مجله پژوهش‌های تولید گیاهی
جلد هجدهم، شماره چهارم، ۱۳۹۰
http://jopp.gau.ac.ir

تعیین ساختار ژنتیکی صفات زراعی برنج با استفاده از روش‌های کلاسیک و مولکولی

*حسین صبوری[۱]، سعید نواب‌پور[۲] و مجید محمد اسمعیلی[۳]

[۱]گروه تولیدات گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، مجتمع آموزش عالی گنبد کاووس، [۲]گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، [۳]گروه منابع‌طبیعی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، مجتمع آموزش عالی گنبد کاووس

تاریخ دریافت: ۸۸/۱۲/۱۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۹۰/۹/۲۸

چکیده

به‌منظور بررسی کنترل ژنتیکی صفات زراعی جمعیت برنج ایرانی با استفاده از روش تجزیه میانگین‌ها، والدین، نسل اول، دوم و سوم، تلاقی‌های برگشتی با والد اول و دوم تلاقی طارم محلی×خزر در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۳ تکرار در مزرعه تحقیقاتی مجتمع آموزش عالی گنبد در سال زراعی ۱۳۷۸ کشت گردیدند و از لحاظ صفات وزن دانه در بوته، زیست توده، طول خوشه، ارتفاع بوته، طول و عرض برگ پرچم و تعداد خوشچه ارزیابی شدند. پارامتر ژنتیکی F ($V_{BC۱} - V_{BC۲}$) منفی برای صفات تعداد دانه، تعداد خوشه، خروج خوشه و عرض برگ پرچم بیانگر[۱] غالب بودن ژن‌های کنترل کننده تعداد دانه، تعداد خوشه و عرض برگ پرچم در والد طارم محلی و غالب بودن ژن‌های کنترل‌کننده خروج خوشه و عرض برگ پرچم در والد خزر بود. عمل ژن برای صفات وزن دانه، روز تا گل‌دهی، عرض برگ پرچم، تعداد خوشچه و زیست توده به‌صورت فوق غالبیت بود. ازآن‌جا اثرات افزایشی برای صفات زیست توده، روز تا گل‌دهی، ارتفاع بوته، طول خروج خوشه از غلاف و عرض برگ پرچم در سطح یک درصد معنی‌دار بود به‌منظور مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات زراعی در جمعیت $F_{2:4}$، نقشه پیوستگی با استفاده از ۷٤ نشانگر ریزماهواره و ۱۹۲ فرد از جمعیت F_2 تهیه شد. مکان‌های ژنی qGY-8، qHE-8، qHD-10، qPL-1b، qPL-3،

*مسئول مکاتبه: saboriho@yahoo.com

qPL-4، qBR-1b، qBR-8b و FL-8 به‌ترتیب با تعیین ۲۲/۱۷، ۲٦/۲۵، ۱۵/۲۹، ۲۵/۷۳، ۲۱/۹۷، ۲۲/۲۳، ۲۱/۹۳، ۲۰/٥٦ و ۲۲/۱٤ درصد از تنوع فنوتیپی بزرگ اثر بودند. در فاصله دو نشانگر RM1553-RM7424، یک مکان ژنی کمی برای صفت تعداد روز تا گلدهی و یک مکان ژنی کمی برای صفت طول خروج خوشه از غلاف مکان‌یابی شد. نتایج دو روش نشان داد که اثر افزایشی نقش مهمی را در کنترل صفات تعداد روز تا گلدهی و تعداد خوشچه دارد به نحوی که می توان با انتخاب مکان‌های ژنی مرتبط با آن‌ها در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر می توان به لاین‌های پرمحصول و زودرس دست یافت.

واژه‌های کلیدی: تجزیه میانگین‌ها، اثر افزایشی، مکان‌یابی صفات کمی، انتخاب به کمک نشانگر، برنج

مقدمه

تعیین ساختار ژنتیکی صفات یکی از مهم‌ترین مباحث مطرح در علوم اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی است. برای ایجاد ارقام با عملکرد مطلوب، شناخت ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقی، به‌منظور اتخاذ روش مناسب اصلاحی حائز اهمیت است. تجزیه میانگین نسل‌ها[1] از اولین روش‌های ژنتیک بیومتری برای شناخت ساختار ژنتیکی گیاهان است و اطلاعات بسیار مناسبی را در اختیار اصلاح گران نبات قرار می‌دهد (کرسی و پونی، ۱۹۹٦؛ ماتر و جینکز، ۱۹۸۵؛ ماتر و جینکز ۱۹۸۵؛ کانگ ۱۹۹٤؛ قنادها ۱۹۹۷ و باقی‌زاده و همکاران، ۲۰۰۸) اما پیچیدگی‌های صفات کمی مانند تعداد ژن‌های زیاد کوچک اثر و وراثت پذیری پایین، موجب می‌شود که متخصصان ژنتیک و به نژادگران گیاهی، اطلاعات اندکی از تعداد، جایگاه کروموزومی ژن‌ها و سهم نسبی شرکت هر یک از آنها در تظاهر و توزیع فنوتیپی یک صفت کمی داشته باشند. مکان‌یابی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی[2] این امکان را فراهم می‌آورد که مدل‌های پیچیده ژنتیکی فوق با کارائی صفات تک ژنی مورد بررسی قرار گیرند (پترسون و همکاران، ۱۹۸۸ ؛ لندر و بوتیستین، ۱۹۸۹؛ لین و همکاران ۱۹۹٦).

ورما و همکاران (۱۹۹٤) نشان دادند که اپیستازی نقش مهمی را در رابطه با وزن دانه در خوشه و اجزای آن بجز تعداد دانه در خوشه دارد. کاوشیک و شارما (۱۹۸۸) و نارایانا و رنگالمی (۱۹۹۱) اثر

1- Generation Means Analysis
2- Quantitative Trait Loci Mapping

افزایشی ژن‌ها را برای ارتفاع بوته و طول خوشه و اثر غیر افزایشی را برای وزن دانه و وزن هزاردانه با اهمیت تشخیص دادند. هنرنژاد و ترنگ (۲۰۰۰) نشان دادند که اثر افزایشی و غالبیت به‌طور مشترک در توارث صفات وزن دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه و طول خوشه دخالت دارند اما اثر غالبیت و فوق غالبیت تاثیر بیشتری را در کنترل تعداد دانه‌های پر و پوک داشت. هنر نژاد و ترنگ (۲۰۰۰) دریافتند که برای روز تا گلدهی شرایط برای گزینش لاین‌های با صفات مطلوب در نسل‌های در حال تفکیک با تکیه بر آثار افزایشی فراهم است. حسینی و همکاران (۲۰۰٤) نشان دادند که تعداد پنجه در بوته تحت کنترل غالبیت کامل ژن‌ها و ارتفاع بوته و زمان نشاءکاری تا ۵۰ درصد خوشه‌دهی تحت کنترل ژن‌هایی با اثرات غالبیت جزئی بوده و قابلیت توارث خصوصی ٦۸ و ٦۱ درصد دارند. شوشی و هنرنژاد (۲۰۰٤) در تجزیه ژنتیکی صفات تعداد دانه در خوشه، طول خوشه، تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه‌دهی و طول ساقه نشان دادند که سهم واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت ژن‌ها در برنج بیشتر است. نتایج هنرنژاد (۲۰۰٦) حاکی از اهمیت واریانس افزایشی در توارث صفات بود. ایشان نشان داد که به جز در مورد وزن هزار دانه و تعداد پنجه در بوته، واریانس غالبیت نیز نقش مهمی را در کنترل صفات دارد. رحیم سروش و مومنی(۲۰۰۵) با تجزیه ساختار ژنتیکی صفات زراعی مهم برنج با استفاده از تجزیه لاین در تسترگزارش نمودند که سهم واریانس افزایشی برای تعداد دانه پر در خوشه، تعداد روز تا ۵۰ درصد گلدهی و وزن هزار دانه بیشتر از واریانس غالبیت است.

لی و همکاران (۱۹۹۵) دو مکان ژنی کمی (QTL[1]) بزرگ و یک مکان ژنی کمی کوچک اثر شناسایی نمودند که روی کروموزوم‌های ۳، ۸ و ۹ قرار داشتند و تاریخ گلدهی را تحت تأثیر قرار دهند. زیااو و همکاران (۱۹۹٦) شش مکان ژنی کمی برای ارتفاع بوته، چهار مکان ژنی کمی برای هر یک از صفات تعداد کل دانه (پر و پوک) در خوشه و تعداد کل دانه در بوته، سه مکان ژنی کمی برای تاریخ گلدهی، تعداد دانه پر در خوشه، تعداد دانه پر در بوته، وزن هزار دانه و تراکم دانه‌ها، دو مکان ژنی کمی برای تاریخ رسیدگی، طول خوشه و وزن دانه شناسایی نمودند. ژو و همکاران (۱۹۹٦) با مکان یابی QTL های کنترل‌کننده شش صفت کمی در برنج در سه محیط نشان دادند که هشت مکان ژنی کمی از بین مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده در هر سه محیط بروز می‌کنند. برای صفات وزن هزار دانه، تعداد کل دانه‌ها و تعداد دانه‌های پر در خوشه، دو مکان ژنی کمی شناسایی گردید که در هر

