

مکان یابی QTL های کنترل کننده صفات زراعی جمعیت هاپلوئید مضاعف جو حاصل از "Steptoe×Morex" در شرایط تنش خشکی

براتعلی فاخری^{۱*} و لیلا مهرآوران^۲

۱، ۲، دانشیار و دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
(تاریخ دریافت: ۹۰/۱/۱۶ - تاریخ تصویب: ۹۱/۹/۲۹)

چکیده

به منظور مکان‌یابی نواحی ژنومی کنترل‌کننده برخی صفات زراعی مرتبط با تحمل به خشکی و تعیین ارتباط آنها با عملکرد دانه، آزمایشی با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو به همراه والدین آنها (استپتو و مورکس)، در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل، در قالب دو طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط نرمال و تنش خشکی اجرا گردید. صفات زراعی طول سنبله، طول ریشک، ارتفاع بوته، وزن هزار دانه، تعداد پنجه در بوته، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند. آماره‌های آماری ساده، تجزیه واریانس مرکب، همبستگی‌های ساده فنوتیپی داده‌ها پس از میانگین‌گیری محاسبه شدند. تجزیه QTL به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) انجام شد. برای کلیه صفات مورد مطالعه اثر اصلی رقم بسیار معنی‌دار و تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی مشاهده شد. در مجموع ۴۰ عدد QTL شناسایی و واریانس فنوتیپی توجیه شده بوسیله این QTL ها از ۱۱/۹۷ تا ۶۴/۴۹ درصد متغیر بود. بیشترین مقدار LOD برای طول سنبله و روی کروموزوم ۳H بدست آمد. R^2 بالا و حدود اعتماد کم QTL ها نشان داد که پیوستگی بین مارکرها و QTL ها زیاد بوده و می‌تواند در برنامه‌های اصلاحی مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: QTL، مقاومت به خشکی، صفات زراعی، جو

مقدمه

رسیدن ژنوتیپ‌ها به نسل‌های پیشرفته به تأخیر اندازند (Rosiellen & Hamblin, 1981). با توجه به این که عملکرد دانه صفت کمی بوده و توسط تعداد زیادی ژن کنترل می‌شود. همچنین وراثت‌پذیری این صفت به دلیل اثرات متقابل ژنوتیپ و محیط پایین بوده، بنابراین انتخاب براساس عملکرد در جهت بهبود آن در نسل‌های اولیه اصلاحی کارایی لازم را ندارد (Richards, 1996). اجزای عملکرد به سادگی و با دقت زیاد قابل اندازه‌گیری بوده و توارث‌پذیری نسبتاً بالایی دارند. پس انتخاب بر

تنش خشکی در بسیاری از نقاط جهان، خطری جدی برای رشد گیاهان و تولید محصولات زراعی به شمار رفته و موجب کاهش ۳۵-۱۳ درصدی عملکرد می‌گردد (Lafitte et al., 2006). به‌نژادگران همیشه به دنبال دستیابی به ژنوتیپ‌هایی هستند که از لحاظ عملکرد و سایر خصوصیات زراعی مطلوب باشند. برای دست‌یابی به این هدف، می‌توانند در نسل‌های اولیه اصلاحی دست به انتخاب بزنند و یا این که انتخاب را تا

شده بوسیله این QTL ها از ۱۱/۹ تا ۶۱/۱ درصد متغیر بود. (Baghizadeh et al., 2007) با مطالعه ۹۰ جمعیت F₃ در گیاه جو، برای هفت صفت زراعی، ۲۸ عدد QTL شناسایی کردند و واریانس توجیه شده به وسیله این QTL ها از ۱۲/۵ تا ۴۸/۹ درصد متغیر بود. Baum et al. (2003) برخی QTL های کنترل کننده صفات وزن هزار دانه و عملکرد دانه جو را در مرکز بین المللی تحقیقات کشاورزی در مناطق خشک (ایکاردا) شناسایی کردند. یکی از مهم ترین اهداف اصلاحگران نبات، دستیابی به ژنوتیپ های با عملکرد بالا است که در محیط های متفاوت از پایداری لازم برخوردار باشند (Yadav et al., 2003). به طور کلی دو روش اصلی برای دست یابی به پایداری یک رقم وجود دارد: اول، شناسایی و استفاده از QTL های محیط غیراختصاصی (پایدار) یا QTL های دارای حداقل اثر متقابل با محیط که در گزینش به کمک نشانگر مفید باشند. دوم، اصلاح ارقام با سازگاری وسیع از طریق هر می نمودن QTL های متفاوتی که هر یک به شرایط محیطی متفاوتی سازگاری داشته باشند (Hayes et al., 1993). پایداری QTL ها در زمانها، محیط ها و زمینه های ژنتیکی مختلف، مهم ترین شرط گزینش به کمک نشانگر است. موارد استفاده متنوع جو، نیاز به برنامه های اصلاحی برای فراهم نمودن وارپته های با عملکرد بالا در شرایط محیطی مختلف را می طلبد. لذا هدف از این تحقیق تعیین مکان QTL ها برای صفت عملکرد دانه و برخی صفات زراعی مرتبط با آن در شرایط تنش خشکی و همچنین برآورد میزان تأثیر هر یک از QTL ها و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آنها جهت پیشنهاد آنها برای گزینش به کمک نشانگر می باشد.

مواد و روش ها

به منظور مکان یابی QTL های کنترل کننده برخی صفات زراعی مرتبط با تحمل به خشکی و تعیین ارتباط آنها با عملکرد دانه در جو، آزمایشی با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین آنها (استپتو و مورکس) در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل در سال زراعی ۸۹-۸۸ در قالب دو طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار و در دو شرایط نرمال و تنش

اساس این صفات، راه مطمئن و سریعی برای غربال جوامع گیاهی و بهبود عملکرد می باشد (Yap & Harvey, 1972). بنابراین کنترل بهتر اثرات محیط در طی برنامه های اصلاحی می تواند برای بهبود عملکرد از طریق انتخاب غیر مستقیم برای صفاتی که همبستگی خوبی با عملکرد داشته و کمتر به تغییرات محیط حساس هستند، صورت گیرد (Dawari & Luthra, 1991). Dawari & Luthra (1991) در مطالعات خود بر روی ارقام گندم نان نشان دادند که صفات شاخص برداشت، تعداد سنبله در بوته و طول سنبله، اجزاء مهم عملکرد بوده و انتخاب بر اساس آنها می تواند برای بهبود عملکرد مؤثر باشد. (Gebeyhou et al., 1982)، همبستگی مثبت و بالایی را بین تعداد دانه در سنبله با عملکرد دانه و (Qualest & Spagnoletti, 1985) همبستگی مثبت و معنی داری بین عملکرد دانه با طول سنبله در گندم دوروم گزارش نمودند. Peighambari et al. (2005) همبستگی مثبت و بالایی را بین عملکرد دانه و ارتفاع بوته، تعداد دانه، تعداد پنجه و وزن هزار دانه در جمعیت هاپلوئید مضاعف جو گزارش کردند.

