

تجزیه QTLs برای صفات مرفولوژیک در جمعیت هاپلوئید مضاعف جو

محتشم محمدی^{۱*} و مایکل بائوم^۲

(تاریخ دریافت: ۸۵/۴/۷؛ تاریخ پذیرش: ۸۶/۹/۲۷)

چکیده

بهبود تحمل به خشکی در واریته‌های جو از طریق تلفیق روش‌های بیوتکنولوژی گیاهی و مرسوم اصلاحی، هدف مهمی در به‌نژادی جو است. در این تحقیق، نقشه ژنتیکی ۱۵۸ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی Wi2291×Tadmor به‌وسیله ۵۰ نشانگر SSR و ۹۳ نشانگر AFLP تهیه شد. در خلال دوران رشد، صفات زراعی مانند قدرت رشد گیاهچه، ارتفاع بوته، طول پدانکل، خروج سنبله از برگ پرچم، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله در دو ایستگاه تحقیقاتی تابع مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ایکاردا) شامل تلهادیا و بردا، در سال ۱۳۸۲-۳ ارزیابی شدند. نتایج به دست آمده از هم‌بستگی ژنتیکی بین عملکرد دانه و صفات مورد ارزیابی نشان داد که رشد سریع گیاهچه، ارتفاع کوتاه، خروج بیشتر سنبله از برگ پرچم و تعداد بیشتر دانه در سنبله، سبب افزایش میزان تولید دانه در هر دو منطقه خواهد شد. ولی طول پدانکل در دو محیط نقش متفاوتی داشت. برای ارتفاع بوته تعداد هشت QTL واقع بر کروموزوم‌های ۳، ۴، ۵، ۶ و ۷ در تلهادیا و بردا شناسایی گردید. دو QTL با QTLهای کنترل کننده طول پدانکل هم‌مکانی داشتند. نشانگر *BMag13* که با یکی از QTLهای کنترل کننده تعداد دانه در سنبله پیوستگی داشت و روی کروموزوم دو قرار داشت، به تنهایی ۴۲ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه کرد. شناسایی QTLهای کنترل کننده صفات زراعی، قدم نخست در تجزیه و ردیابی صفات پیچیده‌تر برای سازگاری در شرایط خشک است.

واژه‌های کلیدی: جو، خشکی، صفات مرفولوژیک، QTL

مقدمه

فصول و مناطق زیادی است. بنابراین گزینش تحلیلی با استفاده از صفات مرفوفیزیولوژیک برای گزینش در نسل‌های در حال تفرق در برخی برنامه‌های اصلاحی تدریجاً پذیرفته شده است. در گذشته مطالعه تنوع صفات کمی با تجزیه و تحلیل میانگین، واریانس، کوواریانس و هم‌بستگی خویشاوندان صورت می‌گرفت و تنوع فنوتیپی به اجزای مختلف ژنتیکی و غیرژنتیکی تجزیه می‌شد. این تجزیه امکان تعیین اهمیت نسبی هر یک از

از زمان آغاز کشاورزی خشکی، یکی از بلاهای اصلی مؤثر بر تولیدات گیاهی بوده که در برخی موارد سبب قحطی و مرگ شده است. علی‌رغم ده‌ها سال تحقیق، خشکی کماکان چالش اصلی متخصصین کشاورزی است (۸). رهیافت‌های گزینش تجربی برای بهبود ژنتیکی عملکرد دانه در دیم‌زارها مؤثر بوده است. ولی این روش نیازمند بررسی در

۱. استادیار پژوهش مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، ایستگاه تحقیقات کشاورزی دیم گچساران

۲. استاد پژوهش مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ایکاردا)، سوریه

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mohammadi340@hotmail.com

(۲۲ و ۲۳) در بررسی ۱۶۷ رگه اینبرد نوترکیب در شش محیط آب و هوایی متفاوت مدیترانه‌ای، پس از تجزیه جداگانه هر محیط و تجزیه محیطی مرکب، QTL‌هایی را شناسایی نمودند که عمدتاً با صفات ارتفاع بوته و وزن هزار دانه پیوسته بودند. بائوم و همکاران (۴ و ۵) طی تحقیقاتی که در مرکز بین‌المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ایکاردا) انجام گردید، برخی QTL‌های کنترل کننده صفات قدرت رشد گیاهچه و ارتفاع بوته را شناسایی کردند. این محققین برخی از QTL‌ها را اختصاصی منطقه مدیترانه و برخی را نیز عمومی دانسته و در زمره QTL‌های اصلی محسوب نمودند. پیغمبری و همکاران (۱) با بررسی ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی Steptoe × Morex، QTL‌هایی را برای صفات ارتفاع بوته، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در شرایط کم آبیاری شناسایی کردند. QTL‌های کنترل کننده این صفات روی تمام کروموزوم‌های مختلف به استثنای کروموزوم ششم قرار داشتند.

