

شناسایی مکان‌های ژنی کنترل کننده عملکرد و اجزای عملکرد دانه در برنج (*Oryza sativa* L.)

بابک ربیعی^{۱*}، محمد مسائلی^۲ و علیرضا ترنگ^۳

۱، ۲، به ترتیب دانشیار و دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان،

۳، استاد یار بیوتکنولوژی کشاورزی منطقه شمال کشور، رشت

(تاریخ دریافت: ۸۹/۱۱/۱۰- تاریخ تصویب: ۹۱/۳/۱)

چکیده

به منظور مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده عملکرد و اجزای عملکرد دانه، یک جمعیت F₂ متشکل از ۱۸۸ بوته حاصل از تلاقی بین دو رقم خالص بینام و کادوس در سال ۱۳۸۷ در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان کشت و تعداد نه صفت مهم مرتبط با عملکرد دانه مورد ارزیابی قرار گرفت. برای تهیه نقشه پیوستگی جمعیت F₂، ۸۵ نشانگر SSR و ۲۰ ترکیب آغازگری از نشانگر AFLP بررسی شد. از بین آن‌ها، ۳۷ نشانگر SSR و ۱۰ ترکیب آغازگری از نشانگر AFLP شامل ۳۵ جایگاه ژنومی، چند شکلی خوبی در بین والدین نشان دادند که برای تهیه نقشه پیوستگی مورد استفاده قرار گرفتند. طول کل نقشه حاصل ۱۴۴۵/۷ سانتی مورگان و متوسط فاصله نشانگرها از یکدیگر ۲۱/۵۷ سانتی مورگان بود. با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب ۱۶ QTL برای صفات مورد مطالعه مکان‌یابی گردید. برای ارتفاع بوته دو QTL هر دو روی کروموزوم ۷، برای طول خوشه سه QTL روی کروموزوم‌های ۳، ۶ و ۷، برای وزن هزار دانه یک QTL روی کروموزوم ۳، برای تعداد خوشه در بوته دو QTL روی کروموزوم‌های ۶ و ۱۰، برای تعداد دانه پُر در خوشه دو QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۹، برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه یک QTL روی کروموزوم ۴، برای عملکرد دانه دو QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۶، برای روز تا ۵۰ درصد گلدهی دو QTL روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ و برای روز تا رسیدگی کامل تنها یک QTL روی کروموزوم ۶ مکان‌یابی گردید. در بین QTL‌های شناسایی شده، *gy3* برای عملکرد دانه، *tgw3* برای وزن هزار دانه، *ph7a* برای ارتفاع بوته، *esnp4* برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و *pl6* برای طول خوشه، به ترتیب ۲۰/۱، ۱۸، ۱۶، ۱۶ و ۱۵ درصد از واریانس فنوتیپی صفات مربوطه را کنترل کردند و به عنوان QTL‌های بزرگ‌اثر کنترل کننده این صفات شناسایی شدند. از نشانگرهای با پیوستگی قوی با این QTL‌ها می‌توان به منظور انتخاب به کمک نشانگر استفاده نمود، اما برای نشانگرهایی که فاصله بیشتری از این QTL‌ها دارند، ابتدا باید نقشه پیوستگی اشباع شده جمعیت تهیه شود تا از نشانگرهای با فاصله بسیار نزدیک با آنها بتوان به طور موثر در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر استفاده نمود.

واژه‌های کلیدی: برنج، عملکرد و اجزای عملکرد، نشانگرهای DNA، QTL

مقدمه

می‌باشد. مکان‌یابی جایگاه ژن‌های کنترل کننده صفات کمی (QTL) یکی از روش‌هایی است که در دو دهه اخیر برای مطالعه ژنتیکی صفات کمی مورد استفاده قرار

یکی از عواملی که اصلاح نباتات را محدود می‌کند نبود اطلاعات کافی در مورد ژن‌های کنترل کننده صفات کمی

دابل - هاپلوئید، QTL های مرتبط با همزمانی گلدهی در دو محیط، مطالعه و QTL های تاریخ گلدهی زود هنگام و تاریخ گلدهی دیر هنگام شناسایی شدند (Ma et al., 2009).

چنانچه ملاحظه می شود نتایج کاملاً متفاوتی از آزمایش های مختلف به دست آمده و از اینرو لازم است مکان یابی QTL ها و برآورد اثر آنها در جمعیت های مختلف (به خصوص در جمعیت های حاصل از ارقام ایرانی) انجام شود تا بتوان از مجموع نتایج حاصل اطلاعات دقیقی به دست آورد. هدف از این تحقیق، تهیه نقشه پیوستگی نشانگرهای SSR و AFLP در جمعیت F_2 حاصل از تلاقی رقم های بینام و کادوس و شناسایی QTL های کنترل کننده عملکرد و اجزای عملکرد دانه بود.

مواد و روش ها

مواد گیاهی

در این تحقیق، یک جمعیت F_2 متشکل از ۱۸۸ بوته که از تلاقی بین دو رقم بینام و کادوس به دست آمد، به همراه والدین فوق در مزرعه تحقیقاتی دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان در سال ۱۳۸۷ کشت داده شد. علت انتخاب این ارقام برای تهیه جمعیت نقشه یابی، خصوصیات متفاوت آنها از نظر صفات مورد مطالعه بود، به طوری که ارتفاع بوته در کادوس (که یک رقم اصلاح شده در موسسه تحقیقات برنج کشور - رشت می باشد) کوتاه و قدرت پنجه زنی آن بالاست. از نظر طول دوره رشد متوسط تا دیررس بوده، دارای کیفیت پخت متوسط و عملکرد بالایی است و جزء ارقام پرمحصول می باشد. در مقابل، رقم بینام از ارقام محلی ایران است که کیفیت پخت بسیار مطلوبی دارد. این رقم پابلند بوده و دارای دوره رشد متوسط، عملکرد پایین و همچنین دارای طول دانه متوسط است.

ارزیابی های فنوتیپی

صفات مورد مطالعه شامل ارتفاع بوته، طول خوشه، وزن هزار دانه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه چه پوک در خوشه، عملکرد، روز تا ۵۰ درصد گلدهی و روز تا رسیدگی کامل بودند. برای مقایسه میانگین بین والدین، آزمون t-استیودنت با

گرفته است (Collard & Mackill, 2008). با شناسایی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات کمی (QTL) و تعیین سهم هر یک از این نواحی در ایجاد تنوع مشاهده شده صفت در جمعیت، کارایی برنامه های به نژادی افزایش یافته و با اطمینان بیشتری می توان به اصلاح جمعیت پرداخت. در واقع QTL قطعه یا ناحیه ای از کروموزوم است که ژن یا ژن های کنترل کننده یک صفت کمی را حمل می کنند (Rabiei, & Sabouri, 2008). در این روش، با مطالعه تفرق همزمان صفت کمی و نشانگرهای مولکولی، تعداد QTL ها، مکان آن ها روی ژنوم، نوع عمل آن ها و میزان اثر فوتیپی هر یک برآورد می شود و سپس، نتایج حاصل در برنامه های اصلاحی مانند انتخاب به کمک نشانگر مورد استفاده قرار می گیرد (Liu, 1998).

