

نقشه‌یابی QTL‌های کنترل‌کننده صفات فنولوژیک جو تحت شرایط نرمال و تنش خشکی

براتعلی فاخری^{۱*} - لیلیا مهراوران^۲

تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۰۸/۳۰

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۰۲/۰۶

چکیده

به‌منظور مکان‌یابی نواحی ژنومی کنترل‌کننده صفات فنولوژیک جو تحت شرایط نرمال و تنش خشکی آزمایشی در سال زراعی ۹۰-۱۳۸۹ با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف به‌همراه والدین آنها (استیتو و مورکس) در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه زابل، در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی اجرا گردید. صفات فنولوژیک روز تا جوانه‌زنی، روز تا پنجه‌دهی، روز تا ساقه‌دهی، روز تا سنبله‌دهی، روز تا گلدهی، روز تا شیرید شدن دانه، روز تا خمیری شدن دانه، روز تا رسیدگی دانه و دوره پر شدن دانه اندازه‌گیری شد. تجزیه QTL به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) با استفاده از نسخه ۲/۵ نرم افزار QTL کارتوگرافر انجام شد. نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی جو مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود. اثر ژنوتیپ برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار ($P < 0.01$) بود. برای صفات مورد بررسی در مجموع ۴۲ جایگاه واجد QTL شناسایی گردید. واریانس فنوتیپی تبیین شده به‌وسیله این QTL‌ها از ۶/۳۴ درصد برای روز تا گلدهی تا ۴۱/۱۸ درصد برای روز تا شیرید شدن دانه متغیر بود. بیشترین مقدار LOD برای صفت روز تا خمیری شدن دانه و روی کروموزوم ۲H به‌دست آمد. QTL‌های نقشه‌یابی شده از پایداری لازم برخوردار نبودند. بنابراین بازده گزینش به کمک نشانگر در این جامعه برای این صفات به احتمال زیاد محدود خواهد بود. چرا که محیط در تظاهر فنوتیپی صفات فنولوژیک نقش به‌سزایی دارد.

واژه‌های کلیدی: استیتو، تنش کم آبی، مورکس، هاپلوئیدهای مضاعف

مقدمه

بیشترین سازش را نسبت به سایر غلات در برابر تنش خشکی نشان می‌دهد و در مناطقی با حداقل بارندگی ۲۰۰ تا ۲۵۰ میلی‌متر به عمل می‌آید. بنابراین، جو گیاهی تا حدودی مقاوم به تنش خشکی است که نسبت به شرایط آب و هوایی مختلف سازگاری دارد (۵۱). با این حال رشد و تولید آن تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد و در بسیاری از برنامه‌های اصلاحی، اصلاح تحمل به خشکی جو و افزایش تولید آن یک هدف مهم می‌باشد.

مطالعه تنوع صفات کمی با تجزیه و تحلیل میانگین، واریانس، کوواریانس و همبستگی خویشاوندان صورت می‌گیرد و تنوع فنوتیپی به اجزای مختلف ژنتیکی و غیرژنتیکی تجزیه می‌شود. این تجزیه امکان تعیین اهمیت نسبی هر یک از اجزای واریانس فنوتیپی را فراهم می‌سازد، ولی اطلاعاتی در خصوص محل و اثر مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات فراهم نمی‌نماید. هم‌اکنون، به‌نژادگران نبات در پی کسب اطلاعات در خصوص مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (QTL) بوده تا با دستکاری آنها، صفت مربوط را بهبود بخشند. برای رسیدن به چنین هدفی باید تعدادی نشانگر ژنتیکی که به‌خوبی

کمبود آب مهم‌ترین تنش غیرزیستی محدودکننده برای دستیابی به عملکرد پتانسیل گیاهان زراعی محسوب می‌شود و به اکثر محصولات زراعی خسارت وارد می‌نماید. ایران با متوسط بارندگی ۲۵۰ میلی‌متر در سال در منطقه خشک و نیمه خشک واقع شده است. کمبود آب در فصول رشد در بعضی از نواحی ایران از جمله سیستان (با متوسط بارندگی ۵۰ میلی‌متر) عامل مهمی است که تولید محصولات زراعی را محدود ساخته است و موجب کاهش عملکرد آنها گردیده است. بنابراین تغییر در استراتژی‌های به‌نژادی برای کاهش اختلاف عملکرد واقعی و پتانسیل عملکرد گیاهان زراعی در این نواحی لازم و ضروری می‌باشد (۵۰). جو با نام علمی *Hordeum vulgare* L. گیاهی زراعی دیپلوئید با $2n=2x=14$ کروموزوم می‌باشد (۱۶). جو یکی از مهم‌ترین و قدیمی‌ترین گیاهان زراعی است که

۱- دانشیار گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
(* نویسنده مسئول: Email: ba_fakheri@yahoo.com)

۲- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل

Tadmor و Wi2291، QTL های کنترل‌کننده صفات فنولوژیک (۲۶) جایگاه) را دو منطقه خشک تل‌هادیا و بردا شناسایی نمودند. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه QTL صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse جو ۱۸ مکان واجد QTL نقشه‌یابی نمودند. شهرکی و همکاران (۴۶) در مطالعه صفات فنولوژیک ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی استپتو و مورکس در شرایط تنش شوری ۳۱ جایگاه واجد QTL مکان‌یابی نمودند.

گیاهان آلی دارای سیستم زندگی پویا می‌باشند و از جوانه‌زنی تا بلوغ دچار تغییر می‌شوند. الگوی تغییر در یک محیط از یک ژنوتیپ به ژنوتیپ دیگر یا در محیط‌های متفاوت برای یک ژنوتیپ به‌ندرت یکسان می‌باشد. اثر محیط موجب می‌شود تا یک QTL نواحی مختلف ژنوم واقع شود. لذا در تجزیه QTL ممکن است، محل قرارگیری یک QTL در جایگاه خاصی تعیین شود، در حالی که محل قرارگیری واقعی آن تا چندین سانتی‌مورگان از آن فاصله داشته باشد (۲۴). جوامع اصلاحی وقتی در محیط‌های متنوع آزمایش می‌شوند، معمولاً اثر متقابل ژنوتیپ در محیط نشان می‌دهند. در این حالت حداقل پاره‌ای از ژن‌ها QTL هایی را بروز می‌دهند که اثر متقابل QTL×E نشان می‌دهند (۵۶). اثر متقابل QTL×E به‌صورت تغییر در تعداد QTL ها در محیط‌های متفاوت یا تغییر در اندازه اثر آنها در محیط‌های متفاوت بروز می‌یابد (۲۰ و ۵۶). از آنجایی که تظاهر ژن گیاهان نسبت به حیوانات به واسطه عدم تحرک آنها بستگی به محیط‌های معین دارد. لذا برای بررسی پایداری ژن‌ها، محققان مواد آزمایشی را در محیط‌های متفاوت آزمون می‌نمایند. چرا که بعضی از QTL ها محیط اختصاصی بوده و در صورت عدم تکرار در محیط شناسایی نخواهند شد (۵۶).

افزایش روز افزون جمعیت کره زمین می‌طلبد که باروری محصولات زراعی افزایش یابد تا منابع در دسترس زیاد گردد. برای نیل به این هدف امروزه به‌نژادگران گیاهی دو هدف اصلی افزایش عملکرد و کیفیت محصولات زراعی و حفاظت آنها از تنش‌های زیستی و غیر زیستی را دنبال می‌نمایند. گیاهان مکانیزم‌های متفاوتی را جهت مقاومت به تنش‌ها بروز می‌دهند که از جمله آنها اجتناب، تحمل و سازش می‌باشد. جلوگیری از قرار گرفتن در معرض تنش (اجتناب) در شرایط محیطی مختلف نیاز به ارقام زودرس با دوره‌های فنولوژیک کوتاه‌تر می‌باشد. بنابراین هدف از این تحقیق مکان‌یابی QTL های کنترل‌کننده صفات فنولوژیک جو، برآورد میزان تأثیر هر یک از آنها روی صفات کمی و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آنها برای استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسل‌های اولیه برنامه‌های به‌نژادی بوده است.

در طول ژنوم مربوط توزیع شده‌اند، شناسایی گردند (۳۷). فن‌آوری نشانگرهای مولکولی در طی چند دهه اخیر تحول بزرگی را در تجزیه ژنتیکی گیاهان زراعی ایجاد کرده است (۳۴). به‌طوری‌که امروزه متخصصین به‌نژادی نباتات انتخاب برای صفات مذکور را با کارایی بیشتری نسبت به گذشته انجام می‌دهند (۴۱). وقتی که نشانگر(ها) در مجاورت یک QTL قرار بگیرد، آنگاه انتخاب براساس نشانگر (MAS)^۱، انتخاب براساس ژنوتیپ خواهد بود و پاسخ به انتخاب به حداکثر خواهد رسید (۱۱ و ۳۱). براساس اطلاعات حاصل از QTL ها، تلاقی‌ها طراحی شده و احتمال تجمع عمده QTL های مطلوب در ژنوتیپ‌ها به حداکثر می‌رسد (۷ و ۳۷).

فنولوژی یک عامل کلیدی در سازگاری گیاهان زراعی به محیط و شیوه‌های مدیریت است. به‌عنوان مثال تاریخ سنبله‌دهی یا گرده‌افشانی در عملکرد بالقوه جو نقش تعیین‌کننده‌ای دارد (۸). چرا که تاریخ سنبله‌دهی یا گرده‌افشانی آغاز دوره پر شدن دانه را تعیین می‌کند و دوره پر شدن دانه اساسی‌ترین صفت تعیین‌کننده عملکرد و کیفیت دانه است. گرده‌افشانی دیرتر منجر به پر شدن دانه تحت درجه حرارت نامطلوب بالا و در نتیجه کاهش عملکرد و کیفیت دانه می‌گردد. گلدهی زود هنگام و دوره طولانی پر شدن دانه منجر به عملکرد بالقوه بالاتر و ثبات عملکرد خواهد شد (۸). کاشت زود هنگام نیز می‌تواند دوره پر شدن دانه را گسترش دهد، اما خطر آسیب تنش سرما در زمان گلدهی را در بر خواهد داشت. ارقام با درجه حساسیت مناسب به طول روز از طریق تأخیر در گلدهی این خطر را کاهش می‌دهند (۱۶). دوره فنولوژیک در جو به پاسخ به بهاره‌سازی (۵۱)، پاسخ به طول روز (۴۲) و فی‌نفسه به زودرسی (۱۵) بستگی دارد. ایس و همکاران (۱۲) واژه ژن‌های حساس به درجه حرارت^۲ را تعریف نمودند. لوری و همکاران (۳۰) چندین ژن بزرگ‌اثر برای این صفات نقشه‌یابی کردند (ژن‌های پاسخ به طول روز *Ppd-H1* و *Ppd-H2*، ژن‌های پاسخ به بهاره‌سازی *Sh* و *Sh2* و ژن‌های اثرگذار بر تاریخ سنبله‌دهی *eps5S*، *eps4L*، *eps3L*، *eps2S*، *denso*، *eps7L* و *eps7S*، *eps6L.2*، *eps6L.1*، نشانگرهای آلل اختصاصی برای ژن‌های نماینده *Vrn-H1* و *Vrn-H2* (۵۴)، *Vrn-H3* (۵۷) و *Ppd-H1* (۵۳) در دسترس می‌باشند. مطالعات متعددی در مورد تجزیه QTL صفات فنولوژیک در جو انجام شده است (۳، ۴، ۶، ۱۷، ۲۰، ۳۵، ۳۶، ۴۰، ۴۶، ۵۲ و ۵۸). پیغمبری و همکاران (۴۰) در مطالعه ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی استپتو و مورکس در دو سال متفاوت و در شرایط تنش خشکی برای صفات فنولوژیک ۹ جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند. محمدی و همکاران (۳۶) در مطالعه ۱۵۸ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی ارقام

