

شناسایی QTL ها و ارزیابی شاخص های ساده کمیت و کیفیت عصاره مالت دانه جو

معروف خلیلی^{۱*}، محمد تورچی^۲، سعید اهری زاد^۳، محمد مقدم^۴ و سیدعلی پیغمبری^۵
۱. عضو هیات علمی دانشگاه پیام نور، دانشجوی دکتری اصلاح نباتات دانشگاه تبریز، ۲، ۳، ۴. استاد، دانشیار
و استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، ۵. استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
(تاریخ دریافت: ۹۲/۵/۲۳ - تاریخ تصویب: ۹۲/۹/۲۰)

چکیده

به منظور شناسایی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات کمی (QTLs) مرتبط با مالت در دانه جو و ارزیابی شاخص های مربوط، آزمایشی در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ با استفاده از ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف و والدین آنها (استپتو و مورکس) در دو مزرعه تحقیقاتی دانشگاه مهاباد و مرکز تحقیقات کشاورزی میانداوب، در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با دو تکرار اجرا شد. صفات انرژی جوانه زنی، درصد کل جوانه زنی، خواب بذر، پروتئین دانه، مقدار عصاره مالت دانه، مقدار پوسته دانه، وزن هکتولتر دانه، چاقی بذر، ارتفاع بوته، روز تا سنبله دهی، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، طول پدانکل، وزن هزاردانه، عملکرد دانه و شاخص برداشت دانه اندازه گیری شد. تجزیه QTL به روش مکان یابی فاصله ای مرکب براساس میانگین دو محیط انجام گرفت. برای بررسی تأثیرات اپیستازی افزایشی × افزایشی و آزمون تأثیرات اصلی QTL های شناسایی شده در یک مدل رگرسیون چندگانه، از روش مکان یابی فاصله ای چندگانه استفاده شد. در مجموع ۵۶ QTL با $LOD \geq 2.5$ برای صفات مختلف شناسایی شد. واریانس فنوتیپی کل توجیه شده به وسیله این QTL ها برای صفات مختلف از ۳۷/۱۵ تا ۷۷/۲۴ درصد متغیر بود که به ترتیب به شاخص برداشت و مقدار پروتئین دانه تعلق داشت. بیشترین مقدار LOD برای QTL کنترل کننده وزن هزاردانه (۶/۳۶) روی کروموزوم 4H به دست آمد و بیشترین QTL ها مربوط به شاخص کیفیت و کمیت مالت دانه جو روی کروموزوم های 1H، 2H، 3H، 4H، 5H و 7H مکان یابی شدند. ۱۲ اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بین QTL های شناسایی شده معنادار شدند. در لاین های تحت مطالعه، تفکیک متجاوز در دو جهت مثبت و منفی با تنوع زیاد از نظر صفات مرتبط با کمیت و کیفیت مالت دانه جو مشاهده شد که از این تنوع می توان برای اهداف مختلف به نژادی استفاده کرد.

واژه های کلیدی: جو، شاخص های ساده صفات مالت، مالت، QTL.

مقدمه

(2008). مقدار تولید مالت در دنیا سالانه ۱۸ تا ۲۲ میلیون تن است که در حدود ۹۴ درصد آن صرف تولید آبجو می شود. همچنین مقدار زیادی مالت از دانه جو تولید می شود که علاوه بر کیفیت نشاسته و مقدار پروتئین دانه، مراحل فراوری از جمله تولید آنزیم های هیدرولتیک در دوره خیساندن و جوانه زنی دانه مهم است (Gorzolka et al., 2012). مالت مصرفی در کارخانه های آبجوسازی و صنایع غذایی کشور، اغلب از خارج وارد می شود. مطالعات اندکی در زمینه کیفیت مالت انجام گرفته است. برای دستیابی به نتایج مطلوب

جو (*Hordeum vulgare* L.) از نظر مقدار تولید، پنجمین غله در جهان است، ولی از نظر اهمیت، پس از گندم، ذرت و برنج، چهارمین غله مهم دنیا به شمار می رود. این گیاه از نظر کشت و کار در شرایط متنوع آب و هوایی مقام اول را دارا است (FAO, 2013). جو با داشتن ۸ تا ۱۲ درصد پروتئین و حدود ۶۴ درصد نشاسته و امتیازاتی نظیر آسانی پخت، کیفیت مالت مطلوب و همچنین قیمت به نسبت کم، یک منبع انرژی مناسب برای انسان و دام به شمار می رود (Wolfe et al.,

کیفیت مالت دانه جو مطالعات اندکی صورت پذیرفته است (Benito-Román *et al.*, 2011). در بررسی QTLهای عملکرد و اجزای عملکرد جو در شرایط مختلف محیطی، QTLهای کوچک و بزرگ اثر با مقدار ۴/۷۴ درصد تا ۵۵/۳ درصد واریانس فنوتیپی برای صفات مختلف شناسایی شد (Xue *et al.*, 2010). در تحقیقی درباره QTLهای جو نتیجه گرفتند که صفت خواب بذر PHS^۱ (جوانه زنی سریع به دلیل بارندگی یا رطوبت نسبی زیاد) در دانه جو با کیفیت مالت همبستگی قوی دارد (Zhang *et al.*, 2011). Emebiri *et al.* (2004) در بررسی مکان‌یابی صفات کمی، هشت صفت مرتبط با کیفیت مالت در جو گزارش دادند که استفاده از والدین با شاخص غلظت پروتئین دانه کمتر در تلاقی‌ها سبب به دست آمدن هاپلوئیدهای مضاعف با غلظت مالت بیشتر می‌شود و همبستگی منفی بین مقدار پروتئین دانه و غلظت مالت وجود دارد. Han *et al.* (1997) در مطالعه گزینش به کمک نشانگر مولکولی برای صفات کیفیت مالت در جو گزارش کردند که گزینش برای کیفیت مالت در برنامه‌های اصلاحی با اندازه‌گیری صفات و شاخص‌های مرتبط با مالت در سطح میکرو^۲ و پوره کردن در سطح میکرو^۳ و وقتگیر و پرهزینه است و کارایی گزینش اندکی دارد. پژوهش حاضر به منظور دستیابی به اهداف زیر طراحی و اجرا شد: ۱. مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده صفات مرتبط با مالت‌سازی؛ ۲. تنوع ژنتیکی صفات مربوط به کیفیت و کمیت دانه مالت؛ ۳. اقتصادی و کاربردی کردن نتایج و جلوگیری از واردات بی‌رویه و توسعه تولید مالت کارخانه‌های کشور با توجه به خصوصیات لاین‌ها؛ ۴. معرفی ژنوتیپ‌های دارای خاصیت مالت‌سازی مطلوب با استفاده از شاخص‌های ساده.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش ۷۴ ژنوتیپ جو شامل ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف به همراه والدین آنها ارزیابی شدند. جمعیت ژنتیکی تحت مطالعه از تلاقی دو رقم Morex ×

