

شناسایی *QTL* های اصلی و اپیستاتیک صفات مرتبط با عملکرد دانه در جمعیت خویش آمیخته نوترکیب برنج (*Oryza sativa* L.)

Identification of main and epistatic QTLs for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.)

حسین رحیم سروش^۱، فرهاد نظریان فیروزآبادی^۲، مریم حسینی چالشتی^۳، احمد اسماعیلی^۴ و
علی اکبر عبادی^۵

چکیده

رحیم سروش، ح. ف. نظریان فیروزآبادی، م. حسینی چالشتی، ا. اسماعیلی و ع. ا. عبادی. ۱۳۹۸. شناسایی *QTL* های اصلی و اپیستاتیک صفات مرتبط با عملکرد دانه در جمعیت خویش آمیخته نوترکیب برنج (*Oryza sativa* L.). نشریه علوم زراعی ایران. ۲۱(۴): ۳۸۵-۳۸.

عملکرد دانه یک صفت پیچیده و یکی از اهداف اصلی مورد توجه در برنامه به نژادی برنج است. این پژوهش به منظور شناسایی *QTL* های اصلی و اپیستاتیک عملکرد دانه و اجزای عملکرد در یک جمعیت IR67017-180-2-1-2 / علی کاظمی (جمعیت IRA)، شامل ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب برنج F6 در دو منطقه (رشت و تنکابن) در سال ۱۳۹۴ اجرا شد. آزمایش مزرعه‌ای به صورت طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با پنج شاهد و پنج تکرار انجام شد. نقشه پیوستگی جمعیت متشکل از ۸۷ جفت نشانگر ریزماهواره (SSR) در دوازده گروه پیوستگی، ۱۳۵۶ سانتی مورگان از ژنوم برنج را با فاصله متوسط ۱۵/۵۸ سانتی مورگان بین دو نشانگر مجاور پوشش داد. تجزیه *QTL* به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب، در مجموع تعداد ۱۳ *QTL* اصلی روی شش کروموزوم برای پنج صفت مورد مطالعه شناسایی کرد. مکان‌های ژنی، *qTN3* با تبیین تنوع فنوتیپی ۱۳/۹ درصد برای تعداد پنجه، *qFG4* با ۱۱/۶ درصد برای تعداد دانه پر در خوشه و *qGY6* با ۱۵/۶ درصد برای عملکرد دانه، دارای اثر افزایشی مثبت بودند. مکان ژنی *qSG1* با توجه تنوع فنوتیپی ۱۹/۹ درصد، دارای اثر افزایشی منفی روی تعداد دانه پوک در خوشه بود، بنابراین می‌توان از این مکان‌های ژنی با اطمینان بیشتری در برنامه‌های به نژادی جهت بهبود عملکرد دانه استفاده کرد. برهمکنش *QTL* (افزایشی) با محیط برای عملکرد دانه و تعداد دانه پوک در خوشه معنی‌دار ولی برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. در مجموع ۱۸ جفت *QTL* با اثرات اپیستاتیک (افزایشی × افزایشی) معنی‌دار برای تمام صفات مورد مطالعه شناسایی شدند. بیشترین اثرات اپیستاتیک مربوط به عملکرد دانه و تعداد دانه پوک در خوشه با تعداد شش جفت *QTL* برای هر صفت بود. فقط بین مکان‌های ژنی *qSG1-2* و *qSG6* برای تعداد دانه پوک در خوشه، برهمکنش اپیستاتیک معنی‌دار با محیط وجود داشت که ۳/۴ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کرد. چند مکان ژنی که همزمان چندین صفت را کنترل می‌کردند به صورت خوشه ژنی بین عملکرد دانه با تعداد خوشه و تعداد دانه پر در خوشه شناسایی شدند. بر اساس نتایج این آزمایش نشانگرهای RM7551، RM3417 - RM8218 و RM283 - RM5302 با فاصله ۰/۲ تا پنج سانتی مورگان به ترتیب به عنوان نشانگرهای پیوسته با *QTL* های *qGY6*، *qFG4* و *qSG1* شناسایی شدند که می‌توانند در برنامه به نژادی انتخاب به کمک نشانگر در برنج مورد توجه قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: اپیستازی، برنج، تنوع فنوتیپی، خوشه ژنی و مکان‌یابی ژنی.