1- Marker assisted selection

2- Temperature-sensitivity genes

مواد و روش‌ها

در این آزمایش ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو به همراه والدین آنها (استپتو و مورکس) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در دو شرایط نرمال و تنش خشکی مورد بررسی قرار گرفتند. جامعه مورد مطالعه، از هیبریدهای F_1 حاصل از تلاقی ارقام استپتو (CI15229) و مورکس (CI15773) جو به‌وسیله روش تغییر یافته *Hordeum bulbosum* که توسط چن و هایز (۹) تشریح گردیده بود، به‌وسیله برنامه اصلاحی جو دانشگاه ایالت اورگون به‌وسیله هایز (۱۹) تهیه شده است. جامعه حاصل به همراه والدین آنها در سال ۹۰-۱۳۸۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه زابل با طول جغرافیایی بین ۶۰ درجه و ۱۵ دقیقه تا ۶۱ درجه و ۵۰ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۰ دقیقه تا ۳۱ درجه و ۲۸ دقیقه شمالی و با ارتفاع ۴۸۰ متر از سطح دریای آزاد کشت شدند. این منطقه دارای اقلیمی بیابانی با تابستان بسیار خشک و زمستان ملایم است. میانگین دمای سالانه ۲۱/۷، حداکثر مطلق دما ۴۹ و حداقل مطلق آن ۷- درجه سانتی‌گراد می‌باشد. میانگین سالانه رطوبت نسبی ۳۹/۲۰ درصد و میانگین بارندگی و تبخیر سالانه به ترتیب ۵۳ و ۴۰۰-۵۰۰ میلی‌متر است. هر ژنوتیپ در کرت‌های چهار ردیفی به طول ۲/۵ متر و فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر کشت گردید. کاشت برای هر دو شرایط به‌صورت هیرم کاری و روش آبیاری مزرعه به صورت جوی و پشته بود. پس از آبیاری اولیه برای سبز شدن، آبیاری‌های بعدی برای آزمایشات نرمال پس از رسیدن رطوبت به ظرفیت زراعی و برای آزمایشات خشکی پس از رسیدن رطوبت به ۱۷/۵ درصد حجمی صورت گرفت. اندازه‌گیری رطوبت با دستگاه TDR انجام شد. صفات روز تا جوانه‌زنی، روز تا پنجه‌دهی، روز تا ساقه‌دهی، روز تا سنبله‌دهی، روز تا گلدهی، روز تا شیری شدن دانه، روز تا خمیری شدن دانه، روز تا رسیدگی دانه و دوره پر شدن دانه مورد اندازه‌گیری قرار گرفتند.

تجزیه واریانس مرکب برای شرایط نرمال و تنش خشکی انجام شد. آماره‌های ساده برای میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی برای هر صفت برآورد گردید. اختلاف بین والدین ($P_1 - P_2$) با LSD حاصل از تجزیه واریانس والدین و اختلاف بین میانگین والدین و میانگین لاین‌های هاپلوئید مضاعف ($\bar{x}_{DH} - \bar{x}_P$) با LSD حاصل از تجزیه واریانس لاین‌های هاپلوئید مضاعف به‌همراه والدین مقایسه شدند. تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی به‌ترتیب با رابطه‌های $GG_N = W_{DH} - W_P$ و $GG_P = B_{DH} - B_P$ آنها G_N و G_P به‌ترتیب تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی، W_{DH} و B_{DH} بدترین و بدترین رگه هاپلوئید مضاعف و B_P و W_P بهترین و بدترین والد می‌باشد (۱۳ و ۱۴). تفکیک متجاوز از والدین با LSD حاصل از تجزیه واریانس رگه‌های هاپلوئید مضاعف به‌همراه والدین مقایسه شدند. واریانس‌های ژنتیکی، محیطی و

فنوتیپی با مساوی قراردادن اجزای مورد انتظار (امید ریاضی) واریانس‌ها با میانگین مربعات مربوط محاسبه شد. سپس ضرایب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی از نسبت انحرافات معیار ژنتیکی و فنوتیپی به میانگین (۲۳) به‌دست آمد. توارث‌پذیری خصوصی صفات با استفاده از رابطه $h^2 = \left\{ \sigma_g^2 / \left[\sigma_g^2 + \left(\sigma_{ge}^2 / e \right) + \left(\sigma_e^2 / re \right) \right] \right\}$ (۲۸) محاسبه گردید. همبستگی ساده فنوتیپی بین صفات برای میانگین شرایط نرمال و تنش شوری محاسبه شد. محاسبات آماری با نسخه ۹/۲ نرم افزار SAS^۱ (۴۵) انجام شد.

داده‌ها، اطلاعات و نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی جامعه حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو از سایت <http://barleygenomics.wsu.edu> بازیابی و پس از بازسازی برای نقشه‌یابی صفات مذکور مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP^۲ با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بود و توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP)^۳ تهیه گردیده است (۲۶ و ۲۷). این نقشه برای شناسایی و برآورد اثرات فنوتیپی QTL‌هایی که صفات مهم اقتصادی از جمله عملکرد دانه (۲۱، ۴۰ و ۶۰)، صفات زراعی (۱۴)، کیفیت مالت (۲)، صفات فیزیولوژیک (۱، ۱۳ و ۴۸) و کیفیت علوفه (۴۷ و ۴۹) را کنترل می‌نمایند، به‌کار گرفته شده است. تجزیه QTL به‌طور مجزا برای هر یک از شرایط نرمال و تنش خشکی انجام گرفت. برای تعیین QTL‌ها و برآورد اندازه اثرات آنها، از روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM)^۴ استفاده گردید (۲۲ و ۵۹). به‌منظور تعیین حد آستانه LOD^۵ ابتدا از جایگشت ۱۰۰۰ با احتمال اشتباه نوع اول ۰/۰۵ استفاده شد، ولی کلیه LOD‌های به‌دست آمده کمتر از پیش‌فرض نرم افزار (۲/۵) بود. بنابراین جهت اطمینان بیشتر از پیش‌فرض نرم افزار استفاده شد. حداقل فاصله پویش ۲ و اندازه پنجره ۱۰ سانتی‌مورگان (پیش‌فرض نرم افزار) در نظر گرفته شد. برای تعیین اینکه آیا دو پیک مجاور هم نماینده یک QTL واحد هستند یا اینکه هر کدام به QTL جداگانه مربوط می‌شوند، از آفت مقدار LOD بین دو پیک استفاده شد، به این صورت که اگر بین دو پیک مجاور آفتی به اندازه $LOD \geq 2$ وجود داشت، باید آنها دو QTL جداگانه در نظر گرفته شوند (۱۳، ۱۴ و ۲۵). برای هر پیک حدود اعتماد با کسر یک واحد LOD در دامنه پیک مربوط محاسبه می‌شود (۱۰ و ۲۹). نشانگرهای هم‌عامل^۶ با رگرسیون پیشرو - پسرو^۷ تعیین

- 1- Statistical Analysis System
- 2- Restriction fragment length polymorphism
- 3- North American Barley Genome Mapping Project
- 4- Composite interval mapping
- 5- Logarithm (base 10) of odds
- 6- Cofactor
- 7- Forward-backward regression

صفات مورد بررسی به جز روز تا ساقه‌دهی مقادیر بیشتری را داشت. از آنجایی که استپتو رقمی با عملکرد بالا و کیفیت مالت پایین و مورکس رقمی با عملکرد پایین و کیفیت مالت بالاست، این مسئله قابل انتظار می‌باشد. چرا که افزایش صفاتی چون روز تا شیرگی شدن دانه، روز تا خمیری شدن دانه، روز تا رسیدگی و دوره پر شدن دانه بر میزان نشاسته دانه می‌افزاید و از میزان پروتئین آن می‌کاهد و در نتیجه کیفیت مالت دانه اضافه می‌شود. تنوع بین والدین برای صفت دوره پر شدن دانه، روز تا گلدهی و روز تا خمیری شدن دانه در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. از آنجایی که جامعه حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس جو به‌منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده است و هدف از تشکیل این جامعه نقشه‌یابی QTL های کیفیت دانه بوده است، بنابراین عدم اختلاف معنی‌دار بین والدین برای پاره‌ای از صفات فیزیولوژیک تحت تنش شوری دور از انتظار نمی‌باشد، ولی از آنجایی که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود، بنابراین تنوع قابل‌ملاحظه‌ای در جمعیت مورد بررسی برای صفات مورد مطالعه وجود داشت و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTL های کنترل‌کننده صفات خواهد شد. فاخری و مهرآوران (۱۴) در بررسی صفات زراعی این جامعه در شرایط تنش خشکی گزارش نمودند که اختلاف بین لاین‌های والدینی برای کلیه صفات مورد مطالعه غیرمعنی‌دار بود. این محققین بیان نمودند که چون جامعه حاصل از تلاقی ارقام استپتو و مورکس به‌منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر برای استفاده معمول درست نشده است، این مسئله قابل‌توجیه است. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه QTL صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse جو بیان نمودند که لاین‌های والدینی جمعیت نقشه‌یابی شده دارای پروفایل رشد و نمو مشابهی بودند، ولی فرزندان نشان تفکیک متجاوز از والدین نشان دادند.