1- Quantitative Trait Loci

سه محیط وجود داشتند. لی و همکاران (۱۹۹٦) هشت مکان ژنی کمی برای وزن هزار دانه، شش مکان ژنی کمی برای تعداد دانه در خوشه و دو مکان ژنی کمی برای وزن دانه در خوشه شناسایی نمودند. از چهار مکان ژنی کمی شناسایی شده برای ارتفاع بوته در مطالعه وو و همکاران (۱۹۹٦)، سه مکان ژنی کمی روی کروموزوم ۱ و یک مکان ژنی کمی روی کروموزوم ۲ قرار داشتند، درحالی‌که دو مکان ژنی کمی ردیابی شده برای تعداد پنجه در بوته بر روی کروموزوم‌های ٤ و ۱۲ و سه مکان ژنی کمی مکان یابی شده برای طول خوشه روی کروموزوم‌های ۲ و ٦ قرار داشتند. برای صفات تعداد خوشه در بوته، تعداد خوشه‌های فرعی اولیه در هر خوشه اصلی و وزن هزار دانه، مکان‌های ژنی به‌ترتیب روی کروموزوم‌های ٤، ٤ و۱ مکان‌یابی شدند. ژوآنگ و همکاران (۱۹۹۷) بیان کردند که چند اثره بودن (اثرات پلیوتروپی) مکان‌های ژنی کمی بیشتر از پیوستگی آنها می‌تواند موقعیت نقشه ای یکسان مکان‌های ژنی کمی کنترل کننده صفات هم‌بسته را توجیه نماید. بروندانی و همکاران (۲۰۰۲) برای ارتفاع بوته تنها یک مکان ژنی کمی بزرگ اثر شناسایی شد که روی کروموزوم ۱ قرار داشت. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) از بین صفات زراعی مکان‌یابی شده بیشترین تعداد مکان‌ها را برای طول خوشه و ارتفاع بوته (به‌ترتیب با هفت و شش مکان ژنی کمی) ردیابی نمودند. یو و همکاران (۲۰۰۲) در یک پژوهش دو ساله برای تاریخ گلدهی شش مکان ژنی کمی شناسایی نمودند که از این تعداد، پنج مکان ژنی کمی در هر دو سال ردیابی شدند و لذا این مکان‌های ژنی تحت سال قرار نگرفتند. تنها یک مکان ژنی کمی مکان یابی شده روی کروموزوم ۱۱، تحت تأثیر عوامل محیطی قرار گرفت و فقط در یک سال قابل شناسایی بود. ماری و همکاران (۲۰۰۵) و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) مکان‌های ژنی کمی وزن دانه و یون و همکاران (۲۰۰٦) مکان‌های ژنی کمی تعداد خوشه را روی کروموزوم ۱ برنج ردیابی نمودند. ایشیمورا و همکاران (۲۰۰۱) و ایشیمورا (۲۰۰۳) مکان‌های ژنی کمی تعداد روز تا گلدهی را روی کروموزوم ۷ برنج ردیابی نمودند. ربیعی (۱۹۹۷) در جمعیت گرده × دم سفید، پنج مکان ژنی کمی برای طول دانه، هفت مکان ژنی کمی برای عرض دانه و شش مکان ژنی کمی برای شکل دانه (نسبت طول به عرض دانه) ردیابی نمودند. برای طول دانه، یک مکان ژنی کمی بزرگ اثر روی کروموزوم ۳ شناسایی شد (gl3) که به تنهایی ۱۹/۳ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کرد. دو مکان ژنی کمی بزرگ اثر روی کروموزوم های ۳ و ۸ مکان‌یابی شدند (gb3 و gb8) که به‌ترتیب ۳٤/۱٪ و ۲۰٪ از تنوع فنوتیپی عرض دانه را توصیف نمودند. صبوری و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند که مکان‌های ژنی کمی کنترل کننده وزن دانه (qGWP-3a و qGWP-3b) با مکان‌های ژنی کمی

کنترل‌کننده تعداد سنبلچه (qSNP-3a و qSNP-3b) و شاخص برداشت روی کروموزوم ۳ همپوشانی دارند، چنین همپوشانی روی کروموزوم‌های ۲، ۷ و ۱۲ نیز دیده شد. مکان‌های ژنی کمی کنترل‌کننده گلدهی نیز در جمعیت‌های برنج ایرانی توسط ربیعی (۲۰۰۷) و صبوری و نحوی (۲۰۰۹) ردیابی شده است.

با توجه به این‌که برنج پس از گندم دومین محصول عمده زراعی از نظر سطح زیر کشت و اولین محصول از نظر میزان تولید در سطح جهان می‌باشد (مک‌لیان و همکاران، ۲۰۰۲) و در ایران نیز بعد از گندم در درجه دوم اهمیت قرار دارد، بررسی نحوه توارث صفات کمی با روش‌های کلاسیک و مولکولی جهت برنامه‌ریزی نوع روش اصلاحی برای اصلاح گران این گیاه بسیار مهم و تعیین کننده است.

اگر چه چند مطالعه در زمینه تجزیه کلاسیک صفات زراعی برنج در ایران انجام شده است اما اطلاعات بسیار اندکی از تجزیه ساختار ژنتیکی صفات زراعی برنج ایرانی به‌وسیله روش‌های مولکولی وجود دارد. برای نیل به این هدف، این پژوهش به‌منظور بررسی ساختار ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی با روش‌های کلاسیک و مولکولی و مقایسه نتایج حاصل از روش‌های مذکور پایه‌ریزی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

والدین، نسل اول، دوم و سوم، تلاقی‌های برگشتی با والد اول و دوم حاصل از تلاقی طارم محلی×خزر در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار در مزرعه تحقیقاتی مجتمع آموزش عالی گنبد در سال زراعی ۱۳۷۸ کشت گردیدند و از لحاظ صفات وزن دانه در بوته، زیست توده، طول خوشه، ارتفاع بوته، طول و عرض برگ پرچم و تعداد خوشچه ارزیابی شدند. والدین و نسل اول در ٤ خط به طول ۳ متر، تلاقی‌های برگشتی با والد اول و دوم در ٦ خط به طول ۳ متر و نسل‌های دوم و سوم در ۱۰ خط به طول ۳ متر کشت گردیدند. فاصله بین و درون ردیف ها ۲۵ سانتی‌متر و فاصله بین کرت‌های آزمایشی (نسل ها) ۵۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. صفات وزن دانه، تعداد دانه، تعداد خوشه، ارتفاع بوته، روز تا گلدهی، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، تعداد خوشچه، زیست توده در ۲۰ بوته در والدین و نسل اول، ٤۰ بوته در

تلاقی‌های برگشتی با والد اول و دوم و ۱۵۰ بوته در نسل دوم و در نسل سوم از خانواده‌هایی که به‌طور تصادفی در هر کرت مشخص و اندازه‌گیری شدند.

با استفاده از رویه IML در نرم‌افزار SAS (۱۹۹٤) و با استفاده از ماتریس مربوط به ضرایب افزایشی و غالبیت نسل‌های P_1 والدین، نسل اول، دوم و سوم، تلاقی‌های برگشتی با والد اول و دوم، پارامترهای میانگین، اثر افزایشی و غالبیت برآورد شدند و به کمک آزمون t معنی‌دار و یا عدم معنی‌دار بودن آن‌ها آزمون گردید. تجزیه میانگین نسل‌ها برای هر صفت به‌طور جداگانه به روش ماتر و جینکز (۱۹۸۲) انجام گرفت. با توجه به‌اینکه تعداد مشاهده برای برآورد اجزای واریانس‌ها در هر نسل متفاوت بودند، برآورد پارامترها با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی انجام شد (کرسی و پونی، ۱۹۹٦؛ ماتر و جینکز، ۱۹۸۵). در این روش از عکس مربع خطای معیار به‌عنوان وزن برای میانگین‌ها استفاده شد. سپس مقادیر مورد انتظار میانگین نسل‌ها محاسبه و به کمک آزمون کای‌اسکوئر کفایت مدل سه پارامتری بررسی شد. در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری، مدل‌های شش پارامتری به روش وزنی هیمن (۱۹٦۰) برازش داده شد و اثرهای افزایشی، غالبیت، اثرهای متقابل افزایشی× افزایشی، افزایشی× غالبیت و غالبیت×غالبیت به همراه میانگین نسل‌ها تخمین زده شد و سپس به کمک آزمون کای‌اسکوئر کفایت مدل بررسی گردید. آزمون t معنی‌دار و یا عدم معنی‌دار بودن برآوردها را مشخص نمود. اجزای واریانس براساس روش ماتر و جینکز (ماتر و جینکز، ۱۹۸۲) و امید ریاضی فرمول‌های زیر محاسبه شدند:

$$E_W = \frac{1}{4}\left(V_{P1} + V_{P2} + 2V_{F1}\right) \quad (۱)$$

$$D = 4V_{F2} - 2\left(V_{BC1} + V_{BC2}\right) \quad (۲)$$

$$H = 4\left(V_{BC1} + V_{BC2} - V_{F2} - E_W\right) \quad (۳)$$

$$F = V_{BC1} - V_{BC2} \quad (٤)$$

در فرمول‌های فوق E_W جزء غیر قابل توارث (محیطی)، D جزء افزایشی واریانس، H جزء واریانس غالبیت، F بخش ناشی از همبستگی اثرهای افزایشی و غالبیت روی تمام مکان‌های ژنی

می‌باشند. هم‌چنین نسبت غالبیت یعنی $\sqrt{\frac{H}{D}}$ و $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ به‌عنوان معیاری از انحرافات غالبیت در مکان‌های ژنی متفاوت برآورد شدند. چنانچه مقدار پارامتر ژنتیکی F، صفر یا نزدیک به صفر باشد، نشان‌دهنده این است که ژن‌های غالب اکثرا در والدی هستند که مقدار بیشتری از لحاظ صفت اندازه‌گیری شده (نسبت به والد دیگر) را دارند. به همین ترتیب مقدار منفی پارامتر ژنتیکی F بیانگر این است که ژن‌های غالب اکثرا در والدی قرار دارند که مقدار کمتری از لحاظ صفت مورد مطالعه (نسبت به والد دیگر) را دارا هستند (ماتر و جینکز، ۱۹۸۲). همچنین چنانچه $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با یک (یا نزدیک به یک) باشد، نشان‌دهنده این است که بزرگی و علامت غالبیت برای تمام مکان‌های ژنی مسئول صفت مورد مطالعه یکسان است. در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$ می‌تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد، ولی اگر نسبت $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با صفر (و یا نزدیک به صفر) باشد، بیانگر این است که ژن‌های کنترل‌کننده صفت اندازه‌گیری شده از لحاظ علامت و بزرگی متفاوت می‌باشند، در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$، متوسط غالبیت را نشان می‌دهد (ماتر و جینکز، ۱۹۸۲). قدر مطلق و مقدار پارامتر $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ برای کلیه صفات ارزیابی شده کمتر از یک بود، بنابراین اثر ژنهای مسئول این صفت از نظر علامت و بزرگی در مکان‌های مختلف متفاوت می‌باشد. در این حالت برآورد $\sqrt{\frac{H}{D}}$ متوسط غالبیت را نشان می‌دهد.