در آزمایشی ژن های کنترل کننده صفات مرتبط با کیفیت ظاهری دانه شامل طول، عرض و شکل دانه در ارقام برنج ایرانی شناسایی و معرفی گردید (Rabiei et al., 2004). در گزارش دیگری، QTL های تاریخ گلدهی در ارقام برنج ایرانی معرفی شدند (Rabiei, 2007). QTL های کنترل کننده تعداد دانه در خوشه و طول بوته، در یک جمعیت ۱۲۵ فردی F_2 مورد مطالعه قرار گرفت و یک QTL بزرگ اثر برای صفات عملکرد دانه، تاریخ گلدهی و ارتفاع بوته روی کروموزوم ۸ برنج مکان یابی گردید (Zhang et al., 2006). همچنین، با مطالعه ۲۵۸ اینبرد لاین نوترکیب (RILs)، دو QTL برای عملکرد دانه، شش QTL برای وزن هزار دانه و نه QTL برای ارتفاع بوته شناسایی شد (Li et al., 2006). در آزمایش دیگری که در یک جمعیت دابل - هاپلوئید^۱ برنج با ۶۹ بوته انجام شد، یک QTL بزرگ اثر که ۴۱٪ از تغییرات ارتفاع بوته و طول خوشه را توجیه می کرد، شناسایی گردید (Yan et al., 2007). در یک آزمایش، مکان یابی QTL ها برای صفت تعداد پنجه در بوته در طی ۹ مرحله اندازه گیری در مراحل متفاوت رشد برنج انجام شد و در کل دوازده QTL قطعی و در روش مکان یابی ارتباطی، دو QTL جدید روی کروموزوم های ۷ و ۸ مکان یابی شد (Fang ming, 2008). در آزمایش دیگری با یک جمعیت

از رویه Univariate نرم‌افزار SAS انجام شدند

استفاده از رویه ttest و برای آزمون نرمال بودن داده‌ها در جمعیت F_2 ، آزمون‌های چولگی و کشیدگی با استفاده

جدول ۱- توالی جایگاه‌های برشی آنزیم‌های هضم‌کننده DNA، توالی سازگارها، توالی آغازگرهای *MseI* و *PstI* در مرحله پیش تکثیر و تکثیر انتخابی در روش AFLP

MseI توالی برشی 5'...T↓TAA...3' 3'...AAT↑T...5'	PstI توالی برشی 5'...CTGCA↓G...3' 3'...G↑ACGTC...5'
MseI توالی سازگار 5'-GACGATGAGTCCTGAG-3' 3'-TACTCAGGACTCAT-5'	PstI توالی سازگار 5'-CTCGTAGACTGCGTACATGCA-3' 3'-CATCTGACGCATGT-5'
PstI آغازگر عمومی 5'-GACTGCGTACATGCAG-3'	MseI آغازگر عمومی 5'-GATGAGTCCTGAGTAA-3'
PstI آغازگر 5'-GACTGCGTACATGCAGTT-3' p70 آغازگر	PstI آغازگر 5'-GACTGCGTACATGCAGCCA-3' p51 آغازگر
MseI آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACAT-3' :M50 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACCA-3' :M51 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACCT-3' :M54 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACGA-3' :M55 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACGT-3' :M58 آغازگر	MseI آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACC-3' :M36 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACG-3' :M37 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACAA-3' :M47 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACAC-3' :M48 آغازگر 5'-GATGAGTCCTGAGTAAACAG-3' :M49 آغازگر

مرحله پیش تکثیر DNA و از آغازگرهای با سه نوکلئوتید اضافی در انتهای ۳' برای تکثیر انتخابی DNA ژنومی نمونه‌ها استفاده شد. توالی جایگاه‌های برش آنزیم‌ها، سازگارها و آغازگرها در روش AFLP در جدول ۱ و توالی آغازگرهای چند شکل SSR در جدول ۲ ارائه شده است. بعد از تعیین ژنوتیپ کلیه افراد F_2 به وسیله‌ی نشانگرهای چند شکل (۳۷ نشانگر SSR و ۳۵ نشانگر AFLP)، داده‌های حاصل به صورت یک ماتریس 188×72 تنظیم و سپس وارد نرم‌افزار MapManager QTXb17 گردید. برای تهیه نقشه پیوستگی و تبدیل مقادیر نوترکیبی بین نشانگرها به فاصله ژنتیکی بر حسب سانتی‌مورگان از تابع کوزامبی (Kosambi, 1943) استفاده شد. به منظور شناسایی QTL‌های کنترل‌کننده صفات مورد مطالعه از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) و نرم‌افزار Win QTL Cartographer 2.5 استفاده گردید و حداقل فاصله پویش نیز ۰/۵ سانتی-مورگان در نظر گرفته شد. حداقل مقدار LOD برای صفات مختلف نیز با استفاده از آزمون تبدیل با هزار جایگشت تعیین شد و در نهایت QTL‌های با LOD بیشتر از سه انتخاب شدند. برای نام‌گذاری QTL‌ها از روش موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج (IRRI) استفاده شد، به این ترتیب که ابتدا نام اختصاری صفت مورد نظر

تهیه نقشه پیوستگی و مکان‌یابی QTL

DNA ژنومی والدین و بوته‌های F_2 به روش CTAB (Rogers & Bandich, 1985) از برگ‌های جوان گیاهچه‌های برنج، در مرحله حداکثر پنجه‌زنی، استخراج شد. داده‌های ژنوتیپی این تحقیق در بخش ژنومیکس مدیریت بیوتکنولوژی کشاورزی منطقه شمال کشور (رشت) تهیه شد. جهت تهیه نقشه ژنتیکی و مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مورد نظر، تعداد ۸۵ نشانگر ریزماهواره که دارای پراکندگی مناسبی در کل ژنوم بودند، انتخاب و از نظر وجود چند شکلی روی والدین مورد ارزیابی قرار گرفتند و در نهایت ۳۷ نشانگر SSR چند شکل، شناسایی و برای تهیه نقشه پیوستگی در جمعیت F_2 مورد استفاده قرار گرفتند. جهت کاوش ژنوم توسط نشانگرهای AFLP نیز ابتدا هر دو والد با استفاده از ۲۰ ترکیب آغازگری موجود، مورد تکثیر انتخابی قرار گرفتند و سپس از بین آن‌ها ۱۰ ترکیب که در مجموع ۳۵ باند چند شکل تولید کردند، شناسایی و جهت تهیه نقشه روی نتاج F_2 استفاده شدند. روش AFLP مطابق با روش وس و همکاران (Vos et al., 1995) انجام شد. برای این منظور، هضم DNA ژنومی به کمک دو آنزیم محدودگر *MseI* و *PstI* انجام گرفت. سپس از آغازگرهای بدون نوکلئوتید اضافی در انتهای ۳' برای

شدند. برای تشخیص نوع عمل ژن‌ها نیز درجه غالبیت QTLها از نسبت اثر غالبیت (d) به قدر مطلق اثر افزایشی (a) محاسبه و در صورتی که این نسبت برابر با یک بود، عمل آنها به صورت غالبیت کامل، بزرگ‌تر از یک عمل فوق غالبیت، بین صفر و یک عمل غالبیت ناقص و برابر با صفر عمل افزایشی در نظر گرفته شد.