در فرایند مالت‌سازی، باید ارقام خاص جو انتخاب شوند. خوشبختانه به کمک برخی از خصوصیات ظاهری، فیزیکی و شیمیایی در زمینه مقدار مالت در دانه جو، می‌توان ارقام مناسب برای مالت‌سازی را تشخیص داد (Lebin *et al.*, 2011 ; Peighamardoust 2010). عملکرد مالت با مقدار عملکرد دانه در واحد سطح و مقدار استخراج مالت از دانه تعیین می‌شود، بنابراین وقتی که اصلاح برای استخراج مالت مورد نظر است توجه به هر دو جزء اهمیت دارد. بررسی تأثیر پروتئین ارقام مختلف جو بر ویژگی‌های کیفی مالت نشان می‌دهد که افزایش مقدار پروتئین دانه سبب افزایش قدرت دیاستاتیک می‌شود (Galano *et al.*, 2011). یکی از صفات بسیار تأثیرگذار در کمیت و کیفیت مالت تولیدی مقدار پوسته دانه است که متأسفانه کمتر در ارزیابی‌ها مورد توجه قرار می‌گیرد. ضمن اینکه اندازه‌گیری آن کم‌هزینه‌تر و البته دقیق‌تر از صفات پیچیده و پرهزینه آزمایشگاهی میکرومالتینگ است. شایان ذکر است که مقدار پوسته در راندمان عصاره‌دهی مالت تأثیر منفی دارد (Lebin *et al.*, 2011). Btażewicz *et al.* (2007) در بررسی خود به تأثیر سه فاکتور رقم، فصل رشد و اندازه بذر بر غلظت عصاره مالت با استفاده از فرمول کاربردی بیشاب^۱ پرداختند و به این نتیجه رسیدند که می‌توان غلظت عصاره را براساس این فرمول، فارغ از نوع رقم در شرایط مختلف محیطی با دقت بسیار زیاد، برآورد کرد. آنها تأثیر دو صفت مقدار پروتئین و وزن هزاردانه بر غلظت عصاره مالت را بررسی کردند و همبستگی بین غلظت مالت تولیدی در آزمایشگاه و غلظت مالت تئوری (پیش‌بینی به وسیله فرمول بیشاب) را در طول ۴ سال آزمایش به طور متوسط $r = 0.76$ به دست آوردند و نتیجه گرفتند که هرچه اندازه دانه (چاقی بذر) بیشتر باشد، همبستگی شدیدتر است، زیرا زیاد شدن ضخامت و اندازه دانه سبب افزایش تجمع نشاسته و در نتیجه وزن هزاردانه می‌شود و به طور غیرمستقیم مقدار پروتئین کاهش پیدا می‌کند. اگرچه تحقیقات زیادی در مورد تجزیه QTL در زمینه جو انجام گرفته، درباره صفات مربوط به کمیت و

2. Pre-Harvesting Sprouting
3. Micromalting
4. Micromashing

1. Bishop's formula

QTLهای برآوردشده تأیید شد. برای این کار ابتدا حد بحرانی LOD از طریق آزمون جایگشت داده‌ها، پس از ۱۰۰۰ مرتبه تکرار برابر یا بزرگ‌تر از ۲/۵ به دست آمد (Churchill & Doerage, 1994). برای تعیین QTLها و برآورد اثر افزایشی آنها، از مدل ۶ برنامه Zmapqtl و روش نقشه‌یابی فاصله مرکب (CIM) استفاده شد (Doerage & Churchill, 1996) و سپس فرض اینکه مکان ژنی موجود روی کروموزوم بر صفت مورد نظر اثرگذار است (H1)، در برابر فرض صفر (H0) اینکه مکان ژنی بر صفت مؤثر نیست آزمون شد. در نهایت، برای شناسایی تأثیرات متقابل بین مکان ژنی یا اپیستازی، آزمون تأثیرات اصلی QTLهای شناسایی شده و معنادار بودن یا نبودن تأثیرات آنها، آزمون معنادار بودن اپیستازی در تجزیه همزمان QTLها در یک مدل رگرسیون چندگانه، از روش مکان‌یابی فاصله‌ی چندگانه^۲ (MIM) در برنامه QTL Cartographer استفاده شد. دیگر محاسبات با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.2 صورت گرفت.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات

تجزیه واریانس مرکب صفات تحت مطالعه پس از بررسی و تأیید برقراری مفروضات، نشان داد که ژنوتیپ‌های بررسی شده از نظر کلیه صفات مورد نظر با یکدیگر در سطح احتمال ۱ درصد اختلاف معنادار داشتند (جدول ۱)، اما اثر متقابل ژنوتیپ × مکان فقط برای وزن هزاردانه، درصد پروتئین، درصد چاقی بذر، طول سنبله و تعداد دانه در سنبله معنادار بود. به طور کلی تجزیه واریانس مرکب نشان داد که تنوع ژنتیکی زیادی در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات زراعی، فنولوژیکی و فیزیوشیمیایی در جمعیت تحت مطالعه وجود دارد و می‌توان از این تنوع در برنامه‌های گزینش برای افزایش کمیت و کیفیت مالت دانه بهره‌برداری کرد. معنادار نبودن اثر مکان برای اغلب صفات، بیانگر شرایط تقریباً یکسان آب‌وهوایی و مقدار بارندگی و فاصله کم بین مکان‌های تحت آزمایش بود. (Emebiri *et al.*, 2005);

Steptoe در دانشگاه ایالت اورگون تهیه شده است. ژنوتیپ‌های تحت مطالعه در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در دو مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه مهاباد و مرکز تحقیقات کشاورزی میان‌دواب که براساس طبقه‌بندی دومارتن، جزو مناطق نیمه‌خشک کشور محسوب می‌شوند، در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ کشت شدند. آبیاری به صورت کرتی و براساس نیاز آبی گیاه (تبخیر از تشتک کلاس A) انجام گرفت. صفات شایان اندازه‌گیری به دو دسته مرتبط با مالت‌سازی و خصوصیات زراعی تقسیم شدند که عبارت بودند از: انرژی جوانه‌زنی، درصد کل جوانه‌زنی و خواب بذر بنابر روش‌های پیشنهادی (Wootton *et al.*, 2005)، پروتئین دانه براساس روش پیشنهادی (Galano *et al.*, 2011)، مقدار عصاره مالت دانه براساس روش پیشنهادی (Btażewicz *et al.*, 2007)، مقدار پوسته دانه، وزن هکتولیت دانه و چاقی بذر به روش (Qureshi & Neibling, 2009)، ارتفاع بوته، روز تا سنبله‌دهی، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، طول پدانکل، وزن هزاردانه، عملکرد دانه و شاخص برداشت دانه که براساس استانداردهای به‌زراعی اندازه‌گیری شدند. نقشه پیوستگی جو جامعه ژنتیکی حاصل از تلاقی استیتو و مورکس توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی تهیه شده بود (Hayes *et al.*, 1993). این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان است و با تابع ژنتیکی کوزامبی تهیه شده است. این نقشه از پایگاه اینترنتی <http://barleygenomics.wsu.edu> بازیابی و برای مکان‌یابی صفات مربوط به کمیت و کیفیت صفات مالت دانه جو استفاده شد. در این نقشه ۷ گروه لینکاژی برای جمعیت حاصل از تلاقی استیتو و مورکس شناسایی شده است.

