تجزیهQTL صفات مرتبط با کمیت و کیفیت علوفهٔ جو

براتعلی سیاه سر[۱*]، علیرضا طالعی[۲]، سید علی پیغمبری[۲]، محمد رضا نقوی[۲]،
عبدالمجید رضایی[۳] و شیرعلی کوکهن[۴]

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۷/۲/۱۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۷/۱۱/۲۳)

چکیده

به‌منظور نقشه‌یابی نواحی ژنومی مؤثر در کمیت و کیفیت علوفه جو، دو آزمایش در سال ۱۳۸۶ با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو به همراه والدین آنها (استپتو و مورکس)، در مزارع تحقیقاتی دانشکدهٔ علوم زراعی و دامی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران و مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان، در طرح بلوک کامل تصادفی با دو تکرار اجرا گردید. هر کرت آزمایشی شامل شش ردیف به‌طول ۳ متر و فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر بود. تجزیه QTL به روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) برای هر صفت در هر محیط به‌طور مجزا انجام گرفت. اثر اصلی ژنوتیپ برای کلیهٔ صفات مورد مطالعه بسیار معنی‌دار بود. برای کلیهٔ صفات مورد بررسی، تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی دیده شد. هم‌بستگی بین صفات مربوط به کیفیت با کمیت علوفه منفی بود. برای صفات مورد مطالعه در مجموع سی و سه QTL شناسایی شد. واریانس فنوتیپی توجیه شده به‌وسیلهٔ این QTLها از ۷/۰۷ تا ۳۹/۰۴ درصد متغیر بود. بیشترین مقدار LOD برای نسبت برگ به ساقه، روی کروموزوم ۲H به‌دست آمد. QTLهای مربوط به شاخص‌های کیفیت علوفه (مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت برگ به ساقه، نسبت دانه به علوفه و تعداد پنجه در بوته) و کمیت آن (ارتفاع بوته، وزن تر و خشک علوفه) روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۴H، ۵H، ۶H و ۷H نقشه‌یابی گردیدند. اکثر QTLهای نقشه‌یابی شده از پایداری خوبی برخوردار بودند و می‌توانند در برنامه‌های گزینش به کمک نشانگر مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: QTL، کیفیت، کمیت، علوفه، جو

مقدمه

گیاهان علوفه‌ای نقش انکارناپذیری در تأمین احتیاجات غذایی نشخوار کنندگان دارند. جو پس از گندم، ذرت و برنج، چهارمین غلّه مهم دنیاست و عمدتاً برای تعلیف دام (دانه و علوفه)، تغذیهٔ انسان و مالت‌سازی استفاده می‌گردد (۱، ۵، ۱۳ و ۳۲). بر اساس پارامترهای خوراکی، علوفه باید دارای غلظت مادهٔ خشک مطلوب برای تخمیر مناسب پس از تغذیه، قابلیت هضم بالا برای حداکثر جذب، بازده تبدیل به‌وسیله حیوان و

۱. استادیار زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
۲. به ترتیب استاد و دانشیاران زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم زراعی و دامی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران
۳. استاد زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان
۴. عضو هیئت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان
* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ba_siahsar@yahoo.com

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

میزان پروتئین بالا برای کاهش نیازهای پروتئینی دام باشد (۵). افزایش کیفیت علوفه یکی از بهترین روش‌های افزایش راندمان تغذیه است، ولی متأسفانه کیفیت و کمیت علوفه رابطهٔ معکوسی با یکدیگر دارند. به‌عبارت دیگر عواملی که باعث افزایش عملکرد علوفه می‌گردند، معمولاً موجب کاهش کیفیت آن می‌شوند (۶). عوامل متفاوتی از جمله مواد مغذّی قابل هضم کل (Total digestible nutrient = TDN)، قابلیت هضم مواد آلی خشک (Dry organic matter digestibility = DOMD)، نسبت برگ به ساقه، نسبت دانه به علوفه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته، مقدار مادهٔ تر و خشک علوفه در کیفیت و کمیت آن دخیل می‌باشند (۶، ۸، ۲۶، ۲۹ و۳۳).

روش‌های مرسوم اصلاح نباتات، برای بهبود صفات مربوط به کیفیت علوفه در جو، دارای دستاوردهای بسیار مفیدی هستند. انتخاب بر اساس فنوتیپ برای قابلیت هضم بالا در گونه‌های زراعی علوفه‌ای مفید است (۸)، ولی اندازه‌گیری صفات فنوتیپی مثل قابلیت هضم، هنوز زمان بر و پرهزینه است. با رشد سریع تهیه نقشه‌های لینکاژی متراکم بر اساس نشانگرهای مولکولی، یافتن جایگاه صفت کمی (Quntitative trait loci = QTL) مسئول تنوع کمی و استفاده از آن، برای گزینش به کمک نشانگر (Marker- assisted selection = MAS) امکان‌پذیر گردیده و کارایی انتخاب بهبود یافته است (۲ و۱۶). توسعه فن‌آوری نشانگرهای مولکولی، تهیه نقشه‌های لینکاژی ژنومی با چگالی بالا را برای بسیاری از گیاهان از جمله جو امکان‌پذیر نموده است (۱۹، ۲۲ و ۲۳).

اگرچه تحقیقات زیادی در زمینه تجزیه QTL روی جو انجام شده است، ولی تعداد اندکی مطالعه فقط روی صفات مربوط به کمیت و کیفیت دانه جو انجام گرفته است (۱ و ۱۴). هان و همکاران (۱۷) در مطالعه ژنتیک کمی محتوای الیاف شویندهٔ اسیدی (Acid detergent fiber = ADF) دانهٔ جو جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس، بیان نمودند که ADF توسط پنج QTL کنترل می‌شود که سه QTL، آثار نسبتاً بزرگی روی این صفت داشته و در مجاورت هم روی کروموزوم 2H به ترتیب در جایگاه‌های ۱۱/۵، ۶/۶ و ۱۱/۹ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG002، ABG019 و ksuF15 واقع شده‌اند. این سه QTL به ترتیب ۲۸/۰، ۲۸/۴ و ۲۴/۷ درصد از تغییرات این صفت را توجیه می‌نمایند. دو QTL دیگر روی کروموزوم‌های 4H و 1H به ترتیب در فواصل نشانگرهای WG622-ABG313 و AGA006-Hor2 جای گرفته و به ترتیب ۹/۳ و ۲۳/۶ درصد از تنوع این صفت را توجیه می‌نمایند.

یکی از مهم‌ترین اهداف اصلاحگران نبات، دستیابی به ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا و کیفیت برتر است که در محیط‌های متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (۳۶). به‌طور کلی دو روش اصلی برای دست یافتن به پایداری یک رقم وجود دارد: اول، شناسایی و استفاده از QTLهای محیط غیر- اختصاصی (پایدار) یا QTLهای دارای حداقل اثر متقابل با محیط که در گزینش به کمک نشانگر مفید باشند. دوم، اصلاح ارقام با سازگاری وسیع از طریق هرمی نمودن QTLهای متفاوتی که هر یک به شرایط محیطی متفاوتی سازگاری داشته باشد (۶ و ۱۹). پایداری QTLها در سال‌ها، محیط‌ها و زمینه‌های ژنتیکی مختلف، مهم‌ترین شرط گزینش به کمک نشانگر است.