و سپس شماره کروموزوم نوشته شد و اگر بیشتر از یک QTL روی یک کروموزوم شناسایی شد، از حروف لاتین استفاده گردید (McCouch & CGSNL, 2008). توضیح این نکته ضروری است که در QTLهای با اثر افزایشی مثبت و منفی، به ترتیب آل‌های افزایش دهنده ارزش صفت مورد نظر از والد کادوس و بینام به نتاج منتقل

جدول ۲- نشانگرهای SSR چند شکل مورد استفاده در تهیه نقشه پیوستگی جمعیت F₂ حاصل از تلاقی ارقام بینام و کادوس برنج

نام نشانگر	کروموزوم	توالی رفت	توالی برگشت
RM23	۱	CATTGGAGTGGAGGCTGG	GTCAGGCTTCTGCCATTCTC
RM84	۱	TAAGGGTCCATCCACAAGATG	TTGCAAATGCAGCTAGAGTAC
RM212	۱	CCACTTTCAGCTACTACCAG	CACCCATTTGTCTCTCATTATG
RM237	۱	CAAATCCCGACTGCTGTCC	TGGGAAGAGAGCACTACAGC
RM154	۲	ACCCTCTCCGCTCGCCTCCTC	CTCCTCCTCTGCGACCGCTCC
RM240	۲	CCTTAATGGGTAGTGTGCAC	TGTAACCATTCTTCCATCC
RM5390	۲	GCAATTTAACCCTTATTCTG	GGGAAGAAGAAAAGCCATTAG
RM60	۳	AGTCCCATGTTCCACTTCCG	ATGGCTACTGCTGTACTAC
RM227	۳	ACCTTTCGTCATAAAGACGAG	GATTGGAGAGAAAAGAAGCC
RM232	۳	CCGGTATCCTTCGATATTGC	CCGACTTTTCTCTCTGACG
RM504	۳	TCTATAATGTAGCCCCCCC	TTTCAGGGGCTTCTACCAAC
RM307	۴	GTACTACCGACCTACCGTTCAC	CTGCTATGCATGAAGTCTC
RM317	۴	CATACTTACCAGTTCACCGCC	CTGGAGAGTGTCTAGCTAGTTGA
RM6203	۴	CGGGACGTGATCACCATC	GGATAAATACGAATGGGGGG
RM13	۵	TCCAACATGGCAAGAGAGAG	GGTGGCATTCTGATTCCAG
RM173	۵	CCTACCTCGCGATCCCCCCTC	CCATGAGGAGGAGGCGGCGATC
RM1024	۵	GCATAACCATGGGGATTGG	GGGATTGGGATAATGGTGTG
RM170	۶	TCGCGCTTCTTCTCGTCGACG	CCCGCTTGCAGAGGAAGCAGCC
RM314	۶	CTAGCAGGAACCTTTTCAGG	AACATTCCACACACACACGC
RM461	۶	GAGACCGGAGAGACAAGTGC	TGATGCGGTTTACTGCTAC
RM501	۷	GCCCAATTAATGTACAGGCG	ATATCGTTTACCCGTGCTGC
RM542	۷	TGAATCAAGCCCCTCACTAC	CTGCAACGAGTAAGGCAGAG
RM1364	۷	AAGAAATTCAAAACACATGA	AAAACATCTACTTTGATCCA
RM42	۸	ATCCTACCGCTGACCATGAG	TTTGGTCTACGTGGCGTACA
RM502	۸	GCGATCGATGGCTACGAC	ACAACCCAACAAGAAGGACG
RM5428	۸	ATGCAATACAGCACACTCGC	CTTATGCTCTCATGGCTCCC
RM219	۹	CGTCGGATGATGTAAAGCCT	CATATCGGCATTTCGCCTG
RM328	۹	CATAGTGGAGTATGCAGCTGC	CCTTCTCCCAGTCGTATCTG
RM147	۱۰	TACGGCTTCGGCGGCTGATTCC	CCCCCGAATCCCATCGAAACCC
RM228	۱۰	CTGGCCATTAGTCCTTGG	GCTTGC GGCTCTGCTTAC
RM311	۱۰	TGGTAGTATAGGTAATAACAT	TCCTATACATACAAAACATAC
RM286	۱۱	GGCTTCATCTTTGGCGAC	CCGGATTACAGAGATAAACTC
RM332	۱۱	GCGAAGGCGAAGGTGAAG	CATGAGTGATCTCACTACCC
RM7443	۱۱	TGCTGCGTGTTACTTTGGTG	AACCCTTCATCAGGCTACGC
RM235	۱۲	AGAAGCTAGGGCTAACGAAC	TCACCTGGTCAGCCTCTTTC
RM1337	۱۲	GTGCAATGCTGAGGAGTATC	CTGAGAATCTGGAGTGCTTG
RM2935	۱۲	CAGCAAATTTGTTACTTATG	TGCTATGTTTTTTATAACG

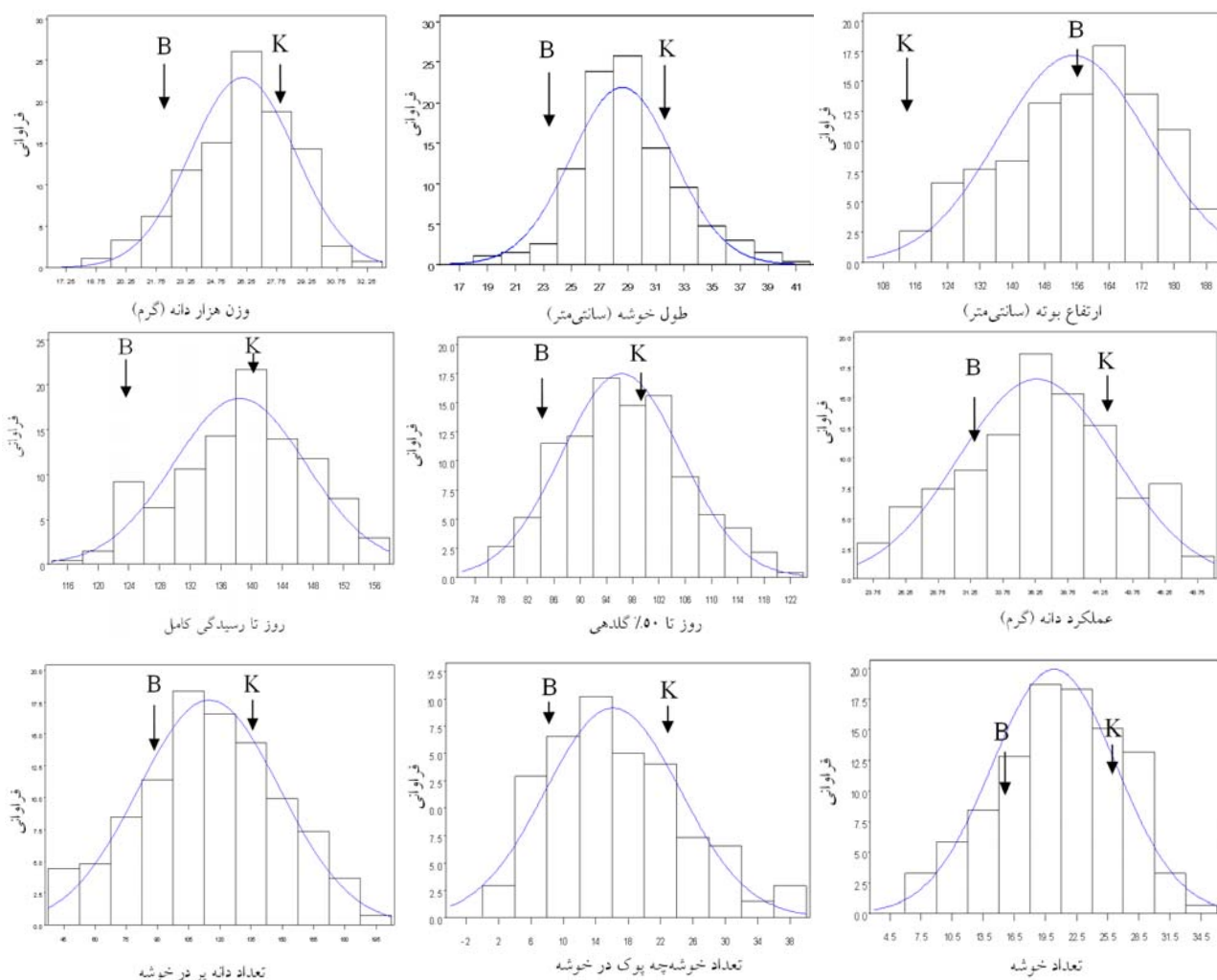
استفاده از رویه ttest نرم‌افزار SAS مشخص گردید. توزیع ارزش‌های فنوتیپی صفات مطالعه شده در ۱۸۸ بوته F₂ حاصل از تلاقی ارقام بینام (B) و کادوس (K) در شکل ۱ نشان داده شده است. انجام آزمون‌های