تعداد ژن به‌وسیله فرمول بجارکو و لینه (۱۹۸۸) به‌صورت زیر محاسبه شد:

$$n = \frac{\left(F_{3\max} - F_{3\min}\right)}{5.33\left[V_{F3} - \frac{\left(V_{P1} - V_{P2}\right)}{2}\right]} \qquad (۵)$$

طارم محلی از ارقام با کیفیت بالا اما پتانسیل عملکرد پایین بوده و خزر از ارقام اصلاح شده و با کیفیت متوسط و ولی پر محصول از طارم‌محلی می‌باشد. برای مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات زراعی در جمعیت $F_{2:4}$ طارم محلی × خزر، استخراج DNA از نمونه‌های نسل دوم به روش CTAB (سقای معروف و همکاران، ۱۹۹٤) در آزمایشگاه بیوتکنولوژی موسسه تحقیقات برنج کشور انجام شد. آغازگرهای مورد استفاده برای مکان‌یابی صفات از نقشه‌های ریزماهواره[1] ارایه شده به‌وسیله چن و همکاران (۱۹۹۷)، تمنیخ و همکاران (۲۰۰۰) و مک کوچ و همکاران (۲۰۰۲) طوری انتخاب شدند

1- Simple Sequence Repeat (SSR)

که اولاً توزیع یکنواختی روی ۱۲ کروموزوم برنج داشته باشند و ثانیاً فاصله بین هر دو نشانگر مجاور بیشتر از ۱۰ سانتی‌مورگان نباشد. واکنش زنجیره‌ای پلیمراز در حجم ۱۰ میکرولیتر شامل ۲ نانوگرم از DNA الگو، ۰/٤ میکرومول بر لیتر برای هر آغازگر، ۱/۲ میلی‌مول بر لیتر برای dNTP، ۱/٦ میلی‌مول بر لیتر برای $MgCl_2$، ۰/۲ واحد از آنزیم ***Taq polymerase*** و ۱ میکرولیت از بافر 10xPCR برای یک واکنش انجام شد. درجه حرارت و مدت زمان بهینه شده در مراحل مختلف واکنش زنجیره‌ای پلیمراز به این‌صورت بود که ابتدا واسرشت‌سازی اولیه[1] در دمای ۹٤ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲٤۰ ثانیه انجام شد و سپس در دورهای تکثیر برای مراحل واسرشته سازی[2]، اتصال آغازگر[3] و بسط[4] آن به‌ترتیب دماهای ۹٤، ٦٥ و ۷۲ درجه سانتی‌گراد به‌ترتیب در زمان‌های ٤٥، ٤٥ و ٦۰ ثانیه در نظر گرفته شد. چرخه‌های حرارتی برای واکنش زنجیره ای پلیمراز به‌صورت تاچ داون برنامه‌ریزی شد. به‌این ترتیب که دمای اتصال آغازگر به رشته الگو ۱۰ درجه سانتی‌گراد بالاتر از دمای اتصال واقعی در نظر گرفته شد و در هر چرخه یک درجه از دمای اتصال کاسته شد، تااینکه دمای اتصال آغازگر حاصل گردید. این کار از ایجاد نوارهای اضافی که در چرخه‌های حرارتی عادی ایجاد می‌شوند، جلوگیری کرد.

واکنش زنجیره‌ای پلیمراز[5] در ابتدا تنها برای نمونه‌های DNA والدینی (طارم محلی و خزر) با استفاده از کلیه ۳٦٥ جفت آغازگر ریزماهواره انجام شد. از ۳٦٥ نشانگر مورد آزمون، ۷٤ نشانگر بین والدین چند شکل بودند. نشانگرهای مذکور سپس برای تعیین ژنوتیپ ۱۹۲ فرد جامعه نسل دوم استفاده شدند. تجزیه پیوستگی با استفاده از نرم افزار ماپ منیجر کیو تی ایکس ۱۷[6] (مانلی و اولسون، ۱۹۹۹) انجام شد. برای تبدیل نسبت‌های نوترکیبی بین نشانگرها به واحد نقشه (سانتی مورگان) از تابع تهیه نقشه کوزامبی (۱۹٤٤) استفاده گردید. اندازه‌گیری‌های فنوتیپی روی خانواده‌های نسل چهارم انجام گرفت، به‌این ترتیب که از هر ۱۹۲ خانواده نسل چهارم (حاصل از ۱۹۲ بوته نسل دوم)، ۲۰ بذر انتخاب گردید و در ردیف‌های مجزا در مزرعه تحقیقاتی مجتمع آموزش عالی گنبد کشت گردید و

1- Initial denaturation
2- denaturation
3- Annealing
4- Extension
5- Polymerase Chain Reaction (PCR)
6- Map ManagerQTX17

صفات وزن دانه، تعداد خوشه، ارتفاع بوته، تعداد روز تا گلدهی، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه، تعداد دانه پر، تعداد خوشچه و طول برگ پرچم ثبت شدند. به‌منظور مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و نرم افزار QTL کارتوگرافر ۲/۵[1] (باستن، ۲۰۰۱) استفاده شد. تعداد ژن‌ها و نوع اثرات ژن‌های مشخص شده در روش تجزیه میانگین نسل‌ها با تعداد مکان‌های ژنی کمی بزرگ و کوچک اثر ردیابی شده از روش نقشه‌یابی صفات کمی مورد مقایسه قرار گرفت و ارتباط آنها نیز بررسی شد.

نتایج و بحث

بررسی ساختار ژنتیکی صفات زراعی با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها: بررسی میانگین نسل‌ها نشان داد که رقم طارم محلی از نظر ارتفاع بوته، طول خوشه از غلاف و طول خوشه بر رقم خزر برتری داشته در حالی‌که در سایر صفات وزن دانه، تعداد خوشه، تعداد روز تا گلدهی، طول و عرض برگ پرچم، تعداد خوشچه و زیست توده نتیجه برعکس بود. جز در مورد طول خروج خوشه از غلاف و طول خوشه، مقادیر میانگین نسل F_1 بین والدین قرار داشت (جدول ۱). منفی بودن مقدار پارامتر ژنتیکی F برای صفات تعداد دانه، تعداد خوشه، خروج خوشه و عرض برگ پرچم (جدول ۲) بیانگر غالب بودن ژن‌های کنترل‌کننده تعداد دانه، تعداد خوشه و عرض برگ پرچم در والد طارم محلی و غالب بودن ژن‌های کنترل‌کننده خروج خوشه و عرض برگ پرچم در والد خزر می‌باشد. همچنین صفر بودن مقدار پارامتر ژنتیکیF برای صفت طول برگ پرچم و طول خوشه بیانگر غالب بودن ژن‌های کنترل‌کننده طول برگ پرچم و طول خوشه به‌ترتیب در والد خزر و طارم محلی می‌باشد. مقادیر $\sqrt{\frac{H}{D}}$ برای صفات وزن دانه، روز تا گلدهی، عرض برگ پرچم، تعداد خوشچه و زیست توده حاکی از عمل فوق غالبیت بود. صفر بودن مقدار $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ برای صفات طول خوشه و طول برگ پرچم نشان از خنثی شدن اثرهای غالبیت مثبت و منفی غیر هم علامت دارد. وجود تفاوت زیاد بین برآوردهای وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مذکور نیز بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت بود.

1- QTL Cartographer v 2.5

جدول ۱- میانگین صفات هفت نسل برای جمعیت طارم محلی × خزر

	صفات									
	وزن دانه (گرم)	تعداد دانه	تعداد خوشه	ارتفاع (سانتی‌متر)	روز تا گلدهی	خروج خوشه (سانتی‌متر)	طول خوشه (سانتی‌متر)	طول برگ پرچم (سانتی‌متر)	عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)	تعداد خوشه چه	زیست توده (گرم)
میانگین والد اول	۳۲/۱۰±۲/۹۸	۹۰/۲۰±۱/۳۱	۱۱/۰۰±۰/۲۲	۱۶۵/۸۰±۱/۱۴	۶۸/۱۰±۰/۲۸	۱۵/۵۰±۰/۲۷	۳۲/۲۲±۰/۴۸	۲۳/۱±۰/۲۳	۰/۹۸ ± ۰/۰۴	۱۰/۹۰ ± ۰/۲۳	۹۰/۲۰ ± ۱/۳۱
میانگین والد دوم	۴۳/۶۵±۳/۰۱	۱۲۴/۵۰±۵/۹۷	۱۱/۵۰±۰/۲۲	۱۱۷/۰۰±۰/۳۶	۸۴/۵۰±۰/۱۷	۸/۳۳±۰/۱۲	۳۰/۰۶±۰/۴۱	۳۷/۵۹±۰/۶۹	۱/۳۷ ± ۰/۰۱	۱۳/۰۰ ± ۰/۵۲	۱۲۴/۵۰ ± ۵/۹۷
میانگین نسل اول	۲۲/۳۳±۱/۷۰	۹۴/۲۵±۳/۷۴	۱۱/۱۸±۰/۴۴	۱۹۴/۳۴±۱/۰۷	۷۲/۸۷±۰/۷۲	۲/۳۴±۰/۳۷	۳۰/۹۰±۰/۷۲	۲۷/۷۶±۱/۲۳	۱/۲۴ ± ۰/۰۲	۱۲/۲۵ ± ۰/۲۳	۹۴/۲۵ ± ۳/۷۴
میانگین نسل دوم	۳۱/۰۱±۱/۴۳	۶۷/۶۹±۳/۵۱	۱۲/۴۱±۰/۳۷	۱۴۶/۵۶±۱/۱۵	۷۱/۹۵±۰/۳۹	۷/۸۴±۰/۳۲	۲۹/۹۷±۰/۲۶	۲۸/۳۵±۰/۵۰	۱/۳۵ ± ۰/۰۴	۱۱/۵۷ ± ۰/۱۳	۶۷/۶۹ ± ۳/۵۱
میانگین نسل سوم	۲۶/۹۱±۱/۲۳	۶۷/۷۶±۳/۵۲	۱۱/۳۳±۰/۲۹	۱۴۳/۱۶±۱/۱۹	۷۴/۳۹±۰/۴۹	۷/۱۷±۰/۳۲	۳۰/۱۳±۰/۳۰	۲۸/۹۹±۰/۴۳	۱/۴۱ ± ۰/۰۲	۱۱/۵۱ ± ۰/۱۰	۶۷/۷۶ ± ۳/۵۲
میانگین تلاقی برگشتی با والد اول	۲۹/۶۴±۱/۲۱	۶۹/۱۳±۳/۷۲	۱۳/۰۰±۰/۳۴	۱۵۵/۴۳±۱/۲۹	۷۱/۴۴±۰/۴۱	۸/۳۱±۰/۳۶	۲۸/۱۲±۰/۲۸	۲۷/۶۱±۰/۴۶	۱/۱۹ ± ۰/۰۱	۱۱/۲۹ ± ۰/۱۳	۶۹/۱۳ ± ۳/۷۲
میانگین تلاقی برگشتی با والد دوم	۲۳/۷۰±۱/۶۴	۶۲/۶۹±۴/۷۲	۱۳/۶۰±۰/۳۹	۱۴۹/۴۵±۱/۵۸	۷۱/۴۰±۰/۴۲	۸/۸۶±۰/۳۶	۲۹/۲۸±۰/۳۳	۲۹/۴۹±۰/۴۹	۱/۲۳ ± ۰/۰۲	۱۱/۶۱ ± ۰/۱۷	۶۲/۶۹ ± ۴/۷۲