روش های مرسوم اصلاح نباتات، برای بهبود صفات زراعی در جو، دارای دستاوردهای بسیار مفیدی هستند ولی برای انتخاب لاین های برتر نیاز به خلوص جوامع و دسترسی به نسل های پیشرفته اصلاحی می باشد. توسعه فن آوری نشانگرهای مولکولی، تهیه نقشه های لینکاژی ژنومی با چگالی بالا را برای بسیاری از گیاهان از جمله جو امکان پذیر نموده است. با رشد سریع تهیه نقشه های لینکاژی مترکم بر اساس نشانگرهای مولکولی و یافتن جایگاه صفت مسئول تنوع کمی (QTL) و استفاده از آن برای گزینش به کمک نشانگر (MAS)، انتخاب در نسل های اولیه برنامه های اصلاحی امکان پذیر گردید و کارایی آن بهبود یافت (Ayoub et al., 2003)؛ (Han et al., 1997). اگرچه تحقیقات زیادی در زمینه تجزیه QTL در جو انجام شده است، ولی تعداد اندکی مطالعه روی صفات زراعی انجام گرفته است (Teulat et al., 2001b؛ Romagosa et al., 1996). Peighambari et al. (2005) با استفاده از ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو، ۲۳ عدد QTL شناسایی نمودند، که صفات زراعی مختلف را کنترل می کردند. واریانس فنوتیپی توجیه

RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی- مورگان می‌باشد و توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه گردیده است (Kleinhofs et al., 1993). تجزیه QTL به طور مجزا برای هر یک از شرایط و میانگین آنها انجام گرفت. برای تعیین QTL ها و برآورد اندازه اثر آنها، از روش نقشه-یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) استفاده گردید. حداقل LOD برای شناسایی QTL ها ۲/۵ و حداقل فاصله پویش، ۲ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. نشانگرهای پس‌زمینه (Cofactor) با رگرسیون پیشرو-پسرو (Forward-backward regression) تعیین گردیدند. علاوه بر تعیین جایگاه و میزان اثر هر QTL، واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTL ها و نیز توسط مجموع QTL ها در یک مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شد، محاسبه گردید. اثرات QTL در قله موقعیت QTL و حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL ها بدست آمد. تجزیه QTL با نرم افزار WinQTL Cartographer 2.5 انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب نشان داد که اثر رقم برای کلیه صفات مورد مطالعه بسیار معنی‌دار ($P \leq 0.01$)، اثر محیط برای طول ریشک، ارتفاع بوته، وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله و عملکرد دانه بسیار معنی‌دار ($P \leq 0.01$) و برای طول سنبله، تعداد پنجه و تعداد سنبله در بوته معنی‌دار ($P \leq 0.05$) بود. اثر متقابل رقم×محیط برای وزن هزار دانه و تعداد پنجه در سطح احتمال ۱ درصد و برای تعداد سنبله در بوته در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). در مطالعات قبلی نیز برای صفات متفاوت این جامعه، اثر رقم و اثر متقابل رقم×محیط، معنی‌دار گزارش شده است (Peighambari et al., 2005; Bregitzer & Abdel-Haleem et al., 2010; Campbell, 2001). (Hayes & Iyambo, 1994). Gibson et al., 1994) و این جامعه گزارش نموده‌اند. آماره های آماری ساده در جدول ۲ نشان داده شده است. تنوع بین والدین برای هیچ کدام از صفات معنی‌دار نبود. اختلاف بین میانگین

خشکی اجرا گردید. جامعه مورد مطالعه، از هیبرید های F_1 حاصل از تلاقی استپتو (CI15229) و مورکس (CI15773) به وسیله روش تغییر یافته *Hordeum bulbosum*، که توسط (Chen & Hayes, 1989) تشریح شده، به وسیله برنامه اصلاحی جو دانشگاه ایالت اورگون به وسیله Hayes (1992) تهیه شده است. محل مورد آزمایش، در ۲۵ کیلومتری جنوب زابل با طول جغرافیایی ۶۱ درجه و ۳۱ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و ارتفاع ۴۸۰ متر از سطح دریا قرار داشت و طبق تقسیم بندی آمبرژه دارای اقلیم بیابانی معتدل با متوسط بارندگی سالانه ۵۵ میلی متر، حداکثر درجه حرارت ۴۸/۲ و حداقل درجه حرارت ۷- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. کاشت برای هر دو شرایط در ۱۵ آبان صورت گرفت. هر لاین هاپلوئید مضاعف یا والدینی در پلاتهای چهار ردیفی به طول ۳ متر و فاصله بین خطوط ۲۵ سانتیمتر کشت گردید. کاشت برای هر دو شرایط به صورت هیرم کاری و روش آبیاری مزرعه به صورت جوی و پشته بود. پس از آبیاری اولیه برای سبز شدن، آبیاری های بعدی برای آزمایشات نرمال پس از رسیدن رطوبت به ظرفیت زراعی و برای آزمایشات خشکی پس از رسیدن رطوبت به ۱۷/۵ درصد حجمی صورت گرفت. اندازه گیری رطوبت با دستگاه TDR انجام شد.

صفات اندازه گیری شده شامل: طول سنبله، طول ریشک، ارتفاع بوته، وزن هزار دانه، تعداد پنجه در بوته، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و عملکرد بوته بود. تجزیه واریانس مرکب کلیه صفات برای دو شرایط، همبستگی ساده فنوتیپی و آماره های ساده (اختلاف بین والدین، اختلاف بین میانگین هاپلوئید های مضاعف و میانگین والدین، بهترین و بدترین هاپلوئید مضاعف، دامنه تغییرات، اختلاف بهترین هاپلوئید مضاعف و بهترین والد، توارث‌پذیری، پیشرفت ژنتیکی، ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی) برای هر صفت محاسبه شد. کلیه تجزیه های آماری با نرم افزار SAS نسخه ۹/۲ انجام گرفت. نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی جو از سایت <http://barleygenomics.wsu.edu> بازیابی و پس از بازسازی برای نقشه‌یابی صفات مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر

تفکیک متجاوز از والدین در هر دو جهت مثبت و منفی وجود داشت. پدیده تفکیک متجاوز از والدین نشان دهنده این است که آلل های مثبت و منفی افزایش دهنده و کاهش دهنده زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور پراکنده شده‌اند. به عبارتی بین نتایج حاصل از تلاقی استپتو×مورکس برای صفات مورد بررسی تنوع وجود دارد.

ضرایب تنوع فنوتیپی کلیه صفات مورد بررسی بیشتر از ضرایب تنوع ژنتیکی بودند. با توجه به بالا بودن ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی برای صفات تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد پنجه در بوته و عملکرد دانه می توان گفت این صفات نقش تعیین کننده‌ای در تنوع فنوتیپی و ژنتیکی داشتند.

هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه صفات مورد بررسی غیر معنی‌دار ($P>0.05$) بود. در نتیجه، هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نماینده کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی استپتو×مورکس بوده و صفات مورد بررسی عمدتاً با اثرات جمع پذیر ژنها کنترل می‌شدند. اختلاف بین بدترین لاین هاپلوئید مضاعف و بدترین والد برای صفت وزن هزار دانه بسیار معنی‌دار ($P\leq 0.01$) و برای سایر صفات غیر معنی‌دار بود.

