



نقشه یابی نواحی ژنومی مرتبط با شاخص های مقاومت به خشکی در لاینهای دابل هاپلوئید جو

- براتعلی فاخری، دانشیار گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی- دانشکده کشاورزی - دانشگاه زابل
- میترا جباری، دانشجوی دکترای اصلاح نباتات دانشگاه زابل و عضو هیأت علمی مجتمع آموزش عالی سراوان (نویسنده مسئول)
- سید مسعود ضیایی، عضو هیأت علمی مجتمع آموزش عالی سراوان

تاریخ دریافت: اردیبهشت ماه ۱۳۹۰ تاریخ پذیرش: فروردین ماه ۱۳۹۱

تلفن تماس نویسنده مسئول: ۰۵۴۳۷۶۳۰۰۹۵

Email: mitra_jabary@yahoo.com

چکیده

به منظور نقشه یابی نواحی ژنومی مؤثر در شاخصهای کمی مقاومت به خشکی در جو، آزمایشی با ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو به همراه والدین آنها (استیتو و مورکس)، در مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان، در قالب طرح لاتیس ساده با دو تکرار و در دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی پس از گل دهی اجرا گردید. هر پلات آزمایش شامل ۶ ردیف به طول ۳ متر و فاصله ۲۵ سانتی متر بود. بر اساس عملکرد نسبی ژنوتیپها در شرایط تنش خشکی و نیز در شرایط مطلوب آبیاری، شاخصهای Yp ، Ys ، TOL ، MP ، GMP ، DSI و STI محاسبه و برای شاخصهای YP ، YS ، GMP ، MP و TOL تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت مشاهده شد. برای شاخصهای مورد مطالعه در مجموع ۱۷ QTL شناسایی گردید که تعداد و نوع و اثر ۱۵ QTL در شاخصهای متفاوت پایدار بود. بیشترین مقدار LOD برای شاخص HM و روی کروموزوم 2H بدست آمد. QTLهای شاخصهای تحمل خشکی روی کروموزوم های 2H، 3H و 5H نقشه یابی گردیدند. هم مکانی QTLها، همبستگی بین شاخصهای مورد مطالعه را توجیه نمود. در نتیجه، استفاده از گزینش به کمک نشانگر در این جامعه از کارایی لازم برخوردار می باشد.

کلمات کلیدی: شاخص مقاومت به خشکی، مکان یابی QTL، جو دابل هاپلوئید

Mapping of drought tolerance indices genomic locations in double haploid lines of Barley

By: B. Fakheri, Associate Professor of Agriculture-University of Zabol-Zabol-Iran, M. Jabbari, (Corresponding Author; Tel: 09151447435), Ph.D student of plant breeding -University of Zabol and Scientific Staff of Higher Educational Complex of Saravan, S. M. Ziaei, Staff of Higher Educational Complex of Saravan, Saravan, Sistan and Baluchestan, Iran

Received: April 2011

Accepted: April 2012

In order to map the genomic regions affecting barley drought tolerance indices, an experiment was conducted at the Agricultural and Natural Resource Station of Sistan. Seventy two double haploid lines of barley with their parents (Steptoe and Morex) were examined using two 9×9 simple Lattice (stress and non-stress), with two replications. Each plot consisted of six rows that were 3m in length and spaced 25cm apart. Based on the relative yield of genotypes in drought stress and non-stress conditions, drought tolerance indices Y_s , Y_p , TOL, MP, GMP, HM, DSI and STI were calculated. Positive transgressive segregation was observed for YP, YS, GMP, MP and TOL. Seventeen QTLs controlling different indices were identified that fifteen of them appear to be quite stable in different indices. Highest LOD score were obtained for HM on chromosome 2H. QTLs for drought tolerance indices were found on chromosomes 2H, 3H and 5H. QTLs overlapping show the relationship between indices. Therefore, gain through marker-assisted selection (MAS) in this population would be efficient.