اهداف اصلی این تحقیق عبارت‌اند از: تعیین هم‌بستگی ژنتیکی صفات مختلف با عملکرد دانه، مکان‌یابی QTL‌ها، برآورد میزان تأثیر هر یک از QTL‌ها و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با QTL‌ها و پیشنهاد آنها برای گزینش به کمک نشانگر.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق، ۱۵۸ لاین هاپلوئید مضاعف به همراه دو والد متحمل به خشکی (۸) جو (Tadmor و Wi2291) مورد بررسی قرار گرفتند. تهیه هاپلوئید مضاعف با روش کشت دانه گرده نارس بوده و تکثیر آنها در گلخانه توسط محققین ایکاردا انجام شده است. دو آزمایش مزرعه‌ای در ایستگاه‌های تحقیقاتی تل هادیا (طول جغرافیایی ۳۶°۱′N، عرض جغرافیایی ۳۷°۲۶′E و ارتفاع از سطح دریا ۳۰۰ متر) و بردا (طول جغرافیایی ۳۵°۵۶′N و عرض جغرافیایی ۳۷°۱۰′E و ارتفاع از سطح دریا ۳۵۴ متر) واقع در شمال کشور سوریه طی سال زراعی ۱۳۸۲-۳ انجام گرفت. صفات زراعی مورد اندازه‌گیری عبارت بودند از: قدرت

اجزای واریانس فنوتیپی را فراهم می‌ساخت. ولی اطلاعاتی در خصوص محل و اثر مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات فراهم نمی‌کند. هم‌اکنون، اصلاح‌گران نبات در پی کسب اطلاعات در خصوص مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات کمی (QTL) بوده تا با دست‌کاری آنها، صفت مورد نظر را بهبود بخشند. برای رسیدن به چنین هدفی باید تعدادی نشانگر ژنتیکی که به خوبی در طول ژنوم مربوط پخش شده‌اند، شناسایی گردند.

برای اصلاح گیاهان از طریق گزینش به کمک نشانگر، دو راهبرد کلی پیشنهاد شده است. راهبرد نخست مبتنی بر انتقال تعداد محدودی QTL از طریق تلاقی برگشتی متکی به نشانگرهاست. در این فرایند، عوارض نامطلوب پیوستگی به حداقل رسیده و انتقال بلوک‌های ژنومی مورد نظر از ژرم پلاسم بیگانه به ساختار ارثی مورد نظر تسریع می‌شود (۲۱). این دستاورد در جو، برای انتقال QTL‌های کنترل کننده تحمل گیاه بالغ به زنگ زرد به زمینه ژنتیکی غیرمرتبط با جمعیت تحت بررسی، استفاده شده است (۲۴). در راهبرد دوم گزینش صفات متعدد از طریق تعداد بیشتری QTL مورد نظر است. بر اساس اطلاعات حاصل از QTL‌ها آمیزش‌هایی طراحی شده و احتمال تجمع عمده QTL‌های مطلوب و نه همه آنها در ژنوتیپ واحد به حداکثر می‌رسد.

هایس و همکارانش (۱۱)، اثر مکان‌های ژنی کنترل کننده QTL هشت صفت زراعی را در جمعیت حاصل از تلاقی Steptoe×Morex در محیط بدون آبیاری (تحمل به خشکی) مورد بررسی قرار دادند. فاصله‌های اطمینان QTL‌های مربوط به عملکرد دانه، ارتفاع بوته و خوابیدگی گیاه بر هم منطبق بودند. جائر و جنسن (۱۲)، با استفاده از نشانگرهای AFLP و RAPD در جمعیت مشتمل بر ۹۰ رگه هاپلوئید مضاعف، عملکرد دانه و اجزای آن را در جو مطالعه نمودند و دو QTL برای عملکرد دانه و یک QTL برای تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در مترمربع را شناسایی نمودند. تمام این QTL‌ها روی کروموزوم شماره یک قرار داشتند. تیولات و همکاران

استفاده شد. نسبت‌های نوترکیبی بر اساس معادله کوزامبی به واحد سانتی‌مورگان تبدیل گردید. گروه‌های لینکاژی با LOD معادل ۹ تشکیل شدند. انتساب گروه‌ها به کروموزوم‌ها با استفاده از گزارش‌های موجود در رابطه با مکان کروموزومی نشانگرهای SSR و با فرض عدم وجود معاوضه، چرخش یا مضاعف شدن صورت گرفت. نقشه‌یابی QTL با استفاده از نرم افزار QTL-Carthographer نسخه ۱/۱۵ انجام شد. در این برنامه، روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب مبتنی بر رگرسیون چندگانه مورد استفاده قرار گرفت. حداقل LOD برای شناسایی QTL برابر ۲/۵ و حداقل فاصله پویش، دو سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. علاوه بر تعیین جایگاه و میزان اثر هر QTL، واریانس فوتیپی که توسط هر یک از QTLها و نیز توسط مجموع QTLها در یک مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شد، محاسبه گردید.

نتایج و بحث

هم‌بستگی صفات با عملکرد دانه

هم‌بستگی قوی و معنی‌دار بین قدرت رشد گیاهچه با عملکرد دانه در هر دو محیط (جدول ۱)، با نتایج حاصل از بررسی‌های انجام شده توسط بورت و همکاران (۷)، ریچاردز و همکاران (۱۹) و کواری و همکاران (۱۷) هم‌خوانی داشته است. قدرت رشد سریع و توسعه کانوپی گیاه در کاهش تبخیر از سطح خاک (ذخیره آب برای تعرق گیاه) دارای اهمیت است. قدرت رشد سریع هم‌چنین با سیستم ریشه عمیق‌تر برای جذب آب و مواد غذایی بیشتر هم‌بسته است (۱۷). قدرت رشد بیشتر، از رشد علف‌های هرز جلوگیری نموده و نتیجتاً مصرف علفکش‌های شیمیایی را کاهش می‌دهد. مزیت دیگر رشد سریع اولیه این است که زهکش آب در پروفیل خاک را کاهش می‌دهند. بنابراین کاهش نشت نترات (NO_3) از منطقه ریشه در طول زمستان را به دنبال خواهد داشت.