برای تمامی صفات مورد بررسی بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بیشتری را نشان داد ولی هیچ کدام از این مقادیر معنی‌دار نبود. لذا می توان گفت، برای این صفات

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای ۸ صفت زراعی

منابع تغییر	درجه آزادی	طول سنبله	طول ریشک	ارتفاع بوته	میانگین مربعات			عملکرد دانه
					وزن هزار دانه	تعداد پنجه	تعداد سنبله	
محیط	۱	۳۰/۱۳*	۱۱۳/۰۴**	۱۲۹۳۳/۶۶**	۸۸۸/۸۰**	۳۶/۳۳*	۲۹/۱۸*	۱۵۴۵۹/۰**
بلوک(محیط)	۴	۲/۳۸	۴/۹۳	۳۰۰/۶۹۷	۹/۰۶	۳/۶۶	۱/۶۶	۷۰۵/۵۷
ژنوتیپ	۷۳	۳/۲۰**	۶/۹۰**	۱۷۹/۹۳**	۶۸/۵۲**	۳/۴۸**	۲/۲۹**	۳۶۸/۰۶**
ژنوتیپ×محیط	۷۳	۱/۱۳ ^{ns}	۵/۱۷ ^{ns}	۹۴/۵۹ ^{ns}	۳۸/۵۷**	۱/۹۳**	۰/۹۵*	۲۵۹/۵۳ ^{ns}
خطا	۳۰۸	۱/۲۸	۴/۱۸	۹۵/۷۱	۱۸/۴۰	۱/۰۶۳	۰/۶۷	۱۹۷/۳۸
ضریب تغییرات		۱۲/۴۹	۱۲/۲۹	۱۵/۶۴	۱۱/۷۵	۱۹/۹۷	۱۴/۸۰	۲۴/۱۶
ضریب تبیین (%)		۰/۴۸	۰/۴۵	۰/۵۴	۰/۶۲	۰/۵۹	۰/۵۸	۰/۵۲

** و * به ترتیب معنی داری در سطوح احتمال ۱ و ۵ درصد

باشند. علاوه بر این، برآورد بالای قابلیت توارث و بازده ژنتیکی ممکن است به دلیل واریانس محیطی پایین صفات باشد (Panis et al., 1957). همبستگی های ساده فنوتیپی صفات مورد مطالعه در جدول ۳ نشان داده شده است. همبستگی فنوتیپی بسیار بالایی بین عملکرد و کلیه صفات مورد بررسی وجود داشت که با نتایج Peighambari et al. (2005) مطابقت داشت. Mohammadi & Baom (2008) نیز بین عملکرد دانه و اجزای عملکرد جو (تعداد سنبله در بوته و تعداد دانه در سنبله) همبستگی مثبت بسیار معنی‌دار گزارش نمودند. لذا در برنامه‌های اصلاح برای مقاومت به خشکی جو، انتخاب هر یک از صفات مذکور می‌تواند برای افزایش عملکرد مفید و مؤثر باشد.

در شدت انتخاب ۵ درصد، میزان بازده ژنتیکی مورد انتظار که به صورت درصدی از میانگین بیان شده است از ۱/۱۳ برای صفت طول ریشک تا ۱۱/۴۶ برای صفت تعداد دانه در سنبله متغیر بود.

توارث‌پذیری خصوصی صفات در دامنه ۲۵/۰۷ تا ۶۴/۵۷ درصد قرار داشت. بیشترین توارث‌پذیری مربوط به صفت طول سنبله و کمترین آن مربوط به صفت طول ریشک بود. با توجه به تنوع موجود برای اکثر صفات مورد بررسی، استنباط گردید که انتخاب برای بهبود آنها مؤثر خواهد بود. با این حال، کارایی انتخاب بستگی به مقدار وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد. صفاتی که دارای وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالا هستند، ممکن است تحت کنترل عمل جمع پذیر ژنها

جدول ۲- آماره های آماری ساده ۸ صفت زراعی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین دو

شرایط

عملکرد دانه	تعداد دانه	تعداد سنبله	تعداد پنجه	وزن هزار دانه	ارتفاع بوته	طول ریشک	طول سنبله	
۱۵/۴۴	۲۴/۷۸	۲/۱۶	۴/۰۱	۲۷/۶۰	۵۹/۹۳	۹/۲۲	۵/۰۱	Steptoe (P ₁)
۷/۳۹	۱۲/۰۶	۱/۵۶	۲/۸۸	۴۰/۴۵	۶۱/۷۳	۸/۶۶	۳/۷۱	Morex (P ₂)
۸/۰۴ ^{ns}	۱۲/۷۱ ^{ns}	۰/۶۰ ^{ns}	۱/۱۳ ^{ns}	۱۲/۸۵ ^{ns}	-۱/۸۰ ^{ns}	۰/۵۵ ^{ns}	۱/۳۰ ^{ns}	P ₁ -P ₂
۱۱/۴۲	۱۸/۴۲	۱/۸۶	۳/۴۵	۳۴/۰۲	۶۰/۸۳	۸/۹۴	۴/۳۶	$\bar{x}_P = (P_1 + P_2) / 2$
۶/۳۲	۱۱/۵۹	۱/۳۸	۲/۲۵	۳۰/۲۳	۴۹/۸۷	۷/۳۳	۳/۵۱	Worst DHs
۵۸/۷۷	۳۶/۹۲	۳/۷۶	۵/۱۶	۴۵/۸۱	۷۴/۷۰	۱۵/۳۲	۶/۷۲	Best DHs
۵۲/۴۵	۲۵/۳۳	۲/۳۸	۲/۹۱	۱۵/۵۸	۲۴/۸۲	۷/۹۹	۳/۲۱	Range
۱۸/۹۲	۲۴/۴۱	۲/۳۲	۳/۳۸	۳۶/۴۹	۶۲/۸۴	۹/۱۴	۵/۰۴	\bar{x}_{DHs}
۷/۶۱	۵/۸۴	۰/۵۰	-۰/۵۹	۳/۰۰	۵/۵۲	۱/۰۶	۰/۷۰	SD _{DHs}
۴۰/۲۳	۲۳/۹۳	۲/۱۵۷	۱۷/۵۰	۸/۲۳	۸/۷۸	۱۱/۵۸	۱۳/۹۳	CV _{DHs}
۷/۵۰ ^{ns}	۵/۹۸۵ ^{ns}	۰/۴۵۴ ^{ns}	-۰/۰۷۱ ^{ns}	۲/۴۷۲ ^{ns}	۲/۰۱ ^{ns}	۰/۲۰۲ ^{ns}	۰/۶۷۷ ^{ns}	$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$
-۱/۰۷ ^{ns}	-۰/۴۷ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۶۳ ^{ns}	۲/۶۳ ^{**}	-۱/۰۵۵ ^{ns}	-۱/۳۳ ^{ns}	-۰/۱۹ ^{ns}	GG _N =W _{DH} -W _P
۴۳/۳۳ ^{ns}	۱۲/۱۴ ^{ns}	۱/۶۰ ^{ns}	۱/۱۵ ^{ns}	۵/۳۶ ^{ns}	۱۲/۹۶ ^{ns}	۶/۱۰ ^{ns}	۱/۷۱ ^{ns}	GG _P =B _{DH} -B _P
۲۲/۴۵	۱۷/۸۷	۲۰/۰۵	۱۴/۷۷	۶/۱۲	۶/۰۳	۵/۸۵	۱۱/۶۲	GCV(%)
۸۱/۱۲	۴۲/۰۳	۴۲/۱۵	۳۶/۸۷	۱۵/۰۴	۱۶/۷۳	۲۳/۸۶	۲۴/۸۸	PCV _{5%}
۹/۳۵	۱۱/۴۶	۱/۲۰	۱/۱۶	۴/۹۵	۱۰/۲۴	۱/۱۳	۱/۶۷	GC _{5%}
۲۹/۴۸	۵۴/۴۵	۵۸/۵۱	۴۴/۵۴	۴۲/۷۲	۴۷/۴۲	۲۵/۰۷	۶۴/۵۷	h ²