پارامتر m برای کلیه صفات معنی‌دار بود (جدول ۲). واریانس افزایشی نیز برای کلیه صفات بجز تعداد خوشه، طول خوشه و وزن دانه در بوته معنی‌دار گردید. نارایانا و رنگالمی (۱۹۹۱) نیز اثرات افزایشی را در کنترل ژنتیکی ارتفاع بوته، تعداد روز تا گلدهی، تعداد خوشچه و وزن دانه در بوته دخیل و مهم دانستند. همچنین اثر غالبیت برای کلیه صفات بجز ارتفاع و طول خروج معنی‌دار نشد. با توجه به نتایج آزمون کای اسکوئر ملاحظه شد که مدل سه پارامتری برای تعداد روز تا گلدهی تعداد خوشه، عرض برگ پرچم، تعداد خوشچه و وزن دانه در بوته کفایت دارد. (جدول ۲). ازآن‌جا که اثرات افزایشی برای صفات زیست توده، روز تا گلدهی، تعداد خوشچه و عرض برگ پرچم معنی‌دار بود. لذا امید می‌رود که استفاده از گزینش در نسل‌های در حال تفکیک بتواند برای بالا بردن ارزش فنوتیپی صفات مذکور مفید باشد به‌طوری‌که با این روش زمینه برای یافتن لاین هایی با زیست توده بالاتر و تعداد روز تا گلدهی کمتر (زودرس تر) فراهم شود. به‌علت وجود اثر افزایشی و غالبیت معنی‌دار ژن‌ها به‌نظر می‌رسد در شکل‌گیری صفات ارتفاع و طول خروج خوشه از غلاف هر دو اثر ژنتیکی نقش دارند (جدول ۳). برای ارتفاع بوته، طول برگ پرچم، تعداد دانه پر و طول خوشه مدل سه پارامتری کفایت نداشت که حاکی از عدم پاسخگویی روابط ژنتیکی به‌وسیله مدل ساده افزایشی غالبیت و لزوم افزودن اثر اپیستازی و بررسی مدل شش پارامتری بود. طبق نتایج حاصل از مدل شش پارامتری(جدول ٤)، مقدار میانگین برای هر چهار صفت معنی‌دار بود. اثرات اپیستازی افزایشی × افزایشی و اثر افزایشی × غالبیت برای طول خوشه معنی‌دار گردید در حالی‌که اثر اپیستازی غالبیت × غالبیت برای هیچ‌کدام از صفات معنی‌دار نبود. برای ارتفاع، تعداد دانه پر و طول خوشه از غلاف ژن‌هایی که باعث افزایش این صفات گردیدند نسبت به ژن‌هایی که باعث کاهش آن‌ها شدند، غالب هستند زیرا مقدار d معنی‌دار و بزرگتر از a بود در حالی‌که این موضوع برای طول برگ پرچم برعکس است. ازآن‌جاکه علامت غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت برای ارتفاع، تعداد دانه و طول برگ پرچم مختلف بود، می‌توان نتیجه‌گیری کرد که اپیستازی از نوع مضاعف می‌باشد. علی‌رغم این‌که آزمون کفایت مدل صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه پر، طول برگ پرچم و طول خوشه برای مدل شش پارامتری معنی‌دار نبود، اما متر و جینکز (۱۹۸۲) اظهار داشته‌اند که بهتر است که با مطالعه نسل‌های بیشتر و محاسبه پارامترها از وجود یا عدم‌وجود اپیستازی سه ژنی نیز اطمینان حاصل نمود.

جدول ۲- برآورد اجزاء واریانس، نسبت غالبیت و تعداد ژن برای صفات مورد مطالعه در تلاقی طارم محلی × خزر

	صفات										
	وزن دانه (گرم)	تعداد دانه	تعداد خوشه	ارتفاع (سانتی‌متر)	روز تا گلدهی	خروج خوشه (سانتی‌متر)	طول خوشه (سانتی‌متر)	طول برگ پرچم (سانتی‌متر)	عرض برگ پرچم (سانتی‌متر)	تعداد خوشه چه	زیست توده (گرم)
D	۲۰۰۵/۸۴	۲۹/۳۴	۴۵/۲۲	۲۵/۸۲	۱۱/۵۰	۱۴/۲۶	۰/۹۴	۰/۰۴	۰/۸۰	۱/۲۰	۲۰۰۵/۸۴
H	۲۱۰۳/۲	۳/۹۰	۵۱۹/۳۶	۲۴/۵۳	۲۵/۴۰	۵/۹۷	−۱/۲۴	−۰/۰۴	۲/۴۵	۰/۳۰	۲۱۲۳/۲
F	۸۲/۷۸	−۲/۷۱	−۴۷/۳۳	۰/۲۵	۰/۴۷	−۱/۸۱	۰/۰۵	۰/۰۰	−۰/۹۸	۱/۲۰	۸۲/۷۸
Ew	۲۴/۸۰	۰/۷۳	۱۴/۸۶	۰/۷۷	۰/۶۵	۲/۱۴	۰/۴۹	۰/۰۱	۰/۹۹	۳/۴۰	۲۴/۸۰
$\sqrt{\frac{H}{D}}$	۱/۰۲	۰/۵۵	۳/۳۸	۰/۹۷	۱/۴۸	۰/۶۴	۰/۰۰	۰/۰۰	۱/۷۵	۱/۲۷	۱/۰۲
$\frac{F}{\sqrt{DH}}$	۰/۰۴	−۰/۱۶	−۰/۳۰	۰/۰۱	۰/۰۲	−۰/۱۹	۰/۰۰	۰/۰۰	−۰/۷۰	۰/۷۷	۰/۰۴
N	۵/۳۳	۳/۱۵	۳/۴۷	۴/۴۳	۳/۰۶	۴/۳۱	۴/۷۶	۷/۲۵	۵/۱۸	۲/۷۹	۵/۶۵

جدول ۳- برآورد پارامترهای مختلف در برازش مدل سه پارامتری برای صفات مورد مطالعه درتلاقی‌طارم‌محلی×خزر

صفات	میانگین	اثر افزایشی	اثر غالبیت	کای اسکوئر
زیست توده	۱۲۸/۷٤ ** ±۳/۳۵	۱۹/۵۵ ** ± ۳/۳۵	-۳۸/۱۹ ^{ns} ± ۲۷/۳۲	٤/۱۲٦ ^{ns}
تعداد روز تا گلدهی	۹۵/۱۰ ** ±۰/۳۹	-۹/۸۷ ** ± ۰/۳۹	-۵/٤۳ ^{ns} ± ٤/۳٤	۰/۷۷۵ ^{ns}
تعداد دانه پر	۸۷/۹۸ ** ± ۱/۰۵	-۱٤/۵۸ ** ± ۱/۰۵	-۳/۸٤ ^{ns} ± ۹/٤۸	۱۲/۱۷٦ *
طول برگ پرچم	۲۳/٤۹ ** ± ۱/۲۳	-۲/۸۱ * ± ۱/۲٤	-٦/٦۵ ^{ns} ± ۷/۵۹	۹/۰٦۲ **
ارتفاع	۱٤٦/۰۹ ** ± ۲/۵۷	۲۸/۹۳ ** ± ۲/۹۹	۲۱/۳۷ ** ± ۷/۹۹	۱۲/۵٤٦ *
تعداد خوشه	۱۷/۵۲ ** ± ۰/٤۵	-۰/۹۲ ^{ns} ± ۰/۵٤	۲/۷۵ ^{ns} ± ۵/٤۹	۰/٤۳٦ ^{ns}
طول خروج خوشه	۸/۰۱ ** ± ۰/٤۳	۰/۸۹ * ± ۰/٤۱	-٤/٦۵ ^{ns} ± ٦/۳۵	٤/۵۹۰ ^{ns}
طول خوشه	۲٤/۸۹ ** ± ۱/٤۵	٤/۹۸ * ± ۷/۹۵	-۹/٦۹ ** ± ۹/۷۸	۸/۸۷ **
تعداد خوشچه	۹/۹٦ ** ± ۰/۳۲	-۰/٦۱ * ± ۰/۲۵	۰/۰۳ ^{ns} ± ۰/۷۳	۰/۰۸۹ ^{ns}
عرض برگ پرچم	۱/۳۲ ** ± ۰/۰۷	-۲/۱۲ ** ± ۰/۰۷	۰/۰۷ ^{ns} ± ۰/۱۰	۰/۰٤۲ ^{ns}
وزن هزار دانه (گرم)	۵٦/۸۷ ** ± ۳/۸۷	-۱/۸۷ ^{ns} ± ٤/٦۳	-۱۸/٤۳ ^{ns} ± ۹/۹۹	۰/٦۵٤ ^{ns}

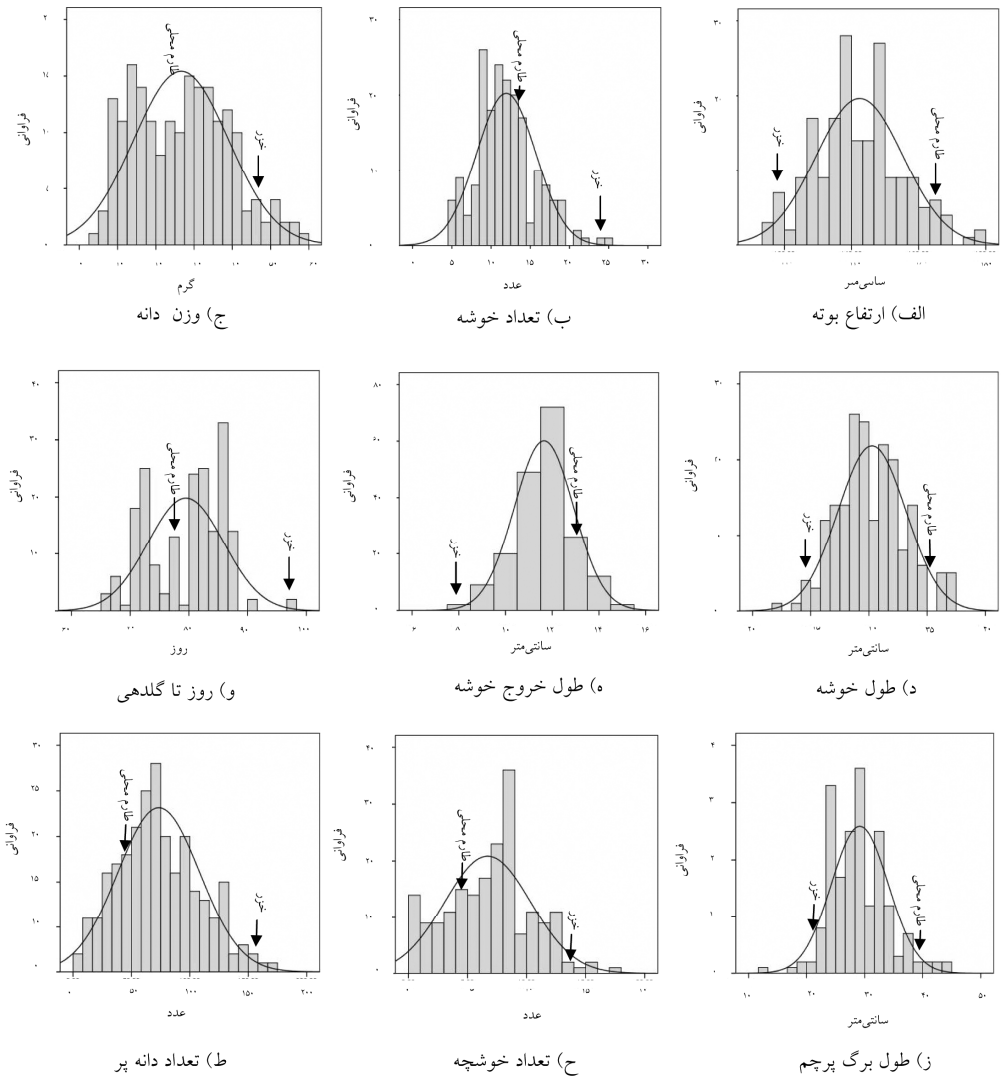
جدول ٤- برآورد پارامترهای مختلف در برازش مدل شش پارامتری برای صفات مورد مطالعه در تلاقی طارم محلی× خزر