در این تحقیق، ارتفاع بوته دارای هم‌بستگی منفی معنی‌دار با عملکرد دانه در ایستگاه بردا بود (جدول ۱). محققین دیگر نیز

رشد گیاهچه (EGV) در مرحله پنج برگی به صورت بصری (رشد قوی = ۱ تا رشد ضعیف = ۵)، ارتفاع گیاه (PLH) در زمان رسیدن دانه (سانتی‌متر) از سطح خاک تا پایه سنبله، طول پدانکل (PL)، فاصله آخرین گره تا پایه سنبله (سانتی‌متر)، خروج سنبله از برگ پرچم (SE) (سانتی‌متر) و تعداد دانه در سنبله (KPS).

برای تهیه نقشه لینکاژی، DNA ژنومی ۱۶۰ لاین بر اساس روش سقایی-معروف و همکاران (۲۰) با اندکی تغییر استخراج گردید. بخش هوایی ۲۰-۱۰ گیاهچه ۴ تا ۶ هفته‌ای برای هر لاین هاپلوئید مضاعف به صورت تازه جمع‌آوری و DNA آنها جداسازی شد. DNA استخراج شده با RNAs تیمار شده، سپس کمیت DNA استخراج شده به صورت مقایسه‌ای روی ژل آگارز ۱٪ سنجیده شد. تعداد ۶۸ نشانگر SSR و ۱۰۳ نشانگر AFLP برای تعیین ژنوتیپ روی جمعیت تحت بررسی استفاده شد که نهایتاً با حذف نشانگرهای دارای کج شکلی تفرق، نشانگرهای انفرادی غیرپیوسته و گروه‌های کوچک فاقد نشانگر SSR، تعداد ۵۰ نشانگر SSR و ۹۳ نشانگر AFLP روی نقشه نهایی قرار گرفت. واکنش زنجیره‌ای پلیمراز آغازگرها به وسیله ترموسایکلر ۹۶ چاهک‌دار (Geneamp-9700) و با روش رامسی و همکاران (۱۸) برای آغازگرهای SSR اجرا گردید. برای نشانگرهای SSR، دمای اتصال بر حسب طول آغازگر و مطابق با توصیه شرکت سازنده و تجارب آزمایشگاه بیوتکنولوژی ایکاردا در نظر گرفته شد. فراورده‌های PCR با استفاده از دستگاه توالی‌یاب اتوماتیک ABI Prism377 تفکیک و با استفاده از نرم‌افزارهای Genescan و Genotyper نمره‌دهی شدند. تجزیه واریانس برای هر یک از صفات در دو آزمایش مزرعه‌ای به صورت جداگانه انجام گرفت. ضریب تغییرات ژنتیکی صفات مزبور نیز محاسبه شد. هم‌بستگی ژنتیکی بین صفات با توجه به فرمول‌های میلر و همکاران (۱۴) محاسبه شد. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار آماری Genestat صورت گرفت. برای تشکیل نقشه ژنتیکی از نرم‌افزار Mapmaker 3.0/b

جدول ۱. ضریب هم‌بستگی ژنتیکی صفات مورد بررسی با عملکرد دانه در دو ایستگاه تله‌ادیا و بردا

Trait \ Station	EGV	PLH	PL	SE	KPS
Tel Hadya	۰/۴۶**	۰/۰۱	۰/۳۴**	۰/۱۸*	۰/۲۹**
Breda	۰/۶۷**	۰/۲۰*	۰/۱۸*	۰/۲۹**	۰/۵۴**

خشکی در زمان پنجه زدن، وقوع تنش خشکی در زمان تشکیل سنبله و دانه‌بندی و هم‌چنین وقوع بارندگی غیر منتظره در نیمه دوم زمان پر شدن دانه، تأثیر تعداد دانه در سنبله روی عملکرد دانه را بیشتر نمود.

شناسایی QTLs صفات

برای تهیه نقشه ژنتیکی از ۶۸ نشانگر SSR و ۱۰۳ نشانگر AFLP استفاده شد. از بین ۱۷۱ نشانگر مورد استفاده، ۵۰ نشانگر SSR و ۹۳ نشانگر AFLP با LOD حداقل ۲/۵، به هشت گروه لینکاژی اختصاص یافت که هر دو گروه به کروموزوم هفتم تعلق داشت و به ترتیب شامل ۸ و ۲۴ نشانگر بود (شکل ۱).