مقدمه

عملکرد برنج یک صفت زراعی پیچیده است که توسط ژن‌های متعددی کنترل می‌شود، اما اساساً با سه صفت به عنوان اجزای عملکرد شامل؛ تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه در بوته و وزن هزار دانه شناسایی می‌شود (Wang et al., 2014). با توجه به اهمیت راهبردی محصول برنج در تامین امنیت غذایی مردم ایران، تولید ژنوتیپ‌های جدید با عملکرد دانه بالا، اجزای عملکرد مطلوب و پاکوتاه از اهداف مهم به‌نژادی برنج محسوب می‌شوند. برای به‌نژادی ارقام جدید، بهتر است مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات، اثرات اصلی، برهمکنش اپیستازی و برهمکنش اپیستازی با محیط شناسایی و از آنها در برنامه‌های به‌نژادی متداول به صورت انتخاب به کمک نشانگرهای مولکولی استفاده شوند. امروزه نقشه‌یابی QTL به عنوان یک روش قدرتمند برای تجزیه صفات کمی مورد توجه است. نقشه‌یابی QTL‌های برنج از سال ۱۹۹۰ پیشرفت قابل ملاحظه‌ای کرده است و QTL‌های زیادی برای صفات مرتبط با عملکرد و تحمل به تنش‌های محیطی در برنج شناسایی شده‌اند. تعدادی از QTL‌های مهم بر اساس نتایج QTL‌های اولیه همسانه‌سازی شده‌اند که می‌توان از آنها مستقیماً و از طریق انتقال به ارقام مورد نظر با روش‌های انتقال ژن و یا انتخاب به کمک نشانگر (MAS)، در به‌نژادی برنج استفاده کرد (Wu et al., 2013).

نتایج آزمایش‌ها نشان دهنده کنترل صفات کمی توسط مکان‌های ژنی مختلف در برنج می‌باشد (Zou et al., 2005; You et al., 2006; Wang et al., 2014) سینگ و همکاران (Singh et al., 2017) QTL‌های عملکرد و صفات زراعی برنج را در شرایط غرقاب راکد و غرقاب معمول مکان‌یابی نمودند و برای شرایط غرقاب معمول یک QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم ۱۲، چهار QTL برای وزن صد دانه روی کروموزوم‌های یک، دو (دو QTL) و پنج، دو QTL

روی کروموزوم‌های یک و سه برای تعداد خوشه در بوته و یک QTL روی کروموزوم سه برای تعداد پنجه را شناسایی کردند. بر اساس این نتایج از این QTL‌های مفید می‌توان برای به‌نژادی مولکولی برنج استفاده کرد و همچنین می‌توان از آنها برای درک سازوکارهای مولکولی پایه در برنج بهره‌برداری نمود.

نتایج تحقیقات ژنتیک کلاسیک نشان داده است که هم عامل ژنتیکی (اثر افزایشی، اثر غالبیت و اپیستازی) و هم عامل محیطی برای کنترل صفات کمی بسیار مهم هستند. اپیستازی یا برهمکنش بین ژن‌های غیرآلی و برهمکنش QTL در محیط (QE)، از اجزای مهم و تاثیرگذار در کنترل صفات کمی هستند. ژائو و همکاران (Zhao et al., 2016) تعداد ۳۱ QTL با اثر افزایشی برای اجزای عملکرد برنج با الگوی برهمکنش QTL در محیط شناسایی کردند. با وجود اینکه هیچ یک از چهار QTL شناسایی شده برای تعداد خوشه دارای برهمکنش معنی‌دار نبودند، تعداد پنج QTL از هفت QTL تعداد دانه در خوشه و دو QTL از ده QTL وزن هزار دانه، دارای برهمکنش افزایشی در محیط معنی‌دار بودند. در تحقیق دیگری اپیستازی به عنوان یکی از اجزای مهم ژنتیکی در تعیین فنوتیپ صفات پیچیده کمی توصیف شد و تعداد زیادی QTL اپیستاتیک برای عملکرد دانه و اجزای اصلی عملکرد شناسایی شدند که برخی از آنها اثرات پلی‌تروپی نشان دادند (Wang et al., 2014).