صفات	میانگین	اثر افزایشی	اثر غالبیت	افزایشی×افزایشی	غالبیت× غالبیت	افزایشی×غالبیت	کای اسکوئر
ارتفاع	۹۸/۷۲ ** ±۲۹/۹۱	۳۳/۳۹ * ±۱۱/٤٦	±۸۷/۳۵ ۱۰۰/۳۱ ^{ns}	۳٤/۲۵ ^{ns} ± ۲۸/٦۵	-٦٦/۱۹ ^{ns} ± ٤۳/۷٦	-٤۷/۱٦ ^{ns} ± ۸۷/۲۵	۱/۲۷ ^{ns}
طول‌برگ‌پرچم	۲۳/٦۳ ** ±۰/۵۲	-٦/۲۷ ** ±۰/۱۸	-۱/۱۸ ^{ns} ±۱/۳۲	۱/٤۷ ^{ns} ± ۰/٦۲	۱۰/۱۳ ^{ns} ± ۷/۸۷	۰/۷۳ ^{ns} ± ۱/۲۲	۰/۰۸۲ ^{ns}
تعداد دانه پر	۸۸/٤۳ ** ±۱/۸۷	-۱۵/٦۷ ** ±۱/۸۲	-٤۹/۲٤ ** ±۷/۹۱	۰/۸۸ ^{ns} ± ۳/٤۳	۳۱/٦٦ ^{ns} ± ۲۳/٦۷	٦۷/۵۵ ** ± ٤/۲۲	۰/۰۲۲ ^{ns}
طول خوشه	۳۱/۳۲ ** ±۰/۳۳	۱/۰۹ ** ±۰/۰۱	-٦/۳٦ ** ±۰/٤٤	-۱/۹۳ ** ±۰/۱۸	-۲/٦۷ ^{ns} ± ۱/۳۲	۳/۳۱ ** ± ۰/٤۹	۰/۰۰۸ ^{ns}

مکان‌یابی صفات زارعی مرتبط با جمعیت طارم محلی×خزر: توزیع فنوتیپی برای کلیه صفات زراعی مورد بررسی حاکی از وجود تغییرات پیوسته برای آن‌ها بود (شکل ۱). برای تمام صفات ارزیابی شده پدیده تفکیک متجاوز مشاهده شد. ٧٤ نشانگر ریزماهواره در ۱۲ گروه پیوستگی (معادل تعداد کروموزوم‌های برنج) قرار گرفتند. نقشه حاصل، ۱۲۳۱/۵۰ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را پوشش داد. فاصله بین دو نشانگر مجاور در روی نقشه به‌طور متوسط ۱۹/۸۳ سانتی‌مورگان برآورد گردید. با توجه به این‌که متوسط فاصله بین نشانگرها کمتر از ۲۰ سانتی‌مورگان بود، بنا به نظر لندر و بوتستین

(۱۹۸۹)، می‌توان از آن‌ها برای مکان‌یابی QTLها استفاده نمود. مقایسه نقشه ژنتیکی تهیه شده در این مطالعه با نقشه‌های ارایه شده قبلی (چن و همکاران، ۱۹۹۷؛ تمنیخ و همکاران، ۲۰۰۰ و مک کوچ و همکاران، ۲۰۰۲) نشان داد که در تمامی گروه‌های پیوستگی، فاصله بین نشانگرها متفاوت با نتایج سایر نقشه‌های موجود است اما ترتیب آن‌ها یکسان بود . در مجموع ٤٦ فاصله واجد مکان ژنی کمی شناسایی شد که کنترل ۸ صفت را بر عهده داشتند (جدول ۵) . از این تعداد، پنج مکان ژنی کمی، وزن دانه بوته، دو مکان ژنی کمی، تعداد خوشه، دو مکان ژنی کمی، ارتفاع بوته، سیزده مکان ژنی کمی، تعداد روز تا گلدهی، پنج مکان ژنی کمی، طول خوشه، یک مکان ژنی کمی، تعداد دانه پر، شش مکان ژنی کمی، تعداد خوشه‌چه و چهار مکان ژنی کمی، طول برگ پرچم را کنترل کردند.

پنج مکان ژنی کمی کنترل‌کننده وزن دانه روی کروموزوم‌های ۱، ۳، ۹، ۸ و ۱۰ قرار داشتند. مکان‌های qGY-9، qGY-8 و qGY-10 به‌ترتیب با نسبت درستنمایی برابر با ١٦/٥٤، ۱۲/۱۸ و ۱۷/۲۹ بیشترین اثر را بر وزن دانه داشتند و به‌ترتیب ۱۹/۲۷، ۲۲/۱۷ و ۱۸/۸۳ درصد از تنوع فنوتیپی صفت در جمعیت مورد مطالعه توجیه نمودند. اثر افزایشی هر مکان ژنی کمی منفرد از ۸/۱۸ تا ۱۸/۱۲ متغیر بود و در کلیه QTLهای شناسایی شده آلل‌های خزر به‌طور متوسط ۱۱/۳۲ گرم وزن دانه را افزایش دادند. اثر غالبیت در همه مکان‌ها کاهنده برآورد گردید. نتایج نشان داد که مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده دارای عمل غالبیت جزئی برای وزن دانه بودند.

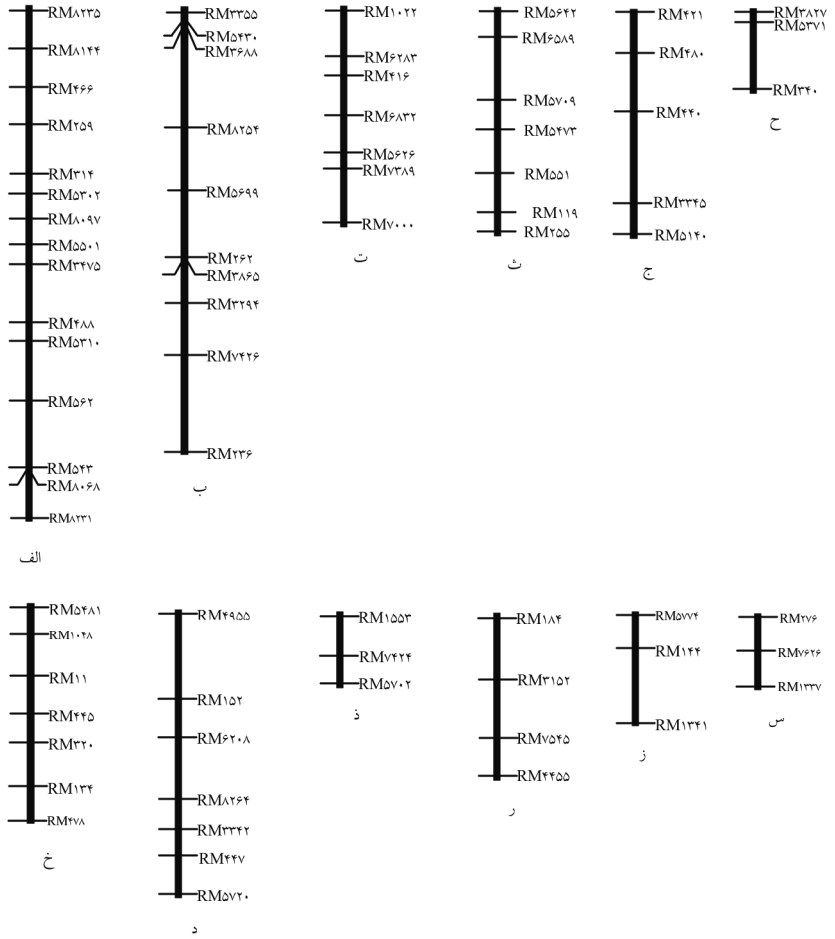


الف) ارتفاع بوته ب) تعداد خوشه ج) وزن دانه

د) طول خوشه ه) طول خروج خوشه و) روز تا گلدهی

ز) طول برگ پرچم ح) تعداد خوشچه ط) تعداد دانه پر

شکل ۱- توزیع فنوتیپی صفات زراعی مورد بررسی در جمعیت $F_{2:4}$ طارم محلی× خزر



شکل ۲- نقشه پیوستگی حاصل از ٧٤ نشانگر چند شکل و ۱۹۲ فرد در جمعیت F_2 طارم محلی×خزر. الف تا س به‌ترتیب کروموزوم ۱ تا ۱۲ (RM نشانده نشانگرهای ریزماهواره براساس قوانین نامگذاری براساس روش مک‌کوچ و همکاران (۲۰۰۲) می‌باشد)

هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲)، لی و همکاران (۱۹۹٦)، ماری و همکاران (۲۰۰۵)، زیااو و همکاران (۱۹۹٦) و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) نیز مکان‌هایی را برای وزن دانه روی کروموزوم ۱ ردیابی نمودند. مکان‌های ژنی کمی شناسایی شده برای تعداد خوشه روی کروموزوم‌های۱۰ و ۱۱ قرار

داشتند. اثر افزایشی مکان‌ها به‌ترتیب ۰/٦٦- و ۲/۲۸ بود. در qPN-11 آلل‌های طارم باعث کاهش تعداد خوشه شد. در حالی‌که در مکان qPN-10 آلل خزر باعث افزایش تعداد خوشه در بوته شد. در مکان‌های شناسایی شده نوع عمل ژن‌ها به‌صورت غالبیت جزئی بود. برای ارتفاع بوته دو مکان ژنی کمی روی کروموزوم‌های ۷ و ۸ به‌ترتیب با اثر افزایشی و کاهشی آلل‌های خزر و طارم محلی شناسایی شد. عمل این ژن‌ها به‌ترتیب به‌صورت فوق غالبیت و غالبیت جزئی بود. اگر چه qHE-7 توانست ۱۷ درصد از تغییرات ارتفاع بوته را توجیه نماید و qHE-8 با توجیه ۲٦/۲۵ درصد از تغییرات ارتفاع بوته بزرگ اثر تشخیص داده شد. مکان ژنی کمی pn11 در مطالعه یون و همکاران (Yoon et al., 2006) و QTLهای PNR11-1 و PNR11-2 در مطالعه بروندانی و همکاران (۲۰۰۲) برای کنترل تعداد خوشه گزارش شدند.