تجزیه QTL با نرم‌افزار QTL Cartographer نسخه ۱۱-۲/۵ (Wang *et al.*, 2007)، براساس داده‌های میانگین دو مکان (مهاباد و میان‌دواب) و برای هر صفت کمی و کیفی براساس هر یک از هفت کروموزوم (گروه لینکاژی) جو انجام گرفت و توسط همین نرم‌افزار، به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب^۱ (CIM)، مکان و اثر

جدول ۲. پارامترهای آماری و ژنتیکی صفات تحت مطالعه در جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی دو والد (

STEPTOE × MOREX در میانگین دو مکان

طول پدانکل در صد جوانه زنی	انرژی جوانه زنی	خواب بذر	غلظت مالتوزن پوسته	وزن هکتولتر	روز تا تعداد دانه سنبله دهی در سنبله	طول ارتفاع بوته چاقی بذر درصد پروتئین وزن شاخص عملکرد	وزن هزار دانه برداشت دانه	معمی دار
۳۷/۴۴	۹۸/۵۰	۲/۵۰	۸۱/۸۸	۶۷/۵۰	۱۷۴/۷۵	۸/۱۶	۹۸/۰۹	Morex(P1) والد مورکس
۲۸/۳۷	۹۳/۵۰	۹/۵۰	۷۹/۳۶	۵۹/۱۳	۱۸۲/۰۰	۸/۵۲	۵۹/۵۰	Steptoe(P2) والد استپتو
۹/۰۷ ^{ns}	۵ ^{ns}	۱۲/۵۰ ^{ns}	-۷/۰۰ ^{ns}	۲/۵۲ ^{ns}	-۷/۲۵ ^{ns}	-۰/۳۷ ^{ns}	-۰/۲۵ ^{ns}	(P1-P2) اختلاف والدین
۳۲/۹۱	۹۶/۰	۶/۰۰	۸۰/۶۲	۶۳/۳۱	۱۷۸/۳۸	۸/۳۴	۵۹/۶۳	Xp=(P1+P2)/2 میانگین والدین
۴۱/۵۰	۹۸/۵۰	۹/۵۰	۸۲/۷۸	۶۸/۲۰	۱۸۳/۰۰	۹/۰۰	۶۳/۵۰	B.DH بهترین لاین
۲۹/۶۴	۹۰/۵۰	۱/۰۰	۸۰/۱۹	۵۶/۶۷	۱۷۳/۵۰	۶/۸۲	۴۷/۵۵	W.DH بدترین لاین
۳۶/۱۵	۹۴/۶۳	۴/۷۰	۸۱/۷۳	۶۲/۴۵	۱۷۷/۶۹	۷/۷۶	۵۵/۶۹	X.DH میانگین لاین ها
۱۱/۸۶	۸/۰۰	۱۵/۰۰	۲/۵۹	۱۱/۵۳	۱۵/۹۵	۲/۱۸	۱۵/۹۵	دامنه تغییرات
۳/۲۴ [*]	-۱/۳۸ ^{ns}	۰/۶۱ ^{ns}	-۱/۳۰ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	-۰/۱۸ ^{ns}	اختلاف میانگین لاینها از والدین ^۱
۴/۰۵ [*]	۰/۰۰ ^{ns}	۲/۵۰ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	۰/۰۱ ^{ns}	تفکیک متجاوز مثبت
۱/۲۷ ^{ns}	-۳/۰۰ ^{ns}	۰/۰۰ ^{ns}	-۱/۵۰ ^{ns}	-۲/۴۶ ^{ns}	-۱/۲۵ ^{ns}	-۱/۱۰ ^{ns}	-۱/۱۰ ^{ns}	تفکیک متجاوز منفی
۸/۲۳	۱/۱۵	۲/۹۸	۳۶/۲۹	۳/۵۰	۱/۲۹	۳/۸۵	۴/۱۴	Gcv(%) ضریب تنوع ژنوتیپی
۱۲/۰۲	۳/۴۲	۵/۰۶	۵۵/۵۴	۵/۰۲	۱/۴۶	۸/۹۵	۱/۴۶	Pcv(%) ضریب تنوع فنوتیپی
۰/۷۸	۰/۶۱	۰/۶۰	۰/۷۵	۰/۷۳	۰/۸۴	۰/۶۹	۰/۶۴	h _{N2} وراثت پذیری خصوصی
۱۶/۴۴	۳/۲۷	۴/۸۰	۳۰/۶۹	۶/۰۸	۱۰/۷۸	۹/۵۸	۸/۲۷	یازده ژنتیکی (Mp 5% Gg) ^۲
۱۴/۴۵	۳/۲۴	۴/۴۸	۲۷/۰۱	۵/۷۰	۹/۷۷	۷/۱۸	۹/۷۷	یازده ژنتیکی (BP 5% Gg) ^۳
۳/۶۹	۳/۵۶	۴/۲۰	۲/۳۱	۲/۶۲	۱/۳۹	۵/۱۶	۱/۳۹	حداقل اختلاف معنی دار

تجزیه QTL در میانگین دو مکان

نتایج تجزیه QTL برای صفات مربوط به کمیت و کیفیت دانه مالت در جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی والدین STEPTOE × MOREX براساس میانگین داده‌های دو مکان مهاباد و میاندواب، شامل موقعیت، نشانگرهای مجاور، LOD، اثر افزایشی، اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی و درصدی تبیین واریانس فنوتیپی و ژنوتیپی در جدول ۳ و شکل ۱ خلاصه شده است (چون اثر مکان معنادار نبود مکان‌ها جداگانه تجزیه نشدند). برای ۱۶ صفت تحت مطالعه در مجموع ۵۴ QTL (به‌طور متوسط برای هر صفت ۲ تا ۴ QTL) و ۱۲ اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی معنادار شدند. واریانس فنوتیپی توجیه‌شده توسط QTLها از

مقدار ۹/۰۲ درصد برای QW3H (وزن هزاردانه) تا ۲۴/۵۳ درصد برای QPR4Hb (پروتئین دانه) متغیر بود. بیشترین و کمترین LOD مربوط به QTL کنترل‌کننده وزن هزاردانه LOD = ۶/۳۶ روی کروموزوم 4H (QW4H) و ضریب برداشت با LOD= ۲/۵۱ به‌دست آمد. سه QTL روی کروموزوم‌های 2H، 4Ha و 4Hb برای توجیه تغییرات پروتئین مکان‌یابی شدند. اثر متقابل افزایشی × افزایشی QTLها بین کروموزوم‌های 2H×4Ha معنادار شد، که در مجموع ۷۷/۲۴ درصد واریانس فنوتیپی از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. QTLهای QPR2H، QPR4Ha و QPR4Hb به‌ترتیب در موقعیت‌های ۸۲/۲، ۹۲/۷ و ۱۰۵ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای CDO588، BCD453B و

1H, 3H, 5H و 7H با نشانگرهای مجاور به ترتیب Cab2, ABG315, ABC302 و ABG461 تعیین مکان شدند. یک اثر اپیستازی معنادار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 3H×7H برای این صفت شناسایی شد. مجموع چهار QTL مکان‌یابی شده به اضافه اثر اپیستازی مربوط، ۶۸/۳۶ درصد از تنوع فنوتیپی کل را توجیه کردند. تأثیرات آلی مثبت و منفی مربوط به QTLها و هم‌مکانی آنها، توجیه‌کننده همبستگی‌های مثبت و منفی بین صفات هستند. در کروموزوم 1H، QTLهای خواب بذر (QDOR1H)، چاقی بذر (QPLUM1H) و پوسته بذر QSC1Hb در موقعیت ۱۴۰ و ۱۴۰/۹ سانتی‌مورگان و هر سه در مجاورت نشانگر Cab2 دارای اثر افزایشی منفی بودند. هر سه صفت ارتباط بسیار نزدیکی با هم دارند و صفات تأثیرگذار بر کیفیت و کمیت مالت هستند. Zhang *et al.* (2011) هم‌مکانی QTLهای خواب بذر و مقاومت به جوانه‌زنی (PHS) را روی کروموزوم 5H در جمعیتی متفاوت با این تحقیق گزارش کردند. در صورتی که Ullrich *et al.* (2009) QTLهای خواب بذر و جوانه‌زنی را هم‌مکان و در روی کروموزوم 1H گزارش کردند. در کروموزوم 3H، QTLهای کنترل‌کننده خواب بذر (QDOR3H)، وزن هزارانه (QW3H) و شاخص برداشت (QHI3H)، به ترتیب در موقعیت‌های ۱۰۷/۴، ۱۰۸/۶ و ۱۱۲/۴ سانتی‌مورگان و جوانه‌زنی کل (QGP3H)، هر چهار تا روی یک کروموزوم، سه QTL اول مجاور نشانگر ABG453 قرار دارند. Ullrich *et al.* (2009) در اغلب موارد QTLهای خواب بذر و جوانه‌زنی را هم‌مکان گزارش کردند. آنها QTLهای کنترل‌کننده خواب بذر را در روی کروموزوم‌های 1H، 2H و 7H و جوانه‌زنی را روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 3H و 7H شناسایی کردند. در کروموزوم 4H، دو QTL، QPL4H و QYn4H به ترتیب کنترل‌کننده صفات طول پدانکل و عملکرد دانه در جایگاه ۲۲/۲ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر CDO669 قرار داشتند. همچنین در کروموزوم 4H، چهار QTL، QPR4HC، QXW4H، QPLUM4H و Qhec4H، به ترتیب کنترل‌کننده صفات پروتئین، وزن هزارانه، چاقی بذر و وزن هکتولیتیر و همگی در مجاورت نشانگرهای cMWG652B-ABG054 در جایگاه ۱۲۴