اثرات اپیستازی بین QTL‌های اصلی معنی‌دار برای عملکرد و اجزای عملکرد در برنج، در جمعیت‌های مختلف ژنتیکی شناسایی شده‌اند (Ye et al., 2009; Zhao et al., 2013). برای مثال، با هدف برآورد اثرات اپیستاتیک و محیطی در کنترل عملکرد برنج، نتایج تجزیه همزمان داده‌های ژنوتیپی و فنوتیپی چهار سال زراعی نشان داد که ۱۴ مکان ژنی در کنترل عملکرد اثرات اپیستاتیک دارند و ده مورد برهمکنش اپیستازی با محیط نیز برآورد شد، در

تحقیقات برنج تنکابن به صورت تک نشاء در واحدهای آزمایشی دو متر مربعی با فاصله ۲۵×۲۵ سانتی متر کشت شدند. بذریاشی خزانه در تاریخ ۲۷ فروردین انجام شد.

در طی فصل رشد صفات تعداد پنجه (تعداد خوشه بارور در بوته)، تعداد دانه پردر خوشه، تعداد دانه پوک در خوشه و وزن صد دانه بر اساس روش ارزیابی استاندارد موسسه بین المللی تحقیقات برنج (Chaudhary, 1996) روی ده بوته (نمونه) از هر واحد آزمایشی اندازه گیری شدند. پس از برداشت، محصول دانه (شلتوک) ۱۶ بوته از هر کرت با رطوبت ۱۴ درصد، برای هر ژنوتیپ توزین و عملکرد دانه هر ژنوتیپ محاسبه شد. میانگین مشاهدات برای هر صفت جهت تجزیه واریانس بر اساس مدل آماری طرح آگمنت مورد استفاده قرار گرفت. برای محاسبات آماری از نرم افزارهای EXCEL و SAS استفاده شد.

برای هر واحد آزمایشی در مرحله پنجه زنی، نمونه های برگگی از مخلوط حداقل ده بوته برداشت و استخراج DNA از آنها به روش CTAB در آزمایشگاه بیوتکنولوژی موسسه تحقیقات برنج-رشت انجام شد (Murray and Thompson, 1980). کمیت و کیفیت DNA استخراج شده روی ژل آگارز یک درصد و با استفاده از الکتروفورز افقی و فاژ ۷ تعیین گردید. تعداد ۳۰۰ جفت آغازگر ریز ماهواره بر اساس نقشه فیزیکی برنج تمنیخ و همکاران (Temnykh et al., 2000) و مک کوش و همکاران (McCouch et al., 2002) با توزیع مناسب روی کلیه کروموزم ها انتخاب و روی والدین جمعیت با استفاده از واکنش زنجیره ای پلی مرز آزمون شدند و از بین آنها، تعداد ۸۷ جفت که دارای چند شکلی قابل امتیازدهی بودند، انتخاب شدند. واکنش زنجیره ای پلی مرز با استفاده از دستگاه ترموسایکلر (T-Gradient, Biometra, USA) و در حجم ۱۰ میکرولیتر برای هر واکنش انجام شد. واکنش با چرخه حرارتی شامل چهار دقیقه واسرشته سازی اولیه

حالی که تعداد ۱۳ مکان ژنی دارای اثرات اپیستاتیک معنی دار، هیچ یک به عنوان QTL اصلی معنی دار در کنترل عملکرد شناسایی نشده بودند. این موضوع نشان داد که کنترل عملکرد پیچیده بوده و برهمکنش بین آللی و محیطی در کاهش عملکرد نقش زیادی دارند، بنابراین برای به نژادی این صفت توجه به این اثرات و برآورد دقیق اثرات افزایشی ضروری است (Hosseini Chaleshtari et al., 2014).