^{**} و ^{*} به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۱ و ۵ درصد، GG_N، پیشرفت ژنتیکی در جهت منفی؛ GG_P، پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت؛ BD_{DH}، بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ B_P، بهترین والد؛ PCV، ضریب تنوع فنوتیپی؛ GCV، ضریب تنوع ژنتیکی؛ GC_{5%}، بازده ژنتیکی برای ۵ درصد گزینش؛ h²، توارث پذیری خصوصی $\{h^2 = [1 - (MS_{GE}/MS_G)]/2\}$ یا $h^2 = [\sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 / e + \sigma_e^2 / re)] / 2$ (Knapp & Therrien, 2003) (et al., 1985).

دانه می‌تواند به دلیل رقابت گلچه‌ها برای مواد فتوسنتزی جاری باشد که موجب کاهش وزن دانه‌ها می‌گردد چرا که تنوع اجزای عملکرد بعدی در توالی رشد، به وسیله اجزای قبلی کنترل می‌گردد Golparvar et al. (2002) نیز نتیجه مشابهی را برای این دو صفت گزارش نمودند.

در این جامعه، انتخاب برای یک صفت، موجب پاسخ های همبسته صفات دیگر شده است . بنابراین، در برنامه اصلاح جو ممکن است انتخاب یک یا چند صفت کافی باشد. همبستگی بالای بین صفات مذکور ممکن است ناشی از مکان یکسان QTL های کنترل کننده یا پیوستگی بین آنها باشد. همبستگی منفی بین تعداد دانه در سنبله و وزن هزار

جدول ۳- همبستگی‌های ساده فنوتیپی ۸ صفت زراعی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای

میانگین دو شرایط

صفت	طول سنبله	طول ریشک	ارتفاع بوته	وزن هزار دانه	تعداد پنجه در بوته	تعداد سنبله در بوته	تعداد دانه در سنبله
طول ریشک	۰/۲۱ ^{ns}						
ارتفاع بوته	۰/۵۱ ^{**}	۰/۲۶ [*]					
وزن هزار دانه	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۱۹ ^{ns}	۰/۲۱ ^{ns}				
تعداد پنجه	۰/۲۳ [*]	۰/۲۲ ^{ns}	-۰/۰۱ ^{ns}	-۰/۱۷ ^{ns}			
تعداد سنبله در بوته	۰/۳۹ ^{**}	۰/۳۴ ^{**}	۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۰۷ ^{ns}	۰/۸۴۷ ^{**}		
تعداد دانه در سنبله	۰/۳۸ ^{**}	۰/۱۵ ^{ns}	۰/۴۱ ^{**}	-۰/۲۰ ^{ns}	۰/۱۷۱ ^{ns}	۰/۴۱۲ ^{**}	
عملکرد دانه	۰/۳۴ ^{**}	۰/۵۹ ^{**}	۰/۳۷ ^{**}	۰/۶۷ ^{**}	۰/۴۹۳ ^{**}	۰/۶۹۶ ^{**}	۰/۶۵۰ ^{**}

* و ** بترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns غیر معنی دار.

و میانگین هر یک از شرایط به ترتیب در جداول ۴ و ۵ نشان داده شده است. برای صفات مورد مطالعه (به جز

QTL های ۸ صفت زراعی مورد بررسی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو برای شرایط نرمال و تنش خشکی

۲H در موقعیت ۱۰۰/۸ نزدیک نشانگر KsuF15 برای میانگین دو شرایط نقشه‌یابی گردید، که روی هم رفته حدود ۳۳/۰۴ و ۱۴/۹ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه نمودند. برای ارتفاع بوته چهار QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۴H، ۴H، ۷H و ۷H در موقعیت‌های ۵۸/۹، ۱۲۰/۳، ۱۴/۷ و ۱۱۵/۳ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای Adh4، ABG500b، ABG320 و AmY2 فقط در شرایط تنش خشکی تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۵۳/۳۸ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمود. Mohammadi & Baom (2008) چهار QTL برای این صفت بر روی کروموزوم‌های ۲، ۴، ۶ و ۷ در منطقه تله‌ادیا و Peighambari et al. (2005) سه QTL کنترل-کننده صفت مذکور را روی کروموزوم ۴H شناسایی نمودند. سه QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۶H و ۷H برای توجیه وزن هزار دانه در شرایط نرمال و یک QTL روی کروموزوم ۲H برای میانگین دو شرایط یافت گردید که روی هم رفته حدود ۳۳/۹۹ و ۲۰/۷۸ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمودند. برای شرایط نرمال این QTL ها (*Qtgw6Hn*، *Qtgw2Hn* و *Qtgw7Hn*) به ترتیب در مکانهای ۶۸/۸، ۷۶ و ۶۵/۶ سانتی-مورگان در مجاورت نشانگرهای CDO537، Nar7 و ABC156d و برای میانگین دو شرایط QTL، *Qtgw2Hm* در موقعیت ۶۶/۸ سانتی مورگان در نزدیکی نشانگر MWG557 قرار داشتند. Peighambari et al. (2005) سه QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۵H و ۷H برای وزن هزار دانه شناسایی کردند که ۱۴ تا ۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی کل را تشریح می نمودند. در شرایط تنش خشکی برای صفت تعداد پنجه سه QTL، (*Qnot2Hs*، *Qnot5Hs* و *Qnot7Hs*) به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۷H در جایگاه‌های ۷۰/۳، ۴۸/۲ و ۴۶/۲ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای CDO474B، Rrn2 و ABC154A تعیین مکان گردید که در مجموع حدود ۳۳/۱۹ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمودند. برای میانگین دو شرایط تنش خشکی و نرمال QTL های *Qnot2Hm* و *Qnot7Hm* به ترتیب روی کروموزوم های ۲H و ۷H در موقعیت های ۷۰/۳ و ۶۰/۳ در مجاورت نشانگرهای