Key words: Drought tolerance indices, QTL, Double haploid Barley

مقدمه

در بسیاری از نقاط جهان، تنش خشکی خطری جدی برای رشد گیاهان و تولید محصولات زراعی به شمار می رود که موجب کاهش ۳۵-۱۳ درصدی عملکرد می گردد (۷ و ۱۲). بنابراین بخش وسیعی از مطالعات به زراعی و به نژادی دنیا بر روی واکنش گیاهان به تنش کمبود آب متمرکز شده که عموماً در دو محیط تنش دار و بدون تنش اجرا می شود (۲ و ۵). تنوع ژنتیکی در خصوص مقاومت به خشکی با استفاده از ابزارهای ژنتیکی از قبیل نقشه های مارکرها و اطلاعات تعیین توالی در دسترس می باشد (۱۵) جو گیاه متداول در مناطق مدیترانه ای خاورمیانه و شمال آفریقا است که دارای بارندگی سالانه کمتر از ۳۰۰ میلی متر هستند (۱). بخش وسیعی از اراضی زیر کشت جو در ایران در مناطق خشک و نیمه خشک قرار گرفته و به علت کمبود آب و در نتیجه خشکی محیط عملکرد دانه جو شدیداً کاهش می یابد (۴). عملکرد صفت کمی پیچیده ای است که توسط تعداد زیادی ژن کنترل می گردد و شدیداً تحت تأثیر محیط قرار می گیرد (۸، ۱۱ و ۱۴). شاخصهای کمی متعددی برای انتخاب ژنوتیپها بر مبنای عملکرد آنها در محیطهای دارای تنش و بدون تنش پیشنهاد شده است. این شاخصها عبارتند از: شاخص عملکرد نسبی در شرایط نرمال Y_p ، عملکرد نسبی در شرایط تنش Y_s ، شاخص میانگین هارمونی HM، شاخص حساسیت به خشکی SSI، شاخصهای تحمل TOL، و متوسط تولید MP، و شاخصهای میانگین هندسی تولید GMP و تحمل به تنش STI (۶). بسیاری از مکانهای ژنی کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به خشکی مکان یابی شده اند (۱۸) و ارتباط بین این مکانهای ژنی و تحمل به خشکی از طریق عملکرد نسبی لاین ها در شرایط خشکی ارزیابی شده است (۱۳).

شناسایی عوامل ژنتیکی کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به خشکی که با سهولت بیشتری قابل تشخیص بوده و تحت تأثیر عوامل محیطی قرار نمی گیرند، زمینه شناسایی و ایجاد ارقام متحمل به خشکی را از طریق گزینش به کمک نشانگرها به عنوان مکمل روشهای مرسوم فراهم می سازد. اهداف این تحقیق عبارتند از: مکان یابی QTLها برای شاخصهای حساسیت و مقاومت به خشکی، برآورد میزان تأثیر هر یک از QTLها، تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با QTLها و پیشنهاد آنها برای گزینش به کمک نشانگر.

مواد و روشها

در این مطالعه از بذور ۷۲ ژنوتیپ جو دابل هاپلوئید که از تلاقی رقم Steptoe با رقم Morex بدست آمده است همراه با والدین استفاده شد. آزمایش در ایستگاه تحقیقاتی مرکز تحقیقات کشاورزی سیستان در سال ۸۶-۸۷ در قالب طرح لاتیس ساده ۹×۹ در دو تکرار و به طور جداگانه در دو شرایط تنش خشکی و آبیاری معمولی اجرا گردید. روش آبیاری مزرعه در کل دوره رشد گیاه ۳ نوبت بود (درآزمایش نرمال). در آزمایش تنش با توجه به اینکه در شرایط منطقه، تنش آبی در مرحله گلدهی و بعد از آن بیشترین خسارت را به محصول وارد می کند، از مرحله گرده افشانی به بعد هیچگونه آبیاری صورت نگرفته (قطع آب آخر). شاخصهای محاسبه شده عبارتند از:

نقشه لینکاژی نشانگرهای مولکولی جو از سایت <http://barleygenomics.wsu.edu> باز یابی و مورد استفاده قرار گرفت. این نقشه مرکب از ۳۲۷ نشانگر با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵

$GMP = \sqrt{(Y_S) + (Y_P)}$	شاخص میانگین هندسی عملکرد فرناندز	$TOL = Y_p - Y_s$	شاخص تحمل رزبل و هامبیل
$STI = \left(\frac{Y_P}{\bar{Y}_P}\right) \left(\frac{Y_S}{\bar{Y}_S}\right) \left(\frac{\bar{Y}_S}{\bar{Y}_P}\right) = \frac{(Y_P)(Y_S)}{(\bar{Y}_P)^2}$	شاخص تحمل به تنش فرناندز	$MP = \frac{Y_p + Y_s}{2}$	شاخص میانگین تولید رزبل و هامبیل
$HM = \frac{2(Y_P \cdot Y_S)}{Y_P + Y_S}$	شاخص میانگین هارمونیک	$SI = 1 - \left(\frac{Y_S}{Y_P}\right)$ $SSI = \frac{1 - \left(\frac{Y_S}{Y_P}\right)}{SI}$	شاخص حساسیت به تنش فیشر و مور

توارث پذیری مربوط به شاخص HM و کمترین آن مربوط به SSI و DSI بود. با توجه به تنوع موجود برای اکثر شاخصها، استنباط می گردد که انتخاب برای بهبود آنها مؤثر خواهد بود (۱۸).

همبستگی های ساده فنوتیپی ۹ شاخص مورد مطالعه در جدول ۳ نشان داده شده است. همبستگی بالای بین شاخصهای مذکور ممکن است ناشی از مکان یکسان QTL های کنترل کننده یا پیوستگی بین آنها باشد. QTL های ۹ شاخص مورد مطالعه در جدول ۴ نشان داده شده است. برای کلیه شاخصهای مورد مطالعه به جز SSI و DSI دو تا سه و در مجموع ۱۷ QTL شناسایی گردید. واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله این QTL ها بین ۸ تا ۳۲ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپی برای شاخص HM و MP بدست آمد. بیشترین مقدار LOD به ترتیب برای QTL های کنترل کننده شاخص *Qhm2Hb* (HM) بدست آمد.

مدلهای QTL، حدود ۷۲ درصد از تنوع کل شاخص HM و ۵۸ درصد از تنوع کل شاخص STI و حدود ۵۵ درصد از تنوع کل شاخص GMP را تشریح نمودند. دو عدد QTL برای YP، روی کروموزومهای ۲H و ۵H قرار داشتند. برای YS نیز دو QTL، روی کروموزومهای ۲H و ۳H نقشه یابی گردید که روی هم رفته حدود ۳۹ درصد از تنوع فنوتیپی کل این شاخص را توجیه نمودند. سه QTL روی کروموزومها ۲H، ۳H و ۴H برای شاخص GMP تعیین مکان گردیدند که در مجموع ۵۵ درصد از تنوع کل این شاخص را کنترل نمودند. سه QTL روی کروموزومها ۲H، ۳H و ۵H برای شاخص MP تعیین مکان گردیدند که در مجموع ۴۰ درصد از تنوع کل این شاخص را کنترل نمودند. سه QTL نیز روی کروموزومها ۲H، 2H و 3H برای شاخص HM تعیین مکان گردیدند که در مجموع ۷۲ درصد از تنوع کل این شاخص را کنترل نمودند. *Qhm2Hb* یک QTL بزرگ اثر