در تحقیق حاضر با استفاده از یک جمعیت پیشرفته حاصل از تلاقی رقم محلی علی کاظمی با لاین اصلاح شده ۸۳۱ (IR67017-180-2-1-2)، صفات عملکرد و اجزای عملکرد برنج در دو مکان؛ موسسه تحقیقات برنج (رشت) و ایستگاه تحقیقات برنج چپرسر (تنکابن) ارزیابی و مکان های ژنی کنترل کننده این صفات، اثرات اپیستاتیک مکان های ژنی و برهمکنش آنها با محیط برآورد شدند.

مواد و روش ها

در این پژوهش از یک جمعیت برنج (جمعیت IRA) شامل نسل ششم ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب حاصل از تلاقی رقم بومی علی کاظمی (A) به عنوان والد مادری و لاین IR67017-180-2-1-2 (IR) به عنوان والد پدری استفاده شد. والد پدری از ژنوتیپ های اصلاح شده موسسه بین المللی تحقیقات برنج با عملکرد بالا، پاکوتاه، پرپنجه و رقم علی کاظمی از ارقام بومی با عملکرد پایین، پابلند و کم پنجه می باشند. ارقام والدینی جمعیت از نظر صفات تعیین کننده عملکرد تفاوت قابل توجهی با هم داشته و تنوع ژنتیکی مناسبی در جمعیت حاصل از تلاقی آنها وجود داشت (جداول ۱ و ۲). لاین های خالص نوترکیب به همراه پنج ژنوتیپ شاهد شامل؛ لاین IR، ارقام علی کاظمی، خزر، صالح، و هاشمی در سال ۱۳۹۴ در قالب طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک های کامل تصادفی با پنج تکرار در دو مکان؛ موسسه تحقیقات برنج کشور در رشت و ایستگاه

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس برای هر مکان نشان داد که جمعیت ژنوتیپ‌های خویش آمیخته نوترکیب (RIL) برنج مورد مطالعه از نظر عملکرد و اجزای عملکرد تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج و یک درصد داشتند که نشان دهنده تنوع ژنتیکی درون جمعیت برای این صفات بود. تفاوت بین تکرارها برای صفات مورد مطالعه معنی‌دار نبود، بنابراین نیازی به تصحیح داده‌های این صفات برای تیمارهای غیرتکراری نبود. بعلاوه، تنوع قابل ملاحظه‌ای در میانگین صفات در بین والدین و لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب وجود داشت (جدول ۱). رقم علی کاظمی به عنوان والد مادری در تمام صفات مورد مطالعه دارای مقادیر کمتر از رقم IR اصلاح شده بود. میانگین لاین‌های خالص نوترکیب در این جمعیت برای عملکرد دانه و تعداد دانه پر در خوشه در حد فاصل میانگین متناظر دو والد بود. توزیع فراوانی تقریباً نرمال برای ارزش‌های فوتویی صفات مورد مطالعه در لاین‌های RIL هر دو جمعیت مشاهده شد (شکل ۱). به هر حال، برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش فوتویی بیشتری داشتند که نشان دهنده وجود تفکیک متجاوز برای همه صفات بود. دامنه وسیع تغییرات داده‌های صفات در داخل جمعیت نیز دلیل بر وجود بیش از یک مکان ژنی در کنترل این صفات بود که با گزارشات قبلی سایر محققان در این زمینه مطابقت دارد (Ye et al., 2009; Hosseini Chaleshtari et al., 2012).