مکان‌های ژنی کمی کنترل‌کننده تعداد روز تا گلدهی روی کروموزوم‌های ۲ (دو مورد)، ۱ (دو مورد)، ۳ (دو مورد)، ٤ (دو مورد)، ۸، ۹، ۱۰، ۱۱ و ۱۲ قرار داشتند و اثر افزایشی آن‌ها از ۲۱/۲٤- تا ۱۸/۸۵ متغیر بود. در مورد qHD-2b، qHD-1b، qHD-3a، qHD-4a، qHD-9، qHD-11، qHD-10 و qHD-12 آلل خزر باعث افزایش تعداد روز تا گلدهی شد. در سایر QTLهای ردیابی شده آلل‌های طارم محلی باعث کاهش تعداد روز تا گلدهی شدند. عمل ژن در همه مکان‌های شناسایی شده بجز qHD-9، qHD-8 و qHD-10 به‌صورت فوق غالبیت بود. دو مکان ژنی کمی شناسایی شده روی کروموزوم ۸ و ۱۰ توانستند بیش از ۲۵ درصد از تغییرات فنوتیپی مربوط به‌تعداد روز تا گلدهی را کنترل کنند. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲)، تامسون و همکاران (۲۰۰۳)، روی کروموزوم ۱، ایشیمورا و همکاران (۲۰۰۱) و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) روی کروموزوم ۲، هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲)، تامسون و همکاران (۲۰۰۳) و ایشیمورا (۲۰۰۳) روی کروموزوم ۷ برای تعداد روز تا گلدهی مکان‌هایی را مکان‌یابی نمودند.

برای طول خروج خوشه از غلاف، پنج مکان ژنی کمی روی کروموزوم‌های ۳ (دو مورد)، ٤، ۷ و ۹ شناسایی شدند. اثر افزایشی مکان‌های مربوط به طول خروج خوشه از غلاف از ۲/۵۵- تا ۲/٦۱ متغیر بود. در مورد qPE-7 آلل خزر باعث کاهش طول خروج خوشه از غلاف شدند، درحالی‌که در خصوص سایر مکان‌های ردیابی شده آلل‌های طارم محلی باعث افزایش طول خروج خوشه از غلاف شدند. در کلیه مکان‌های تشخیص داده شده نوع عمل ژن به‌صورت فوق‌غالبیت بود. هیتالمانی و

همکاران (۲۰۰۳) یک مکان ژنی کمی برای کنترل طول خروج خوشه از غلاف روی کروموزوم ۸ (qPEN8-1) گزارش نمودند.

هشت مکان ژنی کمی کنترل‌کننده طول خوشه بر روی کروموزوم‌های ۱ (دو مورد)، ۲، ۳، ٤، ۸ و ۱۱ قرار داشتند. مکان‌های qPL-1a، qPL-3 و qPL-4 به‌ترتیب با نسبت درستنمایی برابر با ۳۰/۳۸، ۱۲/٦٤و ۲۸/۱۲، اثر بزرگی بر طول خوشه داشتند و به‌ترتیب ۲۵، ۲۱ و ۲۲ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه نمودند. اثر افزایشی هر مکان ژنی کمی منفرد از ۳/٤٤- تا ۷/۷۵ متغیر بود و در چهار مکان ژنی کمی شناسایی شده (qPL-2، qPL-1a، qPL-3 و qPL-4) آلل‌های طارم محلی به‌طور متوسط ۳/۹۱ سانتی‌متر طول خوشه را را افزایش دادند. عمل غالبیت در همه مکان‌ها به جز qPL-11 و qPL-12 که دارای عمل فوق غالبیت بودند، از نوع جزئی بود. برای طول خوشه تامسون و همکاران (۲۰۰۳) نیز مکان ژنی کمی را روی کروموزوم ۱۲ (pl12.1) ردیابی نمودند.

برای تعداد دانه پر در خوشه تنها یک مکان ژنی کمی بر روی کروموزوم ۳ با اثر افزایشی آلل خزر شناسایی شد. عمل این ژن به‌صورت غالبیت جزئی و به سمت افزایش تعداد دانه پر بود. این مکان ژنی کمی، ۱۵/۲۰ درصد از تغییرات فنوتیپی تعداد دانه را توجیه نمود.

مکان‌های ژنی کمی شناسایی شده برای تعداد خوشه‌چه بر روی کروموزوم‌های ۱ (سه مورد)، ٤ و ۸ قرار داشتند. در همه مکان‌های شناسایی شده بجز مکان ژنی کمی روی کروموزوم ۸، آلل‌های خزر باعث افزایش تعداد خوشچه شدند. مکان‌های ژنی کمی qBR-1b و qBR-8b به‌ترتیب با نسبت درستنمائی برابر با ۱۸/٤۷ و ۱٤/۳۹ هر کدام بیش از ۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی موجود در صفت را توجیه نمودند (به‌ترتیب ۲۱/۹۳ و ۲۰/٥٦). عمل مکان‌های شناسایی شده بجز qBR-1c و qBR-4 به‌صورت فوق غالبیت بود. برای طول برگ پرچم چهار مکان ژنی کمی بر روی کروموزوم‌های ۲ (دو مورد)، ٤ و ۸ شناسایی شد که در کلیه آنها آلل خزر باعث کاهش طول برگ پرچم شد. عمل تمام مکان‌های شناسایی شده به‌صورت فوق غالبیت بود. qFL-8 روی کروموزوم ۵ توانست بیش از ۱۵/۵۸ درصد از تغییرات فنوتیپی مربوط به تعداد خوشه‌چه را کنترل کند.

لین و همکاران (۱۹۹٦) اظهار داشتند، درصورتی‌که یک مکان ژنی کمی بتواند تنوع بیشتری را نسبت به سایر مکان‌های ردیابی شده برای یک صفت نشان دهد و مقیاس LOD بیشتری از سایر مکان‌ها داشته باشد، بهتر است آن را به‌عنوان یک مکان ژنی اصلی یا یک ژن بزرگ اثر کنترل‌کننده صفت تلقی کرد. QTLهای qGY-8، qHE-8، qHD-8،qPL-1b، qPL-3، qPL-4، qBR-

qBR-8b ،1b و qFL-8 به‌ترتیب با تبیین ۲۲/۱۷، ۲٦/۲۵، ۱۵/۲۹، ۲۵/۷۳، ۲۱/۹۷، ۲۲/۲۳، ۲۱/۹۳، ۲۰/٥٦ و ۲۲/۱٤ درصد از تنوع فنوتیپی بزرگ اثر تشخیص داده شدند. در بین مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده، علی‌رغم این‌که سه مکان ژنی کمی مرتبط با طول خروج خوشه از غلاف درصد توجیه بیش از ۲۰ درصد نداشتند اما میزان بالایی از تغییرات را توجیه نمودند (هر کدام بیش از ۱۷ درصد از تغییرات را توجیه نمودند). سایر مکان‌ها شناسایی شده کوچک اثر بوده و اثرات فنوتیپی کمتری را توجیه نمودند. به‌نظر می‌رسد تفاوت‌های معنی‌دار بین والدین از نظر صفات مورد مطالعه توانسته است منجر به شناسایی تعداد زیادی از مکان‌های ژنی کمی بزرگ اثر و کوچک اثر شده است.

وجود همبستگی‌های منفی و معنی‌دار بین صفات می‌تواند به‌وسیله اثرات پلیوتروپی یا پیوستگی شدید بین ژن‌های کنترل‌کننده آن‌ها توصیف شود. صفات همبسته اغلب به‌وسیله مکان‌های ژنی کمی کنترل می‌شوند که در نواحی مشابهی بر روی کروموزوم‌ها قرار دارند (۳۳ و ۵۹). چنین نتایجی برای وزن دانه در این مطالعه نیز مشاهده شد به‌صورتی‌که از بین مکان‌ها شناسایی شده برای وزن دانه در فاصله RM1553-RM7424، دو مکان ژنی کمی دیگر برای صفات تعداد روز تا گلدهی و طول خروج خوشه از غلاف ردیابی شد. جهت اثر مکان ژنی کمی ردیابی شده به سمت افزایش وزن دانه بود. از بین مکان‌های ژنی کمی شناسایی شده برای وزن دانه در فاصله RM4955-RM152، دو مکان ژنی کمی دیگر برای صفات تعداد خوشچه و طول برگ پرچم ردیابی شد و همچنین از بین مکان‌های شناسایی شده برای وزن دانه در فاصله RM184-RM3152، دو مکان ژنی کمی دیگر برای صفات تعداد خوشه و تعداد روز تا گلدهی ردیابی شد. جهت اثر مکان‌های ردیابی شده به سمت افزایش صفات بود. وزن دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری با تعداد خوشه، طول خروج خوشه از غلاف و تعداد دانه پر داشت. ازآن‌جاکه ارقام دارای وزن دانه بالا، تعداد خوشه، طول خروج خوشه از غلاف و تعداد دانه پر بالاتر داشتند، همبستگی‌های فوق منطقی به‌نظر می‌رسد. نتایج نشان داد که در اکثر موارد مورد بررسی جهت همبستگی‌ها با جهت اثر مکان‌های ردیابی شده مطابقت داشت. از بین مکان‌های ژنی کمی شناسایی شده برای تعداد خوشه در فاصله RM5474-RM1341، یک QTL برای تعداد روز تا گلدهی و یکی برای طول خوشه مکان‌یابی شد. نتایج به‌دست آمده در این بررسی اثرات پلیوتروپی یا پیوستگی بین ژن‌های کنترل‌کننده صفات مذکور را مورد تائید قرار داد. همچنین از بین مکان‌های شناسایی شده برای تعداد خوشه در فاصله RM184-RM3152، یک مکان ژنی کمی

دیگر برای صفت تعداد روز تا گلدهی شد. مقایسه تعداد ژن‌های محاسبه شده از تجزیه میانگین نسل‌ها و تعداد مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده نشان داد که تعداد ژن‌ها با تعداد مکان‌های ردیابی شده بزرگ اثر یا نسبتا بزرگ اثر برای صفات وزن دانه، طول خوشه و تعداد خوشچه برابر است. برای تعداد دانه پر، ارتفاع بوته و تعداد خوشه نیاز به جمعیت بزرگ‌تر با تعداد نشانگرهای بیشتر برای ردیابی سایر مکان‌های بزرگ اثر بود. همچنین برای صفاتی مانند روز تا گلدهی تعداد مکان‌های ژنی کمی زیادتری نسبت به روش تجزیه میانگین‌ها گزارش شد، اما اثر مکان‌های ردیابی شده کم بود، به‌این دلیل تجزیه میانگین نسل‌ها نتوانست آن‌ها را به‌عنوان یک ژن گزارش نماید.

نتایج دو روش نشان داد که اثر افزایشی نقش مهمی را در کنترل صفات تعداد روز تا گلدهی و تعداد خوشچه دارد به نحوی که می‌توان با انتخاب مکان‌های ژنی کمی مرتبط با آن‌ها در برنامه های انتخاب به کمک نشانگر می‌توان به لاین‌های پر محصول و زودرس دست یافت.