سانتی مورگان می باشد و توسط پروژه نقشه یابی ژنوم جو آمریکای شمالی (NABGMP) تهیه گردید است (۹ و ۱۰). حداقل مقدار LOD برای شناسایی QTLها برابر ۲/۵ در نظر گرفته شد (۳). قله های مقادیر LOD به عنوان محتمل ترین موقعیت QTL در نظر گرفته شدند. درصد واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله هر QTL، در قله موقعیت QTL تعیین گردید. تجزیه های آماری با نرم افزار SAS نسخه ۹ (۱۶) و تجزیه QTL با نرم افزار WinQTL کار توگرافر نسخه ۲/۵ (۱۷) انجام گرفت.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس لاینهای مورد مطالعه در جدول ۱ نشان داده شده است. اثر تیمار برای کلیه شاخصهای مورد مطالعه بسیار معنی دار بود. آماره های آماری ساده، ضرایب تنوع ژنوتیپی و فنوتیپی، وراثت پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و بازده ژنتیکی حاصل از ۵ درصد گزینش برای ۹ شاخص مذکور در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف و والدینشان در جدول ۲ نشان داده شده است. اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهای مضاعف و میانگین والدین برای کلیه شاخصهای مورد بررسی غیر معنی دار بود. در نتیجه، هاپلوئیدهای مضاعف مورد مطالعه نماینده کل هاپلوئیدهای مضاعف ممکن حاصل از تلاقی استپتو × مورکس بوده و شاخصهای مورد بررسی عمدتاً با اثرات جمع پذیر ژنها کنترل می شوند. برای تمامی شاخصهای مورد بررسی به جز SSI و DSI بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بیشتری را نشان داد.

این مقادیر برای شاخصهای YP، YS، GMP، MP و TOL در سطح احتمال ۱ درصد و برای شاخص HM در سطح احتمال ۵ درصد معنی دار بود، لذا برای این شاخصها تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت وجود داشت. به عبارتی بین نتایج حاصل از تلاقی استپتو × مورکس برای شاخصهای مورد بررسی تنوع با طیف گسترده ای وجود دارد. بیشترین

جدول ۱- تجزیه واریانس ۹ شاخص مقاومت به خشکی اندازه گیری شده در ۷۲ لاین دبل هاپلوئید جو و والدین آنها (استپتو و مورکس)

میانگین مربعات							Y _p	Y _s	درجه آزادی	منابع تغییرات
SSI	STI	DSI	HM	GMP	MP	TOL				
۰/۶۱**	۰/۶۵**	۰/۱۰۲**	۶۴۸۱۶/۷۳**	۶۷۵۴۸/۴۲**	۷۱۹۴۴/۲۱**	۵۶۱۱۸/۳۱**	۱۲۳۱۲۷/۲۳**	۴۸۸۲۰/۳۴**	۸۰	تیمار
۰/۲۸*	۰/۲ ns	۰/۰۴۷*	۴۷۸۱/۵۶*	۲۴۶۲/۳۸ ns	۷۶۹/۵۸ ns	۱۶۲۹۵/۷۴ ns	۱۳۰۲/۲۰ ns	۸۳۸۴/۸۳**	۱	تکرار
۰/۰۶۱	۰/۰۱۶	۰/۰۱	۱۱۳۸/۳۷	۱۱۹۹/۶۹	۱۴۴۱/۷۲	۴۷۷۷/۹۸	۴۱۰۵/۷۱	۱۱۶۶/۷۳	۸۰	اشتباه
-۴۶/۳۳	۱۸/۷۱	۲۷/۵۳	۸/۴۶	۸/۲۹	۸/۶۵	۳۰/۶۰	۱۱/۶۱	۱۰/۴۹		ضریب تغییرات
۹۰/۸۶	۹۷/۵۵	۹۰/۸۶	۹۸/۲۷	۹۸/۲۵	۹۸/۰۳	۹۲/۱۸	۹۶/۷۷	۹۷/۶۷		ضریب تبیین (/)