نتایج نشان داد که از مجموع ۳۰۰ نشانگر ریزماهواره، تعداد ۸۷ نشانگر (۲۹ درصد) بین والد علی کاظمی و والد IR دارای چندشکلی خوبی بودند (شکل ۲). نتایج بررسی نسبت‌های ژنوتیپی ۱:۱ نشانگرهای ریزماهواره برای جمعیت لاین‌های خالص نوترکیب از طریق آزمون کای اسکوتر نشان داد که فراوانی ژنوتیپی نشانگرهای مورد استفاده، مطابقت خوبی با فراوانی مورد انتظار مندلی داشتند،

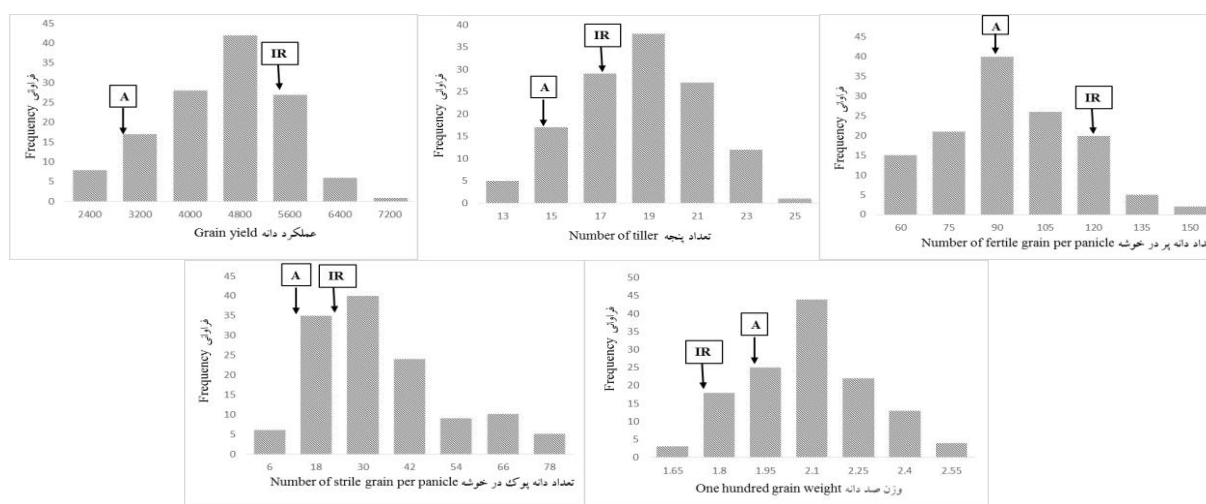
در ۹۴ درجه سانتی‌گراد، سپس ۳۶ چرخه به صورت ۳۰ ثانیه واسرشته‌سازی در دمای ۹۴ درجه سانتی‌گراد، ۴۵ ثانیه مرحله اتصال آغازگرها در دمای ۵۵ درجه سانتی‌گراد (این دما در جفت آغازگرهای مختلف بسته به طول و نسبت بازهای G و C به بازهای A و T بین ۵۰ تا ۷۰ درجه سانتی‌گراد متغیر بود)، ۴۵ ثانیه مرحله بسط در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد بود و در نهایت پنج دقیقه بسط انتهایی در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد صورت گرفت (Rabiei et al., 2004).

نقشه پیوستگی نشانگرهای ریزماهواره در جمعیت مورد مطالعه، با استفاده از داده‌های ژنوتیپی ۸۷ نشانگر چندشکل در والدین و ۱۲۹ فرد جمعیت F₆ و با استفاده از نرم افزار Map Manager مانلی و همکاران (Manly et al., 2001) تهیه شد. فواصل نشانگری در این نقشه بر اساس تابع کوزمبای محاسبه گردید. به دلیل این که نسل ششم تقریباً نسل خالصی است، قبل از تهیه نقشه پیوستگی نسبت‌های ژنوتیپی (۱:۱) مورد انتظار برای نشانگرهای SSR با روش کای اسکوتر (χ^2) آزمون شد.