ABG319A قرار داشتند. QTLهای مکان‌یابی شده برای پروتئین دانه با یافته‌های Hayes *et al.* (1993) روی کروموزوم 2H و 4H، و با تحقیقات Emebiri *et al.* (2005) روی کروموزوم‌های 4H و 7H تا حدی مطابقت دارد. سه QTL روی کروموزوم‌های 2H، 3H و 4H برای غلظت عصاره مالت در موقعیت‌های ۱۲۴، ۹۶/۶۰ و ۱۹۸/۲ سانتی‌مورگان با تأثیرات آلی افزایشی و در مجاورت نشانگرهای Rm5s1، ABG319B و ABG319A قرار داشتند که هر کدام به ترتیب ۱۳/۸۷، ۱۴/۲۹ و ۱۸/۷۵ درصد از واریانس فنوتیپی و در مجموع ۵۰/۲۱ درصد از تنوع کل را توجیه کردند. برای پوسته بذر به‌عنوان یکی از فاکتورهای بسیار مهم، تعیین‌کننده و تأثیرگذار در غلظت عصاره مالت، سه QTL روی کروموزوم‌های 1H، 1H و 3H در نقاط ۱۲۵/۶، ۱۳۹/۹ و ۹۱/۳ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شدند. QTL اصلی QSC3H با $LOD = ۵/۴۲$ بیشترین سهم را در توجیه تغییرات کل داشت و نقش دو QTL دیگر (QSC1Ha و QSC1Hb) کمتر بود. از طرف دیگر، دو اثر متقابل افزایشی × افزایشی QTLها بین کروموزوم‌های 1Ha×3H و 1Hb×3H برای این صفت معنادار شدند که در مجموع ۶۰/۵۱ درصد از تغییرات کل را توجیه کردند. انرژی جوانه‌زنی به‌عنوان یکی از فاکتورهای اصلی در تعیین کمیت و کیفیت مالت، توسط سه QTL، QGE2H، QGE5H و QGE7H که به ترتیب روی کروموزوم‌های 2H، 5H و 7H مکان‌یابی شدند، کنترل می‌شود. این سه QTL به‌اضافه اثر متقابل افزایشی × افزایشی QTLها بین کروموزوم‌های 2H×7H درصد زیادی از واریانس فنوتیپی را توجیه کردند (۶۵/۵۲ درصد). دو QTL بزرگ‌اثر QGE5H با $LOD = ۵/۳۸$ نزدیک نشانگر CDO57B و QGE7H با $LOD = ۵/۱۲$ نزدیک نشانگر ABC310B بیشترین سهم را در توجیه تغییرات کل صفت یادشده داشتند. QTLهای QGP3H، QGP5H و QGP7H در مجموع ۴۷/۳ درصد از تنوع پتانسیل جوانه‌زنی کل را کنترل کردند و به ترتیب در موقعیت‌های ۱۸۰/۱، ۷/۴ و ۱۳۲ سانتی‌مورگان روی کروموزوم‌های 3H، 5H و 7H قرار داشتند. خواب بذر به‌عنوان یکی از فاکتورهای اصلی در تعیین کمیت و کیفیت مالت، توسط چهار QTL، روی کروموزوم‌های

آلی غلظت عصاره مالت دانه، مثبت (۰/۳۳) بود که نشان می‌دهد آل‌هایی که سبب کاهش پروتئین می‌شوند، موجب افزایش غلظت عصاره مالت دانه جو نیز می‌شوند. همبستگی منفی و معنادار بین دو صفت تأییدکننده این مطلب است و اینکه احتمالاً ژن‌های خوشه‌ای کنترل‌کننده کیفیت و کمیت مالت دانه در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته‌اند. ژن‌های خوشه‌ای صفات متفاوت که در مجاورت هم در ناحیه‌ای خاص از کروموزوم قرار دارند، ممکن است موجب همپوشانی QTLها شوند.

Orf *et al.* (1999) QTLهای خوشه‌ای با تأثیرات شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش کرده‌اند. Fox *et al.* (2006) رابطه نزدیک اندازه دانه با کیفیت مالت-دانه را گزارش کردند. در هر حال برای فهم اینکه ماهیت نواحی کنترل‌کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از لینکاژ، پلیوتروپی یا ژن‌های خوشه‌ای است، نقشه ژنتیکی اشباع با چگالی زیاد برای مکان‌یابی مورد نیاز است.

افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 5H×6H کنترل می‌شود. این QTLها در مجموع ۵۸/۱ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه می‌کنند. Hayes *et al.* (1997) ۱۴ QTL را برای عملکرد دانه در هر ۷ کروموزوم جو در جمعیت هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی دو رقم شش‌ردیفه Steptoe و Morex شناسایی کردند. در صورتی که Romagosa *et al.* (1999) در بررسی خود در زمینه QTLهای مؤثر بر عملکرد جامعه Steptoe × Morex نتایج مشابه این پژوهش را گزارش کردند. وزن هزاردانه به‌عنوان یکی از فاکتورهای اصلی و بسیار مؤثر در غلظت عصاره مالت توسط دو QTL بزرگ‌اثر و اصلی با $LOD = 6/07$ ، $LOD = 6/36$ و دو QTL با اثر متوسط QW2H و QW3H به‌ترتیب روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 3H و 4H مکان‌یابی شدند و در مجموع ۷۶/۵۵ درصد از تنوع فنوتیپی کل وزن هزاردانه را توجیه کردند. ضریب برداشت توسط سه QTL، در مجموع ۳۷/۱۵ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه می‌کند. QTLهای مکان‌یابی‌شده برای وزن هزاردانه و ضریب برداشت با تحقیقات Kandemir *et al.* (2000) درباره کروموزوم 1H و Hayes *et al.* (1993) درباره کروموزوم 2H و 3H مطابقت داشت.