جدول ۵- مکان‌های ردیابی شده برای صفات زراعی در جمعیت $F_{2:4}$ طارم محلی× خزر

صفات	QTL	کروموزوم	نشانگرهای مجاور	نسبت درستنمایی	اثر افزایشی	اثر غالبیت	درصد تبیین	جهت آلل
وزن دانه	qGY-۱	۱	RM۸۱٤٤-M٤٦٦	۱۲/۰٦	۹/۳۱	-۰/۵۹	۱٤/۵۳	خزر
	qGY-۱	۳	RM۵٦۲٦-RM۸۳۸۹	۱۹/۳۷	۱۲/۰۹	-۵/۱۱	۱۵/۲۰	خزر
	qGY-۹	۹	RM۱۵۵۳-RMv٤۲٤	۱٦/۵٤	۸/۱۸	-۱/۵۳	۱۹/۲۷	خزر
	qGY-۸	۸	RM٤۹۵۵-RM۱۵۲	۱۲/۱۸	۱۸/۱۲	-٦/۰۳	۲۲/۱۷	خزر
	qGY-۱۰	۱۰	RM۱۸٤-RM۳۱۵۲	۱۷/۲۹	۸/۹۱	-۸/۳۲	۱۸/۸۳	خزر
تعداد خوشه	qPN-۱۱	۱۱	RM۵٤۷٤-RM۱۳٤۱	۱۱/٦٦	-۰/٦٦	-۰/۷۱	۱٦/۳۲	طارم محلی
	qPN-۱۲	۱۰	RM۱۸٤-RM۳۱۵۲	۱٦/٤۱	۲/۲۸	۰/۹۰	۱٦/۷۳	خزر
ارتفاع	qHE-۷	۷	RM۱۳٤-RM٤۷۸	۱۱/۹۱	۱۰/۰٤	-۷/۵۵	۱۷/۲۳	طارم محلی
	qHE-۸	۸	RM٦۲۰۸-RM۳۳٤۲	۱۱/٦۷	-۰/۲۰	-٤/۵۱	۲٦/۲۵	خزر
روز تا گلدهی	qHD-۲a	۲	RM۳۸٦۵-RM۳۲۹٤	۱۷/۱۱	-۲۱/۲٤	۰/۳۹	۳/۲۲	خزر
	qHD-۲b	۲	RMv٤۲٦-RM۲۳٦	۳٤/٦۰	۱۱/۰٤	۰/۱۱	٦/۷۳	طارم محلی
	qHD-۱a	۱	RM۳٤۷۵-RM٤۸۸	۲۳/٤۰	-۱۵/۷۸	۰/۰۹	٦/۵٤	خزر
	qHD-۱b	۱	RM۱۵٦-RM۱٦۱	۲۲/٦۳	۱٦/۳۳	-۱/۰۱	۷/۱۲	خزر
	qHD-۲a	۳	RM۱۰۲۲-RM٦۲۸۳	۲۸/۲۱	۵/۵۳	-۰/۱۸	۵/۳٦	خزر
	qHD-۳b	۳	RM٦۸۳۲-RMv۳۸۹	۱۱/۸۱	-۳/۸۳	-۱/۱۷	۵/۲۳	طارم محلی

ادامه جدول ۵-

	qHD-٤a	٤	RM٥٤٧٣-RM١١٩	٢١/٧٥	١٨/٨٥	-٠/١٨	٧/٧١	خزر
	qHD-٤b	٤	RM١١٩-RM٢٥٥	١٥/٠٤	-٥/٥١	١/٢٠	٩/٢١	طارم محلی
	qHD-٩	٩	RM١٥٥٣-RMv٤٢٤	١٥/٢١	٤/٣٢	-٥/٧٠	٥/٨٢	خزر
	qHD-٨	٨	RM٦٢٠٨-RM٨٢٦٤	١٩/٠١	-١/٨٢	-٢/٢٥	١٥/٢٩	طارم محلی
	qHD-١١	١١	RM٥٤٧٤-RM١٤٤	١٢/٩٨	٣/٤٠	-٢/١٣	٥/٣٣	خزر
	qHD-١٠	١٠	RM١٨٤-RM٣١٥٢	١٣/٥١	١/٦٩	١/٨٤	١٢/١٩	خزر
	qHD-١٣	١٢	RMv٦٢٦-RM١٣٣v	١٣/٨٠	٤/١٩	-٣/٠٧	١١/٧٧	خزر
طول خروج خوشه	qPE-٣a	٣	RM٦٨٣٢-RMv٣٨٩	١١/٩٤	٢/٣٥	-١/٤٠	١٢/٦٩	طارم محلی
	qPE-٣b	٣	RMv٣٨٩-RMv٠٠٠	١٧/٢٥	٢/٠٩	-٠/٦٧	١١/٦٢	طارم محلی
	qPE-٤	٤	RM٥٦٤٢-RM٦٥٨٩	١٦/١٦	٢/٦١	-١/٤٢	١٨/٢١	طارم محلی
	qPE-٧	٧	RM١٠٤٨-RM٤٤٥	١٨/٠٥	-٢/٥٥	٠/٥٩	١٧/٩٠	خزر
	qPE-٩	٩	RM١٥٥٣-RMv٤٢٤	١٧/٠١	١/١٩	٠/٤٣	١٨/٤٥	طارم محلی
طول خوشه	qPL-٢	٢	RMv٤٢٦-RM٢٣٦	٢٩/٨١	٧/٧٥	-٠/٠٦	٧/٧١	طارم محلی
	qPL-١a	١	RM١١٩-RM١٢٨	١٣/٦٩	-٣/٤٤	-٠/٤٥	٩/٨٤	خزر
	qPL-١b	١	RM٣٤٧٥-RM٤٨٨	٣٠/٣٨	١/٤٩	٠/٦٣	٢٥/٧٣	طارم محلی
	qPL-٣	٣	RM٥٦٢٦-RMv٠٠٠	١٢/٦٤	٢/١٤	-١/٧٤	٢١/٩٧	طارم محلی

ادامه جدول ۵-

	qPL-٤	٤	RM٥٦٤٢-RM٦٥٨٩	٢٨/١٢	٤/٢٧	−١/٥٠	٢٢/٢٣	طارم محلی
	qPL-٨	٨	RM٣٣٤٢-RM٥٧٢٠	١٢/٧٦	−٢/٦٦	٠/٩٥	١٤/٢٧	خزر
	qPL-١١	١١	RM٥٤٧٤-RM١٤٤	١٦/٦٣	−٠/١٩	−١/٢٦	١١/٦٤	خزر
	qPL-١٢	١٢	RMv٦٢٦-RM١٣٣٧	١٣/٠٠	−١/٧١	٢/٠٤	٥/٧١	خزر
تعداد دانه پر	qFG-٨	٨	RM١٥٢-RM٨٢٦٤	١٥/٠٤	١٠/٢٧	٩/٤٥	١٥/٢٠	طارم محلی
	qBR-١a	١	RM٣١٤٨-RM٥٥٠١	١٣/٦٦	−١/٥٩	٠/٦٦	١١/٧٠	خزر
	qBR-١b	١	RM٥٥٠١-RM٣٤٧٥	١٨/٤٧	−٠/١٧	٠/٥١	٢١/٩٣	خزر
تعداد خوشچه	qBR-١c	١	RM٣٤٧٥-RM٤٨٨	١٣/٤٥	−٠/٦٦	٠/٦١	٨/١٤	خزر
	qBR-٤	٤	RM٢٥٩-RM٣١٤٨	١٥/٩٩	−٠/٠٥	−٠/٤٨	١٥/٢٧	خزر
	qBR-٨a	٨	RM٤٩٥٥-RM٦٢٠٨	١٢/٨٤	٠/٥٦	−٠/٦١	١٦/٤٣	طارم محلی
	qBR-٨b	٨	RM٣٣٤٢-RM٤٤٧	١٤/٣٩	١/٢٩	−٠/٤٧	٢٠/٥٦	طارم محلی
	qFL-٢a	٢	RM٣٣٤٢-RM٥٦٩٩	١٣/٥٦	−١٣/٣٠	−٠/١٢	١٤/٧٧	خزر
طول برگ پرچم	qFL-٢b	٢	RM٣٨٦٥-RM٣٢٩٤	١٦/٩٣	−١٣/٧٥	٠/٢٣	١٥/٤١	خزر
	qFL-٤	٤	RM١١٩-RM٢٥٥	١٢/٠٦	−٣/٧٩	١/١٢	١٢/٢١	خزر
	qFL-٨	٨	RM٤٩٥٥-RM١٥٢	١٤/٠٢	−٣/٩٨	٤/٥٢	٢٢/١٤	خزر

جدول ٦- ماتریس همبستگی بین صفات زراعی در جمعیت طارم محلی × خزر

	وزن دانه در بوته	تعداد خوشه	ارتفاع بوته	تعداد روز تا گلدهی	طول خروج خوشه از غلاف	طول خوشه	تعداد دانه پر	تعداد خوشچه	طول برگ پرچم
وزن دانه	۱								
تعداد خوشه	۰/٦٨٦**	۱							
ارتفاع بوته	۰/۲۰٤**	۰/۱۰٤	۱						
روز تا گلدهی	-۰/۰٥۰**	۰/۰٤۸	۰/۰۸۳	۱					
طول خروج خوشه	۰/۳۳٦**	۰/۰۹۲	۰/۰۷٦	-۰/۲۰۱**	۱				
طول خوشه	۰/۱٥۰**	۰/۰٥٤	۰/۱۰۷	۰/۰٦٦	۰/۰٥۰	۱			
تعداد دانه پر	۰/٦۷۱**	۰/۱۹۹**	۰/۰٦۱	-۰/۱۸۸**	۰/٤۹۷**	۰/۰٦۸	۱		
تعداد خوشچه	-۰/۰٤٥**	-۰/۱۱٦	-۰/۰٦۷	۰/۰٦۰	-۰/۰۰۱	۰/۲٤٦**	-۰/۰۲٥	۱	
طول برگ پرچم	۰/۰٥۸**	۰/۱٦٤*	۰/۰۲۸	۰/۰۷۰	۰/۰۲٤	-۰/۰٦۷	۰/۰٥۹	۰/۱۳۸	۱

منابع

1.Baghizadeh, A., Talei, A., Naghavi, M. R., and Hajizadeh, M. 2008. Estimation of heritabilitesand genes controlling grain yield and some triats related to yield in Afzal×Redical cross in barely. J. of Agr. Sci. and Natur. Res. 43: 57-63. (In Persian).

2.Basten, C. J., Weir, B. S., and Zeng, Z. B. 2001. QTL Cartographer: A reference manual and toturial for QTL mapping. North Carolina State University. USA. 231p.

3.Bjarko, M. E., and Line, R. F. 1988. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance of four cultivar of wheat. Phytopathology 78: 457-461.