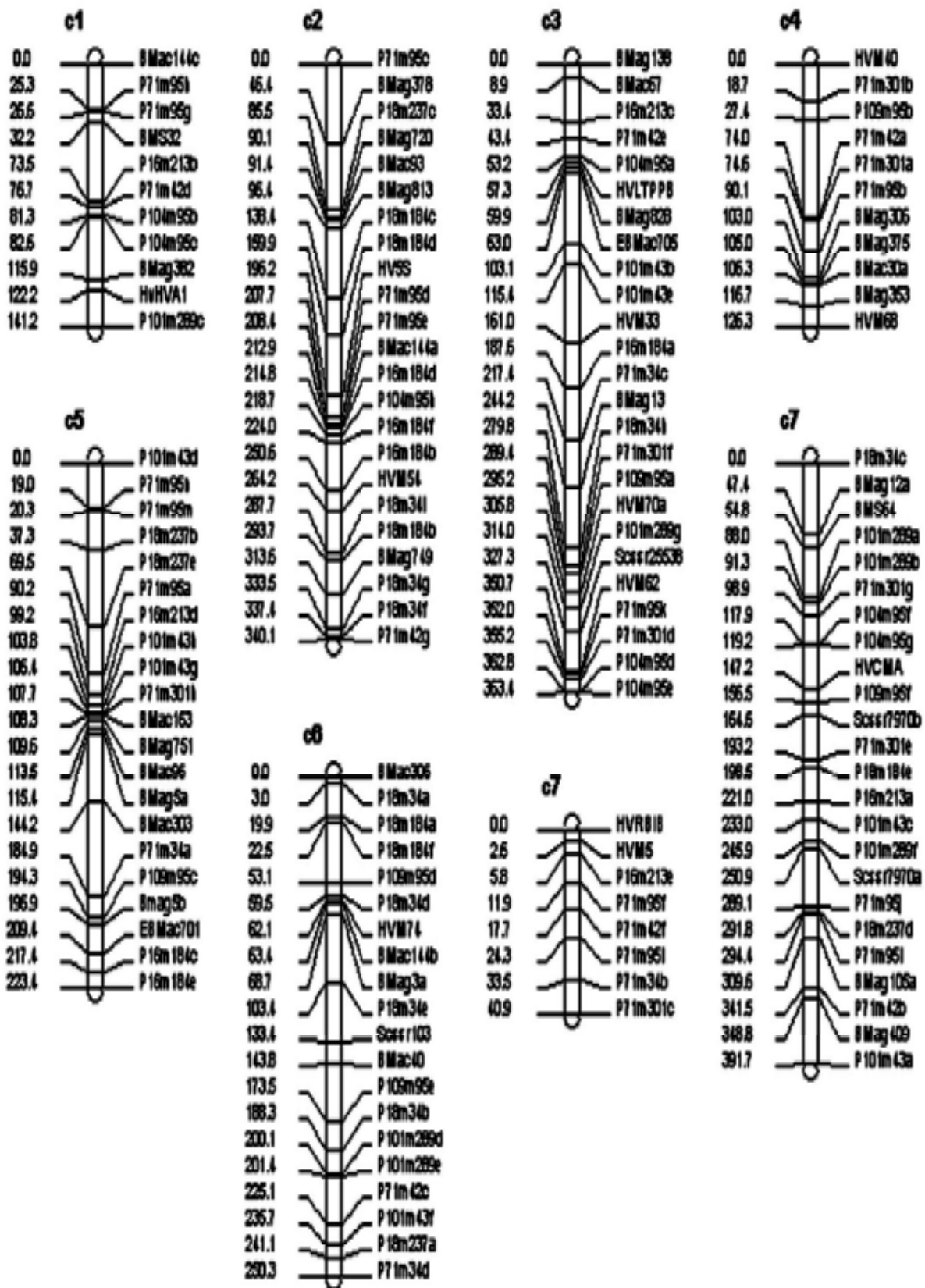
برای قدرت رشد گیاهچه در مناطق تله‌ادیا و بردا به ترتیب چهار و یک QTL شناسایی شد. در تله‌ادیا بیشترین اثر مربوط به QTL واقع بر کروموزوم شش بود که دارای پیوستگی بسیار نزدیک (نیم سانتی مورگان) با نشانگر *P18m184f* با LOD معادل ۸/۲ است. آلل افزایش‌دهنده قدرت رشد از والد Wi2291 مشتق شده است. سایر QTLها روی کروموزوم دوم قرار گرفتند. در حدود ۵۴ درصد تغییرات فنوتیپی قدرت رشد گیاهچه در تله‌ادیا توسط مجموع QTLها توجیه شد. تنها QTL در بردا که روی کروموزوم هفت واقع است، با ۱۴ درصد توجیه تغییرات فنوتیپی قدرت رشد گیاهچه دارای LOD معادل ۳/۷ بود و آلل افزایش‌دهنده آن از والد Wi2291 منشأ گرفته است. از پنج QTL شناسایی شده بر اساس میانگین محیط‌های فوق‌الذکر، دو مورد در تله‌ادیا و یک مورد در بردا مشترک بوده است. (جدول ۲) باثوم و همکاران (۶ و ۷) وجود QTLهایی

هم‌بستگی بین ارتفاع کوتاه‌تر و عملکرد دانه بیشتر را نشان دادند (۱۵ و ۱۳). کای و همکاران (۱۶) هم‌بستگی مثبت بین این دو صفت را گزارش کردند.

عملکرد دانه و طول پدانکل در تله‌ادیا دارای هم‌بستگی منفی معنی‌دار بودند (جدول ۱). ولی این دو صفت در بردا هم‌بستگی مثبت داشتند. به نظر می‌رسد پس از وقوع تنش رطوبتی ملایم و کاهش ارتفاع بوته و طول پدانکل، در رقابت بین سنبله و پدانکل برای جذب آسمیلات‌ها ذخیره شده در ساقه و برگ‌ها، سهم بیشتری به دانه‌های در حال رشد انتقال یافته و ذخیره می‌شوند. از سوی دیگر برخی محققین معتقدند که پدانکل طویل که از جد وحشی جو، *Hordeum spontaneum* به واریته‌های موجود انتقال یافته است، با برخی ژن‌های دخیل در تحمل به خشکی شدید پیوستگی نزدیک دارد (۲). پتانسیل تولیدی کم دانه نیز از ویژگی‌های همین جد وحشی است و لذا پدانکل در محیط‌های نسبتاً مساعد و نامساعد نقش متفاوتی را ایفا نموده است. جینکل و همکاران (۱۰) نتیجه مشابهی را برای ارقام گندم در شرایط نسبتاً مساعد و مساعد گزارش نمودند.