موارد استفادهٔ متنوع جو، نیاز به برنامه‌های اصلاحی برای فراهم نمودن واریته‌های با عملکرد بالا، خصوصیات فراوری و کیفیت خوب را می‌طلبد. تا به امروز، مهم‌ترین اهداف برنامه‌های اصلاحی جو، اصلاح ارقام با عملکرد دانه و کیفیت مالت بالا بوده است و علی‌رغم نقش انکارناپذیر کیفیت و کمیت علوفه در رشد و نمو حیوان، خصوصیات مربوط به کیفیت و کمیت علوفه، در برنامه‌های اصلاحی جو، به‌عنوان معیار انتخاب کمتر مورد توجه قرار گرفته است، لذا هدف از این تحقیق، تعیین مکان QTLهای کنترل کنندهٔ صفات مربوط به کیفیت و کمیت علوفه جو، براورد میزان تأثیر هر یک از آنها روی صفت کمی و تعیین

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

نشانگرهای مولکولی پیوسته با آنها برای استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسل‌های اولیه برنامه‌های اصلاحی بوده است.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش، هفتاد و دو لاین هاپلوئید مضاعف جو به همراه والدین آنها برای تعیین کمیت و کیفیت علوفه مورد استفاده قرار گرفتند. جامعه مورد مطالعه، از هیبریدهای F_1 حاصل از تلاقی استپتو (CI15229) **و** مورکس (CI15773) به‌وسیلهٔ روش تغییر یافتهٔ *Hordeum bulbosum*، که توسط چن و هایز (۱۰) تشریح گردیده، به‌وسیله برنامهٔ اصلاحی جو دانشگاه ایالت اورگون به‌وسیلهٔ هایز (۱۸) تهیه شده است. جامعه حاصل به همراه والدین آنها در مزارع تحقیقاتی دانشکدهٔ علوم زراعی و دامی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران در کرج و ایستگاه تحقیقات کشاورزی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان در زهک، در سال زراعی ۸۶-۱۳۸۵ کشت شدند. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار پیاده شد. هر ژنوتیپ در کرت‌های شش ردیفی به‌طول ۳ متر و فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر کشت گردید. برای نمونه‌برداری، یک متر از دو خط وسط هر کرت در مرحله خمیری دانه از سطح زمین برش داده شد و برای اندازه‌گیری وزن تر، توزین گردید. نمونه‌های توزین شده به‌مدت ۴۸ ساعت با آون تهویه‌دار در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک گردید و بلافاصله جهت اندازه‌گیری وزن خشک توزین شدند. نمونه‌های خشک شده به‌وسیلهٔ آسیاب پودر گردیدند (تا حد ۰/۱ میلی متر). صد گرم از نمونه‌های پودر شده با دستگاه NIRS (Near infrared reflectance spectroscopy) اسکن گردیدند و صفات مواد مغذّی قابل هضم کل و قابلیت هضم مواد آلی خشک اندازه‌گیری شدند. سیستم NIRS مورد استفاده سری Inframatic 8600 شرکت Perten با ۲۰-۶ طول موج در دامنه ۲۴۰۰-۵۰۰ نانومتر بود. معادلات کالیبراسیون برای این صفات با اندازه‌گیری‌های آزمایشگاهی ۳۰ نمونه بر اساس روش رابرت و همکاران (۳۰) به‌دست آمد. صفات تعداد پنجه در بوته، ارتفاع بوته، نسبت برگ به ساقه و نسبت دانه به علوفه در هر کرت روی ۱۰ بوته تصادفی اندازه‌گیری گردید و میانگین حاصل به‌عنوان اندازهٔ صفت در نظر گرفته شد. تجزیه واریانس مرکب با استفاده از داده‌های دو مکان (کرج و زابل) و آماره‌های توصیفی، توارث پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و هم‌بستگی‌های ساده فنوتیپی با استفاده از میانگین داده‌های مکان‌های مختلف با استفاده از نرم افزارSAS (Statistical Analysis System) (۳۱) محاسبه شد. اختلاف بین والدین، اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین و پیشرفت ژنتیکی با استفاده از LSD سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد مقایسه شدند. توارث‌پذیری خصوصی با استفاده از روابط $h^2=[\sigma_g^2/(\sigma_g^2+\sigma_{ge}^2/e+\sigma_e^2/re)]/2$ یا $h^2=[1-(MS_{G\times E}/MS_G)]/2$ محاسبه گشت (۲۴ و ۳۴) که در آنها σ_g^2 و σ_{ge}^2 و σ_e^2 به ترتیب اجزای واریانس ژنتیکی، اثر متقابل ژنتیک×محیط و محیطی، r تعداد تکرار، e تعداد مکان و MS_G و $MS_{G\times E}$ به ترتیب واریانس ژنتیکی و اثر متقابل ژنتیک×محیط می‌باشند.

نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی این جامعه از سایت http://barleygenomics.wsu.edu/ بازیابی گردید و برای نقشه‌یابی صفات مربوط به کمیت و کیفیت علوفه جو استفاده شد. این نقشهٔ نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بوده و توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی تهیه گردیده است (۱۹ و ۲۳). از این نقشه برای شناسایی، تعیین و براورد آثار فنوتیپی QTLهای صفات مهم اقتصادی از جمله عملکرد دانه (۱۸، ۲۰ و ۲۸)، کیفیت مالت سازی (۳، ۱۵ و ۱۶)، بیماری‌های گیاهی (۹) و سازگاری‌های محیطی (۶) استفاده شده است.

تجزیه QTL با استفاده از نرم افزار WinQTL cartographer نسخه ۲/۵ (۳۵) به‌طور مجزّا برای هر صفت در هر محیط (زابل و کرج) انجام گرفت. برای تعیین مقدار LOD (Logarithem of the odds) سطح احتمال ۰/۰۵

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

صفات، هزار permutation انجام گرفت (۱۱). برای تعیین QTLها و براورد اندازهٔ آثار آنها (اثر افزایشی)، از مدل ۶ برنامه Zmapqtl روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (Composite Interval Mapping = CIM) استفاده گردید (۲۱ و ۳۷). ژنوم در فاصله ۲ سانتی‌مورگانی اسکن گردید و اندازه پنجره ۱۰ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. نشانگرهای پس زمینه با رگرسیون پیشرو – پسرو (Stepwise) تعیین گردیدند. درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده به‌وسیلهٔ هر QTL، در قُلّه موقعیت QTL تعیین گردید. قُلّه‌های LOD موقعیت QTL را نشان داد و آثار QTL در آن نقطه به‌دست آمد. در نهایت، نمودار کروموزوم‌ها و موقعیت QTLها با نرم افزارCorel Draw (۱۲) رسم گردیدند.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب نشان داد که اثر ژنوتیپ برای کلیهٔ صفات مورد مطالعه بسیار معنی‌دار (P≤ ۰/۰۱) بود (جدول ۱). اثر مکان برای مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت برگ به ساقه و وزن خشک علوفه معنی‌دار (P≤ ۰/۰۵) و برای نسبت دانه به علوفه، تعداد پنجه در بوته، ارتفاع بوته و وزن ترعلوفه غیر معنی‌دار (P≥ ۰/۰۵) بود (جدول ۱). اثر متقابل ژنوتیپ×محیط نیز برای مواد مغذّی قابل هضم کل، نسبت برگ به ساقه، نسبت دانه به علوفه، وزن تر و خشک علوفه معنی‌دار (P≤ ۰/۰۵) و برای قابلیت هضم مواد آلی خشک، تعداد پنجه در بوته و ارتفاع بوته غیر معنی‌دار (P≥ ۰/۰۵) بود (جدول ۱). مطالعات قبلی نیز برای صفات متفاوت این جامعه، اثر ژنوتیپ و اثر متقابل ژنوتیپ×محیط معنی‌دار گزارش نموده‌اند (۴، ۲۳ و ۲۸). هایز و ایامبو (۲۰) و گیبسون و همکاران (۱۴)، تنوع مشابهی را در جامعه مورد مطالعه برای صفات مربوط به کیفیت دانه گزارش نموده‌اند. عبدالحلیم (۱) نیز برای صفات مربوط به کیفیت دانه این جامعه از جمله نشاسته، ADF، اندازهٔ ذرات خرد شده و قابلیت هضم مادهٔ خشک دانه تنوع مشابهی را گزارش نموده است.