گردیدند. علاوه بر تعیین جایگاه و میزان اثر هر QTL، واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTL ها و نیز توسط مجموع QTL ها در مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شد، محاسبه گردید. قله‌های LOD موقعیت QTL را نشان داد. اثرات QTL در قله موقعیت QTL و حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL ها به‌دست آمد (۱۰). تجزیه QTL با نسخه ۲/۵ نرم افزار WinQTL Cartographer (۵۵) انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) در جدول ۱ نشان داده شده است. اثر محیط برای صفات روز تا ساقه‌دهی، روز تا گلدهی، روز تا شیرگی شدن دانه و روز تا خمیری شدن دانه در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. بنابراین محیط‌های گوناگون در بروز این صفات اثر متفاوتی داشته‌اند. اثر ژنوتیپ برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار ($P < 0.01$) بود. معنی‌دار شدن اثر ژنوتیپ تنوع فنوتیپی بالا در داخل جمعیت را اثبات نمود. از آنجایی که این جامعه لاین‌های هاپلوئید مضاعف هستند، بنابراین تنوع موجود در این جمعیت غالباً ناشی از اثرات افزایشی است. در سایر مطالعات انجام شده بر روی این جمعیت برای صفات متفاوت اثر ژنوتیپ معنی‌دار گزارش شده است (۱۳، ۱۴، ۴۰، ۴۳، ۴۴ و ۴۹). اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برای کلیه صفات مورد بررسی غیرمعنی‌دار بود. در مطالعه انجام شده توسط پیغمبری و همکاران (۴۰) بر روی همین جمعیت در شرایط تنش خشکی اثر ژنوتیپ برای صفات روز تا گلدهی، روز تا سنبله‌دهی و روز تا رسیدگی معنی‌دار ($P < 0.01$) بود. آماره‌های توصیفی، ضرایب تنوع ژنوتیپی و فنوتیپی، توارث‌پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و بازده ژنتیکی حاصل از ۵ درصد گزینش برای ۹ صفت مورد بررسی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها در جدول ۲ نشان داده شده است. مورکس (والد حساس به تنش خشکی) نسبت به استپتو (والد مقاوم به تنش خشکی) برای کلیه

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای ۹ صفت فنولوژیک

میانگین مربعات									درجه آزادی	منابع تغییر
GFP	DMA	DKH	DMI	DFL	DHE	DST	DTI	DEM		
۱/۴۷ ^{ns}	۵/۴۲ ^{ns}	۱۲/۳۰*	۲۰/۸۶*	۱۲/۴۴*	۱/۴۸ ^{ns}	۱۱/۱۵*	۱/۰۵ ^{ns}	۴/۸۵ ^{ns}	۱	محیط
۵/۴۴	۵/۸۴	۱/۵۵	۱/۵۰	۱/۷۸	۱/۷۴	۸/۱۷	۶/۷۷	۳/۹۰	۴	بلوک (محیط)
۴/۳۹**	۱۳/۱۲**	۹/۹۶**	۱۴/۷۹**	۱۲/۶۷**	۱۰/۴۵**	۱۰/۰۲**	۴/۱۶**	۴/۴۲**	۷۳	ژنوتیپ
۱/۲۰ ^{ns}	۱/۳۱ ^{ns}	۱/۲۸ ^{ns}	۱/۶۵ ^{ns}	۱/۵۸ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۳/۱۶ ^{ns}	۱/۱۸ ^{ns}	۱/۲۳ ^{ns}	۷۳	ژنوتیپ × محیط
۱/۱۴	۷/۹۵	۵/۹۶	۷/۲۷	۸/۰۷	۶/۱۷	۵/۰۷	۲/۶۲	۱/۱۲	۲۹۲	خطا
۳/۹۳	۲/۰۴	۲/۱۱	۲/۳۸	۲/۵۵	۲/۲۹	۲/۶۶	۳/۷۹	۸/۴۵		ضریب تغییرات (%)

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns غیرمعنی‌دار؛ DEM، روز تا جوانه‌زنی؛ DTI، روز تا پنجه‌دهی؛ DST، روز تا ساقه‌دهی؛ DHE، روز تا خوشه‌دهی؛ DFL، روز تا گلدهی؛ DMI، روز تا شیرگی شدن دانه؛ DKH، روز تا خمیری شدن دانه؛ DMA، روز تا رسیدگی دانه؛ GFP، دوره پر شدن دانه.

این محققین بیان نمودند که اگرچه والد BCD47 نسبت به والد Baronesse روز تا گرده‌افشانی و روز تا رسیدگی دیرتر و دوره پر شدن دانه کوتاه‌تری داشت ولی اختلاف آنها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار نبود.

اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه صفات مورد بررسی غیرمعنی‌دار ($P > 0.05$) بود. لذا استنباط گردید که هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نماینده کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی ارقام استیتو×مورکس بوده و صفات مورد بررسی عمدتاً با اثرات افزایشی ژن‌ها کنترل می‌شدند (۱۳ و ۱۴). برای کلیه صفات مورد مطالعه لاین هاپلوئید مضاعف با حداقل مقدار در مقایسه با والد حداقل، مقادیر کمتری را نشان داد. اختلاف بین لاین هاپلوئید مضاعف حداقل نسبت به والد حداقل برای دوره پر شدن دانه معنی‌دار ($P < 0.01$) و برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. برای تمامی صفات لاین هاپلوئید مضاعف با حداکثر در مقایسه با والد حداکثر، مقادیر بیشتری را نشان داد و این مقادیر برای روز تا جوانه‌زنی معنی‌دار ($P < 0.01$) بود. این نتایج نشان می‌دهد که برای کلیه صفات مورد بررسی به‌خصوص دوره پر شدن دانه و روز تا جوانه‌زنی تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی وجود دارد. پدیده تفکیک متجاوز از والدین نشان‌دهنده پراکندگی آل‌های مثبت و منفی افزایش‌دهنده و کاهنده زبادی بین دو لاین والدینی می‌باشد. به‌عبارت دیگر بین نتایج حاصل از تلاقی استیتو×مورکس برای این صفات تنوع وجود دارد. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه QTL صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse جو بیان نمودند که برای کلیه صفات مورد بررسی تفکیک متجاوز از والدین وجود دارد. فاخری و مهرآوران (۱۳ و ۱۴) در این جمعیت برای صفات فیزیولوژیک و زراعی تحت تنش خشکی تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده‌اند. برجیتزر و کمپل (۵) در مطالعه تعیین QTL‌های مربوط به باززایی گیاه جو و پیغمبری و همکاران (۴۰) در مطالعه QTL‌های صفات زراعی در این جامعه نیز تفکیک متجاوز از والدین را گزارش نموده‌اند.

ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی نسبتاً پایین بودند. ضرایب تنوع فنوتیپی کلیه صفات بیشتر از ضرایب تنوع ژنوتیپی بود (جدول ۲). بالا بودن ضرایب تنوع فنوتیپی برای صفات روز تا رسیدگی و دوره پر شدن دانه نشان‌دهنده این بود که نقش این صفات در تنوع، بیشتر از سایر صفات بود. توارث‌پذیری خصوصی صفات از ۶۸/۴۲ درصد برای روز تا ساقه‌دهی تا ۹۰/۰۵ درصد برای روز تا رسیدگی دانه متغیر بود که با یافته‌های پیغمبری و همکاران (۴۰) مطابقت داشت. تفاوت‌های موجود بین وراثت‌پذیری صفات کمی در یک محیط می‌تواند ناشی از تفاوت در تعداد ژن‌های کنترل‌کننده این صفات باشد. هرچه تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفت بیشتر باشد، ژن‌ها دارای اثرات کوچکتر

بوده و بیشتر تحت تأثیر محیط می‌باشند. بنابراین وراثت‌پذیری کاهش می‌یابد. در شدت انتخاب ۵ درصد میزان بازده ژنتیکی مورد انتظار که به‌صورت درصدی از میانگین بیان شده است از ۱/۷۰ درصد برای دوره پر شدن دانه تا ۴۰/۲۲ درصد برای روز تا رسیدگی دانه متغیر بود (جدول ۲). کارایی انتخاب بستگی به مقدار وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد (۳۹). صفاتی که دارای وراثت‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالایی هستند ممکن است تحت کنترل اثرات افزایشی ژن‌ها باشند. علاوه بر این، برآورد بالای وراثت‌پذیری و بازده ژنتیکی ممکن است به‌دلیل واریانس محیطی پایین صفات باشد (۳۹). صفاتی که به‌طور همزمان توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالایی ندارند، احتمالاً تحت کنترل اثرات ژنی غیرافزایشی (غالبیت و اپیستازی) باشند. صفت روز تا رسیدگی دارای توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی بالایی بود. بنابراین در توارث این صفت احتمالاً کنترل ژنتیکی جمع‌پذیر وجود دارد. برای سایر صفات هر چند که توارث‌پذیری بالا بود، ولی پیشرفت ژنتیکی کم آنها بیانگر این بود که احتمالاً اثرات ژنی غیرافزایشی سهم قابل ملاحظه‌ای را در توارث آنها ایفا می‌نمایند.

همبستگی‌های ساده فنوتیپی صفات مورد بررسی در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استیتو و مورکس) در جدول ۳ نشان داده شده است. صفات روز تا شیری شدن دانه با روز تا گلدهی، روز تا خوشه‌دهی با روز تا گلدهی، روز تا شیری شدن دانه، روز تا خمیری شدن دانه با روز تا شیری شدن دانه، روز تا خمیری شدن دانه با روز تا گلدهی و روز تا شیری شدن دانه همبستگی فنوتیپی بسیار بالایی داشتند. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه QTL صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse جو بیان نمودند که بین روز تا گرده‌افشانی و روز تا رسیدگی همبستگی مثبت و بالایی وجود دارد. پیغمبری و همکاران (۴۰) نیز نتایج مشابه با این تحقیق برای صفات مورد بررسی به‌دست آوردند. بنابراین، در برنامه‌های به‌نژادی جو ممکن است انتخاب یک یا چند صفت فنولوژیک کافی باشد. به‌عبارت دیگر، در این جمعیت انتخاب یک صفت موجب پاسخ‌های همبسته صفات دیگر شده است. بنابراین، در برنامه‌های اصلاح جو ممکن است فقط انتخاب یک یا دو صفت فنولوژیک کافی باشد. همبستگی بالای بین صفات مذکور ممکن است ناشی از مکان یکسان QTL‌های کنترل‌کننده صفات یا پیوستگی بین آنها باشد. علاوه بر این، ممکن است تنوع یک صفت تنوع صفات دیگر را تشریح نماید.

QTL‌های نقشه‌یابی شده صفات مورد مطالعه در شریط نرمال و تنش خشکی در جدول ۴ و شکل ۱ نشان داده شده است. با توجه به اینکه اثر متقابل ژنوتیپ×محیط برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار نشد، از روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) برای تجزیه

خشکی به دست آمد. نمره LOD در دامنه ۱۲/۳۴۸۷-۲/۵۶۷۵ قرار داشت. کمترین و بیشترین نمره LOD به ترتیب برای QTL های کنترل کننده روز تا گلدهی در شرایط تنش خشکی (*Qdfl1Hs*) و روز تا خمیری شدن دانه در شرایط نرمال (*Qdkh2Hn*) به دست آمد (جدول ۴).