خروج سنبله از برگ پرچم در هر دو محیط با عملکرد دانه هم‌بستگی مثبت معنی‌دار داشت. (جدول ۱). هم‌بستگی مثبت کاملاً معنی‌دار طول سنبله با عملکرد دانه در بردا، با نتایج به‌دست آمده توسط دوکویوکو و آکایا (۹) هم‌خوانی داشت.

در هر دو منطقه، افزایش تعداد دانه در سنبله، سبب افزایش عملکرد دانه شده است (جدول ۱). بلوم و پنیوئل (۶) نیز نتایج مشابهی را گزارش کردند. در این تحقیق، عدم وجود تنش



شکل ۱. نقشه لینکازی تلاقی Wi2291×Tadmor

جدول ۲. جایگاه کروموزومی، اثر افزایشی، LOD و درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده برای QTL های شناسایی شده
صفات مختلف در دو منطقه تل هادیا و بردا و میانگین آنها

نزدیک ترین نشانگر	فاصله از نزدیک ترین نشانگر	اثر افزایشی	R ²	LOD	کروموزوم	محیط	صفت
P18m184f	۰/۵	-۰/۲۴	۰/۱۳	۲/۸	۶	تل هادیا	قدرت رشد گیاهچه
BMag813	۱/۴	-۰/۲۰	۰/۱۲	۵/۰	۲	تل هادیا	قدرت رشد گیاهچه
P18m34i	۱۶/۷	-۰/۱۹	۰/۱۰	۴/۲	۲	تل هادیا	قدرت رشد گیاهچه
P18 m184b	۱/۷	-۰/۲۲	۰/۱۲	۵/۲	۲	تل هادیا	قدرت رشد گیاهچه
Scssr7970b	۲/۶	-۰/۱۲	۰/۱۴	۳/۷	۷	بردا	قدرت رشد گیاهچه
P18m184f	۰/۵	-۰/۱۴	۰/۱۳	۸/۳	۶	میانگین	قدرت رشد گیاهچه
P18m184b	۷/۳	-۰/۱۲	۰/۰۹	۲/۸	۲	میانگین	قدرت رشد گیاهچه
Scssr7970b	۲/۶	-۰/۱۲	۰/۱۰	۴/۴	۷	میانگین	قدرت رشد گیاهچه
P71m9sa	۰/۲	-۰/۱۳	۰/۰۸	۵/۴	۵	میانگین	قدرت رشد گیاهچه
BMag828	۰/۱	۰/۱۰	۰/۰۶	۳/۷	۳	میانگین	قدرت رشد گیاهچه
P71m301a	۰/۴	-۲/۵۳	۰/۱۴	۶/۵	۴	تل هادیا	ارتفاع بوته
P18m184f	۰/۵	-۲/۰۱	۰/۰۹	۴/۸	۶	تل هادیا	ارتفاع بوته
Hv5s	۰/۲	۲/۳۳	۰/۱۶	۶/۷	۲	تل هادیا	ارتفاع بوته
P18m237d	۰/۸	۲/۶۳	۰/۱۳	۶/۵	۷	تل هادیا	ارتفاع بوته
P18m184f	۰/۵	-۱/۹	۰/۲۰	۹/۹	۶	بردا	ارتفاع بوته
Bmag5b	۰/۱	۱/۰۲	۰/۰۶	۳/۰	۵	بردا	ارتفاع بوته
P71m34c	۸/۶	-۱/۴۵	۰/۱۱	۳/۰	۳	بردا	ارتفاع بوته
Scssr25538	۴/۳	۱/۴۰	۰/۱۰	۲/۸	۳	بردا	ارتفاع بوته
P71m301q	۰/۴	۰/۴۳	۰/۰۹	۵/۵	۴	میانگین	ارتفاع بوته
P18m184f	۲/۵	۰/۴۷	۰/۲۲	۹/۹	۶	میانگین	ارتفاع بوته
BMag813	۲/۶	۳/۱	۰/۲۴	۹/۲	۲	میانگین	ارتفاع بوته
HV5s	۰/۲	۲/۰	۰/۱۴	۷/۶	۲	میانگین	ارتفاع بوته
BMag105	۰/۴	-۱/۱	۰/۰۴	۲/۶	۷	میانگین	ارتفاع بوته
Scssr25538	۶/۳	۱/۱	۰/۰۶	۳/۱	۳	میانگین	ارتفاع بوته
P71m301a	۰/۴	-۰/۵۸	۰/۰۴	۲/۵	۴	تل هادیا	طول پدانکل
P18m184f	۰/۵	-۱/۱۴	۰/۱۶	۷/۳	۶	تل هادیا	طول پدانکل