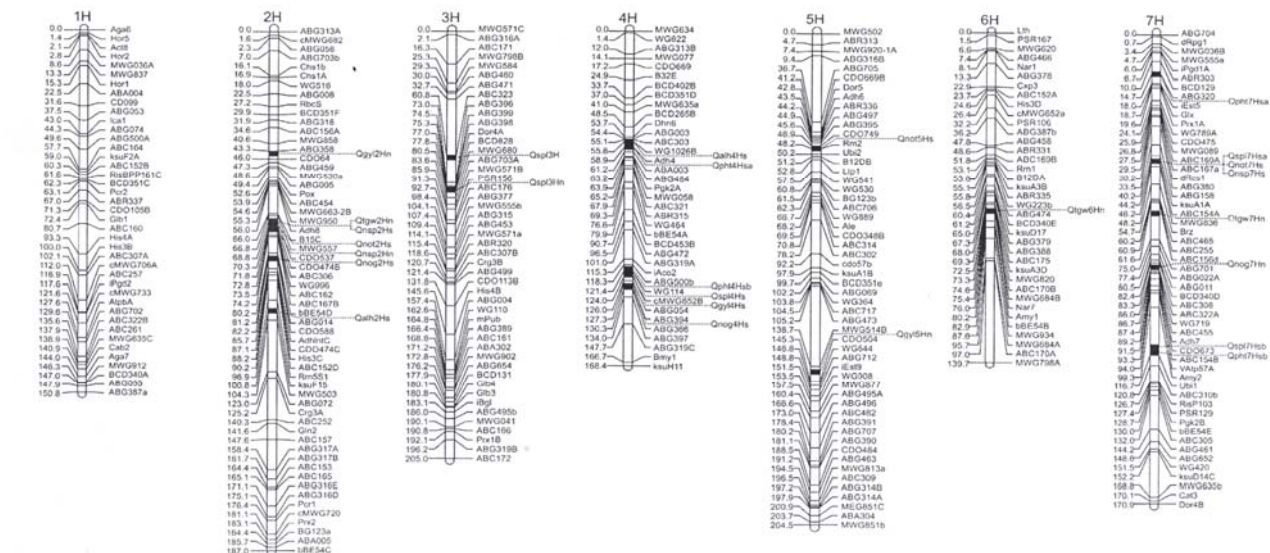
ارتفاع بوته، طول ریشک و تعداد پنجه در بوته در شرایط نرمال، وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی و ارتفاع بوته، در میانگین دو شرایط) در مجموع ۴۰، QTL نقشه‌یابی گردید. واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله این QTL ها از ۸/۰۲ تا ۲۵/۶۶ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی توجیه شده برای صفات تعداد دانه در سنبله و طول سنبله بدست آمد. مقدار LOD در دامنه ۲/۵-۸/۶ قرار داشت. کمترین و بیشترین مقدار LOD به ترتیب برای QTL های کنترل‌کننده صفت وزن هزار دانه در شرایط نرمال (*Qtgw6Hn*) و طول سنبله در شرایط تنش خشکی (*Qspl3H*) بدست آمد.

QTL های صفت طول سنبله حدود ۳۸/۵، ۶۴/۴۹ و ۴۴/۰۳ درصد از تنوع کل را به ترتیب در شرایط نرمال، تنش خشکی و میانگین آنها تشریح نمودند.

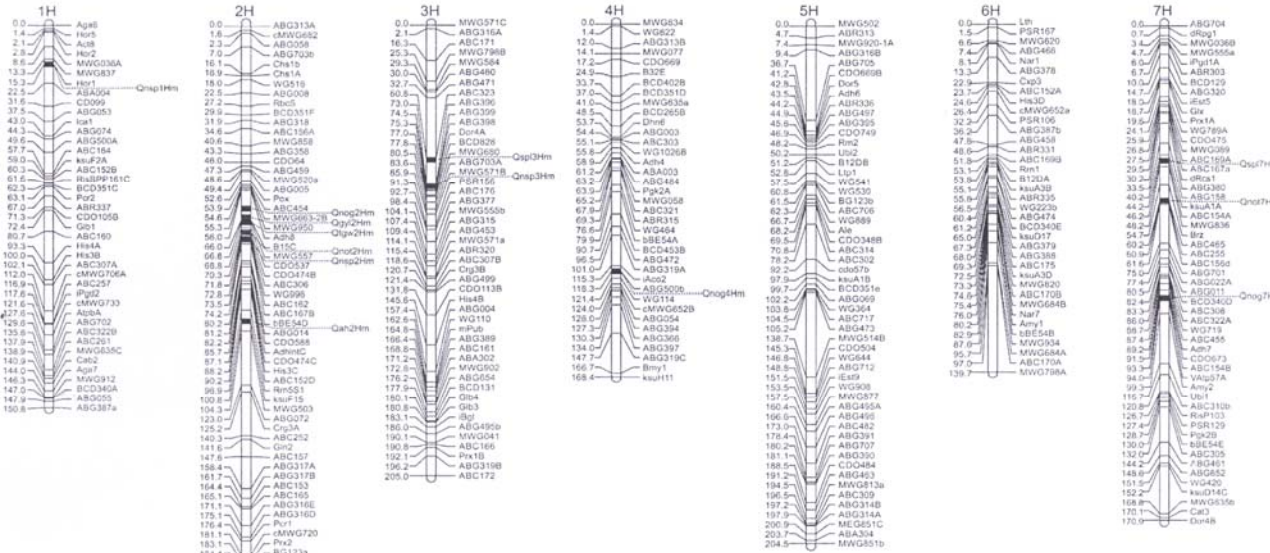
چهار QTL برای صفت طول سنبله در شرایط تنش خشکی (*Qspl3H*، *Qspl4Hs*، *Qspl7Hsa* و *Qspl7Hsb*)، دو QTL در شرایط نرمال (*Qspl3H* و *Qspl3Hn*) و دو QTL در میانگین دو شرایط (*Qspl3Hn* و *Qspl7Hm*) شناسایی شدند. در شرایط تنش خشکی QTL ها به ترتیب روی کروموزوم‌های ۳H، ۴H، ۷H و ۷H در مکانهای ۶۰/۸، ۱۲۱/۴، ۴۶/۲ و ۱۱۳/۳ سانتی-مورگان نزدیک نشانگرهای ABC323، WG114، ABC154A و AmY2 قرار داشتند. در شرایط نرمال QTL ها به ترتیب روی کروموزوم های ۳H و ۷H در موقعیت های ۶۰/۸ و ۷۷ سانتی مورگان در مجاورت نشانگر های ABC323 و Dor4a نقشه‌یابی گردیدند. در میانگین دو شرایط QTL های نقشه‌یابی شده روی کروموزوم های ۳H و ۷H به ترتیب در مکان های ۶۰/۸ و ۴۶/۲ در مجاورت نشانگرهای ABC323 و ABC154A قرار داشتند. Mohammadi & Baom (2008) QTL های کنترل کننده این صفت را بر روی کروموزوم‌های ۲، ۳، ۴ و ۷ و Peighambari et al. (2005) روی کروموزوم‌های ۲H و ۳H گزارش نمودند.

برای صفت طول ریشک دو QTL (*Qalh2Hs* و *Qalh4Hs*) به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H و ۴H در جایگاه‌های ۱۰۰/۸ و ۵۵/۸ سانتی-مورگان در مجاورت نشانگرهای KsuF15 و WG1026B فقط در شرایط تنش خشکی و یک QTL (*Qalh2Hm*) روی کروموزوم

توجه نمودند. ABC465 و CDO474B نقشه یابی گردیدند که در مجموع ۲۵/۰۴ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را



شکل ۱. QTL های ۸ صفت زراعی برای شرایط نرمال و تنش خشکی



شکل ۲. QTL های ۸ صفت زراعی برای میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی

نشانگرهای ABC154A و CDO537، ABC306 برای شرایط نرمال و تنش خشکی نقشه یابی شدند و در مجموع حدود ۱۳/۰۲ و ۲۷/۲۵ درصد از تنوع کل این صفت را توجه نمودند. برای این صفت در میانگین دو

برای صفت تعداد سنبله در بوته به ترتیب یک $Qnsp2Hn$ و دو $Qnsp7Hs$ و $Qnsp7Hs$ به ترتیب روی کروموزوم های ۲H، ۷H و ۷H در موقعیت های ۷۱/۸، ۶۸/۸ و ۴۶/۲ سانتی مورگان نزدیک