نتایج و بحث

با اندازه‌گیری صفات مورد مطالعه در والدین بینام و کادوس، ابتدا وجود تفاوت‌های معنی‌دار بین والدین برای کلیه صفات مربوطه در سطح احتمال ۱ درصد با

نشانگر چند شکل (۳۷ نشانگر SSR و ۳۵ نشانگر AFLP) را در ۱۲ گروه پیوستگی مطابق با ۱۲ کروموزوم برنج قرار داد. نقشه حاصل ۱۴۴۵/۷ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را پوشش داد و فاصله نشانگرهای مجاور از یکدیگر به‌طور متوسط ۲۱/۵۷ سانتی‌مورگان بود (شکل ۲).

چولگی و کشیدگی نشان داد که توزیع فنوتیپی در نتاج F₂ تقریباً پیوسته و نرمال بود که این موضوع دلیل بر کمی بودن صفت مورد مطالعه می‌باشد. تعدادی از نتاج F₂ دارای مقادیر بیشتر از والدین در تمامی صفات مورد مطالعه بودند که این نشان دهنده پدیده تفکیک متجاوز می‌باشد. جهت تهیه نقشه پیوستگی جمعیت از نرم‌افزار MapManager QTXb17 استفاده شد و نرم‌افزار ۷۲



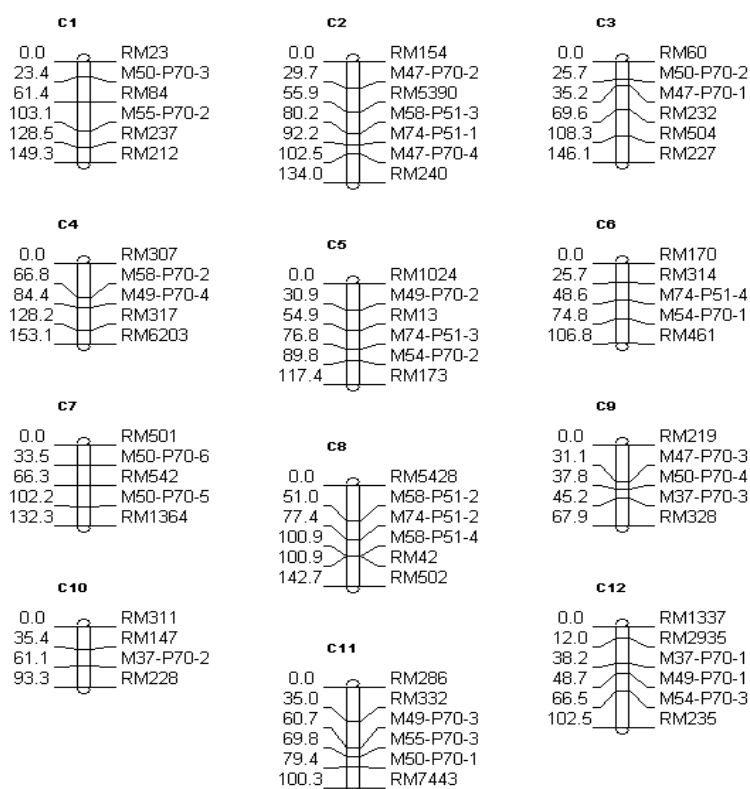
شکل ۱- توزیع ارزش‌های فنوتیپی صفات مطالعه شده در ۱۸۸ بوته F₂ حاصل از تلاقی ارقام بینام (B) و کادوس (K) برنج

نشانگر RM501 مکان‌یابی شد. مقدار LOD این QTL برابر با ۸/۵۶ بود و ۱۶ درصد از واریانس فنوتیپی صفت مذکور را توجیه نمود. دومین QTL (*Ph7b*) روی کروموزوم ۷ در فاصله نشانگری M50-P70-6-RM542 با فاصله ۶ سانتی‌مورگان از نشانگر M50-P70-6 مکان‌یابی شد. LOD این QTL برابر با ۷/۶۰ بود و مقدار

QTL‌های شناسایی شده با روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ ارائه شده‌اند. برای ارتفاع بوته، دو QTL روی کروموزوم ۷ مکان‌یابی گردید (جدول ۳). اولین QTL، *Ph7a* روی کروموزوم ۷ بود که در فاصله نشانگری RM501-M50-P70-6 و با فاصله ۲۸ سانتی‌مورگان از

طور موثر استفاده نمود. در مطالعه‌ای که روی دو یک جمعیت ۱۹۰ لاینی RIL (F_7 و F_6) حاصل از تلاقی بین BC_4F_2 Zhenshan97 و HR5 و همچنین چهار جمعیت BC_4F_2 QTL (NIL_1 ، NIL_2 ، NIL_3 و NIL_7) انجام شد، یک بزرگ‌اثر برای ارتفاع بوته روی کروموزوم ۷ مکان‌یابی گردید که ۳/۸۴ درصد از واریانس فنوتیپی را کنترل کرد (Zhang et al., 2009). اثر افزایشی این QTL، ۱/۱۱ و اثر غالبیت آن ۶/۱۹ بود. در مطالعه دیگری که با استفاده از ۲۵۴ اینبرد لاین نوترکیب (RILs) حاصل از تلاقی *indica* Taqing و *japonica* Lemont و دو جمعیت تست کراس حاصل از جمعیت مذکور انجام شد، پنج QTL مکان‌یابی گردید که هیچ یک از آنها روی کروموزوم ۷ برنج قرار نداشتند (Mei et al., 2003).

۸ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه نمود. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب برابر با ۳/۳- و ۲/۵۵ سانتی‌متر بود و در آنها به ترتیب آل‌های والد بینام و کادوس موجب افزایش ارتفاع بوته شدند. اثر غالبیت هر دو QTL منفی و در جهت کاهش ارتفاع بوته و نوع عمل ژن در آنها نیز به صورت فوق غالبیت در جهت کاهش ارتفاع بوته بود. از آنجایی که کاهش ارتفاع بوته در برنج یکی از اهداف مهم برنامه‌های اصلاحی محسوب می‌شود، از اینرو با روش تولید هیبرید می‌توان از هر دو QTL فوق به طور موثر در برنامه‌های اصلاحی جهت کاهش ارتفاع بوته در جمعیت مورد مطالعه استفاده نمود. بدیهی است برای استفاده از روش انتخاب به کمک نشانگر لازم است ابتدا نقشه ژنتیکی اشباع شده جمعیت تهیه شود تا بتوان از نشانگرهای با فاصله نزدیک به این QTLها به



شکل ۲- نقشه پیوستگی ۷۲ نشانگر SSR و AFLP در جمعیت F_2 حاصل از تلاقی ارقام بینام و کادوس. اسامی نشانگرها در سمت راست گروه‌های پیوستگی و فاصله ژنتیکی بین نشانگرها بر اساس تابع کوزامبی در سمت چپ آن‌ها نشان داده شده است. اعداد بالای گروه‌ها نیز شماره کروموزوم‌های برنج را نشان می‌دهند.