آماره‌های توصیفی، توارث‌پذیری خصوصی و پیشرفت ژنتیکی صفات مربوط به کمیت و کیفیت علوفه جو، ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف و والدین آنها در جدول ۲ نشان داده شده است. مورکس نسبت به استپتو برای صفاتی چون مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت برگ به ساقه، نسبت دانه به علوفه، ارتفاع بوته و تعداد پنجه در بوته مقادیر بیشتر و برای صفاتی چون وزن تر و خشک علوفه مقادیر کمتری را نشان داد. تنوع بین والدین برای صفاتی چون مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، تعداد پنجه در بوته و ارتفاع بوته معنی‌دار بود، ولی برای صفاتی چون نسبت برگ به ساقه، نسبت دانه به علوفه، وزن تر و خشک علوفه معنی‌دار نبود. در نتیجه، مورکس در مقایسه با استپتو دارای کیفیت علوفه و استپتو نسبت به مورکس دارای عملکرد علوفهٔ بیشتری بود. هان و همکاران (۱۷)، گزارش نمودند که استپتو و مورکس به ترتیب دارای کیفیت دانه کم و زیاد هستند. اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه صفات مورد مطالعه به جز ارتفاع بوته معنی‌دار نبود. در نتیجه، هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نمایندهٔ تعداد کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی استپتو و مورکس بوده و صفات مورد مطالعه اساساً با آثار جمع پذیر ژن‌ها کنترل می‌شدند.

اختلاف بین میانگین فنوتیپی والدین برای اکثر صفات تنوع نشان داد. میانگین والدین در دامنه تغییرات نتاج قرار گرفته بود و ژنوتیپ‌های برتر و بدتر از هر والد به‌دست آمد. این مسأله، دالّ بر وجود تفکیک متجاوز از والدین (Transgressive segregation) در دو جهت مثبت و منفی بود. برای کلیه صفات مورد بررسی، بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بالاتری را نشان داد و این مقادیر برای کلیه صفات مورد بررسی به جز تعداد پنجه در بوته معنی‌دار بود. بریجیتزر و کمپل (۴)، در نقشه‌یابی QTLهای

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

جدول۱. تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای صفات مربوط به کمیت و کیفیت علوفه

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		TDN	DOMD	L/St	Se/F	Til	H	WM	DM
مکان	۱	۱۳۷/۳۱*	۶۲/۸۶*	۷/۸۰*	۰/۰۷^{ns}	۸۴/۲۳^{ns}	۱/۹۰^{ns}	۱۰۸/۷۶^{ns}	۷۴/۱۵*
بلوک (مکان)	۲	۲/۱۷	۳/۲۵	۰/۱۵	۰/۰۵	۱۳/۰۱	۱/۰۶	۸۳/۱۱	۳/۱۵
ژنوتیپ	۷۳	۱۰/۸۴**	۱۲/۷۶**	۲/۱۰**	۴/۵۰**	۱۰/۲۵**	۳۰/۳۶**	۱۶/۹۹**	۵/۹۳**
ژنوتیپ×مکان	۷۳	۲/۹۹*	۳/۳۲^{ns}	۰/۶۸*	۱/۳۲*	۳/۱۲^{ns}	۱۰/۳۸^{ns}	۱۰/۳۱*	۳/۲۸*
خطا	۱۴۶	۱/۸۶	۲/۲۰	۰/۴۲	۰/۸۱	۲/۱۵	۸/۴۷	۶/۴۴	۲/۰۵

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns، غیر معنی‌دار.

TDN، مواد مغذّی قابل هضم کل؛ DOMD، قابلیت هضم مواد آلی خشک؛ L/St، نسبت برگ به ساقه؛ Se/F، نسبت دانه به علوفه؛ Til، تعداد پنجه در بوته؛ H، ارتفاع بوته؛ WM، وزن تر علوفه؛ DM، وزن خشک علوفه.

جدول۲. آماره‌های توصیفی، توارث پذیری و پیشرفت ژنتیکی ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای صفات مربوط به کمیت و کیفیت علوفه

آماره	TDN	DOMD	L/St	Se/F	Til	H	WM	DM
Steptoe(P_1)	۶۱/۸۲	۵۲/۷۳	۰/۴۳	۰/۳۷	۳/۷۰	۹۸/۰۰	۲۲/۹۰	۶/۶۹
Morex(P_2)	۶۵/۷۴	۵۵/۷۰	۰/۵۴	۰/۳۹	۴/۸۹	۱۰۰/۰۰	۲۱/۸۹	۶/۳۰
P_1-P_2	−۳/۹۳**	−۲/۹۶*	−۰/۱۱^{ns}	−۰/۰۱^{ns}	−۱/۱۸**	−۲/۰۰*	۱/۰۱^{ns}	۰/۳۹^{ns}
$\bar{x}_p$	۶۳/۷۸	۵۴/۲۱	۰/۴۹	۰/۳۸	۴/۲۹	۹۹/۰۰	۲۲/۳۹	۶/۵۰
R_{DHs}	۱۱/۰۸	۱۳/۴۵	۰/۱۴	۰/۲۴	۲/۵۰	۴۴/۰۰	۱۰/۲۲	۷/۶۹
$\bar{x}_{DHs}$	۶۲/۳۳	۵۱/۷۳	۰/۵۰	۰/۳۶	۴/۲۲	۱۰۷/۹۴	۲۲/۹۴	۷/۳۶
SD_{DHs}	۲/۶۵	۲/۸۲	۰/۰۴	۰/۰۶	۰/۵۷	۸/۷۳	۲/۰۸	۱/۹۸
CV_{DHs}	۴/۳۲	۵/۴۴	۷/۰۵	۱۶/۹۷	۱۵/۳۹	۸/۰۹	۹/۰۷	۱۶/۹۴
$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_p$	−۱/۴۵^{ns}	−۲/۴۸^{ns}	۰/۰۱^{ns}	−۰/۰۱^{ns}	−۰/۰۷^{ns}	۸/۹۴**	۰/۵۴^{ns}	۰/۸۷^{ns}
WorstDHs	۵۶/۹۸	۴۵/۸۱	۰/۴۳	۰/۲۱	۲/۴۸	۸۹/۰۰	۱۷/۸۵	۳/۲۰
BestDHs	۶۸/۰۶	۵۹/۲۶	۰/۵۷	۰/۴۵	۴/۹۸	۱۳۳/۰۰	۲۸/۰۷	۱۰/۸۹
$GG=B_{DH}-B_P$	۲/۳۲*	۳/۵۶*	۰/۰۳*	۰/۰۶**	۰/۰۹^{ns}	۳۳**	۵/۱۷*	۴/۲**
h^2	۳۶/۲۱	۳۶/۹۹	۳۳/۸۱	۳۵/۳۳	۳۴/۷۸	۳۲/۹۰	۱۹/۶۶	۲۲/۳۴

* و ** : به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns غیر معنی‌دار؛ TDN، مواد مغذّی قابل هضم کل؛ DOMD، قابلیت هضم مواد آلی خشک؛ L/St، نسبت برگ به ساقه؛ Se/F، نسبت دانه به علوفه؛ Til، تعداد پنجه در بوته؛ H، ارتفاع بوته؛ WM، وزن تر علوفه؛ DM، وزن خشک علوفه؛ R_{DHs}، دامنه تغییرات هاپلوئیدهای مضاعف؛ GG، پیشرفت ژنتیکی؛B_{DH}، بهترین هاپلوئید مضاعف؛ B_p ، بهترین والد؛ h^2، توارث پذیری خصوصی $\{ h^2 = [\sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2/e + \sigma_e^2/re)]/2$ یا $h^2 = [1-(MS_{G\times E}/MS_G)]/2 \}$.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

مربوط به باززایی گیاه در این جامعه، تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده‌اند. عبدالحلیم (۱) نیز در تجزیه QTL صفات مربوط به کیفیت دانه در این جامعه برای صفاتی چون پروتئین، نشاسته، ADF، اندازهٔ ذرات، وزن تر و قابلیت هضم نشاسته دانه، تفکیک متجاوز از والدین را گزارش نموده است. پدیدهٔ تفکیک متجاوز از والدین نشان دهندهٔ این است که آلل‌های مثبت کنترل کننده صفات، بین دو لاین والدینی پراکنده شده است. توارث پذیری خصوصی صفات در دامنه ۳۶/۹۹-۱۶/۶۶ درصد قرار داشت. بیشترین و کمترین توارث پذیری خصوصی، به ترتیب به قابلیت هضم مواد آلی خشک و وزن تر علوفه تعلق داشت.