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

جدول ۲- آماره های آماری ساده، دامنه تغییرات، انحراف استاندارد، ضریب تغییرات، ضریب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، توارث پذیری خصوصی، پیشرفت ژنتیکی و بازده ژنتیکی ۵ درصد گزینش برای ۹ شاخص مقاومت به خشکی اندازه گیری شده در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استیتو و مورکس)

DSI	TOL	SSI	STI	HM	MP	GMP	Y_s	Y_p	آماره
۰/۴۱	۱۴۲/۳	-۰/۴۳	۰/۲۰۷	۲۳۸/۹۵	۲۵۹/۷۵	۲۴۹/۰۸	۱۸۸/۶	۳۳۰/۹	Steptoe (P_1)
۰/۸۲	۴۹۶/۸۵	۰/۵۶	۰/۲۱۴	۱۸۲/۶	۳۵۵/۹۷	۲۵۴/۹۵	۱۰۷/۵۵	۶۰۴/۴	Morex (P_2)
-۰/۴۱**	-۳۵۴/۵۵**	-۰/۹۹**	-۰/۰۰۷ ^{ns}	۵۶/۳۵**	-۹۶/۲۲**	-۵/۸۷**	۸۱/۰۵*	-۲۷۳/۵**	$P_1 - P_2$
۰/۶۱۵	۳۱۹/۵۷۵	۰/۰۶۵	۰/۲۱۰۵	۲۱۰/۷۷۵	۳۰۷/۸۶	۲۵۲/۰۱۵	۱۴۸/۰۷۵	۴۶۷/۶۵	$\bar{x}_p = (P_1 + P_2)/2$
۰/۰۲	۷/۰۰	-۱/۳۳	۰/۰۳	۹۹/۳۵	۹۹/۳۵	۹۹/۲۵	۹۵/۰۵	۱۰۲/۶۵	WorstDHs
۰/۷۹	۶۴۴/۰۰	۰/۵۰	۲/۰۲	۷۵۶/۸	۸۱۶/۶۵	۷۸۶/۱۵	۶۴۴/۲	۱۰۲۷/۵	BestDHs
۰/۷۷	۶۳۷/۰۰	۱/۸۳	۲/۰۰	۶۵۷/۴۵	۷۱۷/۳	۶۸۶/۹	۵۴۹/۱۵	۹۳۳/۸۵	Range
۰/۳۹	۲۲۲/۱۶	-۰/۴۵	۰/۵۸	۳۷۳/۱	۴۱۱/۳۸	۳۹۱/۳	۳۰۰/۳	۵۲۲/۴۶	\bar{x}_{DHs}
۰/۱۷	۱۵۳/۷۱	۰/۴۰	۰/۴۴	۱۵۳/۳۸	۱۶۶/۶۷	۱۵۸/۷۶	۱۲۹/۳۹	۲۲۵/۰۲	SD_{DHs}
۴۳/۶۷	۶۹/۱۹	-۸۹/۶۵	۷۵/۹۹	۴۱/۱۰	۴۰/۵۱	۴۰/۵۷	۴۳/۰۸	۴۳/۰۶	CV_{DHs}
-۰/۳۲۵ ^{ns}	-۹۷/۴۱۵ ^{ns}	۰/۵۱۵ ^{ns}	-۰/۳۶۹۵ ^{ns}	۱۶۲/۳۲۵ ^{ns}	۱۰۳/۵۲ ^{ns}	۱۳۹/۲۸۵ ^{ns}	۱۵۲/۲۲ ^{ns}	۵۱/۸۱ ^{ns}	$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$
-۰/۳۹*	-۱۳۵/۳**	-۰/۹*	-۰/۱۷۷**	-۸۳/۲۵*	-۱۶۰/۴**	-۱۴۹/۸۳**	-۱۲/۵*	-۲۲۷/۲۵*	$GG_N = W_{DH} - W_P$
-۰/۰۳ ^{ns}	۱۴۷/۱۵**	-۰/۰۶ ^{ns}	۱/۸۱۶ ^{ns}	۵۱۷/۸۵*	۴۶۰/۶۸**	۵۳۱/۲**	۴۵۵/۶**	۴۳۳/۱**	$GG_p = B_{DH} - B_P$
۳۹/۶۱	۶۵/۶۵	-۸۲/۸۷	۷۴/۸۴	۴۰/۶۷	۴۰/۰۱	۴۰/۱۳	۴۲/۵	۴۲/۱۷	GCV
۴۷/۴۴	۷۲/۵۵	-۹۷/۳۶	۷۷/۱۲	۴۱/۵۳	۴۱/۰۰۸	۴۱/۰۰۴	۴۳/۶	۴۳/۹۶	PCV
۰/۲۶۶۷	۲۷۲/۵۴	۰/۶۳۷۶	۰/۸۷۰۶	۳۰۶/۹۳	۳۳۱/۷۴	۳۱۷/۴۴	۲۵۶/۶۰	۴۳۶/۶۲	$GC_{5\%}$
۰/۶۹۶۳	۰/۱۸۱۸۸	۰/۶۹۶۳	۰/۹۴۱۸	۰/۹۵۹۱	۰/۹۵۲۳	۰/۹۵۸۱	۰/۹۴۷۷	۰/۹۲۰۹	H^2