QTL استفاده شد. برای صفات مورد بررسی، در مجموع ۴۲ جایگاه واجد شناسایی گردید. واریانس فنوتیپی تبیین شده به وسیله این QTL ها در دامنه ۶/۳۴ تا ۴۱/۱۸ درصد قرار داشت. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی توجیه شده به ترتیب برای صفات روز تا شیری شدن دانه و روز تا گلدهی به ترتیب در شرایط نرمال و تنش

جدول ۲- آماره‌های توصیفی، ضریب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، توارث پذیری خصوصی و بازده ژنتیکی حاصل از ۵ درصد گزینش برای ۹ صفت فنولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی

GFP	DMA	DKH	DMI	DFL	DHE	DST	DTI	DEM	
۳۵/۳۳	۱۳۸/۶۶	۱۰۹/۵۰	۱۰۶/۱۶	۱۰۳/۳۳	۱۰۲/۶۶	۸۴/۵۰	۴۱/۸۳	۱۲/۱۶	Steptoe (P ₁)
۳۳/۰۰	۱۴۸/۱۶	۱۲۰/۱۶	۱۱۷/۶۶	۱۱۵/۱۶	۱۱۱/۳۳	۸۳/۰۰	۴۳/۱۶	۱۲/۱۷	Morex (P ₂)
۲/۳۳*	-۹/۵۰ ^{ns}	-۱۰/۶۶*	-۱۱/۵۰ ^{ns}	-۱۱/۸۳*	-۸/۶۶ ^{ns}	۱/۵۰ ^{ns}	-۱/۳۳ ^{ns}	-۰/۰۱ ^{ns}	P ₁ - P ₂
۳۴/۱۶	۱۴۳/۴۱	۱۱۴/۸۳	۱۱۱/۹۱	۱۰۹/۲۵	۱۰۷/۰۰	۸۳/۷۵	۴۲/۵۰	۱۲/۱۶	$\bar{x}_P = (P_1 + P_2) / 2$
۲۰/۸۳	۱۲۹/۰۰	۱۰۱/۳۳	۱۰۶/۰۰	۱۰۳/۰۰	۱۰۰/۱۶	۸۰/۵۰	۳۶/۳۳	۱۱/۳۳	WorstDHs
۳۷/۱۶	۱۵۱/۱۶۷	۱۳۳/۳۳۳	۱۳۰/۶۶۷	۱۲۸/۱۶۷	۱۲۵/۱۶۷	۸۸/۵۰۰	۴۴/۳۳۳	۱۳/۸۳۳	BestDHs
۱۶/۳۳	۲۲/۱۶	۳۲/۰۰	۲۴/۳۳	۲۴/۵۰	۲۵/۰۰	۸/۰۰	۸/۰۰	۲/۵۰	Range
۲۶/۹۴	۱۳۸/۰۶	۱۱۵/۶۵	۱۱۳/۴۴	۱۱۱/۲۴	۱۰۸/۲۹	۸۴/۶۳	۴۲/۶۵	۱۲/۵۲	\bar{x}_{DHs}
۲/۸۷	۴/۷۱	۴/۵۵	۴/۰۳	۳/۹۲	۴/۳۳	۱/۵۴	۱/۱۹	۰/۶۲	SD _{DHs}
۱۰/۶۵	۳/۴۱	۳/۹۳	۳/۵۵	۳/۵۲	۳/۹۹	۱/۸۳	۲/۷۹	۴/۹۹	CV _{DHs}
-۷/۲۲ ^{ns}	-۵/۳۵ ^{ns}	۰/۸۲ ^{ns}	۱/۵۳ ^{ns}	۱/۹۹ ^{ns}	۱/۲۹ ^{ns}	۰/۸۸ ^{ns}	۰/۱۵ ^{ns}	۰/۳۶ ^{ns}	$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$
-۱۲/۱۶۷**	-۹/۶۶۷ ^{ns}	-۸/۱۶۷ ^{ns}	-۰/۱۶۰ ^{ns}	-۰/۳۳۴ ^{ns}	-۲/۵۰۰ ^{ns}	-۲/۵۰۰ ^{ns}	-۵/۵۰۰ ^{ns}	-۰/۸۳۴ ^{ns}	GG _N =W _{DH} -W _P
۱/۸۳ ^{ns}	۳/۰۰ ^{ns}	۱۳/۱۶ ^{ns}	۱۳/۰۰ ^{ns}	۱۳/۰۰ ^{ns}	۱۳/۸۳ ^{ns}	۴/۰۰ ^{ns}	۱/۱۶ ^{ns}	۱/۶۶**	GG _P =B _{DH} -B _P
۱۷/۲۷	۱۲/۸۷	۳/۱۹	۳/۲۸	۳/۳۴	۳/۹۰	۱/۲۵	۴/۱۳	۳/۴۲	GCV (%)
۲۶/۱۰	۱۵/۶۹	۶/۲۹	۴/۷۶	۴/۸۰	۵/۴۴	۳/۳۳	۶/۸۵	۹/۱۰	PCV _{5%}
۱۰/۵۹	۴۰/۲۲	۱۳/۰۶	۹/۸۸	۹/۶۲	۱۰/۶۷	۳/۹۷	۴/۳۱	۱/۷۰	GC _{5%}
۷۲/۶۰	۹۰/۰۵	۸۷/۱۸	۸۸/۸۷	۸۷/۵۱	۸۷/۹۹	۶۸/۴۲	۷۱/۵۷	۷۲/۳۸	h ²

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns غیر معنی دار؛ DEM، روز تا جوانه زنی؛ DTI، روز تا پنجه دهی؛ DST، روز تا ساقه دهی؛ DHE، روز تا خوشه دهی؛ DFL، روز تا گلدهی؛ DMI، روز تا شیر شدن دانه؛ DKH، روز تا خمیری شدن دانه؛ DMA، روز تا رسیدگی دانه؛ GFP، دوره پر شدن دانه. GG_N، پیشرفت ژنتیکی در جهت منفی؛ GG_P، پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت؛ B_{DH}، بهترین لاین هاپلوئید مضاعف؛ B_P، بهترین والد؛ PCV، ضریب تنوع فنوتیپی؛ GCV، ضریب تنوع ژنتیکی؛ GC_{5%}، بازده ژنتیکی برای ۵ درصد گزینش؛ h²، توارث پذیری خصوصی.

جدول ۳- همبستگی های ساده فنوتیپی ۹ صفت فنولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) برای میانگین دو شرایط نرمال و تنش خشکی

صفت	DEM	DTI	DST	DHE	DFL	DMI	DKH	DMA
DTI	۰/۱۱۹ ^{ns}							
DST	۰/۱۰۰ ^{ns}	-۰/۰۱۸ ^{ns}						
DHE	۰/۰۷۵ ^{ns}	۰/۰۴۱ ^{ns}	۰/۴۹۷*					
DFL	۰/۰۹۵ ^{ns}	۰/۰۴۰ ^{ns}	۰/۰۴ ^{ns}	۰/۹۸۱**				
DMI	۰/۰۹۶ ^{ns}	۰/۰۴۲ ^{ns}	۰/۰۴۳ ^{ns}	۰/۹۶۵**	۰/۹۹۱**			
DKH	۰/۱۶۸ ^{ns}	۰/۰۶۸ ^{ns}	۰/۰۶۸ ^{ns}	۰/۸۵۷**	۰/۸۸۸**	۰/۸۹۸**		
DMA	۰/۱۶۳ ^{ns}	۰/۰۹۵ ^{ns}	۰/۰۹۵ ^{ns}	۰/۷۸۷**	۰/۷۷۴**	۰/۷۲۶**	۰/۷۲۶**	
GFP	۰/۱۸۸ ^{ns}	۰/۱۰۸ ^{ns}	۰/۱۰۸ ^{ns}	۰/۱۱۳ ^{ns}	۰/۰۸۶ ^{ns}	۰/۰۸۷ ^{ns}	۰/۱۴۹ ^{ns}	۰/۶۶۴**

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ns غیر معنی دار؛ DEM، روز تا جوانه زنی؛ DTI، روز تا پنجه دهی؛ DST، روز تا ساقه دهی؛ DHE، روز تا خوشه دهی؛ DFL، روز تا گلدهی؛ DMI، روز تا شیر شدن دانه؛ DKH، روز تا خمیری شدن دانه؛ DMA، روز تا رسیدگی دانه؛ GFP، دوره پر شدن دانه.

کروموزوم‌های ۲H، ۵H و ۶H در جایگاه‌های ۳۴/۶، ۱۵۳/۵ و ۵۱/۸ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای *ABC156A*، *WG908* و *ABC169B* نقشه‌یابی شد که به ترتیب ۱۲/۵۵، ۱۶/۷۹ و ۱۸/۶۱ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. اثر افزایشی هر سه QTL مثبت بود و آل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. از آنجایی که این سه QTL فقط در شرایط تنش خشکی بروز یافته بودند، اثر متقابل محیط×QTL نشان دادند. شهرکی و همکاران (۴۶) در بررسی این جامعه در شرایط تنش شوری برای این صفت شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۵H، ۵H و ۷H در مکان‌های ۹۳/۳، ۶۷/۰، ۴۱/۶، ۵۸/۵، ۶۵/۳ و ۹۳/۳ سانتی‌مورگان شناسایی نمودند.

شش جایگاه واجد QTL کنترل‌کننده روز تا خوشه‌دهی (*Qdhe2Hna*، *Qdhe2Hsb*، *Qdhe2Hnb*، *Qdhe7Hna* و *Qdhe7Hnb*)، به ترتیب روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۲H، ۲H و ۷H در مکان‌های ۳۷/۶، ۴۲/۶، ۳۷/۶، ۷۷/۲، ۷۳/۵، ۹۴ و ۱۶۸/۸ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای *ABC156A*، *MWG635b* و *VAtp57A*، *ABC167B*، *ABC162*، *MWG858* تعیین مکان گردیدند و در مجموع حدود ۳۶/۹ و ۳۷/۵۸ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش خشکی توجیه نمودند. QTLهای *Qdhe7Hna*، *Qdhe2Hnb*، *Qdhe2Hna* و *Qdhe7Hnb* در شرایط نرمال به ترتیب ۸/۶۷، ۲۱/۱۱، ۶/۴۲ و ۱۰/۷ درصد و QTLهای *Qdhe2Hsb* و *Qdhe2Hsa* در شرایط تنش خشکی به ترتیب ۱۲/۰۲ و ۲۵/۵۶ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. کلیه این QTLها به جز *Qdhe7Hnb* که دارای اثر افزایشی منفی بود و آل آن از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بود، دارای اثر افزایشی مثبت بودند و آل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. از آنجایی که این QTLها فقط در یکی از شرایط مورد بررسی تظاهر یافته بودند، اثر متقابل محیط×QTL نشان دادند. پیغمبری و همکاران (۴۰) برای این صفت چهار جایگاه واجد QTL بر روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۵H و ۷H به ترتیب در جایگاه‌های ۱۰۰/۰، ۷۵/۰، ۵۰/۰ و ۱۰۵/۰ سانتی‌مورگان شناسایی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۷۵/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H در دامنه تغییرات QTLهای جایگاه‌های ژنومی ۷۳/۵ و ۷۷/۲ سانتی‌مورگان قرار داشت.