هم‌بستگی‌های ساده فنوتیپی صفات مورد مطالعه در جدول۳ نشان داده شده است. هم‌بستگی بین صفات مربوط به کیفیت با کمیت علوفه منفی بود. به‌عبارت دیگر، عواملی که باعث افزایش عملکرد علوفه می‌شدند، موجب کاهش کیفیت آن می‌گردیدند. هم‌بستگی‌های فنوتیپی بین صفات مربوط به کیفیت علوفه (مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت برگ به ساقه و نسبت دانه به علوفه) یا بین صفات مربوط به کمیت آن (وزن تر و خشک علوفه) بالا بود. در نتیجه، نتایج حاصل از این مطالعه با نتایج گزارش شده توسط کاردینال و همکاران (۷) در ذرت علوفه‌ای مطابقت داشت. در این جامعه، انتخاب برای یک صفت موجب پاسخ‌های همبسته صفات دیگر می‌شود، لذا در برنامه‌های اصلاح کیفیت یا کمیت علوفه ممکن است فقط انتخاب یک یا دو صفت مرتبط با کیفیت یا کمیت کافی باشد. هم‌بستگی بالای بین صفات مربوط به کیفیت یا کمیت علوفه ممکن است ناشی از هم مکانی QTLهای کنترل‌کننده (Peliotropy) یا پیوستگی بین آنها (Linkage) باشد. علاوه بر این، ممکن است تنوع یک صفت، تنوع صفات دیگر را تشریح نماید.

QTLهای ۸ صفت مربوط به کیفیت و کمیت علوفهٔ ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی استپتو و مورکس در جدول ۴ و شکل ۱ نشان داده شده است. برای کلیه صفات مورد مطالعه دو تا شش و در مجموع سی و سه QTL شناسایی گردید. واریانس فنوتیپی توجیه شده به‌وسیله این QTLها از ۷/۰۷ تا ۳۹/۰۴ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی برای نسبت برگ به ساقه و ارتفاع بوته، در کرج به‌دست آمد. LOD در دامنهٔ ۹/۹۰-۲/۵۰ قرار داشت. بیشترین و کمترین LOD، به ترتیب برای *Qls2Hsn* و *Qdm3Hsn* کنترل کنندهٔ نسبت برگ به ساقه و وزن خشک علوفه در کرج به‌دست آمد. مدل‌های QTL حدود ۵۹/۴۴ و ۶۷/۷۵ درصد از تنوع کل مواد مغذّی قابل هضم کل را به ترتیب در دو محیط کرج و زابل تشریح نمودند. پنج QTL برای مواد مغذّی قابل هضم کل شناسایی شد. QTLهای *Qtdn1Hsnk*، *Qtdn2Hsn*، *Qtdn3Hsn*، *Qtdn5Hsn* و *Qtdn6Hsnz* به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۵H و ۶H در مکان‌های ۵۹/۰، ۶۲/۰، ۲۴/۳، ۳۶/۷ و ۵۱/۸ سانتی‌مورگان (فاصلهٔ QTL از انتهای بازوی کوچک کروموزوم) نزدیک نشانگرهای ksuF2A، Adh8، ABC171، ABG705 و ABC169B قرار داشتند. پنج QTL، *Qdomd1Hsnk* *Qdomd2Hsn*، *Qdomd3Hsn*، *Qdomd5Hsn* و *Qdomd7Hsnk* به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۵H و ۷H برای قابلیت هضم مواد آلی خشک شناسایی گردید که در مجموع حدود ۶۷/۲۰ و ۵۱/۷۰ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل کنترل نمودند. این پنج QTL، به ترتیب در جایگاه‌های ۵۹/۰، ۵۲/۶، ۲۵/۳، ۳۵/۴ و ۱۵۲/۲ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ksuF2A، Pox، MWG798B، ABG705 و ksuD14C قرار داشتند. سه QTL، به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H و ۵H برای نسبت برگ به ساقه تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۶۱/۵۴ و ۶۱/۵۶ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. QTLهای *Qls1Hsn*، *Qls2Hsn* و *Qls5Hsn* به ترتیب در مکان‌های ۹۵/۳، ۶۲/۰ و ۴۳/۵ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای His4A، Adh8 و Adh6 قرار داشتند. سهم QTL اصلی *Qls2Hsn* در توجیه تنوع نسبت برگ به ساقه به ترتیب در کرج و زابل حدود

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

جدول۳. هم‌بستگی‌های ساده فنوتیپی صفات مربوط به کیفیت و کمیت علوفهٔ ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس)

صفات	TDN	DOMD	L/St	Se/F	Til	H	WM
DOMD	۰/۹۷**						
L/St	۰/۷۵**	۰/۷۱**					
Se/F	۰/۹۴**	۰/۹۴**	۰/۵۹**				
Til	۰/۲۶*	۰/۲۴*	۰/۱۳ns	۰/۲۱ns			
H	-۰/۱۱ns	-۰/۰۹ns	-۰/۲۵*	-۰/۰۲ns	-۰/۱۷ns		
WM	-۰/۸۴**	-۰/۸۵**	-۰/۶۳**	-۰/۸۹**	-۰/۰۶ns	۰/۰۲ns	
DM	-۰/۹۵**	-۰/۹۳**	-۰/۷۳**	-۰/۹۳**	-۰/۱۹ns	۰/۱۳ns	۰/۸۷**

* و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns، غیر معنی‌دار

TDN، مواد مغذّی قابل هضم کل؛ DOMD، قابلیت هضم مواد آلی خشک؛ L/St، نسبت برگ به ساقه؛ Se/F، نسبت دانه به علوفه؛ Til، تعداد پنجه در بوته؛ H، ارتفاع بوته؛ WM، وزن تر علوفه؛ DM، وزن خشک علوفه