4.Brondani, C., Rangel, P. N., Brondani, R.V., and Ferreira, M.E. 2002. QTL mapping and introgression of yield–related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa*) using microsatellite markers. Theor. Appl. Genet. 104: 1192–1203.

5.Chen, X., Temnykh, S., Xu, Y., Cho, Y. G., and McCouch, S. R. 1997. Development of a microsatellite framework map providing genome–wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 95: 553–567.

6.Ghanadha, M. 1997. Study of heritance lagging period in four wheat cultivars to yellow rust. Iranian J. Agric. Sci. 1: 53-71.

7.Hittalmani, S., Shashidhar, H. E., Bagali, P. G., Huang, N., Sidhu, J. S., Singh, V. P. and Khush, G. S. 2002. Molecular mapping of quantitative trait loci for plant

growth, yield and yield related traits across three diverse locations in a doubled haploid rice population. Euphytica 125: 207–214.
8.Hayman, B. L. 1960. Maximum likelihood estimatation of genetic components of variation. Biometrics. 16:369-381.
9.Honarnejad, R., and Tarang, A. R. 2000. Evaluation of gene effect in controlling of rice quantitative traits. Iranian J. Agric. Sci. 32:263-273. (In Persian).
10.Honarnejad, R. 2006. Estimation of genetic parameters in rice using Griffing diallel methods. J. Agric. Sci. and Natur. Res. 41: 247-257. (In Persian).
11.Hosseini, M., Honarnejad, R., and Tarang, A. R. 2004. Estimation of gene effect and combinig ability some of traits in rice by diallel method. Iranian J. Agric. Sci.2: 32-36. (In Persian).
12.Ishimaru, K. 2003. Identifcation of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function. Plant Physiol. 133: 1083–1090.
13.Ishimaru, K., Yano, M., Aoki, N., Ono, K., Hirose, T., Lin, S. Y., Monna, L., Sasaki, T., and Ohsugi, R. 2001. Toward the mapping of physiological and agronomic characters on a rice function map:QTL analysis and comparison between QTLs and expressed sequence tags. Theor Appl Genet 102: 793–800.
14.Kaushik, R. P., and Sharma, K. D. 1988. Gene action and combining ability for yied and its component characters in rice under cold stress conditions. Oryza 25:1: 1-9.
15.Kearsy, M. J., and Poony, H. S. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Trait. Chapman and Hall, Inc., London. 298p
16.Kang, M. S. 1994. Applied quantitative genetics. Baton Rouge, USA. 486p.
17.Kosambi, D. D. 1944. The estimation of map distances from recombination values. Ann. Eugen. 12: 172–175.
18.Lander, E.S., and Botstein, D. 1989. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. Genetics 121: 185–199.
19.Li, Z., Pinson, S. M., Park, W. D., Paterson, A. H. and Stansel, J. W. 1996. Mapping of quantitative trait loci and quantitative–trait–modifying factors affecting three grain yield components in rice (*Oryza sativa L.*). In: Khush, G.S. (ed.). Rice Genetic III. IRRI, Manila, Philippines.
20.Li, Z., Pinson, S. M., Stansel, J. W., and Park, W. D. 1995. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa L.*). Theor. Appl. Genet. 91: 374–381.
21.Lin, H. X., Qian, H. R., Zhuang, J. Y., Lu, J., Min, S. K., Xiong, Z. M., Huang, N., and Zheng, K. L. 1996. RFLP mapping of QTLs for yield and related characters in rice (*Oryza sativa L.*). Theor. Appl. Genet. 92: 920–927.
22.Manly, K. F., and Olson, J. M. 1999. Overview of QTL mapping software and introduction to map manager QTX. Mammalian Genome 10: 327–334.
23.Marri, P. R., Sarla, N., Reddy, L. V., and Siddiq, E. A. 2005. Identification and mapping of yield and yield related QTLs from an Indian accession of Oryza rufipogon. BMC Genetic 6:33-47.

24.McCouch, S.R., Teytelman, L., Xu, Y., Lobos, K., Clare, K., and Walton, M. 2002. Development of 2243 new SSR markers for rice by the international rice icrosatellite initiative. Proc. First International Rice Congress. China. Pp:150 - 152.
25.Maclean, G.L., Dawe, D.C., Hardy, B., and Hettel, G.P. 2002. Rice Almanac. Source book for the Most Important Economic Activity on Earth. International Rice Research Institute Pub., Metro Manila, Philippines. 269 p.
26.Mather, K., and Jinks, J. L. 1982. Biometrical Genetics: The study of continuous variation. Chapman and Hall Inc., London. 287p.
27.Mather, K., and J. L. Jinks. 1985. Biometrical genetics. Chapman and Hall. London, P. 125-133.
28.Narayana, K. K., and Rangasamy, S.R. 1991. Genetic analysis for sal tolerance in rice. P234-245, In: Khush, G.S. (ed.). Rice Genetic II. IRRI, Manila, Philippines.
29.Paterson, A.H., Lander, E.S., Hewitt, J.D., Paterson, S., Lincoln, S.E., and Tanksley, S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete RFLP linkage map. Nature 335: 721–726.
30.Rabiei, B. 1997. Analysis of grain traits QTL in Iranian rice cultivars. PhD thesis. University of Tabriz. 150p. (In Persian).
31.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.
32.Rahimsoroush, H., and Moumeni, A. 2005. Genetic analysis some of important traits in rice using line × tester methods. J. Agric. Sci. and Natur. Res. 10:177-186. (In Persian).
33.Sabouri, H., Sabouri, A., and Dadras, A. R. 2009. Genetic dissection of biomass production and partitioning with grain yield and yield traits in indica-indica crosses of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. Aust. J. of Crop Sci. 3:155-166.
34.Sabouri, H., and Nahvi, M. 2009. Identification of major and minor genes associated with heading date in an *indica* × *indica* cross of rice (*Oryza Sativa* L.). Inter. J. Plant Production, 3:1: 1735-1745
35.SAS Inistitue. 1994. SAS/STAT user's guide. Version 6. 4th ed. SAS Inst., Cary, NC. USA.
36.Saghi Maroof, M.A., Biyashev, R.M., Yang, G.P., Zhang, Q., and Allard R.W. 1994. Extraordinarily polymorphic microsatillate DNA in barely species diversity, choromosomal location, and population dynamics. Proc. Nati. Acad. Sci, USA. 91: 5466-5570
37.Shoshi, A., and Honarnejad, R. 2004. Determination of gene action and heretalilities some of traits related to rice quality using graphical diallel analysis. Iranian J. Agric. Sci. 36:813-818. (In Persian).
38.Temnykh, S., Park, W. D., Ayres, N., Cartinhour, S., Hauck, N., Lipovich, L., Cho, Y.G., Ishii, T., and McCouch, S.R. 2000. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sative* L.). Theor. Appl. Genet. 100: 697–712.

39.Thomson M.J., Tai, T.H., McClung, A.M., Lai, X.H., Hinga, M.E., Lobo, K.B., Xu, Y., Martínez, R., and 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.
40.Verma, P.K., Katoch, P.C., and Kaushik, R.P. 1994. Genetics of harvest index and grain characters liminating and allowing the inadequancy of testers using selfing generation of triple test cross in rice. Annals of Biology, 10: 216-222.
41.Wu, P., Zhang, G., and Huang, N. 1996. Identification of QTLs controlling quantitative characters in rice using RFLP markers. Euphytica 89: 349–354.
42.Xiao, J., Li, J., Yuan, L., and Tanksley, S.D. 1996. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from subspecific rice cross. Theor. Appl. Genet. 92: 230–244.
43.Yoon, D.B., Kang, K.H., Kim, H.J., Ju, H.G., Kwon, S.J., Suh, J.P., Jeong, O. Y., and Ahn, S.N. 2006. Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and the *O. sativa* japonica cultivar Hwaseongbyeo. Theor. Appl. Genet. 112: 1052–1062
44.Yu, S.B., Li, J.X. Xu, C.G., Tan, Y.F., Li, X.H., and Zhang, Q. 2002. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. Theor. Appl. Genet. 104: 619–625.
45.Zhu, L., Lu, C., Li, P., Shen, L., Xu, Y., He, P., and Chen, Y. 1996. Using doubled haploid populations of rice for quantitative trait locus mapping. P234-245, In: Khush, G.S. (ed.). Rice Genetic III. IRRI, Manila, Philippines.
46.Zhuang, J.Y., Lin, H.X., J. Lu, Qian, H.R., Hittalmani, S., Huang, N., and Zheng, K.L. 1997. Analysis of QTL×environment interaction for yield components and plant height in rice. Theor. Appl. Genet. 95: 799–808.

Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources
J. of Plant Production, Vol. 18(4), 2012
http://jopp.gau.ac.ir

Determination of genetic structure of agronomic rice traits using classical and molecular approach

***H. Sabouri[1], M. Navabpour[2] and M. Mohammad Esmeili**
[1]Dept. of Plant Production, College of Agriculture Sciences and Natural Resources, Gonbad High Education Center, [2]Dept. of Plant Breeding, College of Agriculture Sciences and Natural Resources, Gorgan University of Agriculture Sciences and Natural Resources, [3]Dept. of Natural Resources, College of Agriculture Sciences and Natural Resources, Gonbad High Education Center
Received: 2010-3-2; Accepted: 2011-12-19

Abstract

In order to evaluate of genetic structure of an Iranian rice population using means analysis, P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1 and BC_2 generations belong to Tarommahalli × Khazar cross planted as RCBD design with three replication in Gonbad High Education Center at 2008. Grain weight per plant, biomass, panicle lengh, plant height, flg leaf length, and width and branches number were recorded. Negative genetic parameter (F) was detected for grain number, panicle number, panicle exertion, flag leaf width. This showed that genes controlling of grain number, panicle number and flag leaf width are dominant in Tarommahalli and genes controlling of panicle exertion is dominant in Khazar. Gene action was over dominance for grain weight, days to heading, flag leaf width, branche number and biomass. Significant additive effects were recorded for biomass, days to heading, grain number, flag leaf length and width and branche number. In order to evaluation of molecular structure of agronomic traits in $F_{2:4}$ population, linkage map was provided using 74 polymorphic microsatillate markers and 192 individuals. qWG-8 (grain weight), qHE-8 (plant height), qHD-10 (days to heading), qPL-1b, qPL-3 and qPL-4 (panicle leanght), qBR-8b and qBR-1b (branche number) were detected as major effects that explained 22.17, 26.25, 15.29, 25.73, 21.97, 22.23, 21.93, 20.56 and 22.94% of the total phenotypic variations. QTLs related to grain yield, days to heading and panicle exertion overlapped in RM1553-RM7424 interval. Two methods were showed that additive effect is important for controlling of days to heading and branche number, so, QTLs of these traits are useful for marker assisted selection.

Keywords: Means analysis; Additive effect; QTL; Marker assisted selection; Rice

*Corresponding Author; Email: saboriho@yahoo.com