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ^{ns} غیر معنی دار.

جدول ۳- همبستگی های ساده فنوتیپی ۹ شاخص مقاومت به خشکی اندازه گیری شده در ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استیتو و مورکس)

STI	DSI	HM	GMP	MP	TOL	Y_p	Y_s	صفات
							۰/۷۴*	Y_p
						۰/۷۸**	^{ns} ۰/۱۷	TOL
					۰/۵۸**	۰/۹۶**	۰/۹۰**	MP
				۰/۹۹**	۰/۴۹**	۰/۹۲**	۰/۹۴**	GMP
			۰/۹۹**	۰/۹۷**	۰/۴۰**	۰/۸۸**	۰/۹۶**	HM
		^{ns} ۰/۰۳	^{ns} ۰/۰۳	^{ns} ۰/۱۱	۰/۷۷**	۰/۳۵**	-۰/۲۷*	DSI
	^{ns} ۰/۰۰۶	۰/۹۷**	۰/۹۷**	^{ns} ۰/۹۶	۰/۴۴**	۰/۸۸**	۰/۹۳**	STI
^{ns} ۰/۰۰۶	۱**	^{ns} ۰/۰۳	^{ns} ۰/۰۳	^{ns} ۰/۱۱	۰/۷۷**	۰/۳۵**	-۰/۲۷*	SSI

* و ** به ترتیب معنی دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ^{ns} غیر معنی دار.

خوشه ای است نقشه با چگالی بسیار بالا برای نقشه یابی مورد نیاز می باشد. در این مطالعه در مجموع ۱۷ عدد QTL برای شاخصهای مقاومت به خشکی شناسایی گردید که تعداد و نوع و اثر ۱۵ QTL در شاخصهای متفاوت پایدار بود، لذا می توان از آنها در گزینش شاخصهای مقاومت به خشکی به کمک نشانگر استفاده نمود. QTL های پایدار، موجب پایداری نسبی کنترل ژنتیکی می شوند و بر اثر متقابل ژنوتیپ و محیط فائق می آیند. پایداری QTL ها ناشی از کنترل شاخصها به وسیله تعداد اندکی لوسای با اثرات زیاد است. بنابراین بازده گزینش به کمک نشانگر در این جامعه از کارایی لازم برخوردار می باشد.