برای صفت روز تا گلدهی شش موقعیت واجد QTL، به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۲H، ۲H، ۴H و ۷H نقشه‌یابی گردید که در مجموع حدود ۵۹/۹ و ۴۲/۸۸ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی تبیین نمودند. این شش QTL، به ترتیب در جایگاه‌های ۱۰۰/۰، ۴۰/۶، ۶۶/۰، ۸۲/۲، ۱۱۵/۳ و ۹۳/۳ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای *His3B*

پنج جایگاه واجد QTL برای روز تا جوانه‌زنی در دو شرایط نرمال و تنش خشکی شناسایی شد. مدل‌های QTL، حدود ۲۵/۲۶ و ۴۴/۴۹ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی تشریح نمودند. QTLهای *Qdem6Hn* و *Qdem5Hn* در شرایط نرمال و QTLهای *Qdem2Hs*، *Qdem4Hs* و *Qdem6Hs* در شرایط تنش خشکی به ترتیب روی کروموزوم‌های ۵H، ۶H، ۲H، ۴H و ۶H در مکان‌های ۹۷/۹، ۹۵/۶، ۴۷/۳، ۹۸/۵ و ۰/۱ سانتی‌مورگان به ترتیب در مجاورت نشانگرهای *KsuA1B*، *ABG472*، *ABG459*، *MWG934* و *Lth* قرار داشتند. این QTLها به ترتیب ۱۴/۰۴، ۱۱/۲۲، ۱۳/۰۷، ۱۶/۲۵ و ۱۵/۱۷ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. اثر افزایشی *Qdem6Hn* منفی و آل آن از والد مورکس و اثر افزایشی *Qdem2Hs*، *Qdem5Hn*، *Qdem6Hs* و *Qdem4Hs* مثبت و آل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. کلیه QTLهای نقشه‌یابی شده فقط در یکی از شرایط مورد مطالعه بروز یافتند و اثر متقابل محیط×QTL نشان دادند. QTLهای کنترل‌کننده ارتفاع بوته (۴۷)، هیدرات‌های کربن محلول در آب (۴۹)، محتوای آب نسبی برگ (۱)، محتوای کلروفیل برگ، فلورسانس حدافل، فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوسیستم II، کربوهیدرات‌های محلول در آب، محتوای پرولین برگ (۱۳) و عملکرد دانه (۱۳ و ۱۴) در حدود اعتماد ۹۵ درصد QTL جایگاه ۴۷/۳ سانتی‌مورگان قرار داشتند. شهرکی و همکاران (۴۶) در بررسی این جامعه در شرایط تنش شوری برای این صفت یک جایگاه واجد QTL روی کروموزوم ۵H در موقعیت ۱۴۱/۷ سانتی‌مورگان شناسایی نمودند.

برای توجیه تغییرات روز تا پنجه‌دهی دو جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H و ۵H در مکان‌های ۲/۱ و ۹۷/۹ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای *Act8*، *MWG555b* و *KsuA1B* در شرایط نرمال و یک جایگاه واجد QTL روی کروموزوم ۳H در جایگاه ۱۰۴/۱ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر *MWG555b* در شرایط تنش خشکی نقشه‌یابی گردید، که روی هم رفته حدود ۳۱/۹۲ و ۱۸/۳۴ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در شرایط نرمال و تنش خشکی توجیه نمودند. این QTLها به ترتیب ۱۴/۵۲، ۱۷/۴۰ و ۱۸/۳۴ درصد از تغییرات این صفت را در شرایط نرمال و تنش خشکی توجیه نمودند. اثر افزایشی *Qdti1Hn* و *Qdti3Hs* منفی و آل‌های آنها از والد مورکس به نتاج انتقال یافته بودند و اثر افزایشی *Qdti5Hn* مثبت و آل آن از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بود. این QTLها فقط در یکی از شرایط مورد مطالعه بروز یافتند و اثر متقابل محیط×QTL نشان دادند.

برای روز تا ساقه‌دهی در شرایط تنش خشکی سه جایگاه واجد QTL (*Qdst2Hs*، *Qdst5Hs* و *Qdst6Hs*) به ترتیب روی

QTL دارای مکان $(QdKh7Hn$ و $QdKh4Hn$, $QdKh2Hn$) کنترل‌کننده روز تا خمیری شدن دانه روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۴H و ۷H در جایگاه‌های ۴۰/۶، ۶۶/۳ و ۱۱۸/۳ سانتی‌مورگان، نزدیک نشانگرهای $ABC154B$ ، $ABG500b$ ، $B15C$ ، $MWG858$ نقشه‌یابی گردیدند که به ترتیب ۹/۲۵، ۳۹/۱۶، ۹/۷۵ و ۱۵/۶۵ درصد از تنوع این صفت را تبیین نمودند. این QTL ها در مجموع حدود ۶۴/۵۶ و ۹/۲۵ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش خشکی توجیه نمودند. اثرات افزایشی تمامی این QTL ها مثبت بود و آلل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. با توجه به اینکه QTL های تعیین مکان شده فقط در یکی از شرایط مورد مطالعه بروز یافته بودند، اثر متقابل محیط \times QTL نشان دادند. شهرکی و همکاران (۴۶) در بررسی این جامعه در شرایط تنش شوری برای این صفت چهار جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۲H و ۳H در جایگاه‌های ۴۳/۳، ۶۲/۰، ۶۶/۸ و ۷۳/۵ و ۹۲/۷ سانتی‌مورگان شناسایی نمودند. QTL های جایگاه‌های ژنومی ۴۳/۳ و ۶۶/۸ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H در دامنه تغییرات QTL های جایگاه‌های ژنومی ۴۰/۶ و ۶۶/۰ سانتی‌مورگان تحقیق حاضر قرار داشتند.

برای تبیین صفت روز تا رسیدگی دانه پنج جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۲H، ۳H و ۵H شناسایی شد که جمعاً حدود ۵۱/۷۸ و ۲۹/۸۱ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش خشکی توجیه نمودند. این QTL ها ($Qdma1Hs$)، $Qdma2Hn$ ، $Qdma2Hs$ ، $Qdma3Hn$ و $Qdma5Hn$) به ترتیب در مکان‌های ۱۰۰/۰، ۵۲/۶، ۷۵/۲، ۱۸۷/۰ و ۶۲/۳ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای $ABC167B$ ، Pox ، $His3B$ ، $ABG495b$ و $ABC706$ قرار داشتند و حدود ۸/۰۱، ۲۶/۲۷، ۲۱/۸، ۱۱/۴۰، ۱۴/۱۱ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. اثرات افزایشی تمامی این QTL ها مثبت و آلل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. برای این صفت QTL های نقشه‌یابی شده فقط در یکی از شرایط مورد بررسی تظاهر یافتند و اثر متقابل محیط \times QTL نشان دادند. پیغمبری و همکاران (۴۰) QTL های این صفت را در جایگاه‌های ۱۴۴/۰ و ۶۱/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم‌های ۱H و ۳H شناسایی کردند. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse برای روز تا رسیدگی فیزیولوژیک ۴ مکان دارای QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H و ۷H در فاصله نشانگرهای $GMS21$ - $Bmac213$ ، $Bmac684-Bmac093$ ، $Bmag606-Bmag013$ و $HvWaxy4a-Ebmac603$ نقشه‌یابی نمودند.

برای توجیه تغییرات دوره پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی و نرمال به ترتیب دو ($Qgfp1Hs$)، $Qgfp3Hs$) و یک ($Qgfp6Hn$) مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۳H و ۶H در

QTL های $Qdfl7Hn$ و $Qdfl4Hn$ ، $Qdfl2Hn$ در شرایط نرمال به ترتیب ۳۶/۴۳، ۹/۹۳ و ۱۳/۵۴ درصد و QTL های $Qdfl1Hs$ ، $Qdfl2Hsb$ و $Qdfl2Hsa$ در شرایط تنش خشکی به ترتیب ۶/۳۴، ۱۵/۶۲ و ۲۰/۹۲ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. اثر افزایشی کلیه این QTL ها مثبت و آلل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. از آنجایی که این QTL ها فقط در یکی از شرایط مورد مطالعه نمود یافته بودند، اثر متقابل محیط \times QTL نشان دادند. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse برای این صفت ۵ جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۷H و ۷H در فاصله نشانگرهای $GMS21-Bmac213$ ، $Ebmac684-Bmac093$ ، $Bmag606-Bmag013$ و $HvWaxy4a-Ebmac603$ نیز برای این صفت سه جایگاه واجد QTL بر روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H و ۳H در موقعیت‌های ۱۴۱/۰، ۸۰/۰ و ۱۰۹/۰ سانتی‌مورگان شناسایی کردند. QTL جایگاه ژنومی ۸۰/۰ سانتی‌مورگان کروموزوم ۲H در دامنه تغییرات QTL جایگاه ژنومی ۸۲/۲ سانتی‌مورگان تحقیق حاضر قرار داشت.

برای صفت روز تا شیری شدن دانه، سه مکان واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۴H و ۷H در شرایط نرمال و چهار جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۵H، ۵H و ۷H در شرایط تنش خشکی تعیین مکان گردیدند که به ترتیب حدود ۶۳/۱ و ۶۱/۱۵ درصد از تنوع کل این صفت را در شرایط نرمال و تنش خشکی تبیین نمودند. این QTL ها ($Qdmi4Hn$ ، $Qdmi2Hn$ ، $Qdmi2Hs$)، $Qdmi5Hsb$ ، $Qdmi5Hsa$ ، $Qdmi7Hn$ و $Qdmi7Hs$) به ترتیب در موقعیت‌های ۵۴/۶، ۶۶، ۱۱۵/۳، ۶۱/۵، ۶۶/۷، ۹۳/۳ و ۱۱۰/۳ سانتی‌مورگان نزدیک نشانگرهای $ABC154B$ ، $B15C$ ، $MWG663-2B$ ، $AMY2$ و $WG889$ ، $BG123b$ قرار داشتند و هر یک ۳۱/۸، ۴۱/۱۸، ۸/۹۹، ۸/۱۷، ۷/۹۶، ۱۲/۹۳ و ۱۳/۲۳ درصد از تغییرات این صفت را توجیه نمودند. اثرات افزایشی کلیه این QTL ها مثبت بود و آلل‌های آنها از والد استپتو به نتاج انتقال یافته بودند. برای این صفت نیز تمامی QTL های نقشه‌یابی شده فقط در یکی از شرایط مورد بررسی بروز یافتند و اثر متقابل محیط \times QTL نشان دادند. شهرکی و همکاران (۴۶) در بررسی این جامعه در شرایط تنش شوری برای این صفت پنج جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۲H، ۲H، ۲H، ۲H و ۵H در جایگاه‌های ۴۳/۳، ۶۳/۰، ۶۶/۸، ۵۸/۵ و ۹۱/۵ سانتی‌مورگان شناسایی نمودند. QTL های جایگاه‌های ژنومی ۶۶/۸ و ۹۱/۵ سانتی‌مورگان با QTL های جایگاه‌های ژنومی ۶۶/۷ و ۹۳/۳ سانتی‌مورگان کروموزوم‌های ۲H و ۷H تقریباً هم‌مکان بودند. در شرایط تنش خشکی و نرمال به ترتیب یک ($QdKh2Hs$) و سه

(۱۳، ۱۴ و ۴۹). ژن‌های خوشه‌ای صفات متفاوت، ممکن است موجب همپوشانی QTL‌ها گردند (۴۹). به‌طور مثال منصور و همکاران (۳۳) و ارف و همکاران (۳۸)، QTL‌های خوشه‌ای با اثرات شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش نموده‌اند. با این وجود، برای فهم این که ماهیت نواحی کنترل‌کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژن‌های خوشه‌ای است، نقشه‌ای با تراکم نشانگری بسیار بالا مورد نیاز می‌باشد.