به منظور برآورد بهتر و دقیق‌تر مکان‌های ژنی پایدار بطور همزمان برای هر دو مکان و شناسایی QTL‌های دارای برهمکنش با محیط، تجزیه QTL با استفاده از نرم افزار QTLNETWORK v.2 یانگ و ژو (Yang and Zhu, 2005) انجام شد. تجزیه همزمان داده‌ها، به روش الگوریتم Markov Chain Monte Carlo (MCMC) و با استفاده از مدل Beysian انجام شد (Wang et al., 1994; Satagopan et al., 1996). در این روش با استفاده از مدل ترکیبی مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و آزمون F، نزدیک‌ترین نقطه به QTL واقعی به عنوان مکان ژنی با اثرات معنی‌دار شناسایی شد و همزمان برهمکنش بین مکان‌های ژنی یا اپیستازی (AA) و برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) برآورد گردید و سپس با آزمون F ارزیابی شدند (Wang et al., 1999; Yang et al., 2008).

متوسط ۱۳/۷۳ سانتی مورگان بین نشانگرهای مجاور بدست آمد (Sabouri et al., 2010). در پژوهش حاضر طول نقشه و فاصله بین نشانگرها در نقشه ژنتیکی ارائه شده با نتایج سایر محققان (Rabiei et al., 2013; Rahimi et al., 2014) متفاوت بود که می تواند به دلیل استفاده از جمعیت های متفاوت، میزان خلوص

بنابراین از همه نشانگرهای چندشکل جهت تهیه نقشه پیوستگی و تجزیه QTL استفاده شد. طول کل نشانگرها ۱۳۵۶ سانتی مورگان (با متوسط ۱۵/۵۸ سانتی مورگان) تعیین شد. بر اساس نتایج یک تحقیق که منجر به تهیه نقشه پیوستگی شامل ۱۰۵ نشانگر ریزماهواره در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام غریب و سپیدرود شد، طول کل نقشه ۱۴۴۰/۷ سانتی مورگان با



شکل ۱- توزیع فراوانی میانگین ۱۲۹ لاین خالص نو ترکیب برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد در جمعیت برنج IR / علی کاظمی. میانگین والدین، IR و علی کاظمی (A) با پیکان نشان داده شده است

Fig. 1. Frequency distribution of the mean of 129 RILs for yield and yield components in Alikazemi/ IR rice population. The mean of parents, IR67017-180-2-1-2(IR) and Alikazemi (A) are shown by arrows

جمعیت ها، نوع نشانگرهای مورد استفاده، تعداد افراد جمعیت نقشه یابی و همچنین تعداد نشانگرهای مورد استفاده باشد. با توجه به استفاده از داده های حاصل از نسل F₆ در تجزیه QTL، امکان برآورد اثر غالبیت وجود نداشت، ولی به دلیل استفاده همزمان از داده های جمعیت برای دو مکان با استفاده از نرم افزار QTL NETWORK v.2.0، علاوه بر اثر افزایشی و برهمکنش افزایشی در محیط، اثرات اپیستاتیک و برهمکنش اپیستازی با محیط نیز بر اساس مدل ترکیبی مکان یابی فاصله ای مرکب برآورد شد. براساس نتایج حاصل از تجزیه QTL (جدول ۲) تعداد پنج QTL برای عملکرد دانه qGY3-1، qGY4، qGY6، و qGY8 شناسایی شدند که از بین آنها مکان ژنی qGY6 روی کروموزوم شش دارای اثر اصلی افزایشی مثبت، به مقدار ۱۸۲/۹ کیلوگرم در هکتار، با آلل های افزایشنده عملکرد از والد IR با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۵/۶ درصد بود. این موضوع قبلاً نیز توسط سایر محققان گزارش شده است (Thomson et al., 2003). چهار QTL دیگر دارای اثرات اصلی افزایشی منفی با آلل هایی از والد علی کاظمی بودند که مجموعاً باعث کاهش عملکرد دانه از ۲۰۷/۱ تا ۴۸۷/۵ کیلوگرم در هکتار شدند و دامنه تغییرات تنوع فنوتیپی توجیه شده آنها بین ۱۴/۵ درصد برای qGY4 تا ۲۱/۳ درصد برای qGY3-1

جمعیت ها، نوع نشانگرهای مورد استفاده، تعداد افراد جمعیت نقشه یابی و همچنین تعداد نشانگرهای مورد استفاده باشد.