ادامه جدول ۲

نزدیکترین نشانگر	فاصله از نزدیکترین نشانگر	اثر افزایشی	R ²	LOD	کروموزوم	محیط	صفت
P18m184d	۰/۹	-۰/۷۲	۰/۰۶	۳/۰	۲	تل هادیا	طول پدانکل
P71m42e	۱/۶	۰/۸۵	۰/۰۷	۲/۶	۳	تل هادیا	طول پدانکل
P71m301a	۰/۴	-۰/۵۵	۰/۰۵	۲/۸	۴	بردا	طول پدانکل
BMag105	۰/۶	-۰/۶۷	۰/۰۸	۳/۸	۷	بردا	طول پدانکل
P109m95a	۲/۲	۰/۹۵	۰/۱۷	۶/۳	۳	بردا	طول پدانکل
BMag105	۲/۶	-۰/۹۸	۰/۱۴	۴/۶	۷	میانگین	طول پدانکل
P71m42e	۳/۴	۰/۷۲	۰/۰۸	۴/۲	۳	میانگین	طول پدانکل
P101m43e	۲/۴	۰/۷۸	۰/۱۰	۳/۴	۳	میانگین	طول پدانکل
P71m34c	۵/۶	-۰/۷۴	۰/۱۰	۳/۲	۳	میانگین	طول پدانکل
P18m184d	۳/۱	-۱/۱۲	۰/۱۵	۵/۷	۲	تل هادیا	خروج سنبله از برگ
BMag105	۳/۶	-۱/۱۴	۰/۱۵	۵/۳	۷	تل هادیا	خروج سنبله از برگ
BMag105	۱/۶	-۰/۷۱	۰/۱۲	۴/۵	۷	بردا	خروج سنبله از برگ
BMag375	۰/۰	۰/۵۴	۰/۰۵	۲/۸	۴	میانگین	خروج سنبله از برگ
P18m184d	۰/۱	-۰/۶۳	۰/۰۷	۳/۹	۲	میانگین	خروج سنبله از برگ
BMag105	۲/۶	-۱/۰	۰/۱۹	۶/۷	۷	میانگین	خروج سنبله از برگ
P104m95a	۴/۲	۰/۷۸	۰/۱۰	۳/۲	۳	میانگین	خروج سنبله از برگ
Bmac30a	۳/۷	۰/۳۱	۰/۱۳	۳/۵	۴	تل هادیا	طول سنبله
P104m95a	۰/۲	۰/۲۲	۰/۰۹	۴/۶	۳	تل هادیا	طول سنبله
P101m289g	۲/۰	-۰/۲۲	۰/۰۸	۲/۸	۳	تل هادیا	طول سنبله
P71m34b	۲/۵	-۰/۲۴	۰/۰۸	۲/۸	۷	بردا	طول سنبله
P18m184b	۰/۲	۰/۲۵	۰/۰۷	۳/۸	۷	بردا	طول سنبله
P71m301e	۸/۳	۰/۲۶	۰/۱۰	۲/۶	۲	بردا	طول سنبله
P104m95g	۰/۲	۰/۲۴	۰/۰۹	۵/۱	۷	میانگین	طول سنبله
P71m301e	۱/۲	۰/۲۴	۰/۰۸	۴/۴	۷	میانگین	طول سنبله
P101m289g	۰/۰	۰/۲۰	۰/۰۷	۴/۰	۳	میانگین	طول سنبله
P71m301a	۰/۴	-۰/۸۲	۰/۰۴	۲/۷	۴	تل هادیا	تعداد دانه در سنبله
BMag813	۳/۶	۲/۱۱	۰/۲۴	۱۸/۴	۲	تل هادیا	تعداد دانه در سنبله
BMag813	۱/۶	۲/۳۴	۰/۴۰	۲۰/۱	۲	میانگین	تعداد دانه در سنبله
P18m184c	۵/۴	۰/۷۷	۰/۰۸	۲/۵	۲	میانگین	تعداد دانه در سنبله

تلهادیا نیز مؤثر بوده و دارای بیشترین R^2 (۱۶ درصد) و بالاترین LOD (۷/۳) بوده است. آلل افزایشده این QTL در والد Wi2291 قرار داشت. منشأ آلل افزایشده هر دو QTL واقع بر کروموزوم سوم از رقم Tadmor بوده است. در تجزیه بر اساس میانگین داده‌های فنوتیپی دو منطقه، چهار QTL شناسایی گردید که با QTL‌های مشخص شده در محیط‌های تلهادیا و بردا، یک مورد مشترک داشته است.

میزان خروج سنبله از غلاف برگ پرچم که به‌عنوان نشانه‌ای از عکس‌العمل گیاه در تحمل به خشکی محسوب می‌شود، دارای دو QTL روی کروموزوم‌های دو و هفت در تلهادیا و یک QTL روی کروموزوم هفت در بردا بود. QTL اخیر در هر دو منطقه مشترک بود و در تلهادیا و بردا به ترتیب ۱۵ و ۱۲ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مزبور را توجیه نموده است. نشانگر *Bmag105* با این QTL پیوستگی داشته و آلل کاهنده آن از والد Wi2291 مشتق شده است. آلل کاهنده دو QTL دیگر در رقم Tadmor قرار دارند.

برای طول سنبله در هر منطقه سه QTL شناسایی شد که روی کروموزوم‌های دو، سه، چهار و هفت قرار داشتند. این QTL‌ها پراثر نبوده و منشأ آلل‌های افزایشده آن از هر دو والد بوده است. از بین سه QTL شناسایی شده در میانگین داده‌های دو منطقه یک QTL با هر کدام از دو محیط مشترک بود. پیغمبری و همکاران (۱) نیز وجود QTL‌های کنترل‌کننده طول سنبله را روی کروموزوم‌های دو و سه گزارش کردند.

برای تعداد دانه در سنبله در تلهادیا دو QTL بر روی کروموزوم‌های دو و چهار تشخیص داده شد. نشانگر *Bmag13* که با QTL واقع بر کروموزوم دوم پیوستگی نزدیک داشت، ۴۲ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه کرد و آلل افزایشده این QTL که از والد Wi2291 به ارث رسیده است، به‌طور متوسط ۲/۱ دانه به تعداد دانه‌های سنبله می‌افزاید. آلل افزایشده QTL دیگر از والد Tadmor بوده است. تیولات و همکاران (۲۲ و ۲۳) QTL‌هایی برای تعداد دانه در سنبله در کروموزوم‌های سه و چهار شناسایی کردند.