شده از ۰/۵ تا ۱۵ درصد از تنوع فنوتیپی را کنترل می‌کردند. اولین QTL شناسایی شده، QTL کوچک‌اثر

برای طول خوشه، سه QTL روی کروموزوم‌های ۳، ۶ و ۷ مکان‌یابی گردید (جدول ۳). QTLهای شناسایی

موثر بر وزن هزار دانه برنج در نظر گرفت. اثر افزایشی این QTL برابر با ۰/۸۴- گرم بود و در آن، آل‌های والد بینام موجب افزایش وزن هزار دانه شدند. عمل ژن‌ها در این QTL نیز به صورت فوق غالبیت (درجه غالبیت برابر با ۲) برآورد شد و اثر غالبیت این QTL به سمت افزایش وزن هزار دانه بود. بنابراین همانند دو صفت قبلی، برای وزن هزار دانه نیز می‌توان از روش تولید هیبرید استفاده نمود و به طور موثر از این QTL برای افزایش وزن هزار دانه سود جست. همچنین، از نشانگر RM60 که با فاصله ۳ سانتی‌مورگان از این QTL قرار داشت، احتمالاً بتوان در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر استفاده نمود. در یک بررسی با استفاده از ۱۸۷ لاین F_۹ حاصل از تلاقی Zhenshan 97B و IRAT109، برای وزن هزار دانه شش QTL مکان‌یابی گردید که یکی از آنها روی کروموزوم ۳ قرار داشت و بر خلاف این پژوهش کوچک اثر بود و فقط ۴/۶۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را کنترل کرد (Zou et al., 2005).

برای تعداد خوشه در بوته، دو QTL روی کروموزوم‌های ۶ و ۱۰ مکان‌یابی گردید که در مجموع ۱۳ درصد از تنوع فنوتیپی را کنترل کردند (جدول ۳). اولین QTL (*pnp6*) روی کروموزوم ۶ منطبق بر نشانگر M74-P51-4 مکان‌یابی شد و با LOD برابر با ۲/۹۹، مقدار ۸ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کرد. اثر افزایشی این QTL برابر با ۳/۷ خوشه در بوته بود و در آن، آل‌های افزایش دهنده تعداد خوشه در بوته از والد کادوس به ارث رسید. درجه غالبیت آن نیز برابر با ۲/۲۷ در جهت افزایش تعداد خوشه در بوته برآورد شد. دومین QTL (*pnp10*) روی کروموزوم ۱۰ منطبق بر نشانگر RM311 مکان‌یابی گردید که با LOD برابر با ۲/۹۵، مقدار ۵ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه نمود. اثر افزایشی این QTL برابر با ۲/۵- به سمت کاهش تعداد خوشه و درجه غالبیت آن برابر با ۲/۰۷ در جهت افزایش تعداد خوشه بود. از آنجایی که عمل ژن‌ها در هر دو QTL فوق به صورت فوق غالبیت بود، از اینرو احتمالاً با تولید هیبرید بتوان تا حدودی تعداد خوشه در بوته را اصلاح نمود. در مطالعه‌ای با یک جمعیت تلاقی برگشتی پیشرفته حاصل از تلاقی بین دو گونه *O. rufipagon* (رقم IRGC 105491) و *O. sativa* (رقم Jefferson) از

pl3 روی کروموزوم ۳ در فاصله نشانگری RM504- RM227 مکان‌یابی گردید که فقط ۰/۵ درصد از کل واریانس فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد و اثر افزایشی آن برابر با ۰/۱۶ سانتی‌متر بود. دومین QTL شناسایی شده برای طول خوشه، QTL بزرگ‌اثر *pl6* بود. این QTL روی کروموزوم ۶ دقیقاً در جایگاه نشانگر RM314 شناسایی شد و با LOD برابر با ۵/۱۸، مقدار ۱۵ درصد از کل واریانس فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد. اثر افزایشی این QTL برابر با ۱/۴۹ و درجه غالبیت آن نیز برابر با ۱/۰۹- بود. سومین QTL روی کروموزوم ۷ در فاصله نشانگری RM542-M50-P70-5 شناسایی شد و با LOD برابر با ۴/۱۶، فقط ۳ درصد از کل واریانس فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد و درجه غالبیت آن نیز برابر با ۵/۶۴ بود. تمامی QTL‌های مکان‌یابی شده برای طول خوشه دارای اثر فوق غالبیت بودند. بیشترین اثر فوق غالبیت (۵/۶۴) در QTL کروموزوم ۷ مشاهده شد. همچنین، آل‌های افزایش دهنده طول خوشه در تمامی QTL‌های شناسایی شده از والد کادوس به ارث رسید و اثر غالبیت آنها در تمامی QTL‌ها، به غیر از *pl6* به سمت افزایش طول خوشه بود. از آنجایی که هر سه QTL شناسایی شده دارای عمل فوق غالبیت بودند، بنابراین از روش تولید هیبرید می‌توان برای افزایش طول خوشه در جمعیت مورد مطالعه استفاده نمود. در آزمایشی با استفاده از ۲۵۴ اینبرد لاین نوترکیب (F₁₀) حاصل از تلاقی بین Lemont و Teqing و دو جمعیت تلاقی برگشتی (BCF₁) حاصل از این والدین، تعداد هفت QTL برای طول خوشه مکان‌یابی شد که دو QTL از هفت QTL شناسایی شده که روی کروموزوم‌های ۶ و ۷ قرار داشتند و به ترتیب ۱۱/۲ درصد و ۸/۳ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را کنترل کردند، با نتایج مطالعه حاضر مطابقت داشت (Mei et al., 2005).

در مورد وزن هزار دانه، فقط یک QTL (*tgw3*) در فاصله نشانگری RM60-M50-P70-2 روی کروموزوم ۳ و با فاصله ۳ سانتی‌مورگان از نشانگر RM60 مکان‌یابی گردید که با LOD برابر با ۶/۲۱، به تنهایی مقدار ۱۸ درصد از کل واریانس فنوتیپی را توجیه کرد (جدول ۳). از این جهت این QTL را می‌توان یک QTL بزرگ‌اثر

انجام شود، از اینرو از آل‌های والد کادوس که موجب کاهش تعداد دانه پوک در این QTL شدند، استفاده کرد و هیبریدهایی را که تعداد دانه پوک کمتری دارند، با استفاده از این والد تهیه نمود.

برای عملکرد دانه، دو QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۶ مکان‌یابی گردید (جدول ۳). اولین QTL (*gy3*) در فاصله نشانگری M47-P70-1-RM232 روی کروموزوم ۳ با فاصله ۱۱ سانتی‌مورگان از نشانگر M47-P70-1 مکان‌یابی شد که با LOD برابر با ۷/۶۳، مقدار ۲۰/۱ درصد از کل واریانس فنوتیپی را توجیه کرد و به عنوان یک QTL بزرگ‌اثر برای صفت عملکرد دانه شناسایی شد. اثر افزایشی این QTL برابر با ۰/۵۹ بود و در آن، آل‌های والد کادوس موجب افزایش عملکرد دانه شدند. دومین QTL (*gy6*) روی کروموزوم ۶ در فاصله نشانگری RM314-M74-P51-4 شناسایی شد و با LOD برابر با ۳/۴۶، مقدار ۴/۷ درصد از کل واریانس فنوتیپی را توجیه نمود. درجه غالبیت این دو QTL به ترتیب برابر با ۲/۰۱ و ۱/۲- بود و بنابراین، *gy3* دارای عمل فوق غالبیت و *gy6* دارای عمل غالبیت کامل بود. با توجه به عمل فوق غالبیت QTL بزرگ‌اثر *gy3* می‌توان از روش تولید هیبرید برای افزایش عملکرد دانه در جمعیت مورد مطالعه استفاده نمود. در مطالعه‌ای با استفاده از ۲۳۱ اینبرد لاین F₈ حاصل از تلاقی بین ارقام Suweon365 و Chucheongbyeo و با استفاده از ۲۲۱ نشانگر (۱۳۴ نشانگر ریز ماهواره، ۶۶ نشانگر RFIP و ۲۱ نشانگر MITE) در طی ۲ سال دو QTL برای عملکرد دانه مکان‌یابی شد که یک QTL روی کروموزوم ۳ قرار داشت و فقط مقدار ۲/۱ درصد از تنوع فنوتیپی عملکرد دانه را کنترل کرد (Kwon et al., 2008).