کروموزوم ۷H، QTL های طول سنبله (*Qspl7Hsa*)، تعداد پنجه (*Qnot7Hs*) و تعداد سنبله (*Qnsp7Hs*) در جایگاه ۴۶/۲ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر ABC154A هم‌مکان بودند. همچنین در کروموزوم ۲H، QTL های وزن هزار دانه (*Qtgw2Hn*) و تعداد سنبله (*Qnsp2Hs*) در جایگاه ۶۸/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگر CDO537 هم مکان بودند. Han & Ullrich (1994)، چندین QTL هم مکان برای صفات متفاوت گزارش نمودند، برای مثال QTL های وزن و پروتئین دانه در یک ناحیه روی کروموزوم ۲H واقع شده‌اند. Siahsar et al. (2009) چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف مؤثر در کیفیت علوفه جو و نیز Siahsar & Narouei (2010) چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف فیزیولوژیک در ارتباط با تنش شوری در همین جمعیت شناسایی کردند. هم مکانی QTL ها بواسطه لینکاژ بین دو ژن، یا اثر پلیوتروپی یک ژن است که در حالت دوم 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 های جایگاه ۴۶/۲ سانتی‌مورگان واقع در محل نشانگر ABC154A روی کروموزوم ۷H بر طول سنبله، تعداد پنجه و تعداد سنبله یا اثر بزرگ QTL های جایگاه ۶۸/۸ سانتی‌مورگان واقع در موقعیت نشانگر CDO537 روی کروموزوم ۲H بر وزن هزار دانه و تعداد سنبله، نشانگر این است که احتمالاً ژنهای خوشه‌ای (Cluster gene) کنترل‌کننده اجزای عملکرد دانه در این نواحی از کروموزومها جای گرفته‌اند. ژنهای خوشه‌ای صفات متفاوت، ممکن است موجب همپوشانی QTLها گردند. برای مثال، Mansur et al. (1993) و Orf et al. (1999)، QTL های خوشه‌ای با اثرات شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش نموده‌اند. با این وجود، برای فهم اینکه ماهیت نواحی کنترل‌کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژنهای خوشه‌ای است، برای نقشه‌یابی، نقشه با چگالی بسیار بالا مورد نیاز می‌باشد. اثرات آلی QTL های هم مکان، توجیه‌کننده همبستگی‌های مثبت و منفی موجود بین صفات بود. هم مکانی چند QTL موجب

شرایط نرمال و تنش خشکی سه QTL نقشه یابی شد. QTL های *Qnsp1Hm*، *Qnsp2Hm* و *Qnsp3Hm* به ترتیب روی کروموزوم های ۱H، ۲H و ۳H در مکان های ۱۵/۳، ۷۲/۸ و ۷۳ سانتی‌مورگان کنار نشانگرهای Hor1، WG996 و ABG396 تعیین مکان گردیدند که در مجموع ۴۲/۵۸ درصد از واریانس فنوتیپی کل این صفت را توجیه نمودند.

در شرایط تنش خشکی دو QTL (*Qnog2Hs*) و (*Qnog4Hs*) و در شرایط نرمال یک QTL (*Qnog7Hn*) کنترل کننده تعداد دانه در سنبله، به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۴H و ۷H در موقعیت‌های ۸۲/۲، ۱۲۹/۳ و ۸۵/۳ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای ABC308 و ABG394، CDO588 که در مجموع حدود ۱۷/۴۲ و ۳۴/۸ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمودند. در میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی برای این صفت سه QTL، *Qnog2Hm*، *Qnog4Hm* و *Qnog7Hm* روی کروموزوم های ۲H، ۴H و ۷H در مجاورت نشانگرهای Adh8، ABG500b و VAtp57A در موقعیت های ۶۲، ۱۱۸/۳ و ۹۴ سانتی‌مورگان نقشه یابی گردیدند که در مجموع ۴۵/۶۷ درصد از واریانس فنوتیپی کل را توجیه نمودند. Mohammadi & Baom (2008) برای صفت مذکور دو QTL بر روی کروموزوم‌های ۲ و ۴ در دو منطقه تله‌ادیا و بردا و *Teulat et al.* (2001a,b) نیز دو QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۴ شناسایی کردند. برای عملکرد دانه QTL های *Qgyl2Hn* و *Qgyl5Hn* در شرایط نرمال و QTL، *Qgyl4Hs* در شرایط تنش خشکی به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۴H و ۵H در جایگاه‌های ۴۴/۳، ۱۲۲/۴ و ۱۴۱/۷ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای ABG358، WG114 و MWG514B تعیین مکان گردیدند که به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی روی هم رفته ۲۷/۷۶ و ۱۱/۹۷ درصد از تنوع کل را توجیه نمودند. برای این صفت در میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی یک QTL (*Qgyl2Hm*) در موقعیت ۶۵ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر Adh8 نقشه یابی گردید که در مجموع ۲۳/۷۸ درصد از واریانس فنوتیپی کل را توجیه نمود. هم‌مکانی QTLها، همبستگی بین صفات را توجیه نمود. برای مثال، در

طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه، پروتئین و عملکرد دانه در سالهای متفاوت پایدار هستند و می توان از آنها در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. نشانگرهای متصل به این صفات کمی، علاوه بر لینکاژ نزدیک با ژنهای مورد نظر دارای وراثت پذیری زیاد بوده و به آسانی قابل مشاهده می باشند. کاربرد گزینش به کمک نشانگر برای صفاتی چون عملکرد و کیفیت مالت سازی در این جامعه به اثبات رسیده است (Zhu et al., Ayoub et al., 2003). 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.

همبستگی بالای صفات شده بود. برای مثال، همبستگی بالای بین صفات طول سنبله، تعداد پنجه و تعداد سنبله ناشی از هم مکانی *Qspl7Hsa* با *Qnot7Hs* و *Qnsp7Hs* می باشد.

در این مطالعه اگر چه QTL های بسیاری مکان یابی شدند، ولی فقط یکی از آنها (*Qspl3H*) در شرایط متفاوت پایدار بود، لذا از آن می توان در گزینش به کمک نشانگر استفاده نمود. QTL های پایدار، موجب پایداری نسبی کنترل ژنتیکی می شوند و بر اثر متقابل Q×E فائق می آیند. پایداری QTL ها در محیط های متفاوت ناشی از کنترل صفات به وسیله تعداد اندکی لوسای بزرگ اثر است. Peighambari et al. (2005) گزارش نمودند که در این جامعه، QTL های کنترل کننده روز تا گلدهی، روز تا خوشه دهی، روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته،

جدول ۴- QTL های ۸ صفت زراعی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط نرمال و تنش خشکی.