برای قدرت رشد گیاهچه روی کروموزوم‌های دوم و ششم را گزارش کردند.

ارتفاع بوته در تلهادیا دارای چهار QTL واقع بر کروموزوم‌های دو، چهار، شش و هفت بود. هم‌چنین در منطقه بردا نیز چهار QTL روی کروموزوم‌های سه، پنج و شش تشخیص داده شدند. مکان‌های ژنی افزایشده ارتفاع در هر دو والد وجود دارد. QTL واقع بر کروموزوم دوم در هر دو منطقه و میانگین آنها مشترک بود. این QTL با نشانگر *P18m184f* پیوستگی داشت. آلل کاهنده این QTL در والد Tadmor وجود دارد و در تلهادیا و بردا به‌طور متوسط به ترتیب ۱/۹ و ۲ سانتی‌متر از ارتفاع بوته می‌کاهد و در منطقه بردا دارای بالاترین مقدار LOD و R^2 آن معادل ۲۰٪ بود. مجموع QTL‌های موجود در تلهادیا و بردا به ترتیب حدود ۳۹ و ۳۳ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه نموده‌اند. از بین شش QTL مشخص شده بر اساس میانگین دو منطقه، دو QTL در تلهادیا و یک QTL در بردا مشترک بود. یک QTL نیز در هر سه تجزیه مشترک بود. بیگس و همکاران (۳)، بانوم و همکاران (۴ و ۵)، بین و همکاران (۲۵) و تیولات و همکاران (۲۲ و ۲۳)، وجود QTL‌های کنترل‌کننده ارتفاع بوته را در هر هفت کروموزوم جو به‌ویژه کروموزوم‌های سوم، پنجم و هفتم گزارش کردند. پیغمبری و همکاران (۱) نیز وجود QTL‌های کنترل‌کننده ارتفاع بوته روی کروموزوم چهارم را گزارش کردند. تعداد چهار QTL واقع بر کروموزوم‌های دو، سه، چهار و شش برای کنترل طول پدانکل در تلهادیا شناسایی شد. سه QTL واقع بر کروموزوم‌های سه، چهار و هفت نیز در بردا تشخیص داده شد. QTL پیوسته با نشانگر *P71m301* در کروموزوم چهار در هر دو منطقه مشترک بود. همین QTL در مورد ارتفاع بوته نیز هم‌مکانی نشان داده است. آلل افزایشده این مکان ژنی از والد Wi2291 ناشی شده است و در تلهادیا و بردا به‌طور متوسط ۰/۶ سانتی‌متر بر طول پدانکل می‌افزاید. علاوه بر این، QTL پیوسته با نشانگر *p18m184f* که به‌عنوان مکان ژنی برای ارتفاع بوته تشخیص داده شد، برای طول پدانکل در

ارتفاع بوته در میانگین داده‌ها و طول پدانکل در بردا و میانگین داده‌ها پیوستگی نشان داد. این نشانگرها که با صفات کمی مورد نظر پیوستگی نشان دادند، به‌عنوان معیارهای گزینش غیرمستقیم قابل استفاده می‌باشند. زیرا علاوه بر لینکاژ نزدیک با ژن‌های مورد نظر، دارای وراثت‌پذیری کامل بوده و به آسانی قابل مشاهده می‌باشند. با شناسایی این QTLها امکان گزینش به کمک نشانگرها فراهم گردید. ارزیابی صفات در مرحله گیاهچه، سرعت بیشتر نسبت به ارزیابی فنوتیپی، امکان انتخاب هم‌زمان صفات متعدد با یک نمونه DNA، شناسایی ژن‌های فرعی در حضور ژن‌های اصلی و تشخیص ژن‌های مطلوب و نامطلوب، از مزایای گزینش به کمک نشانگرهاست.

نشانگر *P18m184f* با برخی از QTLهای کنترل کننده صفات قدرت رشد گیاهچه، ارتفاع بوته و طول پدانکل در تلهدایا و هم‌چنین صفات ارتفاع بوته در بردا پیوستگی نزدیک داشته است. نکته جالب توجه این است که صفات مورد اشاره در دو محیط فوق‌الذکر دارای هم‌بستگی ژنتیکی معنی‌داری نیز بودند. یک دلیل احتمالی برای چنین حقیقتی ممکن است حضور موازی QTLهایی با اثر گسترده‌تر بر روی یک صفت و QTLهای دیگر با اثر خصوصی روی اجزای همان صفت باشد. به‌عنوان نمونه، QTLهایی برای ارتفاع بوته می‌تواند به‌صورت اختصاصی برای طول پدانکل نیز تعیین شود. QTLهای با اثر خصوصی بیشتر، رشد گیاه را تنها در ابتدا یا انتهای چرخه رشد تحت تأثیر قرار می‌دهند (۳). نشانگر *Bmag105* با برخی از QTLهای کنترل کننده خروج سنبله از برگ پرچم در دو محیط،