با توجه به استفاده از داده های حاصل از نسل F₆ در تجزیه QTL، امکان برآورد اثر غالبیت وجود نداشت، ولی به دلیل استفاده همزمان از داده های جمعیت برای دو مکان با استفاده از نرم افزار QTL NETWORK v.2.0، علاوه بر اثر افزایشی و برهمکنش افزایشی در محیط، اثرات اپیستاتیک و برهمکنش اپیستازی با محیط نیز بر اساس مدل ترکیبی مکان یابی فاصله ای مرکب برآورد شد. براساس نتایج حاصل از تجزیه QTL (جدول ۲) تعداد پنج QTL برای عملکرد دانه qGY3-1، qGY4، qGY6، و qGY8 شناسایی شدند که از بین آنها مکان ژنی qGY6 روی کروموزوم شش دارای اثر اصلی افزایشی مثبت، به مقدار ۱۸۲/۹ کیلوگرم در هکتار، با آلل های افزایشنده عملکرد از والد IR با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۵/۶ درصد بود. این موضوع قبلاً نیز توسط سایر محققان گزارش شده است (Thomson et al., 2003). چهار QTL دیگر دارای اثرات اصلی افزایشی منفی با آلل هایی از والد علی کاظمی بودند که مجموعاً باعث کاهش عملکرد دانه از ۲۰۷/۱ تا ۴۸۷/۵ کیلوگرم در هکتار شدند و دامنه تغییرات تنوع فنوتیپی توجیه شده آنها بین ۱۴/۵ درصد برای qGY4 تا ۲۱/۳ درصد برای qGY3-1

شد (Zhang et al., 2018). تجزیه همزمان QTL برای دو سال در یک جمعیت هاشمی / ندا منجر به شناسایی سه مکان ژنی روی کروموزوم‌های سه، هفت و هشت شد که QTL روی کروموزوم سه (qY3) در موقعیت ۵۰/۳ سانتی مورگان قرار داشت (Hosseini Chaleshtari et al., 2012). این QTL در فاصله ۱۰ سانتی مورگانی qGY3-2 تحقیق حاضر، یعنی در ناحیه کروموزومی بین qGY3-1 و qGY3-2 مکان‌یابی شد.

بود. مکان ژنی qGY3-1، بیشترین پوشش تنوع فنوتیپی را به مقدار ۲۱/۳ درصد داشت. این مکان ژنی توسط سایر محققان نیز روی کروموزوم سه در ناحیه نسبتاً نزدیک به مکان ژنی qGY3.1 برای شرایط غرقاب راکد شالیزار برنج گزارش شده است (Singh et al., 2017). در تحقیق دیگری یک QTL (qGY3) روی کروموزوم سه بین نشانگرهای RM156 و RM282 با توضیح تنوع فنوتیپی ۳۰/۲۶ درصد نزدیک به ناحیه کروموزومی qGY3-2 آزمایش حاضر، گزارش

جدول ۱- میانگین، انحراف معیار و دامنه تغییرات عملکرد و اجزای عملکرد دانه در والدین و جمعیت IR/ علی کاظمی برنج در دو مکان

Table 1. Mean, Mean $\pm$ Standard error and range for yield and yield components in Alikazemi/ IR rice

Traits	population and parents in two locations				
	والدین (Parents)		جمعیت IR67017-180-2-1-2 / علی کاظمی (IRA population)		
	علی کاظمی Alikazemi	IR67017-180-2-1-2	دامنه Range	میانگین $\pm$ اشتباه استاندارد Mean $\pm$ Standard error	LSD1 (%)
عملکرد دانه Grain yield (Yld) (kg.ha ⁻¹)	3069.5	5471.0	2394-6866	4256 $\pm$ 701.6	148.2
دانه پر در خوشه No. Filled grain.panicle ⁻¹ (NFg)	89.6	109.6	53.6-150.4	94.6 $\pm$ 14.4	11.52
دانه پوک در خوشه No. Unfilled grain.panicle ⁻¹ (NUg)	14.7	18.6	7.8-148.6	35.8 $\pm$ 16.4	2.88
تعداد پنجه No. Tillers (NT)	15.4	17.6	12.7-24.4	18.6 $\pm$ 1.8	1.17
وزن صد دانه 100 Grain weight (Gw) (g)	2.51	2.6	1.8-3.3	2.73 $\pm$ 0.21	0.06