سانتی‌مورگان هستند. Liben *et al.* (2011) تأکید خاصی بر اهمیت چاقی بذر در افزایش غلظت عصاره مالت دارند. هم‌مکانی QTLهای ذکرشده در بالا نشان می‌دهد همان آل‌هایی که سبب افزایش پروتئین می‌شوند افزایش خواب بذر، پوسته بذر جو و کاهش وزن هزاردانه، وزن هکتولیترا و چاقی بذر را نیز تشدید می‌کنند. همبستگی مثبت معنادار بین صفت پروتئین و خواب دانه، مثبت و معنادار درصد چاقی بذر و پوسته بذر، منفی و معنادار وزن هزاردانه و وزن هکتولیترا با پوسته بذر و مقدار پروتئین حاصل از این تحقیق، تأییدکننده این مطلب است. از طرفی به‌نظر می‌رسد ژن‌های خوشه‌ای کنترل‌کننده صفات کیفیت و کمیت مالت، در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته‌اند. Han *et al.* (1997) در بررسی مکان‌یابی دقیق، ناحیه سانترومر کروموزوم 7H جو را حاوی QTLهای مهم در کیفیت مالت دانه جو تشخیص دادند. برای صفت چاقی بذر چهار QTL روی کروموزوم‌های 1H، 3H، 4H و 5H و یک اثر اپیستازی معنادار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 3H×4H شناسایی شد. مجموع چهار QTL مکان‌یابی‌شده به‌اضافه اثر اپیستازی فوق، روی هم‌رفته ۵۲/۲۵ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کردند. وزن هکتولیترا به‌عنوان یکی از فاکتورهای تعیین‌کننده و تأثیرگذار در غلظت عصاره مالت، با دو QTL، Qhec1H و Qhec4H و یک اثر اپیستازی معنادار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 1H×3H کنترل می‌شود. این QTLها در مجموع ۴۵/۷۳ درصد از تنوع کل را توجیه می‌کنند. در کروموزوم 4H، دو QTL، QHEC4H و QPLum4H به‌ترتیب کنترل‌کننده صفات هکتولیترا و چاقی بذر، هر دو در مجاورت نشانگر ABG054 قرار داشتند که تأثیرات آل آنها نشان می‌دهد که هرچه درصد زیر الک بذر کاهش یابد، وزن هکتولیترا افزایش می‌یابد؛ در نتیجه همبستگی بین این دو صفت منفی و معنادار به‌دست آمد. این یافته‌ها با نتایج تحقیقات Liben *et al.* (2011) مطابقت دارد. از طرف دیگر در روی کروموزوم 4H، QTLهای مربوط به عصاره مالت و مقدار پروتئین دانه (QPR4Hb و QMX4H) هر دو در مجاورت نشانگر ABG319A قرار داشتند و تأثیرات آلی پروتئین، منفی (۰/۳۹-) و تأثیرات

جدول ۳. QTL های شناسایی شده برای صفات تحت مطالعه در جمعیت لاین های هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی دو والد (STEPTOE × MOREX) براساس میانگین دو مکان

شماره کروموزوم	نام QTL	نشانگرهای مجاور موقعیت	حدود اعتماد	LOD	اثر افزایشی هر QTL	R ² _b	R ² کل	اثر اپیستازی A*A	نوترکیبی-نوترکیبی ژنوتیپی راست چپ	R ²	صفت
2H	QPR2H	CDO588-AdhIntc	۸۲/۲	۳/۰۲	-۰/۰۳۳	۱۳/۴۵	۷۴/۵	2H*4Ha, AA=0.21, LOD=2.08, R ² _b =10.2	۰/۰۰۰	۰/۰۳۴	درصد پروتئین
4Ha	QPR4Ha	BCD453B-ABG472	۹۲/۷	۳/۳۶	-۰/۲۲	۱۵/۱۹	۸۴/۴		۰/۰۲	۰/۰۳۷	
4Hb	QPR4Hb	ABG319A-iAco2	۱۰۵	۵/۵۸	-۰/۳۹	۲۴/۵۳	۹۶/۷		۰/۰۳۸	۰/۰۹۳	
4HC	cMWG652B-QPR4HC	ABG054	۱۲۴	۳/۱۱	-۰/۲۶	۱۳/۸۷	۱۲/۴		۶۹/۱۲	۰/۰۰۲	
2H	QXM2H	Rm5s1-KSUF15	۹۶/۹۰	۳/۲۷	-۰/۰۳۶	۱۴/۲۹	۹۰/۵		۰/۰۰۰	۰/۰۳۷	
3H	QXM3H	ABG319B-ABC172	۱۹۸/۲	۴/۴۸	-۰/۳۴	۱۸/۷۵	۱۹۲/۳		۰/۰۲	۰/۰۶۴	غلظت مالت
4H	QXM4H	ABG319A-iAco2	۱۰۷	۳/۸۲	-۰/۳۳	۱۶/۹۸	۱۰۱		۴۳/۲۸	۰/۰۵۶	
1H	QSC1Ha	CMWG733-AtpbA	۱۲۵/۶	۳/۲۷	-۰/۰۰۸	۱۴/۴۳	۱۳۲	1Ha*3H, AA=-0.009, LOD=2.28, R ² =5.2	۰/۰۳۸	۰/۰۱۹	پوسته بذر
1H	QSC1Hb	MWG635C-Cab2	۱۳۹/۹	۳/۶۴	-۰/۰۰۷	۱۵/۴۶	۱۳۵/۴	1Hb*3A, AA=0.009, LOD=2.30, R ² =6.5	۰/۰۱	۰/۰۱	
3H	QSC3H	PSR156-ABC176	۹۱/۳	۵/۴۲	-۰/۰۰۷	۱۸/۹۲	۹۰/۲		۵۰/۳۸	۰/۰۰۰	
2H	QGE2H	KSUF15-MWG503	۱۰۰/۸	۴/۰۹	-۰/۰۴۳	۱۶/۷۵	۹۶/۱	2H*7H, AA=-0.75, LOD=1.54, R ² =7.2	۰/۰۰۰	۰/۰۳۴	
5H	QGE5H	CD057B-KSUA1B	۹۲/۳	۵/۳۸	-۰/۰۴۷	۲۱/۸۵	۸۳/۱		۰/۰۰۰	۰/۰۵۴	انرژی جوانه زنی
7H	QGE7H	ABC310B-RiSP103	۱۲۰/۸	۵/۱۲	-۰/۱۲۴	۱۹/۷۲	۱۱۷/۸		۵۸/۴۱	۰/۰۰۰	
2H	QGS2H	CDO64-ABG459	۴۷	۳/۹۳	-۰/۵۶۲۰	۱۲/۰۸	۴۴/۱۱		۰/۰۰۳	۰/۰۰۴	
3H	QGS3H	MWG555B-ABG315	۱۰۴/۱	۳/۰۸	-۰/۱۲۵	۱۰/۴۷	۹۶/۵		۰/۰۰۰	۰/۰۳۲	
5H	QGS5H	ABC314-ABC302	۷۴/۸	۵/۲۸	-۰/۷۷	۱۵/۱۱	۷۰/۵		۰/۰۳۸	۰/۰۳۳	تعداد دانه در سنبله
7H	QGS7Ha	Drcs1-ABG380	۳۱/۲	۶/۱۵	-۰/۳۲۶	۱۷/۲۵	۲۹/۸	7H*7H, AA=0.93, LOD=2.07, R ² =6.1	۰/۰۱	۰/۰۲۲	
7H	QGS7Hb	ABC310B-RiSP103	۱۲۰/۸	۵/۴۹	-۰/۱۲۴	۳۰/۱۵	۱۱۷/۹		۶۵/۵۴	۰/۰۰۰	
4H	QPL4H	CDO669-B32E	۲۲/۲	۳/۲۵	-۰/۳۱۴	۱۶/۳۷	۱۴/۴		۰/۰۴۷۷	۰/۰۲۶	
6H	QPL6Ha	ABC170B-MWG684B	۷۴/۶	۲/۵۲	-۰/۷۵۶	۱۰/۱۳	۶۷/۷		۰/۰۰۰	۰/۰۰۸	طول پدانکل
6H	QPL6Hb	ABC170A-MWG798A	۱۲۵	۲/۸۵	-۰/۱۳۸/۱	۱۱/۹۶	۱۰۸		۰/۳۱۴	۰/۱۲۷	
7H	QPL7H	bBE54E-ABC305	۱۳۰	۲/۵۵	-۰/۱۳۹/۲	۱۰/۱۷	۱۲۰/۹		۳۶/۷۴	۰/۰۰۰	
1H	QSL1H	ABC307A-MWG706A	۱۱۰/۱	۴/۴۱	-۰/۱۱۴/۳	۱۶/۷۵	۱۰۱		۰/۰۷۴	۰/۰۱۸	
3H	QSL3H	MWG571B-PSR156	۸۵/۹	۲/۹۲	-۰/۹۵/۳	۱۱/۸۶	۷۸/۶		۰/۰۰۰	۰/۰۵۱	طول سنبله
5H	QSL5H	Rm2-Vbi2	۴۸/۲	۲/۵۸	-۰/۴۹/۷	۱۰/۹۶	۴۴/۴	1H*5H, A=-0.12, LOD=1.24, R ² =6.5	۳۵/۴۲	۰/۰۰۰	
1H	QPH1H	cMWG733-AtpbA	۱۲۴/۶	۳/۱۷۴	-۰/۱۲۹/۲	۱۴/۹۳	۱۱۷/۸		۰/۰۲۹	۰/۰۲۹	
2H	QPH2H	CDO474B-ABC306	۷۹۰/۳۰	۵/۱۶۶۶/۳	-۰/۷۹۰/۳۰	۲۰/۵۶	۲/۷۴		۰/۰۰۰	۰/۰۱۵	ارتفاع
3H	QPH3H	ABG377-MWG555B	۱۰۰/۴	۳/۴۱	-۰/۱۱۶/۸	۱۴/۵۲	۸۴/۳		۴۵/۳۹	۰/۰۱۹	