برای روز تا ۵۰ درصد گلدهی نیز دو QTL روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ مکان‌یابی گردید (جدول ۳). اولین QTL (*dfl*) در فاصله نشانگرهای RM84-M55-P70-3 روی کروموزوم ۱ و منطبق بر نشانگر RM84 شناسایی شد و با LOD برابر با ۴/۵۱، فقط مقدار ۴ درصد از کل واریانس فنوتیپی را توجیه نمود. اثر افزایشی این QTL برابر با ۳/۷۲ روز بود. دومین QTL (*dfl6*) در فاصله نشانگرهای RM170-RM314 روی کروموزوم ۶ و منطبق بر نشانگر RM314 مکان‌یابی گردید و با LOD

۱۴۰ نشانگر ریزماهواره و ۴۹ نشانگر AFLP برای شناسایی QTL‌های تعداد خوشه در بوته استفاده گردید، اما هیچ یک از QTL‌های شناسایی شده روی کروموزوم‌های ۶ و ۱۰ قرار نداشتند (Thomson et al., 2003).

برای تعداد دانه پر در خوشه، دو QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۹ مکان‌یابی گردید که در مجموع در حدود ۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را توجیه کردند. اولین QTL (*gnp3*) در فاصله نشانگری M47-P70-1-RM232 روی کروموزوم ۳ مکان‌یابی شد و با LOD برابر با ۴/۳۳، مقدار ۱۳ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه نمود. اثر افزایشی این QTL برابر با ۳/۸۴- و درجه غالبیت آن برابر با ۱/۸۴- برآورد شد. دومین QTL (*gnp9*) روی کروموزوم ۹ در فاصله نشانگری M49-P70-2-RM13 شناسایی شد و با LOD برابر با ۳/۰۸، مقدار ۷ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کرد. اثر افزایشی این QTL برابر با ۲/۳۷- و درجه غالبیت آن نیز برابر با ۲/۸۶- برآورد شد. آل‌های افزایش دهنده تعداد دانه پر در خوشه در هر دو QTL شناسایی شده از والد بینام به ارث رسید. با توجه به درجه غالبیت QTL‌های محاسبه شده، اثر هر دو QTL به صورت فوق غالبیت بود و بنابراین، برای افزایش تعداد دانه پر در خوشه می‌توان از روش تولید هیبرید استفاده نمود. در یک مطالعه با استفاده از یک جمعیت اینبرد لاین نوترکیب (F₉) حاصل از تلاقی Zhenshon97 و Minghui63، برای تعداد دانه پر در خوشه تعداد دو QTL شناسایی شد که یکی از آنها روی کروموزوم‌های ۳ مکان‌یابی گردید و ۱۴/۴۸ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را کنترل کرد (Xu et al., 2004).

در مورد تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه، فقط یک QTL در فاصله نشانگری RM307-M58-P70-2 روی کروموزوم ۴ (*esnp4*) مکان‌یابی گردید که با LOD برابر با ۵/۱۳، مقدار ۱۶ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کرد (جدول ۳). اثر افزایشی این QTL برابر با ۰/۲۶- بود و در آن، آل‌های والد بینام موجب افزایش تعداد دانه پوک شدند. درجه غالبیت این QTL نیز برابر با ۱/۳۱ برآورد شد و بنابراین عمل ژن‌های آن به صورت فوق غالبیت به سمت افزایش تعداد دانه پوک بود. از آنجایی که عملیات اصلاحی باید برای کاهش تعداد دانه پوک

استفاده از ۱۹۲ گیاه F₂ حاصل از تلاقی ارقام بومی ایرانی دم‌سفید و گرده و با به‌کارگیری ۸۸ نشانگر ریز ماهواره چند شکل، شش QTL برای تاریخ گلدهی شناسایی شد که همانند پژوهش حاضر دو QTL روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ قرار داشتند و به ترتیب ۶/۶ درصد و ۲۳/۵ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را کنترل کردند (Rabiei, 2007). در آزمایش دیگری با استفاده از یک جمعیت F₂ شامل ۱۴۶ فرد حاصل از تلاقی بین 71033-IR-125-15 و Junambyeo که بررسی فنوتیپی در جمعیت F₃ ادامه یافت، برای تاریخ گلدهی دو QTL روی کروموزوم‌های ۶ و ۸ مکان‌یابی گردید که QTL کروموزوم ۶ همانند این پژوهش، بزرگ‌اثر بود و ۳۴/۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را کنترل کرد (Rahman et al., 2008).

برابر با ۵/۴۱، مقدار ۹ درصد از کل واریانس فنوتیپی را توجیه کرد. اثر افزایشی این QTL برابر با ۶/۹۹ روز بود. آل‌های کاهش دهنده روز تا ۵۰٪ گلدهی در هر دو QTL مکان‌یابی شده از والد بینام به ارث رسید و درجه غالبیت این دو QTL نیز به ترتیب برابر با ۰/۷۴- و ۰/۱۴- در جهت کاهش صفت بود. این برآورد نشان داد که اثر هر دو QTL به صورت غالبیت ناقص به سمت کاهش روز تا ۵۰٪ گلدهی بود و از آنجایی که کاهش این صفت در برنج یکی از اهداف اصلاحی مهم می‌باشد، از اینرو برای اصلاح این صفت در جمعیت مورد مطالعه ابتدا می‌توان از روش انتخاب استفاده نمود تا QTL‌های مطلوب و با اثرات افزایشی در جمعیت افزایش یابند و سپس لاین‌های انتخاب شده را تلاقی داد تا از اثر غالبیت QTL‌ها نیز استفاده شود. در یک بررسی با

جدول ۳- QTL‌های مکان‌یابی شده برای صفات مورد مطالعه در جمعیت F₂ حاصل از تلاقی ارقام بینام و کادوس