بود که به تنهایی ۲۲ درصد از تنوع شاخص HM را توجیه نمود. برای شاخص STI سه QTL، روی کروموزومهای ۲H، ۵H و ۲H قرار داشتند که در مجموع ۵۸ درصد از تنوع کل این شاخص را توجیه نمودند. برای شاخص TOL نیز یک QTL روی کروموزوم ۵H تعیین گردید. هم مکانی QTL ها، همبستگی بین شاخصهای مورد مطالعه را توجیه نمود. به عنوان مثال QTL های *Qst2Hb*، *Qhm2Hb*، *Qmp2H*، *Qgmp2Hb*، *Qyp2H*؛ *Qst2Ha*، *Qst3H*، *Qhm3H*، *Qmp5H*، *Qyp5H*، *Qol5H*؛ *Qst3H*، *Qhm3H*، *Qmp2Ha*، *Qgmp2Ha*، *Qhm2Ha*، *Qst2Ha* از موقعیت یکسانی روی نقشه برخوردار بودند. هم مکانی QTL ها به واسطه لینکاژ بین دو ژن یا اثر پلیوتروپی یک ژن است. اثر بزرگ QTL های جایگاه ۲H/۲۴ سانتی مورگان واقع در موقعیت نشانگر ABC167 روی کروموزوم ۲H بر شاخصهای YP، GMP، HM، MP و STI؛ یا اثر بزرگ QTL های جایگاه ۸/۸ سانتی مورگان واقع در موقعیت نشانگر CDO537 روی کروموزوم ۲H بر شاخصهای GMP، HM و STI نشانگر این است که احتمالاً ژنهای خوشه ای کنترل کننده شاخصهای مقاومت به خشکی در این نواحی از کروموزومها جای گرفته اند. ژنهای خوشه ای شاخصهای متفاوت، ممکن است موجب همپوشانی QTL ها گردد. برای تعیین اینکه ماهیت نواحی کنترل کننده بیشتر از یک شاخص، ناشی از پلیوتروپی، لینکاژ ژنی یا ژنهای

جدول ۴- QTL های ۹ شاخص مقاومت به خشکی اندازه گیری شده در ۷۲ لاین ها پلویید مضاعف جو

صفت	نام QTL	گروه لینکاژی	نزدیکترین نشانگر	موقعیت ^a QTL	LOD	اثر آلی(افزایشی)	R ²
Y _p	<i>Qyp2H</i>	۲H	ABC167	۷۴/۲	۴/۷۵	-۹۵/۵	۰/۱۶
	<i>Qyp5H</i>	۵H	WG908	۱۵۳/۵	۳/۲۴	۷۹/۶	۰/۱۱
Y _s	<i>Qys2H</i>	۲H	ABC162	۷۳/۵	۹/۰۷	-۷۲/۴	۰/۲۹
	<i>Qys3H</i>	۳H	EBC828	۷۹/۸	۳/۲۲	۴۱/۸	۰/۱۰
GMP	<i>Qgmp2Ha</i>	۲H	CDO537	۶۸/۸	۶/۴	-۷۸/۸	۰/۲۱
	<i>Qgmp2Hb</i>	۲H	ABC167	۷۴/۲	۷/۸	-۸۲/۹	۰/۲۵
	<i>Qgmp3H</i>	۳H	MWG680	۸۰/۵	۳/۰۶	۴۸/۷	۰/۰۹
MP	<i>Qmp2H</i>	۲H	ABC167	۷۴/۲	۷/۴	-۸۵/۰۵	۰/۲۳
	<i>Qmp3H</i>	۳H	EBC828	۷۹/۸	۲/۷	۹۲/۷	۰/۰۸
	<i>Qmp5H</i>	۵H	WG908	۱۵۳/۵	۲/۹	۵۱/۴	۰/۰۹
HM	<i>Qhm2Ha</i>	۲H	CDO537	۶۸/۸	۸/۱	-۸۴/۸	۰/۲۹
	<i>Qhm2Hb</i>	۲H	ABC167	۷۴/۲	۹/۳	-۸۷/۶	۰/۳۲
	<i>Qhm3H</i>	۳H	EBC828	۷۹/۸	۳/۳	۵۱/۲	۰/۱۱
STI	<i>Qsti2Ha</i>	۲H	CDO537	۶۸/۸	۶/۳	-۰/۲۵	۰/۲۱
	<i>Qsti2Hb</i>	۲H	ABC167	۷۴/۲	۸/۰۹	-۰/۲۳	۰/۲۸
	<i>Qsti3H</i>	۳H	EBC828	۷۹/۸	۲/۹	۰/۱۴	۰/۰۹
DSI	-	-	-	-	-	-	-
SSI	-	-	-	-	-	-	-
TOL	<i>Qtol5H</i>	۵H	WG908	۱۵۳/۵	۲/۹	۵۹/۰۰۸	۰/۱۴