ادامه جدول ۳.

صفت	شماره کروموزوم	نام QTL	نشانه‌گرهای مجاور	موقعیت	حدود اعتماد ۹۵٪	LOD	اثر افزایشی A	R ² _b هر QTL	R ² کل	اثر متقابل A*A	نو ترکیبی راست	نو ترکیبی چپ	R ² ژنوتیپی
وزن هکتولیتتر	1H	Qhec1H	Hor1-ABA004	۲۰/۳۰	۱۴/۹-۳۰/۵	۳/۳۲	-۰/۷۲	۱۶/۸۵		1H*3H, A=0.73, LOD=2.01, R ² _b =11.12	-۰/۷۲	-۰/۲۱	
	4H	Qhec4H	ABG054-ABG394	۱۲۶	-۱۲۸/۲ ۱۲۵/۱	۳/۸۸	-۲/۳۴	۱۷/۷۶	۴۵/۷۳		-۰/۱۳	-۰/۰۰	۴۰/۲۲
خواب بذر	1H	QDOR1H	cab2-Aga7	۱۴۰/۹	-۱۴۲/۹ ۱۳۸/۵	۴/۳۶	-۰/۷۴	۱۶/۴۸			-۰/۰۳	-۰/۰۰	
	3H	QDOR3H	ABG315-ABG453	۱۰۷/۴	-۱۱۳/۱ ۱۰۴/۶	۵/۴۸	-۰/۷۱	۱۹/۸۳		3H*7H, AA=0.44, LOD=1.66, R ² _b =8.2	-۰/۰۲	-۰/۰۰	
	5H	QDOR5H	ABC302-CD057B	۸۴/۲	۷۲/۶-۹۳/۹	۳/۱۲	-۰/۶۲	۱۲/۵۲			-۰/۲۴	-۰/۰۵۶	
	7H	QDOR7H	ABG461-ABG652	۱۴۴/۲	-۱۴۷/۳ ۱۳۷/۱	۲/۵۹	-۰/۸۷	۱۱/۳۳	۶۸/۳۶		-۰/۴۲	-۰/۰۰	۶۰/۲۱
جوانه زنی کل	3H	QGP3H	Glb4-Glb3	۱۸۰/۱	-۱۸۳/۱ ۱۷۵/۱	۲/۷۸	-۰/۶۷	۱۱/۰۲			-۰/۰۷	-۰/۰۰	
	5H	QGP5H	MWG920-1A-BG316B	۷/۴	-۰/۶-۲۵/۳	۴/۹۶	-۰/۹۸	۲۱/۲۷			-۰/۱۹۶	-۰/۰۰	
	7H	QGP7H	ABC305-ABG461	۱۳۲	-۱۳۵/۷ ۱۳۰/۶	۳/۶۳	-۰/۷۳	۱۵/۰۱	۴۷/۳		-۰/۰۸۳	-۰/۰۰	۳۹/۱۶
وزن هزاردانه	1H	QW1H	GLb1-ABC160	۷۲/۴	۶۸/۵-۷۹	۶/۰۷	-۰/۵۴	۱۷/۳۵		1H*4H, A=-0.89, LOD=3.58, R ² _b =12.52	-۰/۰۷۶	-۰/۰۰	
	2H	QW2H	Crg3A-ABC252	۱۳۴/۲	-۱۴۰/۲ ۱۳۷/۱	۳/۴۵	-۰/۱۱	۱۱/۶۱			-۰/۰۵۷	-۰/۰۸۲	
	3H	QW3H	ABG315-ABG453	۱۰۸/۶	-۱۱۳/۹ ۱۰۴/۱	۲/۵۴	-۰/۴۸	۹/۰۲			-۰/۰۲	-۰/۰۰	
	4H	QW4H	cMWG652B-ABG054	۱۲۴	-۱۲۴/۹ ۱۲۱/۸	۶/۳۶	-۰/۶۳	۱۷/۶۵	۷۶/۵۵		-۰/۰۲	-۰/۰۰	۵۷/۰۰
شاخص برداشت	1H	QH1H	MWG036A-MWG837	۸/۶	۴/۱-۱۲/۲	۲/۵۵	-۰/۰۶	۱۲/۷۴			-۰/۰۴۵	-۰/۰۰	
	2H	QH2H	CD064-ABG459	۴۶	۳۶/۸-۵۱/۱	۲/۵۳	-۰/۰۸	۱۲/۵۶			-۰/۱۳	-۰/۰۰	
	3H	QH3H	ABG453-MWG571A	۱۱۲/۴	-۱۳۱/۷ ۹۷/۶	۲/۵۱	-۰/۰۷	۱۱/۷۶	۳۷/۱۵		-۰/۱۷	-۰/۰۳	۲۹/۱
چاقی بذر	1H	Qplum1H	cab2-Aga7	۱۴۰/۹	-۱۴۴/۱ ۱۳۶/۸	۲/۵۲	-۰/۰۷	۱۰/۱۷		3H*4H, A=-0.056, LOD=1.23, R ² _b =6.7	-۰/۰۳	-۰/۰۰	
	3H	Qplum3H	ABC171-MWG798B	۲۰/۳	۱۶/۵-۲۵/۱	۳/۷۱	-۰/۰۶	۱۳/۷۶			-۰/۰۴۸	-۰/۰۳۸	
	4H	Qplum4H	cMWG652B-ABG054	۱۲۴	۱۲/۳-۱۲۶	۲/۸۲	-۰/۰۶	۱۱/۲۶			-۰/۰۲	-۰/۰۰	
	5H	Qplum5H	WG889-ALe	۶۶/۷	۶۱/۸-۶۹/۸	۲/۵۹	-۰/۱۹	۱۰/۳۶	۵۲/۳۵		-۰/۱۵	-۰/۰۰	۳۴/۱۴
	2H	QSE2H	ABC167B-bBE54D	۷۴/۲	-۷۷/۶ ۷۰/۱۲	۴/۰۱	-۰/۸۱	۱۷/۹۵			-۰/۰۵۶	-۰/۰۳۸	
روز تا خوشه‌دهی	3H	QSE3H	4liBgl-ABG495B	۱۸۳/۱	-۱۸۶/۵ ۱۸۰/۴	۲/۵۲	-۰/۳۲	۹/۶۱			-۰/۰۲۸	-۰/۰۰	
	5H	QSE5H	WG541-WG530	۵۹/۵	۵۳/۸-۶۵/۷	۲/۷۱	-۰/۶۵	۱۰/۸۳			-۰/۱۳	-۰/۰۲	
	6H	QSE6H	His3D-cMWG652A	۲۴/۶	۲۱/۴-۲۸/۵	۳/۱۲	-۰/۴۳	۱۲/۸۷	۵۱/۲۶		-۰/۱۸	-۰/۰۰	۴۲/۳۶
عملکرد دانه	2H	QYn2H	CD064-ABG459	۴۷/۶	۴۴/۸-۵۳/۳	۲/۸۵	-۲/۰۵	۱۰/۵۱			-۰/۱۳	-۰/۰۰	
	4H	QYn4H	CD0669-B32E	۲۲/۲	۱۷/۲-۲۷/۴	۲/۷۱	-۰/۷۴	۱۷/۸۶		5H*6H, A=20.86, LOD=2.14, R ² _b =10.65	-۰/۲۶	-۰/۰۴۸	
	5H	QYn5H	ABG473-MWG514B	۱۰۵/۲	-۱۱۹/۸ ۱۰۴/۵	۳/۲۵	-۲/۱۷۹	۱۳/۱۵			-۰/۲۴	-۰/۰۰	
	6H	QYn6H	Nar7-Amy1	۷۶	۷۳/۱-۸۱/۸	۲/۷۶	-۱/۴۳	۱۱/۹۲	۵۸/۱		-۰/۰۴	-۰/۰۰	۴۷/۸۱