در صد واریانس فنوتیپی (R ²)	درجه غالبیت	اثر غالبیت (d)	اثر افزایشی ** (a)	موقعیت*	LOD	نشانگر	QTL	صفت	
۱۶	-۱/۱۶	-۳/۸۲	-۳/۳	۲۸	۸/۵۶	۷	RM501-M50-P70-6	<i>ph7a</i>	ارتفاع بوته
۸	-۱/۴۸	-۳/۷۸	۲/۵۵	۶	۷/۶۰	۷	M50-P70-6-RM542	<i>ph7b</i>	
۰/۵	۱/۲۵	۰/۲	-۰/۱۶	۳۲	۳/۴۳	۳	RM504-RM227	<i>pl3</i>	
۱۵	-۱/۰۹	-۱/۶۲	۱/۴۹	۰	۵/۱۸	۶	RM314-M74-P51-4	<i>pl6</i>	طول خوشه
۳	۵/۶۴	۵/۸۷	۱/۰۴	۲۳	۴/۱۶	۷	RM542-M50-P70-5	<i>pl7</i>	
۱۸	۳	۱/۶۸	-۰/۸۴	۳	۶/۲۱	۳	RM60-M50-P70-2	<i>tgw3</i>	وزن هزار دانه
۸	۲/۲۷	۸/۳۹	۳/۷	۲۲/۹	۲/۹۹	۶	RM314-M74-P51-4	<i>pnp6</i>	تعداد خوشه در بوته
۵	۲/۰۷	۵/۱۹	-۲/۵	۰	۲/۹۵	۱۰	RM311-RM147	<i>pnp10</i>	
۱۳	-۱/۸۴	-۷/۰۸	-۳/۸۴	۱۱	۴/۳۳	۳	M47-P70-1-RM232	<i>gnp3</i>	تعداد دانه پر در خوشه
۷	-۲/۸۶	-۶/۷۹	-۲/۳۷	۲۲	۳/۰۸	۹	RM219-M47-P70-3	<i>gnp9</i>	
۱۶	۱/۳۱	۰/۳۴	-۰/۲۶	۲۸	۵/۱۳	۴	RM307-M58-P70-2	<i>esnp4</i>	تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه
۲۰/۱	۲/۰۱	۱/۱۹	-۰/۵۹	۱۱	۷/۶۳	۳	M47-P70-1-RM232	<i>gy3</i>	عملکرد دانه
۴/۷	-۱/۲۰	-۰/۴۱	-۰/۳۴	۲۰/۱	۳/۴۶	۶	RM314-M74-P51-4	<i>gy6</i>	
۴	-۰/۷۴	-۲/۷۷	۳/۷۲	۰	۴/۵۱	۱	RM84-M55-P70-3	<i>df1</i>	روز تا ۵۰٪ گلدهی
۹	-۰/۱۴	-۰/۹۸	۶/۹۹	۲۵/۷	۵/۴۱	۶	RM170-RM314	<i>df6</i>	
۱۳	-۰/۱	-۰/۵۵	۵/۴۱	۲۰	۴/۲۱	۶	RM170-RM314	<i>dm6</i>	روز تا رسیدگی کامل

* موقعیت ارائه شده برای QTL‌ها، فاصله QTL‌ها را از نشانگر سمت چپ نشان می‌دهد.

** اثر افزایشی مثبت و منفی به ترتیب نشان دهنده انتقال آل‌های افزایش صفت از والدین کادوس و بینام می‌باشد.

۶ و منطبق بر نشانگر RM314 مکان‌یابی گردید که با LOD برابر با ۴/۲۱، مقدار ۱۳ درصد از کل واریانس

برای روز تا رسیدگی کامل، فقط یک QTL (*dm6*) در فاصله نشانگرهای RM170-RM314 روی کروموزوم

پیوستگی شدید نسبت داد. برای مثال، QTL بزرگ‌اثر *gy3* برای عملکرد دانه در فاصله ۱۱ سانتی‌مورگان از نشانگر M47-P70-1 روی کروموزوم ۳ شناسایی شد و حدود ۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی عملکرد دانه را کنترل کرد. این QTL دارای اثر پلایوتروپی روی تعداد دانه پر در خوشه نیز می‌باشد، زیرا یکی از QTL‌های کنترل کننده تعداد دانه پر در خوشه (*gnp3*) دقیقاً در فاصله ۱۱ سانتی‌مورگانی از همین نشانگر شناسایی شد و ۱۳ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را نیز توجیه نمود. مشاهده جدول ۴ نیز نشان داد که دو صفت عملکرد دانه و تعداد دانه پر در خوشه دارای همبستگی معنی‌داری می‌باشند. همچنین، بین سه صفت عملکرد دانه، طول خوشه و تعداد خوشه در بوته همبستگی مثبت و معنی‌داری مشاهده شد (جدول ۴).

مقایسه QTL‌های شناسایی شده برای این سه صفت نیز نشان داد که یکی از QTL‌های کنترل کننده هر سه صفت فوق در فاصله بین نشانگرهای RM314-4 M74-P51-1 روی کروموزوم ۶ قرار دارد (جدول ۳) که احتمالاً یک خوشه QTL شامل چند QTL پیوسته باشد که بر هر سه صفت مورد نظر موثر است. روز تا ۵۰٪ گلدهی و روز تا رسیدگی کامل نیز که دارای همبستگی معنی‌داری بودند (جدول ۴)، به وسیله احتمالاً یک QTL دارای اثر پلایوتروپی یا QTL‌های پیوسته‌ی احاطه شده به وسیله نشانگرهای مجاور RM170-RM314 روی کروموزوم ۶ کنترل می‌شوند.

فنوتیپی صفت مذکور را توجیه نمود. اثر افزایشی این QTL برابر با ۵/۴۱ روز بود و در آن، آلل‌های کاهش دهنده روز تا رسیدگی از والد بینام به ارث رسید. درجه غالبیت آن نیز برابر با ۰/۱- برآورد شد و بنابراین QTL فوق دارای اثر غالبیت ناقص به سمت کاهش روز تا رسیدگی بود. از آنجایی که کاهش این صفت در برنج یکی از اهداف اصلاحی مهم می‌باشد، از اینرو برای اصلاح این صفت در جمعیت مورد مطالعه، همانند روز تا گلدهی ابتدا می‌توان از روش انتخاب استفاده نمود تا اثر افزایشی QTL‌ها استفاده شود و سپس با تلاقی لاین‌های انتخابی و تولید هیبرید، اثر غالبیت QTL‌ها نیز مورد استفاده قرار گیرد. در آزمایشی، QTL‌های کنترل کننده زمان رسیدگی در یک جمعیت F_2 حاصل از تلاقی ارقام بومی ایرانی مطالعه و پنج QTL شناسایی شد که یکی از آنها مشابه با این پژوهش روی کروموزوم ۶ مکان‌یابی شد و به عنوان یک QTL بزرگ‌اثر ۱۹/۲۷٪ از تنوع فنوتیپی زمان رسیدگی را کنترل کرد (Rabiei & Ghareyazie, 2005). ضریب همبستگی بین صفات مورد مطالعه در جدول ۴ ارائه شده است. مقایسه QTL‌های شناسایی شده برای صفات مورد مطالعه (جدول ۳) و مقایسه آن با ضرایب همبستگی بین صفات (جدول ۴) نشان داد که صفاتی که همبستگی معنی‌داری دارند، به وسیله جایگاه‌های ژنومی مشابهی کنترل می‌شوند، به طوری که می‌توان دلیل وجود همبستگی معنی‌دار بین صفات را تا حدود زیادی به کنترل آنها توسط QTL‌های یکسان و دارای اثرات پلایوتروپی یا QTL‌های با

جدول ۴- ضرایب همبستگی بین صفات مورد مطالعه در جمعیت F_2 حاصل از تلاقی ارقام بینام و کادوس برنج