منابع مورد استفاده

۱. پیغمبری، س.ع. ۱۳۸۴. تجزیه QTL برای عملکرد و اجزای عملکرد دانه و بعضی صفات کمی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی در جو. رساله دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران.
2. Acevedo, E. and S. Ceccarelli. 1989. Role of physiologist-breeder in a breeding program for drought resistance conditions. PP.117-141. In: Baker. F.W.G (Ed.), Drought Resistance in Cereals.
3. Backes, G., A. Graner, B. Foroughi –Wehr, G. Fischbeck, G. Wenzel and A. Jahoor. 1995. Localization of quantitative trait loci (QTLs) for agronomic important characters by the use of a RFLP map in barley (*Hordeum vulgare*). Theor. Appl. Genet. 90:294-302.
4. Baum, M., S. Grando, G. Bakes, A. Jahoor and S. Ceccarelli. 2003. QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environments identified in recombinant inbred lines of the cross Arta x *H. spontaneum* 41-1. Theor. Appl. Genet. 107:1215-1225
5. Baum, M., H. Sayed, J. L. Araus, S. Grando, S. Ceccarelli, G. Backes, V. Molher, A. Jahoor and G. Fischbeck. 1996. QTL analysis of agronomic important characters for dryland conditions in barley. PP. 241-243. In: Proc. Vth IOC-VII IBGS Meeting. Saskatoon, Saskatchewan, Canada.
6. Blum, A. and Y. Penuel. 1990. Physiological of attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a Mediterranean environment. Aust. J. Agric. Res. 41:799-810.
7. Bort, J., J.L. Araus, H. Hazzam, S. Grando and S.Ceccarelli. 1998. Relationship between early vigor, grain yield, leaf structure and stable isotope composition in field-grown barley. Plant Physiol. Biochem. 36 (12): 889-897.
8. Ceccarelli, S., S. Grando and A. Impiglia. 1998. Choice of selection strategy in breeding barley for stress environments. Euphytica 103:307-318.
9. Dokuyucu, T. and A. Akkaya. 1999. Path coefficient analysis and correlation of grain yield and yield components of wheat (*Triticum aestivum* L.). Rachis Newsletter 18(2): 17 – 20.
10. Ginkel, M. V., D.S. Cahoun, G. Gebeyehu, A. Miranda, C. Tian-You, R. Pargas, R. M. tethowan, K. Sayre, J. Crossa and S. Rajarawc. 1998. Plant traits related to yield of wheat in early, late or continuous drought conditions. Euphytica 100: 109-121.
11. Hayes, P.M., B.H. Lui, S.J. Knapp, F. Chen, B. Jones, T. Blake, J. Franckowiak, D. Rasmusson, D. Sorrells, S.E. Ullrich, D. Wesenberg and A. Kleinhofe. 1993. Quantitative trait locus, effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. Theor. Appl. Genet. 87:392-401.
12. Kjaer, B. and J. Jensen. 1996. Quantitative trait loci for grain yield and yield components in a cross between a six –

- rowed and two-rowed barley. *Euphytica* 90:39-48.
13. Mackill, D.J., H.T. Nguyen and J.X. Zhang. 1999. Use of molecular markers in plant improvement programs for rainfed lowland rice. *Field Crops Res.* 64:177-185.
 14. Miller, P.A., J.C. Williams, H.F. Robinson and R.E. Comstock. 1985. Estimates of genetics and environmental variances in upland cotton and their implications in selection. *Agron. J.* 50:126-131.
 15. Mohiuddin, S. H. and L. I. Croy. 1980. Flag leaf and peduncle area duration in relation to winter wheat grain yield. *Agron. J.* 72: 299 – 301.
 16. Qi, X., P. Stam and P. Lindhout. 1998. Use of locus- specific –AFLP markers to construct a high- density molecular map in barley. *Theor. Appl. Genet.* 96:376-384.
 17. Quarrie S.A., J. Stojanovic and S. Pekic. 1999. Improving drought resistance in small-grained cereal: a case study, progress and prospects. *Plant Growth Reg.* 29:1-21.
 18. Ramsay, L., M. Macaulay, S. Degli Ivanissevich, K. Maclean, L. Carsle, J. Fuller, K.J. Edwards, S. Turesson, M. Morganter, A. Massari, E. Masteri, N. Marmioli, T. Sjakste, M. Ganal.W. Powel and W. Waugh. 2000. A simple sequence repeat- based linkage map of barley. *Genetics* 156:1997-2005.
 19. Richards, R. A., G. J. Rebetzke and A. G. Condon. 1998. Genetic improvement of water-use efficiency and yield of dryland wheat. *In: Proc. 9th International Wheat Gene Symp.* Saskatoon, Canada, 1: 57 – 60.
 20. Saghai –Maroof M.A., K.M. Soliman, R.A. Gorgensen and R.W. Allard. 1984. Ribosomal DNA spacer –length polymorphism in barley: Mendelian inheritance chromosomal location and population dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81:8014-8018.
 21. Tanksley, S. D. and J. C. Nelson. 1996. Advanced backcross QTLs analysis: a method for the simulation discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor. Appl. Genet.* 92:191-203.
 22. Teulat, B., C. Borries and D. This. 2001a. A new QTLs identified for plant water – status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth–chamber under two water regimes. *Theor. Appl. Genet.* 103:161-170
 23. Teulat, B., O. Merah, I. Souyris, D. This. 2001b. QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor. Appl. Genet.* 103:774-787.
 24. Toojinda, T., E. Baird, L. Bores, P. Hayes, W. Powell, W. Thomas, H. Vivar and G. Young. 1998. Introgression of Quantitative loci (QTLs) determining strip rust resistance in barley: an example of marker assisted line development with limited resources. *Theor. Appl. Genet.* 96:123-131.
 25. Yin, X., P. Stam, C.J. Dourleijin and J. Kropf. 1999. AFLP mapping of quantitative trait loci for yield determining physiological characters in spring barley. *Theor. Appl. Genet.* 99: 244-253.