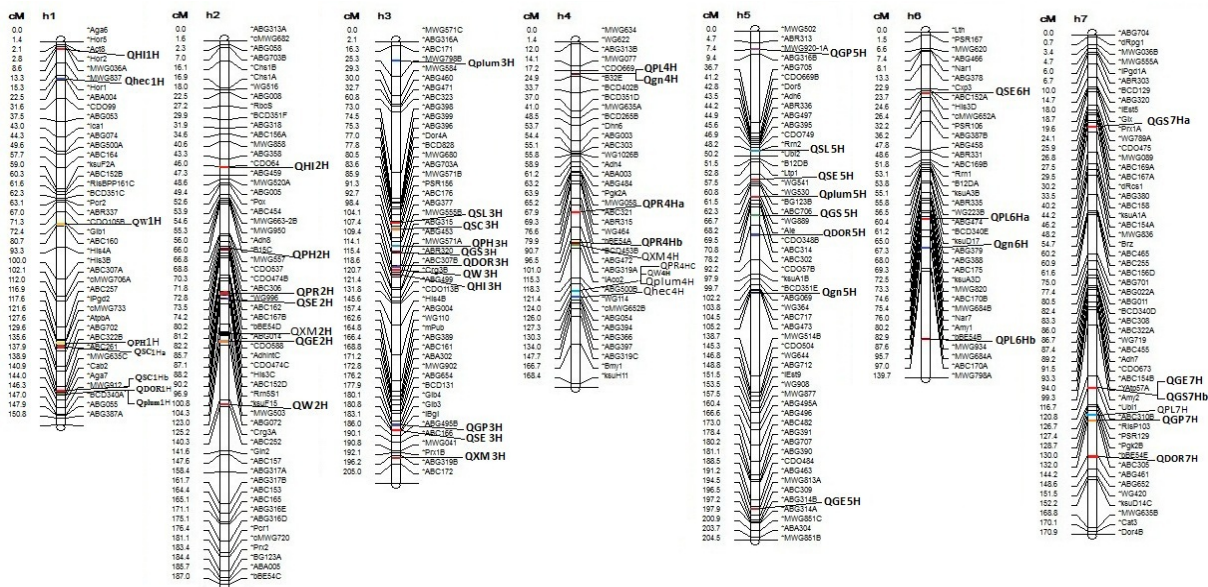
نتایج نشان داد که عملکرد دانه توسط چهار QTL روی کروموزوم‌های 2H، 4H، 5H و 6H و اثر اپیستازی معنادار.

افزایشی بین کروموزوم‌های 1H×5H، در مجموع ۴۶/۰۷ درصد از تنوع کل فنوتیپی را توجیه کردند. ارتفاع بوته توسط سه QTL (QPH1H)، (QPH2H) و (QPH3H) با اثر متوسط، روی هم‌رفته ۵۰/۱ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. چهار QTL برای تاریخ ظهور سنبله شناسایی شد. این QTLها (QSE3H، QSE2H)، (QSE6H و QSE5H)، در مجموع ۵۱/۲۶ درصد از تنوع

پنج QTL تعداد دانه در ردیف، در مجموع ۷۶/۵۵ درصد از تنوع کل را توجیه کردند. طول پدانکل روی کروموزوم‌های 4H، 6H، 6H و 7H نقشه‌یابی شد که در مجموع ۴۸/۶۴ درصد از تنوع کل را توجیه کردند. سه QTL کنترل‌کننده طول سنبله، مجاور نشانه‌گرهای Rm2 و MWG571B، ABC307A و Rm2 مکان‌یابی شدند. مجموع این QTLها به‌اضافه اثر اپیستازی افزایشی ×

مضاعف تحت مطالعه و والدین آنها تنوع بسیار مطلوبی از نظر صفات کمیت و کیفیت مالت دانه جو وجود دارد که از این تنوع می‌توان برای اهداف مختلف به‌نژادی استفاده کرد.

فنوتیپی صفت یادشده را توجیه کردند. QTL‌های مکان‌یابی شده برای تعداد دانه در ردیف و طول سنبله با تحقیقات Peighambari *et al.* (2005) همخوانی دارد. پژوهش حاضر نشان داد که بین دابل هاپلوئیدهای



شکل ۱. نقشه پیوستگی و QTL‌های مکان‌یابی شده صفات تحت مطالعه در جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی (STEPTOE × MOREX) براساس میانگین دو مکان

در گزینش برای افزایش غلظت عصاره مالت و عملکرد عصاره نهایی کمک گرفت. با توجه به ارتباط بین صفات درگیر در صنعت مالت‌سازی باید از دانه‌های جو که در وضعیت طبیعی تولید شده‌اند برای مصارف کارخانه‌های مالت‌سازی و آبجوسازی استفاده کرد، زیرا در شرایط طبیعی، صفات وزن هزاردانه، انرژی جوانه‌زنی و هکتولیترا، افزایش؛ و صفات پروتئین، پوسته بذر و درصد زیرالک (چاقی بذر) کاهش می‌یابد که سبب افزایش عصاره مالت می‌شوند.

نتیجه‌گیری کلی

در این تحقیق علاوه بر شناسایی QTL‌های پایدار و خوشه‌ای برای استفاده در به‌نژادی و برنامه‌های گزینش به‌کمک نشانگر (MAS)، صفات تأثیرگذار بر کیفیت کمیت مالت دانه جو که اندازه‌گیری آنها از نظر زمان و هزینه ساده و اقتصادی است، نیز برای ارزیابی و گزینش ارقام مناسب و مخصوص صنعت مالت‌سازی شناسایی شد.