صفات	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹
۱- ارتفاع بوته	۰/۲۸۸*	-۰/۰۳۰	-۰/۱۷۷	-۰/۱۸۱	-۰/۱۶۷	-۰/۲۰۰*	-۰/۲۶۹*	-۰/۲۰۹*
۲- طول خوشه	۱	-۰/۱۰۱	-۰/۴۰۳**	-۰/۲۶۵*	-۰/۱۸۴	-۰/۵۳۹**	-۰/۱۹۴	-۰/۱۰۷
۳- وزن هزار دانه		۱	-۰/۲۶۵*	-۰/۱۰۸	-۰/۰۸۹	-۰/۲۹۳**	-۰/۳۳۱**	-۰/۰۶۰*
۴- تعداد خوشه در بوته			۱	-۰/۲۴۳*	-۰/۱۶۱	-۰/۷۸۲**	-۰/۱۹۲	-۰/۰۵۵
۵- تعداد دانه پر در خوشه				۱	-۰/۲۵۴*	-۰/۸۳۹**	-۰/۰۸۷	-۰/۰۳۷
۶- تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه					۱	-۰/۰۰۳	-۰/۱۳۸	-۰/۰۱۳
۷- عملکرد دانه						۱	-۰/۱۵۳	-۰/۰۴۲
۸- روز تا ۵۰٪ گلدهی							۱	-۰/۷۴۳**
۹- روز تا رسیدگی کامل								۱

*** و ** به ترتیب معنی دار در سطح احتمال یک و پنج درصد

نتیجه‌گیری کلی

esnp4 برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه و *pl6* برای طول خوشه، به ترتیب ۲۰/۱، ۱۸، ۱۶، ۱۶ و ۱۵ درصد از واریانس فنوتیپی صفات مربوطه را کنترل کردند و به

از بین QTL‌های شناسایی شده، *gy3* برای عملکرد دانه، *tgw3* برای وزن هزار دانه، *ph7a* برای ارتفاع بوته،

این پژوهش نشان داد که صفات همبسته به وسیله QTL‌های با اثرات پلاپوتروپیک یکسان و یا QTL‌های دارای پیوستگی کنترل می‌شوند.

سپاسگزاری

از همکاران محترم دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان و مدیریت و پرسنل محترم پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی شمال کشور که در انجام آزمایش‌های مزرعه‌ای و آزمایشگاهی این طرح همکاری‌های لازم را داشتند، تشکر و قدردانی می‌شود.

عنوان QTL‌های بزرگ‌اثر کنترل کننده این صفات شناسایی شدند. از آنجایی که تمامی QTL‌های مذکور دارای اثر فوق غالبیت بودند، برای اصلاح جمعیت مورد مطالعه از نظر این QTL‌ها می‌توان از روش تولید هیبرید استفاده نمود. همچنین، از نشانگرهای مجاور و با پیوستگی قوی با این QTL می‌توان به منظور انتخاب به کمک نشانگر استفاده نمود، اما برای نشانگرهایی که فاصله بیشتری از این QTL‌ها دارند، ابتدا باید نقشه پیوستگی اشباع شده جمعیت تهیه شود تا از نشانگرهای با فاصله بسیار نزدیک با آنها بتوان به طور موثر در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر استفاده نمود. نتایج

REFERENCES

- Collard, B. C. Y. & Mackill, D. J. (2008). Marker assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*, 363, 557–572.
- Fang ming, Z., Gui fu, L., Hai tao, Z., Xiao hua, D., Rui hen, Z., Ze min, Z., Wen tao, L. & Gui quan, Z. (2008). Unconditional and conditional QTL mapping for tiller numbers at various stages with single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Soil*, 236, 237–242.
- Kosambi D. D. (1943). The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Human Genetics*, 12, 172-175.
- Kwon, S. J., Cho, Y. C., Kwon, S. W., Oh, C. S., Suh, J. P., Shin, Y. S., Kim, Y. J., Holligan, D., Wessler, S. R., Hwang, H. G. & Ahn, S. N. (2008). QTL mapping of agronomic traits using an RIL population derived from a cross between temperate japonica cultivars in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science*, 58, 271-279.
- Li, S. B., Zhang, Z. H., Hu, Y., Li, C. Y., Jiang, X., Mao, T., Li, Y. S. & Zhu, Y. G. (2006). Genetic dissection of developmental behavior of crop growth rate and its relationships with yield and yield related traits in rice. *Plant Science*, 170, 911–917.
- Liu, B. H. (1998). *Statistical Genomics; Linkage, mapping and QTL analysis*. CRC Press. LLC. USA.
- Ma, L., Yang, C., Zeng, D., Cai, J., Li, X., Ji, Z., Xia, Y., Qian, Q. & Bao, J. (2009). Mapping QTLs for heading synchrony in a doubled haploid population of rice in two environments. *Genetics and Genomics*, 36, 297-304.
- McCouch S. R. & CGSNL (2008). Gene nomenclature system for rice. *Rice*, 1, 72-84.
- Mei, H. W., Luo, L. J., Ying, C. S., Wang, Y. P., Yu, X. Q., Guo, L. B., Paterson, A. H. & Li, Z. K. (2003). Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. *Theor. Appl. Genet.*, 107, 89–101.
- Mei, H. W., Li, Z. K., Shu, Q. Y., Guo, L. B., Wang, Y. P., Yu, X. Q., Ying, C. S. & Luo, L. J. (2005). Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor. Appl. Genet.*, 110, 649–659.
- Rabiei, B. (2007). Linkage map of SSR markers and QTLs detection for heading date of Iranian rice cultivars. *J. Agric. Sci. Technol.*, 9, 235-242.
- Rabiei, B. & Ghareyazie, B. (2005). Linkage map construction of SSR markers and mapping QTLs controlling maturity time in a rice F₂ population. In: *Proceeding of the 4th Biotechnology National Congress*, Kerman (Mahan), Iran. (In Farsi)
- Rabiei, B. & Sabouri, H. (2008). *Mapping genes controlling quantitative traits*. University of Guilan Press. P. 193. (In Farsi)
- Rabiei, B., Valizadeh, M., Ghareyazie, B., Moghaddam, M. & Ali, A. J. (2004). Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. *Euphytica*, 137, 325–332.
- Rahman, L., Khanam, M. S. & Koh, H. J. (2008). QTL analysis for yield related traits using populations derived from an indica-japonica hybrid in rice (*Oryza sativa* L.). *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 44 (3), 93–104.
- Rogers, S. O. & Bandich, A. J. (1988). Extraction of DNA from plant tissues. In: Gelvin S. B. & Schilperoort, R. A. (eds.). *Plant Molecular Biology Manual*. Kluwer Academic Publishers, Boston, USA, A6: 1-10.

17. Thomson, M. J., Tai, T. H., McClung, A. M., Lai, X. H., Hinga, M. E., Lobos, K. B., Xu, Y., Martinez, C. P. & McCouch, S. R. (2003). Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theor. Appl. Genet.*, 107, 479–493.
18. Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. & Zabeau, M. (1995). AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23, 4407–4414.
19. Xu, C. G., Li, X. Q., Xue, Y., Huang, Y. W., Gao, J. & Xing, Y. Z. (2004). Comparison of quantitative trait loci controlling seedling characteristics at two seedling stages using rice recombinant inbred lines. *Theor. Appl. Genet.*, 109, 640–647.
20. Yan, C. J., Zhou, J. H., Yan, S., Chen, F., Yeboah, M., Tang, S. Z., Liang, G. H. & Gu, M. H. (2007). Identification and characterization of a major QTL responsible for erect panicle trait in *japonica* rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 115, 1093–1100.
21. Zhang, Y., Luo, L., Xu, C., Zhang, Q. & Xing, Y. (2006). Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 113, 361–368.
22. Zhang, Y., Luo, L., Liu, T., Xu, C. & Xing, Y. (2009). Four rice QTL controlling number of spikelets per panicle expressed the characteristics of single Mendelian gene in near isogenic backgrounds. *Theor. Appl. Genet.*, 118, 1035–1044.
23. Zou, G. H., Mei, H. W., Liu, H. Y., Liu, G. L., Hu, S. P., Yu, X. Q., Li, M. S., Wu, J. H. & Luo, L. J. (2005). Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.*, 112, 106–113.