در این تحقیق اگرچه QTL‌های بسیاری شناسایی شدند ولی هیچ یک در دو محیط از پایداری لازم برخوردار نبودند. به‌عبارت دیگر برای یک صفت در دو شرایط مورد بررسی QTL‌های متنوعی به‌دست آمد. یا این که محل قرارگیری آنها کمی تفاوت داشت و یا این که اثرات آلی آنها متفاوت بود. عوامل محیطی از جمله خشکی و درجه حرارت صفات فنولوژیک را تحت تأثیر قرار می‌دهند. به‌عبارت دیگر، میزان تنوع ممکن است در رژیم‌های آبیاری و درجات حرارت متفاوت، متنوع باشد و موجب ناپایداری QTL‌ها گردد. علاوه بر این مقادیر متفاوت خطا در آزمایشات متفاوت نیز ممکن است موجب ناپایداری گردد. لانگ و همکاران (۳۲) در مطالعه تاریخ گلدهی در کلزا تعداد بسیار زیادی QTL ناپایدار مهم یافتند. این محققین برای تاریخ گلدهی در سال‌ها و مکان‌های متفاوت ۳۶ جایگاه واجد QTL نقشه‌یابی نمودند که ۲۳ عدد آنها ناپایدار بود و فقط در محیط معینی تظاهر یافتند. این محققین بیان نمودند که QTL اصلی تاریخ گلدهی با $LOD = 3.6$ که ۵۲ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه می‌نمود و در گروه لینکاژی N_1 نقشه‌یابی شده بود، در محیط‌های کشت شده در بهار تظاهر یافت ولی در محیط‌های کشت شده در زمستان تظاهر نیافت.

نتیجه‌گیری

اثر رقم برای کلیه صفات مورد مطالعه بسیار معنی‌دار بود. برای کلیه صفات مورد بررسی تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی وجود داشت. بین صفات مورد بررسی همبستگی فنوتیپی بسیار بالایی مشاهده شد. در این مطالعه در مجموع ۴۲ جایگاه واجد QTL برای صفات فنولوژیک شناسایی گردید که از پایداری لازم برخوردار نبودند. بنابراین، بازده گزینش به کمک نشانگر برای این صفات در این جامعه احتمالاً محدود خواهد بود. چراکه، محیط نقش به‌سزایی را در تظاهر فنوتیپی صفات فنولوژیک دارد و جامعه استپتومورکس نیز به‌منظور اصلاح و جداسازی لاین‌های برتر جهت آزاد سازی برای استفاده معمول درست نشده است و هدف از ساخت این جامعه نقشه‌یابی ژنوم جو بوده است.

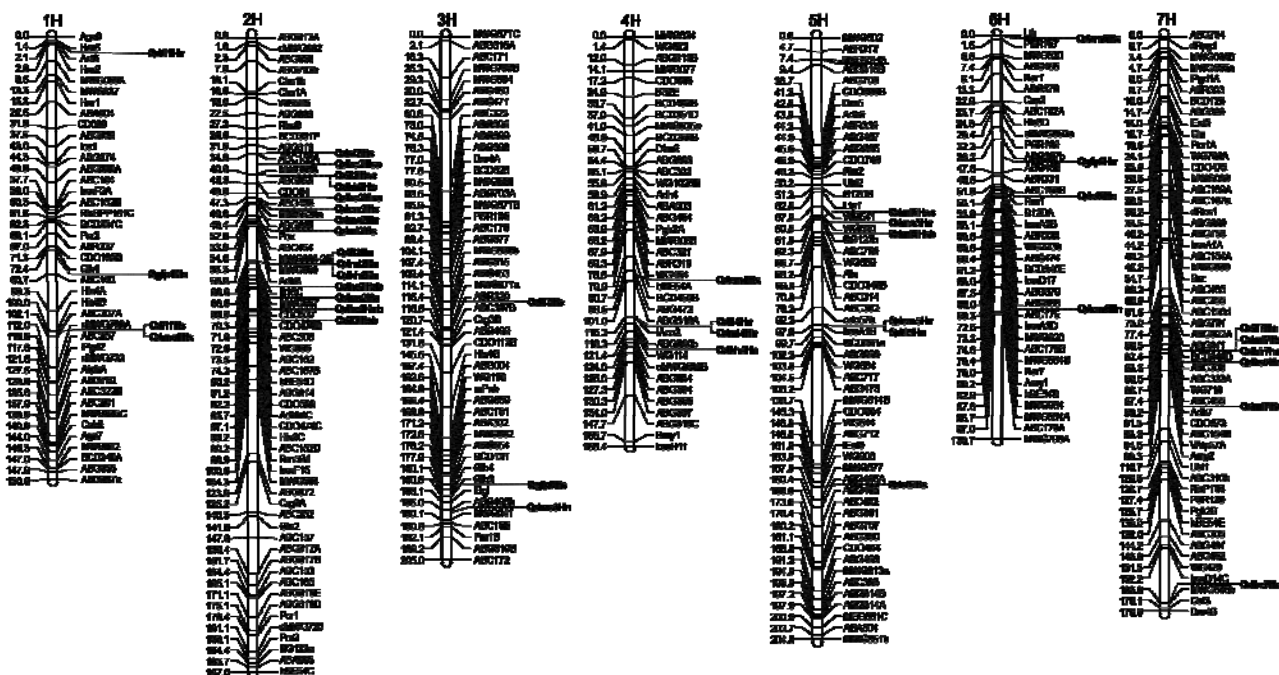
موقعیت‌های ۷۴/۴، ۱۷۶/۲ و ۴۲/۲ سانتی‌مورگان و نزدیک نشانگرهای *G1b1*، *ABG654* و *ABG387b* نقشه‌یابی گردیدند که حدود ۱۵/۹۴، ۱۱/۸۱ و ۱۵/۹۷ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمودند. این QTL‌ها در مجموع به‌ترتیب حدود ۱۵/۹۷ و ۲۷/۷۵ درصد از تغییرات کل این صفت را در شرایط تنش خشکی و نرمال تبیین نمودند. اثر افزایشی دو QTL اول مثبت و اثر افزایشی QTL دوم منفی بود و به‌ترتیب از والد استپتو و مورکس به نتاج انتقال یافته بودند. کاسترو و همکاران (۸) در تجزیه QTL صفات فنولوژیک جمعیت حاصل از تلاقی ارقام BCD47 و Baronesse برای طول دوره پر شدن دانه ۶ جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۴H و ۷H در فاصله نشانگرهای *GMS21*، *Ebmac684-Bmac093*، *Bmac134-HvM36*، *Bmac213*، *HvWaxy4a* و *Bmag419-HADamyB*، *Bmag606-Bmag013* و *Ebmac603* نقشه‌یابی نمودند. شهرکی و همکاران (۴۶) در بررسی این جامعه در شرایط تنش شوری برای این صفت شش جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های ۱H، ۲H، ۳H، ۴H و ۷H در جایگاه‌های ۲۳/۵، ۶۳/۰، ۶۷/۸، ۹۲/۳، ۱۵۸/۷ و ۹۴/۰ سانتی‌مورگان شناسایی نمودند.

هم‌مکانی و یا نزدیکی دو QTL بر روی یک کروموزوم می‌تواند مؤید همبستگی معنی‌دار بین دو صفت باشد. برای مثال، QTL‌های *Qdem5Hn* با *Qdmi5Hn*، *Qdfl1H* با *Qdma1Hs*، *Qdfl2Hsa* با *Qdmi4Hn* و *Qdmi7Hn* با *Qdfl7Hn* از موقعیت یکسانی روی نقشه برخوردار بودند. لذا همبستگی بین صفات به‌ویژه روز تا گلدهی، روز تا شیری شدن دانه و روز تا خمیری شدن دانه از این طریق قابل توجیه می‌باشد. هان و همکاران (۱۸)، چندین QTL هم‌مکان برای صفات متفاوت گزارش نمودند. برای مثال QTL‌های وزن و پروتئین دانه در یک ناحیه روی کروموزوم ۲H واقع شده‌اند. سیاه‌سر و همکاران (۴۹) چندین QTL هم‌موقعیت برای صفات مختلف مؤثر در کیفیت علوفه جو در همین جمعیت شناسایی کردند. فاخری و مهرآوران (۱۳ و ۱۴) چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف زراعی و فیزیولوژیک مرتبط با تنش خشکی و همچنین سیاه‌سر و نارویی (۴۸) چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف فیزیولوژیک مرتبط با تنش شوری در این جمعیت شناسایی کردند. هم‌مکانی QTL‌ها ممکن است به‌واسطه لینکاژ بین دو QTL یا اثر پلیوتروپی یک QTL باشد. در حالت پلیوتروپی، همبستگی بین صفات هرگز شکسته نمی‌شود. پلیوتروپی، اجزای فرعی صفات را کنترل می‌نماید و وقتی یک صفت انتخاب می‌شود، موجب کاهش یا افزایش همزمان صفات همبسته می‌گردد. همچنین ممکن است این پدیده به‌دلیل وجود ژن‌های خوشه‌ای در آن ناحیه از کروموزوم باشد

جدول ۴- QTL‌های ۹ صفت فنولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط نرمال و تنش