R ²	اثر الی (افزایشی)		LOD		موقعیت	نزدیکترین نشانگر	نام کروموزوم	QTL	صفت	
	تنش	نرمال	تنش	نرمال						
۲۵/۵۶	۱۶/۶۵	-۰/۳۹۲۸	-۰/۵۹۹۵	۸/۶۷۸۵	۳/۷۸۳۴	۶۰/۸	ABC323	3H	<i>Qspl3H</i>	طول سنبله
-	۲۱/۸۵	-	-۰/۳۷۹۶	-	۴/۶۱۰۱	۷۷	Dor4A	3H	<i>Qspl3Hn</i>	
۸/۰۲	-	-۰/۲۲۵۴	-	۳/۳۲۱۸	-	۱۲/۱/۴	WG114	4H	<i>Qspl4Hs</i>	طول ریشک
۱۸/۱۸	-	-۰/۳۵۰۲	-	۶/۷۱۷۰	-	۴۶/۲	ABC154A	7H	<i>Qspl7Hsa</i>	
۱۲/۷۳	-	۰/۲۸۶۴	-	۴/۰۷۰۵	-	۱۱۳/۳	AmY2	7H	<i>Qspl7Hsb</i>	ارتفاع بوته
۱۰/۹۸	-	۰/۲۹۶۶	-	۲/۸۷۴۷	-	۱۰۰/۸	KsuF15	2H	<i>Qalh2Hs</i>	
۲۲/۰۶	-	۰/۵۰۸۴	-	۵/۷۵۴۸	-	۵۵/۸	WG1026B	4H	<i>Qalh4Hs</i>	ارتفاع بوته
۱۳/۷۹	-	۱/۹۸۴۲	-	۳/۸۲۸۹	-	۵۸/۹	Adh4	4H	<i>Qpht4Hsa</i>	
۱۱/۹۷	-	-۱/۸۷۴	-	۳/۲۸۱۶	-	۱۲۰/۳	ABG500b	4H	<i>Qpht4Hsb</i>	ارتفاع بوته
۱۱/۲۴	-	-۱/۷۹۲۷	-	۳/۱۸۹۲	-	۱۴/۷	ABG320	7H	<i>Qpht7Hsa</i>	
۱۶/۳۸	-	۲/۱۴۳۱	-	۱۲ ۴/۰۲	-	۱۱۵/۳	AmY2	7H	<i>Qpht7Hsb</i>	وزن هزار دانه
-	۱۱/۷۴	-	۱/۲۱۶۱	-	۳/۳۳۹۸	۶۸/۸	CDO537	2H	<i>Qtgw2Hn</i>	
-	۸/۷۱	-	-۱/۰۳۶۷	-	۲/۵۴۱۶	۷۶	Nar7	6H	<i>Qtgw6Hn</i>	تعداد پنجه در بوته
-	۱۳/۵۴	-	۱/۳۵۹۱	-	۳/۴۵۱۶	۶۵/۶	ABC156d	7H	<i>Qtgw7Hn</i>	
۱۱/۱۷	-	-۰/۳۰۷۵	-	۲/۹۰۱۲	-	۷۰/۳	CDO474B	2H	<i>Qnot2Hs</i>	تعداد سنبله در بوته
۱۱/۸۵	-	۰/۳۱۱۰	-	۳/۱۱۳۰	-	۴۸/۲	Rrn2	5H	<i>Qnot5Hs</i>	
۱۰/۱۷	-	-۰/۲۹۰۲	-	۲/۷۰۸۴	-	۴۶/۲	ABC154A	7H	<i>Qnot7Hs</i>	تعداد سنبله در بوته
-	۱۳/۰۲	-	-۰/۲۰۸۷	-	۲/۸۵۳۱	۷۱/۸	ABC306	2H	<i>Qnsp2Hn</i>	
۱۵/۷۴	-	-۰/۲۹۰۹	-	۳/۷۴۲۹	-	۶۸/۸	CDO537	2H	<i>Qnsp2Hs</i>	تعداد دانه در سنبله
۱۱/۵۱	-	-۰/۲۴۹۲	-	۲/۸۲۵۳	-	۴۶/۲	ABC154A	7H	<i>Qnsp7Hs</i>	
۹/۱۴	-	-۲/۲۱۲۴	-	۲/۷۱۳۳	-	۸۲/۲	CDO588	2H	<i>Qnog2Hs</i>	عملکرد دانه
۲۵/۶۶	-	-۳/۶۸۰۹	-	۶/۳۲۲۳	-	۱۲۹/۳	ABG394	4H	<i>Qnog4Hs</i>	
-	۱۷/۴۲	-	-۲/۸۹۷۲	-	۳/۶۸۳۳	۸۵/۳	ABC308	7H	<i>Qnog7Hn</i>	عملکرد دانه
-	۱۵/۶۷	-	-۳/۵۷۰۳	-	۳/۸۴۱۲	۴۴/۳	ABG358	2H	<i>Qgyl2Hn</i>	
۱۱/۹۷	-	-۲/۱۵۲۳	-	۳/۱۱۴۳	-	۱۲۲/۴	WG114	4H	<i>Qgyl4Hs</i>	عملکرد دانه
-	۱۲/۰۹	-	۳/۲۴۹۲	-	۲/۷۴۳۶	۱۴۱/۷	MWG514B	5H	<i>Qgyl5Hn</i>	

جدول ۵- QTL های ۸ صفت زراعی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو برای میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی

صفت	QTL	نام کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت	حدود اعتماد ۹۵٪	اثر آلی (افزایشی)	R ²	R ² کل
				QTL	QTL	LOD		
طول سنبله	<i>Qspl3Hm</i>	3H	ABC323	۶۰/۸	۵۳/۷-۶۹/۸	۸/۳۸۱۵	۳۰/۸۷	۴۴/۰۳
	<i>Qspl7Hm</i>	7H	ABC154A	۴۶/۲	۴۴/۵-۵۲/۵	۴/۱۴۹۷	۱۳/۱۶	
طول ریشک	<i>Qah2Hm</i>	2H	KsuF15	۱۰۰/۸	۹۷/۳-۱۱۱/۲	۴/۶۸۷۴	۱۴/۹	۱۴/۹
ارتفاع بوته	-	-	-	-	-	-	-	-
وزن هزاردانه	<i>Qtgw2Hm</i>	2H	MWG557	۶۶/۸	۶۱/۶-۶۹/۲	۵/۰۰۱۱	۲۰/۷۸	۲۰/۷۸
تعداد پنجه در بوته	<i>Qnot2Hm</i>	2H	CDO474B	۷۰/۳	۶۸/۲-۷۳	۳/۶۰۳۲	۱۳/۹۵	۲۵/۰۴
	<i>Qnot7Hm</i>	7H	ABC465	۶۰/۲	۴۸/۱-۶۴/۳	۲/۹۶۲۲	۱۱/۰۹	
تعداد سنبله در بوته	<i>Qnsp1Hm</i>	1H	Hor1	۱۵/۳	۸/۶-۳۰/۶	۳/۳۱۰۴	۱۱/۸۸	۴۲/۵۸
	<i>Qnsp2Hm</i>	2H	WG996	۷۲/۸	۷۱/۶-۷۶/۳	۵/۳۷۷۶	۲۰/۶۹	
	<i>Qnsp3Hm</i>	3H	ABG396	۷۳	۷۱/۹-۷۸/۲	۲/۸۴۳۰	۱۰/۰۱	
تعداد دانه در سنبله	<i>Qnog2Hm</i>	2H	Adh8	۶۲	۵۵/۲-۶۶/۱	۳/۴۱۶۴	۱۳/۸۶	۴۵/۶۸
	<i>Qnog4Hm</i>	4H	ABG500b	۱۱۸/۳	۱۰۹/۴-۱۲۱/۷	۴/۴۸۴۳	۱۶/۳۴	
	<i>Qnog7Hm</i>	7H	VAtp57A	۹۴	۸۹/۸-۹۷/۵	۴/۲۰۲۸	۱۵/۴۸	
عملکرد دانه	<i>Qgyl2Hm</i>	2H	Adh8	۶۵	۵۹/۶-۶۶/۷	۵/۳۴۰۳	۲۳/۷۸	۲۳/۷۸

