KL, Albert PS, Koo DH, Shi J, Gao Z, Han F, Lee H and Xu R (2009) Maize centromere structure and evolution: sequence analysis of centromeres 2 and 5 reveals dynamic loci shaped primarily by retrotransposons. PLoS Genet, 5: e1000743-e1000743.
36. Ji YF, Stelly DM, De Donato M, Goodman MM and Williams CG (1999) A candidate recombination modifier gene for *Zea mays* L. Genetics, 151: 821.
37. Dawe RK (2009) Maize centromeres and knobs (neocentromeres) pp: 239-251. In: Bennetzen JL and Hake S (Ed). Handbook of maize: Genetic and genomics. New York, Springer, 781 pp.
38. Peacock WJ, Dennis ES, Rhoades MM and Pryor AJ (1981) Highly repeated DNA sequence limited to knob heterochromatin in maize. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 78: 4490-4494.
39. Ananiev EV, Phillips RL and Rines HW (1998) Complex structure of knob DNA on maize chromosome 9: retrotransposon invasion into heterochromatin. Genetics, 149: 2025-2037.
40. Chughtai S and Steffensen D (1987) Heterochromatic knob composition of commercial inbreds of maize. Maydica, 32: 171–187.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-02-11]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1390.6.4.10.4]