صفت	نام QTL	گروه لینکازی	نزدیکترین نشانگر	موقعیت QTL	حدود اعتماد QTL %۹۵	نمره LOD		اثر آلی (افزایشی)		R ² (%)
						نرمال	تنش	نرمال	تنش	
DEM	<i>Qdem2Hs</i>	2H	ABG459	۴۷/۳	۴۱/۲-۵۲/۵	-	۳/۲۳۰۹	-	۰/۳۱۹	۱۳/۰۷
	<i>Qdem4Hs</i>	4H	ABG472	۹۸/۵	۹۵/۶-۹۹/۷	-	۳/۳۱۳۶	-	۰/۲۹۰۸	۱۶/۲۵
	<i>Qdem5Hn</i>	5H	KsuA1B	۹۷/۹	۸۹/۶-۹۹/۳	۳/۳۵۰۵	-	۰/۳۹۰۲	-	۱۴/۰۴
	<i>Qdem6Hs</i>	6H	Lth	۰/۰	۰/۰-۳/۹	-	۳/۴۳۸۳	-	۰/۲۹۰۵	۱۵/۱۷
	<i>Qdem6Hn</i>	6H	MWG684B	۹۵/۶	۹۳/۵-۹۸/۹	۲/۷۳۰۳	-	-۰/۲۹۱۹	-	۱۱/۲۲
DTI	<i>Qdti1Hn</i>	1H	Act8	۲/۱	۰/۹-۶/۴	۳/۳۱۷۶	-	-۰/۴۷۴۳	-	۱۴/۵۲
	<i>Qdti3Hs</i>	3H	MWG555b	۱۰۴/۱	۱۰۱/۸-۱۰۷/۳	-	۳/۸۶۴۲	-	-۰/۳۰۳	۱۸/۳۴
	<i>Qdti5Hn</i>	5H	KsuA1B	۹۷/۹	۹۱/۷-۱۰۲/۵	۳/۲۷۳۶	-	۰/۶۳۰۵	-	۱۷/۴
DST	<i>Qdst2Hs</i>	2H	ABC156A	۳۴/۶	۲۹/۷-۳۸/۵	-	۳/۷۵۲۱	-	۰/۶۷۱۶	۱۲/۵۵
	<i>Qdst5Hs</i>	5H	WG908	۱۵۳/۵	۱۴۹/۶-۱۵۶/۹	-	۴/۸۴۱۷	-	۰/۷۷۱۳	۱۶/۷۹
	<i>Qdst6Hs</i>	6H	ABC169B	۵۱/۸	۴۹/۴-۵۸/۴	-	۵/۲۸۴۸	-	۰/۸۱۷۴	۱۸/۶۱
DHE	<i>Qdhe2Hsa</i>	2H	ABC156A	۳۷/۶	۳۵/۴-۳۷/۷	-	۴/۶۷۳۳	-	۱/۵۰۱۲	۱۲/۰۲
	<i>Qdhe2Hna</i>	2H	MWG858	۴۲/۶	۳۹/۸-۴۵/۹	۳/۳۸۸۱	-	۱/۶۶۵۷	-	۸/۶۷
	<i>Qdhe2Hsb</i>	2H	ABC162	۷۳/۵	۶۹/۵-۷۷/۵	۹/۱۵۶۳	-	۲/۲۴۸۸	-	۲۵/۵۶
	<i>Qdhe2Hnb</i>	2H	ABC167B	۷۷/۲	۷۳/۴-۷۹/۷	۷/۳۶۷۲	-	۲/۵۹۴۵	-	۲۱/۱۱
	<i>Qdhe7Hna</i>	7H	VAtp57A	۹۴/۰	۹۱/۸-۹۶/۰	۲/۶۷۶۵	-	۱/۳۳۴۴	-	۶/۴۲
	<i>Qdhe7Hnb</i>	7H	MWG635b	۱۶۸/۸	۱۷۱/۶-۱۷۴/۷	۴/۲۴۱۷	-	-۱/۷۲۰۷	-	۱۰/۷
DFL	<i>Qdfl1Hs</i>	1H	His3B	۱۰۰/۰	۹۷/۶-۱۰۵/۹	-	۲/۵۶۷۵	-	۱/۰۰۳۷	۶/۳۴
	<i>Qdfl2Hsa</i>	2H	MWG858	۴۰/۶	۳۸/۵-۴۷/۸	-	۵/۶۹۹۲	-	۱/۶۴۰۷	۱۵/۶۲
	<i>Qdfl2Hn</i>	2H	B15C	۶۶/۰	۶۲/۲-۶۹/۵	۱۱/۱۱۶۶	-	۲/۹۱۴۱	-	۳۶/۴۳
	<i>Qdfl2Hsb</i>	2H	CDO588	۸۲/۲	۷۸/۶-۸۵/۵	۷/۴۸۳۶	-	۱/۹۶۶۵	-	۲۰/۹۲
	<i>Qdfl4Hn</i>	4H	iAco2	۱۱۵/۳	۱۱۴/۴-۱۱۵/۷	۳/۹۰۳۳	-	۱/۵۴۹۷	-	۹/۹۲
	<i>Qdfl7Hn</i>	7H	ABC154B	۹۳/۳	۹۱/۸-۹۶/۴	۵/۱۳۴۷	-	۱/۷۹۴۱	-	۱۳/۵۴
DMI	<i>Qdmi2Hs</i>	2H	MWG663-2B	۵۴/۶	۵۱/۵-۵۹/۹	-	۸/۸۶۹۵	-	۲/۱۵۲۷	۳۱/۸
	<i>Qdmi2Hn</i>	2H	B15C	۶۶/۰	۶۴/۰-۶۷/۰	۱۲/۲۵۰۱	-	۳/۳۵۴	-	۴۱/۱۸
	<i>Qdmi4Hn</i>	4H	iAco2	۱۱۵/۳	۱۱۲/۹-۱۱۸/۶	۳/۶۲۲۸	-	۱/۵۶۸۷	-	۸/۹۹
	<i>Qdmi5Hsa</i>	5H	BG123b	۶۱/۵	۶۰/۴-۶۹/۸	-	۲/۷۹۸۶	-	۱/۰۹۶۶	۸/۱۷
	<i>Qdmi5Hsb</i>	5H	WG889	۶۶/۷	۶۳/۲-۶۷/۸	-	۲/۷۱۲۸	-	۱/۰۸۵۳	۷/۹۵
	<i>Qdmi7Hn</i>	7H	ABC154B	۹۳/۳	۹۱/۵-۹۶/۵	۴/۹۹۹۴	-	۱/۸۲۸۵	-	۱۲/۹۳
	<i>Qdmi7Hs</i>	7H	AmY2	۱۱۰/۳	۱۰۷/۵-۱۱۲/۶	-	۳/۵۸۹۷	-	۱/۳۹۸۷	۱۳/۲۳
DKH	<i>Qdkh2Hs</i>	2H	MWG858	۴۰/۶	۳۹/۵-۴۶/۹	-	۳/۱۵۸۶	-	۱/۸۳۰۸	۹/۲۵
	<i>Qdkh2Hn</i>	2H	B15C	۶۶/۰	۶۱/۹-۶۷/۰	۱۲/۳۴۸۷	-	۳/۴۸۲۱	-	۳۹/۱۶
	<i>Qdkh4Hn</i>	4H	ABG500b	۱۱۸/۳	۱۱۶/۵-۱۲۴/۶	۴/۱۰۵۹	-	۱/۷۵۲۱	-	۹/۷۵
	<i>Qdkh7Hn</i>	7H	ABC154B	۹۳/۳	۹۰/۴-۹۶/۶	۶/۱۶۴۹	-	۲/۱۴۱۱	-	۱۵/۶۵
DMA	<i>Qdma1Hs</i>	1H	His3B	۱۰۰/۰	۹۷/۳-۱۰۴/۶	-	۲/۸۰۸۱	-	۱/۷۶۳۹	۸/۰۱
	<i>Qdma2Hn</i>	2H	Pox	۵۲/۶	۴۸/۵-۵۶/۷	۷/۵۷۲۰	-	۲/۶۳۲۱	-	۲۶/۲۷
	<i>Qdma2Hs</i>	2H	ABC167B	۷۵/۲	۷۱/۵-۷۹/۹	۶/۴۴۵۳	-	۳/۰۳۹۹	-	۲۱/۸
	<i>Qdma3Hn</i>	3H	ABG495b	۱۸۷/۰	۱۸۴/۵-۱۹۱/۵	۳/۵۹۲۳	-	۱/۷۹۳۵	-	۱۱/۴۰
	<i>Qdma5Hn</i>	5H	ABC706	۶۲/۳	۵۸/۴-۶۷/۵	۴/۵۰۳۹	-	۱/۹۶۷۴	-	۱۴/۱۱
GFP	<i>Qgfp1Hs</i>	1H	G1b1	۷۴/۴	۷۱/۲-۷۹/۴	-	۳/۷۰۸۴	-	۱/۹۶۰۳	۱۵/۹۴
	<i>Qgfp3Hs</i>	3H	ABG654	۱۷۶/۲	۱۷۰/۶-۱۷۹/۴	-	۲/۹۷۱۱	-	۱/۶۵۶۶	۱۱/۸۱
	<i>Qgfp6Hn</i>	6H	ABG387b	۴۲/۲	۴۰/۶-۴۵/۵	۲/۹۶۴۶	-	-۱/۴۷۸۷	-	۱۵/۹۷

DEM, روز تا جوانه‌زنی; DTI, روز تا پنجه‌دهی; DST, روز تا ساقه‌دهی; DHE, روز تا خوشه‌دهی; DFL, روز تا گلدهی; DMI, روز تا شیرگی شدن دانه; DKH, روز تا خمیری شدن دانه; DMA, روز تا رسیدگی دانه; GFP, دوره پر شدن دانه.



شکل ۱- QTLهای صفات فنولوژیک در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در شرایط بدون تنش (n) و تنش خشکی (s)

منابع

- 1- Aminfar, Z., M. Dadmehr, B. Korouzhdehi, B. A. Siahisar, and M. Heidari. 2011. Determination of chromosomes that control physiological traits associated with salt tolerance in barley at the seedling stage. *African Journal of Biotechnology* 10 (44): 8794-8799.
- 2- Ayoub, M., E. Armstrong, G. Bridger, M. G. Fortin, and D. E. Mather. 2003. Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. *Crop Science* 43: 556-561.
- 3- Bezant, J., D. Laurie, N. Pratchett, J. Chojecki, and M. Kearsey. 1996. Marker regression mapping of QTL controlling flowering time and plant height in a spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Heredity* 77: 64-73.
- 4- Boyd, W. J. R., C. D. Li, C. R. Grime, M. Cakir, S. Potipibool, L. Kaveeta, S. Men, M. R. J. Kamali, A. R. Barr, D. B. Moody, R. C. M. Lance, S. J. Logue, H. Raman, and B. J. Rea. 2003. Conventional and molecular genetic analysis of factors contributing to variation in the timing of heading among spring barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes grown over a mild winter growing season. *Australian Journal of Agricultural Research* 54: 1277-1301.
- 5- Bregitzer, P., and R. D. Campbell. 2001. Genetic markers associated with green and albino plant regeneration from embryogenic barley callus. *Crop Science* 41: 173-179.
- 6- Buck-Sorlin, G. H. 2002. The search for QTL in barley (*Hordeum vulgare* L.) using a new mapping population. *Cellular and Molecular Biology Letters* 7 (2A): 523-35.
- 7- Cardinal, A. J., M. Lee, and K. J. Moore. 2003. Genetic mapping and analysis of quantitative trait loci affecting fiber and lignin content in maize. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 866-874.
- 8- Castro, A. J., P. Hayes, L. Viegas, and I. Vales. 2008. Transgressive segregation for phenological traits in barley explained by two major QTL alleles with additivity. *Plant Breeding* 127: 561-568.
- 9- Chen, F., and P. M. Hayes. 1989. A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using in vitro floret and tiller culture. *Theoretical and Applied Genetics* 77: 701-704.
- 10- Darvasi, A., and M. Soller. 1997. A simple method to calculate resolving power and confidence of QTL map location. *Behavior Genetics* 27: 125-132.
- 11- Dudley, J. W. 1993. Molecular markers in plant improvement. *Crop Science* 33: 660-668.
- 12- Ellis, R. H., R. J. Summerfeld, E. H. Roberts, and J. P. Cooper. 1989. Environmental control of flowering in barley (*H. vulgare* L.) III. Analysis of potential vernalization responses, and methods of screening germplasm for sensitivity to photoperiod and temperature. *Annals of Botany* 63: 687-704.
- 13- Fakheri, B. A., and L. Mehravaran. 2014. QTLs mapping of physiological and biochemical traits of barley under drought stress condition. *Iranian Journal of Crop Science* 15 (4): 367-386. (In Persian).