^a موقعیت QTL به سانتی مورگان از انتهای بازوی کوچک کروموزوم

منابع مورد استفاده

1. Acevedo, E., and Ceccarelli, S. 1989. Role of physiologist-breeder in a breeding program for drought resistance conditions. pp. 117-141. In: Baker, F.W.G. (ed.). Drought Resistance in Cereals. CAB. International, UK.
2. Bartual, R., E.A. Carbonell & D.E. Green. 1985. Multivariate analysis of collection of soybean cultivars for south eastern Spain. *Euphytica* 34:113-123.
3. Churchill, G. A., and R. W. Doerge. 1994. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*. 138:963-971.
4. Emam, y., & M. Niknejad. 1994. An introduction to the physiology of crops yield. Shiraz University press.
5. Emam, y. 2003. Cereal Production. Shiraz University press. 175pp
6. Fernandez, G. C. J. 1992. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance, PP.257-270. In: C. G. Kuo (Eds.), *Adaptation of Food Crops to Temperature and Water Stress*. AVRDC, Shanhaue, Taiwan.
7. Jongdee B, Fukai S, Cooper M (1998) Genotypic variation for grain yield of rice under water-deficit conditions. In: Michalk D, Pratley J (eds) *Proceedings of 9th Australian Agronomy Conference, Wagga Wagga*, pp 403-406
8. Karimi, M., & A. Nekoei. 1993. Physiological indices and effective components of seed yield in wheat cultivars. First Iranian congress of agronomy and plant breeding. Karaj.
9. Kleinhofs, A., A. Kilian, M. A. Saghai Maroof, R./ M Biashev, 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, isosymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theor. Appl. Genet.* 86:705-712.
10. Kleinhofs, A., and A. Graner. 2001. An integrated map of the barley genome. P: 187-199. In: Philips, R. L. and I. K. Vasil (eds.) *DNA-Based Markers in Plants*. 2nd ed. Kluwer Academic Publication.
11. Koochaki, A., & M. Banayan. 1994. Crop yield physiology. Jahad Mashhad press. 380pp.
12. Lafitte HR, Li ZK, Vijayakumar CHM et al (2006) Improvement of rice drought tolerance through backcross breeding: evaluation of donors and selection in drought nurseries. *Field Crops Res* 97:77-86. doi:10.1016/j.fcr.2005.08.017
13. MacKill, D. J. 2003. What molecular tools are available for selection for drought tolerance? pp. 55-61. In: Fischer, K. S., Laffite, R., and Fukai, S. (eds.) *Environments*. IRRI, Philippines.
14. Moadab Shabestarim M., & M. Mojtahedi. 1990. Crop physiology. Tehran university Press. 431pp.
15. Rensink WA, Buell CR (2005) Microarray expression profiling resources for plant genomics. *Trends Plant Sci* 10:603-609. doi:10.1016/j.tplants.2005.10.003
16. SAS Institute. 1992. SAS State user's guide 9.1: Statistics. SAS Ins., Cary, NC.
17. Wang, S., C. J. Basten, and Z. B. Zeng. 2007. Windows QTL cartographer 205. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (available at [http:// statgen.ncsu.edu/qtlcart/wQTLcart.htm/](http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/wQTLcart.htm/)).
18. 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. *Theor. Appl. Genet.* 98:772-779.