از صفات بسیار مهم مانند غلظت عصاره مالت، پوسته دانه، وزن هکتولیترا، چاقی بذر، خواب بذر، انرژی جوانه‌زنی، وزن هزاردانه و پروتئین دانه که تأثیر اساسی در کیفیت و کمیت مالت دارند و همچنین اندازه‌گیری آنها از نظر زمان و هزینه نسبت به صفات پیچیده و هزینه‌بر در سطح میکرو و پوره کردن در سطح میکرو^۲ ساده و اقتصادی است، می‌توان برای ارزیابی و گزینش ارقام مناسب و مخصوص مالت جو استفاده کرد. علاوه بر این از QTL‌های پایدار و خوشه‌ای شناسایی شده برای صفات مهم کمی و کیفی مربوط به مالت دانه جو مثل QTL‌های خواب بذر و انرژی جوانه‌زنی می‌توان در برنامه گزینش به‌کمک نشانگر (MAS) استفاده کرد، مشروط به اینکه نشانگرهای پیوسته از نوع نشانگرهای مبتنی بر واکنش زنجیره‌ای پلیمرز باشد. همچنین می‌توان از برخی نشانگرهای شناسایی شده به‌عنوان نشانگر مثبت^۳

1. Micromalting
2. Micromashing
3. Informative

REFERENCES

1. Benito-Román, O., Alonso, E. & Lucas, S. (2011). Optimization of the β -glucan extraction conditions from different waxy barley cultivars. *Journal of Cereal Science*, 53, 271-276.
2. Btażewicz, J., Liszewski, M. & Zembold-Guta, A. (2007). Usability of BISHOP Formulo in evaluation of malting quality of barley grain. *Polish Journal of Food & Nutrition Sciences*, 57, 37-40 .
3. Churchill, G. A. & Doering, R. W. (1994). Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 138, 963-971.
4. Doering, R.W. & Churchill, G. A. (1996). Permutation tests for multiple loci affecting a quantitative character. *Genetics*, 142: 285-294.
5. Ehdaie, B. & Waines, J. G. (1989). Genetic variation, heritability and path analysis in l& races of bread wheat from South Western Iran. *Euphytica*, 41, 183-190.
6. Emebiri, L. C., Moody, D. B., Horsley, R., Panozzo, J. & Read, B. J. (2005). The genetic control of grain protein content variation in a doubled haploid population derived from a cross between Australian and North American two-rowed barley lines. *Journal of Cereal Science*, 41, 107-114.
7. Emebiri, L. C., Moody, D. B., Panozzo, J. F. & Read, B. J. (2004). Mapping of QTL for malting quality attributes in barley based on a cross of parents with low grain protein concentration. *Field Crops Research*, 87, 195-205.
8. FAO. 2013. FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/site/>
9. Fox, G. P., Kelly, A., Poulsen, D., Inkerman, A. & Henry, R. (2006). Selecting for increased barley grain size. *Journal of Cereal Science*, 43, 198-208
10. Gorzolka, K., Lissel, Kessler, M. N., Loch-Ahring, S. & Niehaus, K. (2012). Metabolite fingerprinting of barley whole seeds, endosperms and embryos during industrial malting . *Journal of Biotechnology*, 159, 177- 187.
11. Han, F., Ullrich, S. E., Kleinhofs, A., Jones, B. L. & Wesenberg, D. M. (1997). Fine structure mapping of the barley chromosome-1 centromere region containing malting-quality QTLs. *Theoretical & Applied Genetics*, 95, 903-910.
12. Han, F., Ullrich, S. E., Romagosab, I., Clancy, J. A., Froseth, J. A. & Wesenberg, D. M. (2003). Quantitative genetic analysis of acid detergent fiber content in barley grain. *Journal of Cereal Science*, 38, 167-172.
13. Han, F., Romagsa, I., Jones, B. L., Hayes, P. M. & Wesenberg, D. M. (1997). Molecular marker-assisted selection for malting quality traits in barley. *Molecular Breeding*, 3, 427-437
14. Hayes, P.M. & Iyambo, O.E. 1994. Summary of QTL effects in the Steptoe \times Morex population. *Barley Genetics Newsletter*, 23: 98-143.
15. Hayes, P. M., Liu, B. H., knapp, S. J., chen, F., Jones, B., Blake, T., 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. *Theoretical and Applied Genetics*, 87, 392-401.
16. Kandemir, N., Kudrna, D. A., Ullrich, S. E. & Kleinhofs, A. (2000). Molecular marker assisted genetic analysis of head shattering in six-rowed barley. *Thero. Appl. Genet* . 101, 203-210
17. Korff, M., Wang, H., Le'on, J. & Pilen, K. (2008). AB-QTL analysis in spring barley: III. Identification of exotic alleles for the improvement of malting quality. *Molecular Breeding*, 21, 81-93.
18. Liben, M., Alemayehu, Assefa. & Tilahun, Tadesse. (2011). Grain yield and malting quality of barley in relation to nitrogen application at mid- & high altitude in Northwest Ethiopia. *Journal of Science and Development*, 1, 75-88
19. 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.
20. 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 Science*, 169, 1008-1013.
21. Peighambardoust, S. H. (2010). *Technology of cereal products*. Volume 2. Department of food science University of Tabriz. (In Farsi).
22. Qureshi, Z. A. & Neibling, H. (2009). Response of two-row malting spring barley to water cutoff under sprinkler irrigation. *Agricultural Water Management*, 96, 141-148.
23. Romagosa, I., Feng Han, J., Clancy, A. & Ullrich, S. E. (1999). Individual locus effect on dormancy during seed development and after ripening in barley. *Crop Sci*, 39, 74-79.
24. Ullrich, S. E. (2011). *Barley, Production, Improvement and Uses*. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK/Ames, IA, p. 637.

25. Ullrich, S. E., Lee, H., Clancy, J. A., Del blanco, I. A., Jitkov, V. A., Kleinhofs, A., Han, F., Prada, D., Romagosa, I. & Mplina-cano, J. L. (2009). Genetic relationships between pre-harvest sprouting and dormancy in barley. *Euphytica*, 168, 331-345.
26. Varshney, R. K., Paulo, M. J., Gr, o. S., Van Eeuwijk F. A., Keizer, L. C. P., Guod P., Ceccarelli, S., Kilian, A., Baum, M. & Graner, A. (2012). Genome wide association analyses for drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Field Crops Research*, 126, 171-180.
27. Wang, S., Basten, C. J. & Zeng, Z. B. (2007). *Windows QTL cartographer 2.5*. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (Available at [http:// statgen. Ncsu.edu/qtldcart/wQTL.htm/](http://statgen.ncsu.edu/qtldcart/wQTL.htm/)).
28. Wolfe, M. S., Baresel, J. P., Desclaux, D., Goldringer, I., Hoad, S., Kovacs, G., Lo-schenberger, F., Miedaner, H., stergard, E. & Lammerts, T. (2008). Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica*, 163, 323-346.
29. Woonton, B. W., Jacobsen, J. V., Sherkat, F. & Stuart, I. M. (2005). Changes in germination & malting quality during storage of barley. *Journal of the Institute of Brewing*, 111, 33-41.
30. Worch, S., Rajesh, K., Harshavardhan, V. T., Pietsch, C., Korzun, V., Kuntze, L., Börner, A., Wobus, U., Röder, M. S. & Sreenivasulu, N. (2011). Haplotyping, linkage mapping and expression analysis of barley genes regulated by terminal drought stress influencing seed quality. *Plant Biology*, 11, 1-14.
31. Xue, D., Zhou, M., Zhang, X., Chen, S., Wei, K., Zeng, F., Mao, Y., Wu, F. & Zhang, G. (2010). Identification of QTLs for yield and yield components of barley under different growth conditions. *Journal of Zhejiang University-Science B(Biomedicine & Biotechnology)*, 11, 169-176.
32. Zhang, X., Westcott, S., Panozzo, J., Cakir, M., Harasymow, S., Tarr, A., Broughton, S., Lance, R. & Li, C. (2011). Comparative analysis of Australian and Canadian barleys for seed dormancy and malting quality. *Euphytica*, 1, 1-9.