۳۹/۰۴ و ۳۸/۵۹ درصد بود. سه QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۳H و ۵H برای توجیه تنوع نسبت دانه به علوفه یافت گردید که روی هم رفته حدود ۴۶/۵۳ و ۲۷/۷۷ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. این QTLها (*Qsf1Hsnk*، *Qsf3Hsn* و *Qsf5Hsn*) به ترتیب در مکان‌های ۵۹/۰، ۲۲/۳ و ۳۶/۷ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ksuF2A، ABC171 و ABG705 قرار داشتند. سه QTL (*Qtil1Hsn*، *Qtil6Hsn* و *Qtil7Hsnz*) به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۶H و ۷H در مکان‌های ۱۴۷/۹، ۲۶/۴ و ۹۹/۳ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG055، cMWG652a و Amy2 برای توجیه تنوع تعداد پنجه در بوته نقشه‌یابی گردیدند که در مجموع حدود ۳۰/۹۶ و ۴۲/۸۸ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. سه QTL، *Qh2Hsn*، *Qh3Hsn* و *Qh7Hsn* کنترل کننده ارتفاع بوته، به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۳H و ۷H در جایگاه‌های ۴۳/۳، ۷۷/۰ و ۸۰/۵ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، Dor4A و ABG011 تعیین مکان گردیدند و در مجموع حدود۴۳/۸۰ و ۴۳/۷۴ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. شش QTL کنترل کنندهٔ وزن تر علوفه (*Qwm1Hsn*، *Qwm2Hsn*، *Qwm3Hsn*، *Qwm4Hsnk*، *Qwm5Hsn* و *Qwm7Hsnk*) به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۴H، ۵H و ۷H به ترتیب در موقعیت‌های ۳۹/۵، ۶۶/۰، ۷۳/۰، ۱۷/۲، ۳۶/۷ و ۱۵۲/۲ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای ABG053، B15C، ABG396، CDO669، ABG705 و ksuD14C تعیین مکان گردیدند. این شش QTL در مجموع حدود ۶۷/۷۲ و ۴۶/۶۷ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. مدل‌های QTL جمعاً ۵۹/۵۵ و ۴۰/۰۹ درصد از تنوع کل وزن خشک علوفه را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. QTL اصلی *Qdm2Hsn* و چهار QTL، *Qdm1Hsnk*، *Qdm3Hsn*، *Qdm5Hsn* و *Qdm7Hsnk* به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۱H، ۳H، ۵H و ۷H در جایگاه‌های ۶۴/۰، ۵۹/۰، ۱۸/۳، ۳۶/۷ و ۱۵۲/۲ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای Adh8، ksuF2A، ABC171، ABG705 و ksuD14C قرار داشتند.

هم مکانی QTL ها، هم‌بستگی بین صفات را توجیه نمود. به‌طور مثال، QTLهای *Qtdn1Hsnk*، *Qdomd1Hsnk*، *Qsf1Hsnk* و *Qdm1Hsnk* در جایگاه ۵۹/۰ سانتی‌مورگان

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

جدول۴. QTLهای ۸ صفت مربوط به کیفیت و کمیت علوفه در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در کرج و زابل

صفت	نام QTL	گروه لینکاژی	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL[a]	LOD		اثرافزایشی		R^2	
					کرج	زابل	کرج	زابل	کرج	زابل
TDN	Qtdn1Hsnk	۱H(۵)	KsuF2A	۵۹/۰	۳/۸۴	–	۰/۷۴	–	۱۰/۷۸	–
	Qtdn2Hsn	۲H(۲)	Adh8	۶۲/۰	۴/۹۹	۵/۶۶	۱/۲۲	۱/۲۲	۲۱/۰۳	۲۰/۷۵
	Qtdn3Hsn	۳H(۳)	ABC171	۲۴/۳	۳/۹۴	۴/۲۶	−۰/۹۸	−۱/۰۳	۱۳/۴۳	۱۴/۸۶
	Qtdn5Hsn	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۴/۲۶	۴/۶۱	۱/۰۲	۱/۰۸	۱۴/۲۰	۱۶/۲۶
	Qtdn6Hsnz	۶H(۶)	ABC169B	۵۱/۸	–	۳/۳۴	–	۰/۵۹	–	۱۲/۸۸
DOMD	Qdomd1Hsnk	۱H(۵)	KsuF2A	۵۹/۰	۵/۲۸	–	۰/۹۶	–	۱۵/۱۴	–
	Qdomd2Hsn	۲H(۲)	Pox	۵۲/۶	۵/۱۳	۵/۱۵	۱/۲۴	۱/۲۸	۱۷/۷۵	۱۷/۷۸
	Qdomd3Hsn	۳H(۳)	MWG798B	۲۵/۳	۴/۵۶	۴/۵۶	−۱/۱۳	−۱/۱۶	۱۵/۴۷	۱۵/۴۰
	Qdomd5Hsn	۵H(۷)	ABG705	۳۵/۴	۵/۱۸	۵/۱۲	۱/۲۲	۱/۲۵	۱۸/۸۴	۱۸/۵۲
	Qdomd7Hsnk	۷H(۱)	KsuD14C	۱۵۲/۲	۲/۵۱	–	۰/۷۳	–	۹/۶۲	–
L/St	Qls1Hsn	۱H(۵)	His4A	۹۵/۳	۳/۲۶	۳/۳۹	۰/۰۱	۰/۰۱	۹/۲۵	۹/۶۴
	Qls2Hsn	۲H(۲)	Adh8	۶۲/۰	۹/۹۰	۹/۸۴	۰/۰۲	۰/۰۲	۳۹/۰۴	۳۸/۵۹
	Qls5Hsn	۵H(۷)	Adh6	۴۳/۵	۴/۹۸	۵/۰۲	۰/۰۱	۰/۰۱	۱۳/۲۵	۱۳/۳۳
S/F	Qsf1Hsnk	۱H(۵)	KsuF2A	۵۹/۰	۴/۶۱	–	۰/۰۸	–	۱۴/۶۰	–
	Qsf3Hsn	۳H(۳)	ABC171	۲۲/۳	۴/۷۴	۳/۷۳	−۰/۰۲	−۰/۰۲	۱۹/۱۸	۱۵/۳۹
	Qsf5Hsn	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۳/۵۱	۳/۱۴	۰/۰۲	۰/۰۲	۱۲/۷۵	۱۲/۳۸
Til	Qtil1Hsn	۱H(۵)	ABG055	۱۴۷/۹	۲/۹۲	۲/۸۷	۰/۱۹	۰/۲۰	۱۰/۹۱	۱۰/۸۵
	Qtil6Hsn	۶H(۶)	cMWG652a	۲۶/۴	۴/۲۷	۴/۱۹	۰/۲۷	۰/۲۷	۲۰/۰۵	۱۹/۷۹
	Qtil7Hsnz	۷H(۱)	Amy2	۹۹/۳	–	۲/۸۶	–	−۰/۵۹	–	۱۲/۲۴
H	Qh2Hsn	۲H(۲)	ABG358	۴۳/۳	۵/۱۵	۳/۷۸	−۳/۶۲	−۳/۲۴	۱۶/۲۲	۱۳/۲۰
	Qh3Hsn	۳H(۳)	Dor4A	۷۷/۰	۶/۹۱	۵/۳۰	−۴/۰۶	−۳/۹۰	۲۰/۵۱	۱۹/۴۹
	Qh7Hsn	۷H(۱)	ABG011	۸۰/۵	۲/۷۲	۴/۰۶	۲/۴۱	۳/۰۰	۷/۰۷	۱۱/۰۵
WM	Qwm1Hsn	۱H(۵)	ABG053	۳۹/۵	۲/۷۱	۲/۷۲	−۰/۷۳	−۰/۷۶	۱۱/۴۰	۱۲/۴۲
	Qwm2Hsn	۲H(۲)	B15C	۶۶/۰	۲/۹۳	۲/۹۳	−۰/۷۰	−۰/۷۴	۱۰/۸۳	۱۱/۸۴
	Qwm3Hsn	۳H(۳)	ABG396	۷۳/۰	۳/۲۳	۳/۲۳	۰/۷۶	۰/۷۳	۱۲/۰۴	۱۳/۱۴
	Qwm4Hsnk	۴H(۴)	CDO669	۱۷/۲	۲/۵۳	–	۰/۶۴	–	۱۰/۶۷	–
	Qwm5Hsn	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۲/۵۸	۲/۶۸	−۰/۶۵	−۰/۶۷	۹/۳۰	۹/۲۷
	Qwm7Hsnk	۷H(۱)	KsuD14C	۱۵۲/۲	۲/۹۹	–	−۰/۸۲	–	۱۳/۴۸	–
DM	Qdm1Hsnk	۱H(۵)	KsuF2A	۵۹/۰	۳/۲۲	–	−۰/۶۱	–	۸/۱۰	–
	Qdm2Hsn	۲H(۲)	Adh8	۶۴/۰	۵/۱۸	۵/۱۸	−۰/۹۰	−۰/۹۳	۲۰/۷۷	۲۰/۷۰
	Qdm3Hsn	۳H(۳)	ABC171	۱۸/۳۰	۲/۵۰	۲/۵۳	۰/۵۹	۰/۶۱	۹/۰۵	۹/۱۵
	Qdm5Hsn	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۳/۰۸	۳/۰۲	−۰/۶۴	−۰/۶۵	۱۰/۴۸	۱۰/۲۴
	Qdm7Hsnk	۷H(۱)	KsuD14C	۱۵۲/۲	۲/۶۷	–	−۰/۵۹	–	۱۱/۱۵	–