- 14- Fakheri, B. A., and L. Mehravar. 2013. Locating QTLs controlling agronomic traits of "Steptoe×Morex" derived double haploid population of barley under drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science* 44 (1): 47-57. (In Persian).
- 15- Gallagher, L. W., K. M. Solliman, and H. Vivar. 1991. Interactions among loci conferring photoperiod insensitivity for heading time in spring barley. *Crop Science* 31: 256-261.
- 16- Germán, S., M. Arbelbide, T. Abadie, R. Romero, and A. Peculio. 2000. Characterization of photoperiod response of barley genotypes from diverse origin. In: S. Logue (ed.), *Barley Genetics VIII*, 212-214, Vol. III – Contributed Papers. Department of Plant Science, Aderaide University, Glen Osmond.
- 17- Gyenis, L., S. J. Yun, K. P. Smith, B. J. Steffenson, E. Bossolini, G. J. Sanguineti, and G. J. Muehlbauer. 2007. Genetic architecture of quantitative trait loci associated with morphological and agronomic trait differences in a wild by cultivated barley cross. *Genome* 50 (8): 714-723.
- 18- Han, F., S. E. Ullrich, I. Romagosa, J. A. Clancy, J. A. Froseth, and D. M. Wesenberg. 2003. Quantitative genetic analysis of acid detergent fiber content in barley grain. *Cereal Science* 38: 167-172.
- 19- Hayes, P. M. 1992. Economic trait loci (quantitative trait loci = QTL) analysis progress report. North American Barley Genome Mapping Project (NABGMP). *Barley Genetics Newsletter* 21: 30-31.
- 20- Hayes, P. M., B. H. Liu, S. J. Knapp, F. Chen, B. Jones, T. Blake, J. Franckowiak, D. Rasmussen, M. Sorrells, S. E. Ullrich, D. Wesenberg, and A. Kleinhofs. 1993. Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 392-401.
- 21- Hayes, P. M., and O. E. Iyambo. 1994. Summary of QTL effects in the Steptoe×Morex population. *Barley Genetics Newsletter* 23: 98-143.
- 22- Jansen, R. C., and P. Stam. 1994. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136: 1447-1455.
- 23- Johanson, H. W., H. F. Robinson, and R. E. Comestock. 1995. Estimates of genetic and environmental variability in soybean. *Agronomy Journal* 47: 314-318.
- 24- Kearsley M. J., and A. G. L. Farquhar. 1998. QTL analysis in plants: where are we now? *Heredity* 80: 137-142.
- 25- Kim, S. C., and L. H. Rieseberg. 1999. Genetic architecture of species differences in annual sunflowers implication for adaptive trait introgression. *Genetics* 153: 965-977.
- 26- Kleinhofs, A., and A. Graner. 2001. An integrated map of the barley genome. pp: 187-199. In: Philips, R.L. and I.K. Vasil (eds.) *DNA-Based Markers in Plants*. Kluwer Academic Publications.
- 27- Kleinhofs, A., A. Kilian, M. A. Saghai Maroof, R. M. Biyashev, P. Hayes, F. Q. Chen, N. Lspitan, A. Fenwick, T. K. Blake, V. Kanazin, E. Ananiev, L. Dahleen, D. Kurdna, J. Bollinger, S. J. Knapp, B. Liu, M. Sorrells, M. Heun, J. D. Franckowiak, D. Hoffman, R. Skadsen, and B. J. Steffenson. 1993. A molecular, isozymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theoretical and Applied Genetics* 86: 705-712.
- 28- Knapp, S. J., W. W. Stroup, and W. M. Ross. 1985. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Science* 25: 192-194.
- 29- Lander, E. S., and D. Botstein. 1989. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121:185-199.
- 30- Laurie, D. A., N. Pratchett, J. H. Bezant, and J. W. Snape. 1995. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in winter spring barley (*Hordeum vulgare* L) cross. *Genome* 38: 575-585.
- 31- Long, Y., C. Zhang, and J. Meng. 2008. Challenges for QTL analysis in crops. *Journal of Crop Science and Biotechnology* 11 (1): 7-12.
- 32- Long, Y., J. Shi, D. Qiu, R. Li, C. Zhang, and J. Wang. 2007. Flowering time QTL analysis with multi-environments in oilseed Brassica and genome-wide alignment with Arabidopsis. *Genetics* 177: 2433-2444.
- 33- Mansur, L. M., K. G. Lark, H. Kross, and A. Oliveira. 1993. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 86: 907-913.
- 34- Michelmore, R. W., I. Paran, and R. V. Kessali. 1991. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88: 9828-9832.
- 35- Mohammadi, M., A. Talei, H. Zeinali, M. R. Naghavi, and M. Baum. 2008. Mapping some QTLs controlling drought tolerance in a doubled haploid population. *Seed and Seedling* 24: 1-15.
- 36- Mohammadi, M., A. Talei, H. Zeinali, M. R. Naghavi, S. Ceccarelli, S. Grando, and M. Baum. 2005. QTL Analysis for Phenologic Traits in Doubled Haploid Population of Barley. *International Journal of Agriculture and Biology* 7 (5): 820-823.
- 37- Mohammadi, M., and M. Baum. 2008. QTL analysis of morphologic traits in doubled haploid population of barley. *Journal of Water and Soil Science* 12 (45): 111-120.
- 38- Orf, J. H., K. Chase, T. Jarvik, L. M. Mansur, P. B. Cregan, F. R. Adler, and K. G. Lark. 1999. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Science* 39: 1642-1651.
- 39- Panse, V. G. 1957. Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian Journal of Genetics* 17:

- 317-328.
- 40- Peighambari, S. A., B. Yazdi Samadi, A. Nabipour, G. Charmet, and A. Sarrafi. 2005. QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Science* 169: 1008-1013.
 - 41- Quarri, S. 1996. New molecular tools to improve the efficiency of breeding for increased drought resistance. *Plant Growth Regulators* 20: 167-178.
 - 42- Roberts, E. H., R. J. Summerfeld, J. P. Cooper, and R. H. Ellis, 1988: Environmental control of flowering in barley (*H. vulgare* L.) I. Photoperiod limits to long day responses, photoperiod-insensitivity phases and the effect of low temperature and short day vernalization. *Annals of Botany* 62: 127-144.
 - 43- Romagosa, I., F. Han, S. Ullrich, P. M. Hayes, and D. Wesenberg. 1999. Verification of QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross. *Molecular Breeding* 5: 143-152.
 - 44- Romagosa, I., S. E. Ullrich, F. Han, and P. M. Hayes. 1996. Use of the additive main effects and multiplicative interaction model in QTL mapping for adaption in barley. *Theoretical and Applied Genetics* 93: 30-37.
 - 45- SAS, Institute. 2009. SAS User Guide, SAS/STAT, Version 9.2. SAS Inc., Cary NC., USA.
 - 46- Shahraki, H., B. A. Fakheri, and M. Allahdou. 2013. Genomic regions mapping for some phenological traits associated with salt tolerance in doubled haploid lines of barley (*Hordeum vulgare* L.). *International Journal of Agriculture and Crop Science* 6 (7): 403-409.
 - 47- Siah SAR, B. A., A. R. Taleei, S. A. Peyghambari, M. R. Naghavi, A. M. Rezaee, and S. A. Kohkan. 2009. QTL Analysis of forage quantity and quality-related traits of barley. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources* 13 (47): 195-208. (In Persian).
 - 48- Siah SAR, B. A., and M. Narouei. 2010. Mapping QTLs of physiological traits associated with salt tolerance in Steptoe×Morex doubled haploid lines of barley at seedling stage. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 8 (2): 751-759.
 - 49- Siah SAR, B. A., S. A. Peighambari, A. R. Taleii, M. R. Naghavi, A. Nabipour., and A. Sarrafi. 2009. QTL analysis of forage quality traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Cereal Research Communication* 37 (4): 479-488.
 - 50- Siah SAR, B. A., S. Ganjali, and M. Allahdoo. 2010. Evaluation of drought tolerance indices and their relationship with grain yield of lentil lines in drought-stressed and irrigated environments. *Australian Journal of Basic and Applied Science* 4 (9): 4336-4346.
 - 51- Takahashi, R., and S. Yasuda. 1970. Genetics of earliness of growth habit in barley. In: R. Nilan (ed.), *Barley Genetics II*, 388-408. Washington State University Press, Pullman.
 - 52- Thomas, W. T. B., W. Powell, R. Waugh, K. J. Chalmers, U. M. Barua, P. Jack, V. Lea, B. P. Forster, J. S. Swanson, R. P. Ellis, P. R. Hanson, and R. C. M. Lance. 1995. Detection of quantitative trait loci for agronomic, yield, grain and disease characters in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 91: 1037-1047.
 - 53- Turner, A., J. Beales, S. Faure, R. P. Dunford, and D. A. Laurie. 2005. The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley. *Science* 310: 1031-1034.
 - 54- von Zitzewitz, J., P. Szcs, J. Dubcovsky, L. Yan, N. Pecchioni, E. Francia, A. Casas, T. H. H. Chen, P. M. Hayes, and J. S. Skinner. 2005. Molecular and structural characterization of barley vernalization genes. *Plant Molecular Biology* 59: 449-467.
 - 55- Wang S., C. J. Basten, and Z. B. Zeng. 2007. Windows QTL cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (Available at <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/wQTLcart.htm/>).
 - 56- Yadav, R. S., F. R. Bidinger, C. T. Hash, Y. P. Yadav, O. P. Yadav, S. K. Bhatnagar, and C. J. Howarth. 2003. Mapping and characterization of QTL×E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 512-520.
 - 57- Yan, L., D. Fu, C. Li, A. Blechl, G. Tranquilli, M. Bonafede, A. Sanchez, M. Valarik, S. Yasuda, and J. Dubcovsky. 2006. The wheat and barley vernalization gene VRN₃ is an orthologue of FT. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 103: 19581-19586.
 - 58- Yin, X. Y., P. C. Struik, F. A. van Eeuwijk, P. Stam, and J. J. Tang. 2005. QTL analysis and QTL-based prediction of flowering phenology in recombinant inbred lines of barley *Journal of Experimental Botany* 56 (413): 967-976.
 - 59- Zeng, Z. B. 1994. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136: 1457-1468.
 - 60- Zhu, H., G. Briceno, R. Dovel, P. M. Hayes, B. H. Liu, C. T. Liu, and S. E. Ullrich. 1999. Molecular breeding for grain yield in barley: an evaluation of QTL effects in a spring barley cross. *Theoretical and Applied Genetics* 98: 772-779.