REFERENCES

- Abdel-Haleem, H., Bowman, J. G. P., Kanazin, V., Surber, L., Talbert, H., Hayes, P. M., & Blake, T. (2010). Quantitative trait loci for dry matter digestibility and particle size traits in two-rowed × six-rowed barley population. *Euphytica*, 172, 419-433.
- Ayoub, M., Armstrong, E., Bridger, G., Fortin, M. G. & Mather, D. E. (2003). Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. *Crop Sci.*, 43, 556-561.
- Baghizadeh, A., Taei, A. R. & Naghavi, M. R. (2007). QTL analysis for some agronomic traits in Barley (*Hordeum vulgare* L.). *J. Agric. Biol.*, 2, 372-374.
- Baum, M., Grando, S., Bakes, G., Jahoor, A. & Ceccarelli, S. (2003). QTLs for agronomic traits in the Mediterranean environments identified in recombinant inbred lines of the cross Arta×*H. spontaneum*. *Theor. Appl. Genet.*, 107, 1215-1225.
- Bregitzer, P. & Campbell, R. D. (2001). Genetic markers associated with green and albino plant regeneration from embryogenic barley callus. *Crop Sci.*, 41, 173-179.
- Chen, F., and Hayes, P. M. (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.
- Dawari, N. H. & Luthra, O. P. (1991). Character association studies under high and low environments in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian. J. Agric. Res.*, 25, 68-72.
- Gebeyhou, G., Knott, D. R. & Baker, R. J. (1982). Relationships among duration of grain yield in durum wheat cultivars. *J. Crop Sci.*, 22, 287-290.
- Gibson, L. A., Bowman, J. G. P., Oberthur, L. E. & Blake, T. K. (1994). Determination of genetic marker associated with ruminant digestion of barley. *Proc. West. Sect. Am. Soc. Anim. Sci.*, 45, 317-320.
- Golparvar, A. (2002). Evaluation of some morphologic traits as selection criterion in wheat breeding. *J. Iranian Crop Sci.*, 4, 202-202.
- Han, F. & Ullrich, S. E. (1994). Mapping of quantitative trait loci for malting quality traits in barley. *Barley Genet. Newsl.*, 23, 84-97.
- Han, F., Ullrich, S. E., Kleinhofs, A., Jones, B. L., Hayes, P. M., & Wesenberg, D. M., (1997). Fine structure mapping of the barley chromosome 1 centromere region containing malt quality QTL. *Theor. Appl. Genet.*, 95, 903-910.
- 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.
- Hayes, P. M., & Iyambo, O. E. (1994). Summary of QTL effects in the Steptoe×Morex population. *Barley Genet. Newsl.*, 23, 98-143.
- Hayes, P. M., Liu, B. H., Knapp, S. J., Chen, F., Jones, B., Blake, T. K., Franckowiak, J., Rasmussen, D., Sorrells, M., Ullrich, S. E., Wesenberg, D. & Kleinhofs, A. (1993). Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. *Theor. Appl. Genet.*,

- 87, 392-401.
16. Kleinhofs, A., Kilian, A., Saghai Maroof, M. A., Biashev, R. M., Hayes, P., Chen, F. Q., Lspitan, N., Fenwick, A., Blake, T. K., Kanazin, V., Ananiev, E., Dahleen, L., Kurdna, D., Bollinger, J., Knapp, S. J., Liu, B., Sorrells, M., Heun, M., Franckowiak, J. D., Hoffman, D., Skadsen, R. & Steffenson, B. J. (1993). A molecular, isosymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theor. Appl. Genet.*, 86, 705-712.
 17. Knapp, S. J., Stroup, W. W. & Ross, W. M. (1985). Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci.*, 25, 192-194.
 18. Lafitte, H. R., Li, Z. K. & Vijayakumar, C. H. M. (2006). Improvement of rice drought tolerance through backcross breeding: evaluation of donors and selection in drought nurseries. *Field Crops Res.*, 97, 77-86.
 19. Mansur, L. M., Lark, K. G., Kross, H. & Oliveira, A. (1993). Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 86, 907-913.
 20. Mohammadi, M. & Baom, M. (2008). QTL analysis for morphological traits in the population of double Haploide barley. *J. Tech. Sci. Agric. Nat. Resur.*, 45(1), 111-120.
 21. Orf, J. H., Chase, K., Jarvik, T., Mansur, L. M., Cregan, P. B., Adler, F. R. & Lark, K. G. (1999). Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci.*, 39, 1642-1651.
 22. Panes, V. G. (1957). Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian J. Genet.*, 17, 317-328.
 23. Peighambari, S. A., Yazdi Samadi, B., Nabipour, A., Charmet, G. & Sarrafi, A. (2005). QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Sci.*, 169, 1008-1013.
 24. Richards, R. A. (1996). Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regul.*, 20, 157-166.
 25. Romagosa, I., Ullrich, S. E. & Han, F. (1996). Use of the AMMI model in QTL mapping for adaptation in barley. *Theor. Appl. Genet.*, 93, 30-37.
 26. Rosiellen, A. A. & Hamblin, J. (1981). The critical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Sci.*, 21, 943-946.
 27. Siahshar, B. A. & Narouei, M. (2010). Mapping QTLs physiological traits associated with salt tolerance in Steptoe×Morex doubled haploid lines of barley at seedling stage. *J. Food, Agric. Env.*, 8(2), 751-759.
 28. Siahshar, B. A., Peighambari, S. A., Taleii, A.R., Naghavi, M. R., Nabipour, A. & Sarrafi, A. (2009). QTL analysis of forage quality traits in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Cereal Res. Comm.*, 37(4), 479-488.
 29. Spagnoletti, Z. & Qualest, C. O. (1985). Geographical divercity for quantitative spike characters in a world collection of durum wheat., *J. Crop Sci.* 27, 235-241.
 30. Teulat, B., Merah, O., Souyris, I. & This, D. (2001a). A new QTL_s 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, 16-170.
 31. Teulat, B., Merah, O., Souyris, I. & This, D. (2001b). QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor. Appl. Genet.*, 103, 774-787.
 32. Therrien, M. C. 2003. Heritability estimates for forage quality in barley. *Barley Genet. Newsl.*, 33:16-17.
 33. Yadav, R. S., Bidinger, F. R., Hash, C. T., Yadav, Y. P., Yadav, O. P., Bhatnagar, S. K., and Howarth, C. J. (2003). Mapping and characterization of QTL×E interactions for traits determining grain and Stover yield in pearl millet. *Theor. Appl. Genet.*, 106, 512-520.
 34. Yap, T. C. & Harvey, B. L. (1972). Inheritance of yield components and morpho-physiological traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Sci.*, 12, 283-286.
 35. Zhu, H., Briceno, G., Dovel, R., Hayes, P. M., Liu, B. H., Liu, C. T. & Ullrich, S. E. (1999). Molecular breeding for grain yield in barley: an evaluation of QTL effects in a spring barley cross. *Theor. Appl. Genet.*, 98, 772-779.