a موقعیت QTL به سانتی‌مورگان از انتهای بازوی کوچک کروموزوم. TDN، مواد مغذّی قابل هضم کل؛ DOMD، قابلیت هضم مواد آلی خشک؛ L/St، نسبت برگ به ساقه؛ Se/F، نسبت دانه به علوفه؛ Til، تعداد پنجه در بوته؛ H، ارتفاع بوته؛ WM، وزن تر علوفه؛ DM، وزن خشک علوفه.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

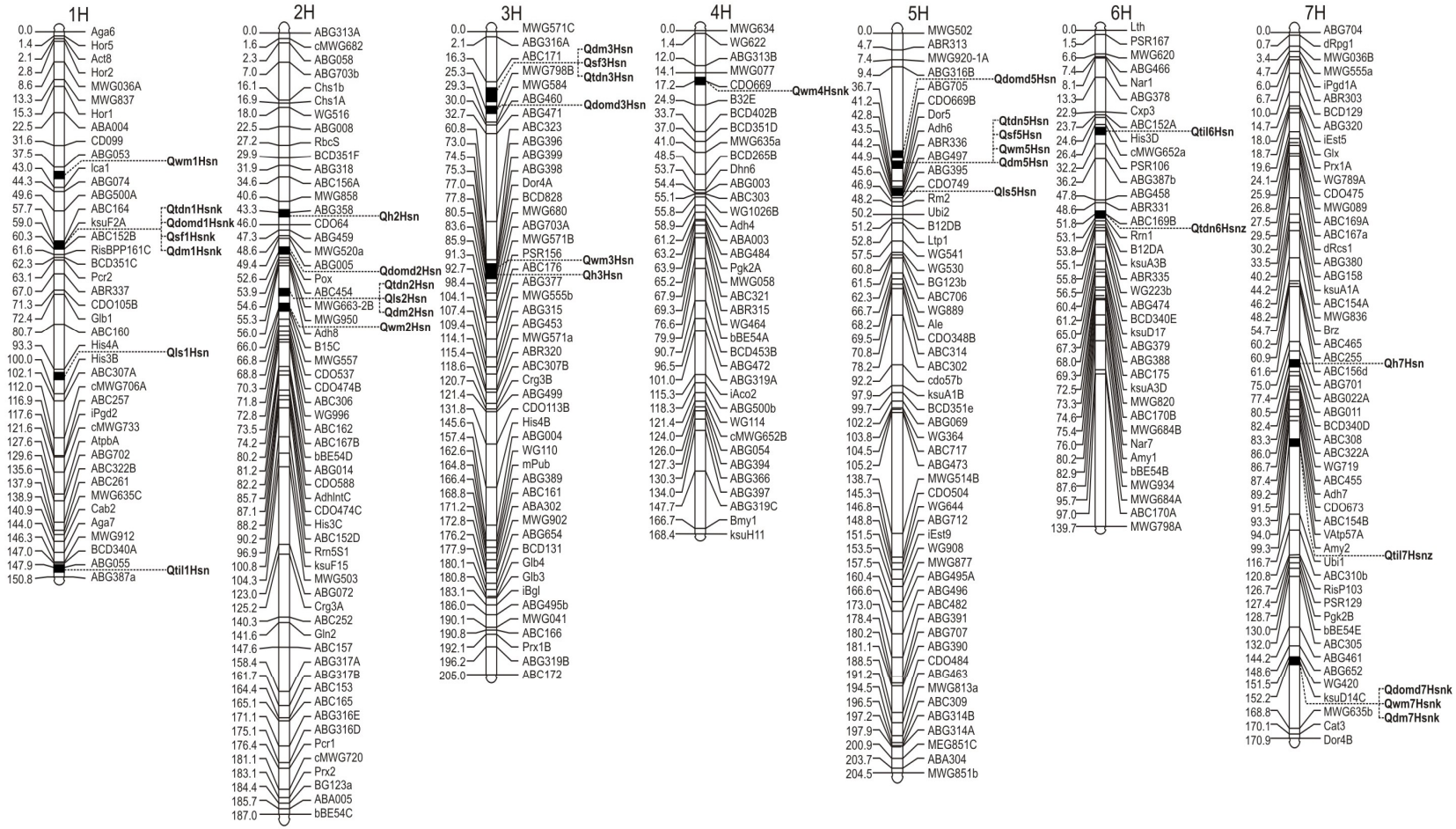
کروموزوم 1H هم مکان بودند. *Qtdn2Hsn* در موقعیت ۶۲/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم 2H، با *Qls2Hsn* هم مکان بود و نزدیک *Qwm2Hsn* و *Qdm2Hsn* قرار داشت. QTLهای *Qtdn3Hsn*، *Qsf3Hsn*، *Qdm3Hsn* و *Qdomd3Hsn* به ترتیب در جایگاه‌های ۲۴/۳، ۲۲/۳، ۱۸/۳ و ۲۵/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم 3H تقریباً هم مکان بودند. QTL مواد مغذّی قابل هضم کل (*Qtdn5Hsn*) در موقعیت ۳۶/۷ سانتی‌مورگان کروموزوم 5H با QTL نسبت دانه به علوفه (*Qsf5Hsn*) و وزن تر و خشک علوفه (به ترتیب *Qwm5Hsn* و *Qdm5Hsn*) هم مکان و در مجاورت QTL، قابلیت هضم مواد آلی خشک (*Qdomd5Hsn*) در جایگاه ۳۴/۴ سانتی‌مورگان قرار داشتند. *Qdomd7Hsnk*، *Qwm7Hsnk* و *Qdm7Hsnk* در جایگاه ۱۵۲/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم 7H از موقعیت یکسانی برخوردار بودند. آثار آللی (افزایشی) مربوط به این QTLها (جدول ۴)، توجیه کنندهٔ هم‌بستگی‌های مثبت و منفی موجود بین این صفات بود. هم مکانی چند QTL موجب هم‌بستگی‌های بالای صفات گردیده است. هم‌بستگی منفی صفات مربوط به کیفیت علوفه با کمیت آن، ناشی از هم مکانی QTLهای با آثار آللی متفاوت (مثبت و منفی) بود. هان و اولریک (۱۵)، چندین QTL هم مکان برای صفات متفاوت گزارش نمودند، برای مثال QTLهای وزن و پروتئین دانه جو در یک ناحیه روی کروموزوم 2H واقع شده‌اند. هم مکانی QTLها می‌تواند بواسطهٔ لینکاژ بین ژن‌ها یا اثر پلیوتروپی یک ژن باشد. در حالت پلیوتروپی، هم‌بستگی بین صفات هرگز شکسته نمی‌شود. پلیوتروپی اجزای فرعی صفات را کنترل می‌نماید و وقتی یک صفت انتخاب می‌شود، موجب کاهش یا افزایش هم‌زمان صفات هم‌بسته می‌گردد. اثر بزرگ QTL مجاور نشانگر ABC171 روی کروموزوم 3H بر مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت دانه به علوفه و وزن خشک علوفه یا اثر بزرگ QTL مجاور نشانگر ABG705 روی کروموزوم 5H بر مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت دانه به علوفه، وزن تر و خشک علوفه نشانگر این است که احتمالاً یک یا تعدادی ژن (ژن‌های خوشه‌ای) کنترل کنندهٔ کیفیت و کمیت علوفه در این نواحی از کروموزوم‌ها جای گرفته‌اند. ژن‌های خوشه‌ای صفات متفاوت، ممکن است موجب هم‌پوشانی QTLها گردند. به‌طور مثال، منصور و همکاران (۲۵) و اُرف و همکاران (۲۷)، QTLهای خوشه‌ای با آثار شدید بر گل‌دهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش نموده‌اند. با این وجود، برای فهم این‌که ماهیت نواحی کنترل کنندهٔ دو یا چند صفت، ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژن‌های خوشه‌ای است، نقشهٔ با چگالی بسیار بالا برای نقشه‌یابی مورد نیاز است. در این مطالعه، QTLهای صفت اختصاصی نیز یافت گردید. برای مثال QTLهای *Qwm1Hsn* و *Qwm4Hsnk* در جایگاه‌های ۳۹/۵ و ۱۷/۲ سانتی‌مورگان کروموزوم‌های 1H و 4H فقط برای وزن تر علوفه تعیین مکان گردیدند. پاره‌ای از QTLهای مربوط به کیفیت علوفه (مواد مغذّی قابل هضم کل، قابلیت هضم مواد آلی خشک، نسبت برگ به ساقه و نسبت دانه به علوفه) یا کمیت آن (وزن تر و خشک علوفه) در یک ناحیه قرار داشتند، در نتیجه این QTLها از تئوری کاردینال و همکاران (۷) تبعیت می‌نمودند. این محقّقین بیان نمودند که برای بررسی کیفیت علوفه نقشه‌یابی ژنتیکی یک یا دو جزء فیبر شوینده کافی است. بنابراین فقط یک یا دو صفت برای نقشه‌یابی کیفیت یا کمیت علوفه کافی خواهد بود.

تعداد پنجه در بوته، اغلب به‌عنوان عاملی برای افزایش کیفیت علوفه بر شمرده می‌شود (۶)، ولی بین مواد مغذّی قابل هضم کل یا قابلیت هضم مواد آلی خشک و این صفت QTL مشترکی یافت نگردید. ارتفاع بوته نیز اغلب به‌عنوان عاملی برای افزایش کمیت علوفه ذکر می‌گردد (۲۹)، ولی بین اجزای مربوط به کمیت علوفه (وزن تر و خشک علوفه) و ارتفاع بوته QTL مشترکی نقشه‌یابی نگردید. هم‌بستگی‌های ضعیف و بسیار ضعیف بین این صفات و صفات مربوط به کمیت و کیفیت علوفه نیز به واسطه عدم وجود QTL مشترک توجیه می‌گردد. عدم وجود QTL مشترک بین این صفات و صفات مربوط به

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5] [Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]



شکل ۱. نقشه QTLهای ۸ صفت مربوط به کیفیت و کمّیت علوفهٔ ۷۲ لاین دابل هاپلوئید جو حاصل از تلاقی استپتو × مورکس در کرج و زابل.

TDN، مواد مغذّی قابل هضم کل؛ DOMD، قابلیت هضم مواد آلی خشک؛ WM، وزن ۰ تر علوفه؛ DM، وزن خشک علوفه؛ L/St، نسبت برگ به ساقه؛ Se/F، نسبت دانه به علوفه؛ H، ارتفاع بوته؛ Til، تعداد پنجه در بوته.

کمیت و کیفیت علوفه ممکن است به واسطهٔ اندازه‌گیری این صفات باشد. تعداد پنجه در بوته در پلات‌های آزمایش روی ده بوته به‌طور تصادفی در مرحله گیاهچه و ارتفاع بوته در مرحله رسیدگی اندازه‌گیری شدند، در صورتی‌که مواد آزمایشی مورد استفاده برای اندازه‌گیری صفات مربوط به کیفیت و کمیت علوفه در مرحله خمیری دانه برداشت گردیدند.

در دو محیط مورد بررسی، بیست و سه عدد QTL از پایداری لازم برخوردار بودند ولی ده عدد دیگر از پایداری لازم برخوردار نبودند. به‌عبارت دیگر در پاره‌ای از موارد برای یک صفت در دو محیط مورد بررسی QTLهای متنوعی به‌دست آمد. جوامع اصلاحی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر متقابل ژنوتیپ× محیط نشان می‌دهند. در این حالت حداقل پاره‌ای از ژن‌ها QTL هایی را بروز می‌دهند که اثر متقابل Q×E نشان می‌دهند. اثر متقابل Q×E به‌صورت تغییر در تعداد QTLها یا تغییر در اندازهٔ اثر آنها در محیط‌های متفاوت تظاهر می‌یابد (۱۹). بنابراین، در تجزیه QTL تکرار آزمایش در چند محیط می‌تواند از اهمیت خاصی برخوردار باشد. چرا که، بعضی از QTLها محیط- اختصاصی هستند و در صورت عدم تکرار در محیط شناسایی نخواهند شد. عوامل محیطی از جمله خشکی و درجه حرارت، اندازه‌های کیفی و کمی را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به‌عبارت دیگر، میزان تنوع ممکن است در درجات حرارت متفاوت، متنوع باشد و موجب ناپایداری QTLها گردد. علاوه بر این مقادیر متفاوت خطا در آزمایش‌های متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری گردد.

این مطالعه از محدود گزارش‌های تجزیه QTL مرتبط با کیفیت و کمیت علوفه جو بود. در این مطالعه خصوصیاتی شناسایی شد که می‌توانند در برنامه‌های انتخاب جو با کیفیت علوفه بهتر مورد استفاده قرار گیرند. در این مطالعه در مجموع سی و سه QTL، برای صفات مربوط به کیفیت و کمیت علوفه شناسایی گردید که تعداد، نوع و اثر بیست و سه عدد آن در مکان‌های متفاوت پایدار بود، بنابراین از آنها می‌توان در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. پایداری QTLها در محیط‌های متفاوت ناشی از کنترل صفات به‌وسیلهٔ تعداد اندکی مکان ژنی با آثار زیاد است. QTLهای پایدار، موجب پایداری نسبی کنترل ژنتیکی صفات می‌شوند و بر اثر متقابل Q×E فائق می‌آیند. پیغمبری و همکاران (۲۸) گزارش نمودند که در این جامعه QTLهای کنترل کنندهٔ روز تا گل‌دهی، روز تا خوشه دهی، روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه، پروتئین دانه و عملکرد دانه در سال‌های متفاوت پایدار هستند و می‌توان از آنها در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. کاربرد گزینش به کمک نشانگر در این جامعه برای صفاتی چون عملکرد و کیفیت مالت نشان داده شده است (۲ و ۳۸). بنابراین انتظار می‌رود که بازده ناشی از گزینش به کمک نشانگر در این جامعه از کارایی لازم برخوردار باشد. در پایان خاطر نشان می‌گردد که پیدا کردن نواحی کروموزومی کنترل کنندهٔ صفات مورد مطالعه، تنها آغازی برای یک راه طولانی است. برای این‌که بتوان از این QTLها در جهت بهبود ارقام زراعی استفاده نمود، به مطالعات تکمیلی زیادی در سال ها، مکان‌ها و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت نیاز است.

سپاسگزاری

بدین وسیله از همکاری آقای دکتر علی اشرف جعفری و سازمان جنگل‌ها و مراتع در انجام تجزیه نمونه‌ها تشکر و قدردانی صمیمانه می‌نماید.

منابع مورد استفاده

1. Abdel-Haleem, H. A. 2004. Genetics and mapping of quantitative trait loci of feed quality-related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). PhD. Thesis, Montana State Univ., Bozeman, Montana, USA.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

2. Ayoub, M., E. Armstrong, G. Bridger, M. G. Fortin and D. E. Mather. 2003. Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. Crop Sci. 43:556-561.
3. Borem, A., D. E. Mather, D. C. Rosmusson, R. G. Fulcher and P. M. Hayes. 1999. Mapping quantitative trait loci for starch granule traits in barley. J. Cereal Sci. 29:153-160.
4. Bregitzer, P. and R. D. Campbell. 2001. Genetic markers associated with green and albino plant regeneration from embryogenic barley callus. Crop Sci. 41:173-179.
5. Briggs, D. E. 1978. Barley. John Wiley & Sons Inc., New York.
6. Buxton, D. R. 1996. Quality-related characteristics of forage as influenced by plant environment and agronomic factors. Anim. Feed Sci. Technol. 59:37-49.
7. Cardinal, A. J., M. Lee and K. J. Moore. 2003. Genetic mapping and analysis of qualitative trait loci affecting fiber and lignin content in maize. Theor. Appl. Genet. 106:866-874.
8. Casler, M. D. 2001. Breeding forage crop for increased nutritive value. Adv. Agron. 71:51-107.
9. Chen, F., D. Prehn, P. M. Hayes, D. Mulrooney, A. Corey and H. Vivar. 1994. Mapping genes for resistance to barley stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *horde*.). Theor. Appl. Genet. 88:215-219.
10. Chen, F. and P. M. Hayes. 1989. A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using *in vitro* floret and tiller culture. Theor. Appl. Genet. 77:701-704.
11. Churchill, G. A. and R. W. Doerage. 1994. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. Genetics 138:963-971.
12. Corel Draw Graphics Suite X_4. 2008. Corel Corporation. Available at http://www.corel.com/international.html.
13. Garcia, A., N. Thiex and K. Tjardes. 2003. Interpreting hay and haylage analysis. Ex. Ex. 4002 (rev). Collage of Agriculture and Biological Sciences. South Dakota State University, Madison, WI.
14. Gibson, L. A., J. G. P. Bowman, L. E. Oberthur and T. K. Blake. 1994. Determination of genetic marker associated with ruminant digestion of barley. Proc. West. Sect. Am. Soc. Anim. Sci. 45:317-320.
15. Han, F. and S. E. Ullrich. 1994. Mapping of quantitative trait loci for malting quality traits in barley. Barley Genet. Newsl. 23:84-97.
16. Han, F., S. E. Ullrich, A. Kleinhofs, B. L. Jones, P. M. Hayes and D. M. Wesenberg. 1997. Fine structure mapping of the barley chromosome 1 centromere region containing malt quality QTL. Theor. Appl. Genet. 95:903-910.
17. Han, F., S. E. Ullrich, I. Romagosa, J. A. Clancy, J. A. Froseth and D. M. Wesenberg. 2003. Quantitative genetic analysis of acid detergent fiber content in barley grain. J. Cereal Sci. 38:167-172.
18. Hayes, P. M. 1992. Economic trait loci (quantitative trait loci = QTL) analysis progress report. North American Barley Genome Mapping Project (NABGMP). Barley Genet. Newsl. 21:30-31.
19. Hayes, P. M., B. H. Liu, S. J. Knapp. F. Chen, B. Jones, T. Blake, J. Franckowiak, D. Rasmmusson, M. Sorrells, S. E. Ullrich, D. Wesenberg and A. Kleinhofs. 1993. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. Theor. Appl. Genet. 87: 392-401.
20. Hayes, P. M. and O. E. Iyambo. 1994. Summary of QTL effects in the Steptoe×Morex population. Barley Genet. Newsl. 23:98-143.
21. Jansen, R. C. and P. Stam. 1994. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. Genetics 138:1447-1455.
22. Kleinhofs, A. and A. Graner. 2001. An Integrated Map of the Barley Genome. PP. 187-199. *In*: Philips, R. L. and I. K. Vasil (Eds.), DNA-Based Markers in Plants. 2nd ed., Kluwer Academic Pub., USA.
23. Kleinhofs, A., A. Kilian, M. A. Saghai Maroof, R. M. Biyashev, P. M. Hayes, F. Qchen, N. Laption, A. Fenwick, T. K. Blake, V. Kanazin, E. Ananiev, L. Dahleen, D. Kudrna, J. Bollinger, S. J. Knapp, B. Liu, M. Sorrells, M. Heun, J. D. Franckowiak, D. Hoffman, R. Skaden and B. J. Steffeson. 1993. A molecular, isozyme and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare* L.) genome. Theor. Appl. Genet. 86:705-712.
24. Knapp, S. J., W. W. Stroup and W. M. Ross. 1985. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. Crop Sci. 25:192-194.
25. Mansur, L. M., K. G. Lark, H. Kross and A. Oliveira. 1993. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). Theor Appl. Genet. 86:907-913.
26. McDonalnd, P., R. A. Edwards, J. F. D. Greenhalgh and C. A. Morgan. 1995. Animal Nutrition. 5th ed., Longman Scientific & Technical, New York.
27. Orf, J. H., K. Chase, T. Jarvik, L. M. Mansur, P. B. Cregan, F. R. Adler and K. G. Lark. 1999. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. Crop Sci. 39: 1642-1651.
28. Peighambari, S. A., B. Yazdi Samadi, A. Nabipour, G. Charmet and A. Sarrafi. 2005. QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. Plant Sci. 169:1008-1013.
29. Perry, T. W., A. E. Cullison and R. S. Lowrey. 1999. Feeds and Feeding. 5th ed., Prentice Hall, Newjersey.
30. Roberts, C. A., J. Workman and J. B. Reeves. 2004. Near-infrared spectroscopy in agriculture. ASA-CSSA-SSSA Inc., Madison, WI.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]

31. SAS Institute. 1992. SAS State user's guide 9.1: Statistics. SAS Inst., Cary, NC.
32. Smith, W. C. 1995. Barley. PP. 174-291. *In*: Crop Production, Evolution, History and Technology. John Wiley Pub., New York.
33. Surber, L. M. M., J. G. P. Bowman, T. K. Blake, D. D. Hinman, D. L. Boss and T.C. Blackhurst. 2000. Prediction of barley quality for beef cattle from laboratory analysis. Proc. West. Sec. Am. Soc. Anim. Sci. 51: 454-457.
34. Therrien, M. C. 2003. Heritability estimates for forage quality in barley. Barley Genet. Newsl. 33:16-17.
35. Wang S., C. J. Basten and Z. B. Zeng. 2007. Windows QTL cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. Available at http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm .
36. Yadav, R. S., F. R. Bidinger, C. T. Hash, Y. P. Yadav, O. P. Yadav, S. K. Bhatnagar and C. J. Howarth. 2003. Mapping and characterization of QTL×E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. Theor. Appl. Genet. 106:512-520.
37. Zeng, Z. B. 1994. Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics 136:1457-1468.
38. Zhu, H., G. Briceno, R. Dovel, P. M. Hayes, B. H. Liu, C. T. Liu and S. E. Ullrich. 1999. Molecular breeding for grain yield in barley: an evaluation of QTL effects in a spring barley cross. Theor. Appl. Genet. 98:772-779.

[Downloaded from jstnar.iut.ac.ir on 2024-04-17]

[DOR: 20.1001.1.24763594.1388.13.47.17.5]