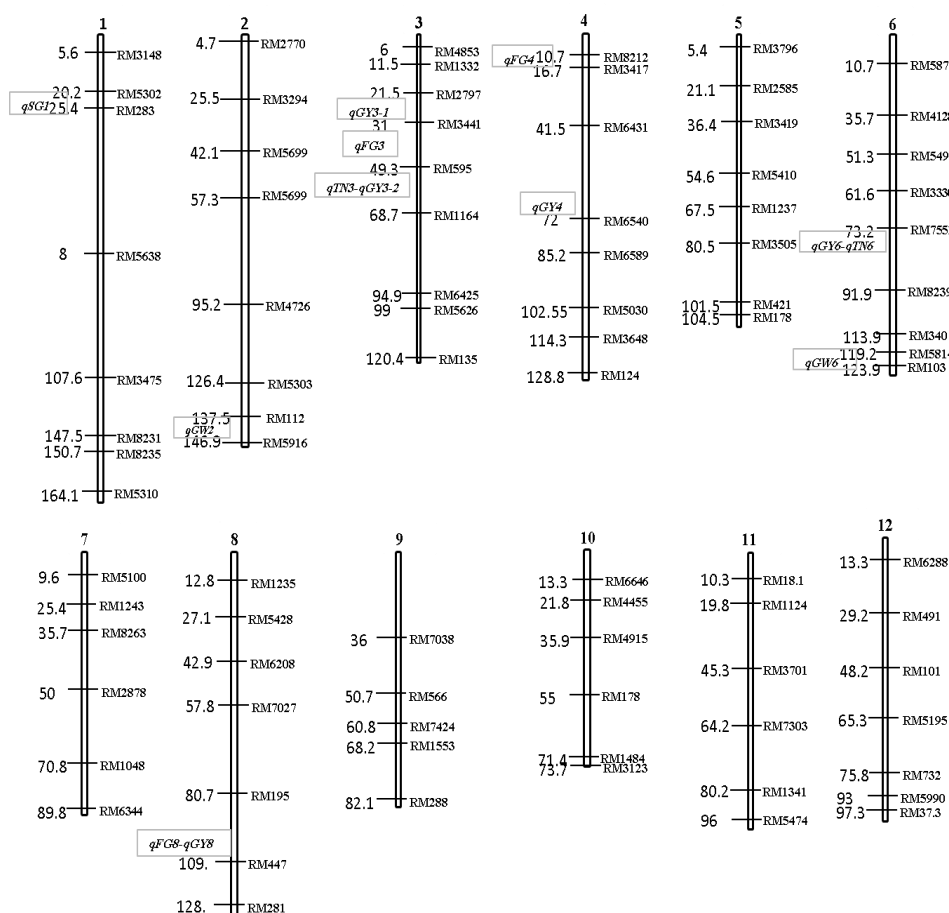
و یا پیوستگی ساده‌ای با یکدیگر دارند. برهمکنش افزایشی در محیط برای QTL‌های عملکرد دانه واقع در کروموزوم‌های سه (هر دو مورد)، شش و هشت معنی‌دار نبود که این موضوع نشان می‌دهد تغییرات ناشی از اثر محیط، اثرات این QTL‌ها را بر عملکرد تغییر قابل ملاحظه‌ای نمی‌دهد و نشان دهنده پایداری و مستقل بودن احتمالی این مکان‌های ژنی از تاثیر محیط می‌باشد. با توجه به اثر افزایشی مثبت و معنی‌دار مکان ژنی qGY6 می‌توان از این مکان‌های ژنی با اطمینان بیشتری در برنامه‌های به‌نژادی در جهت بهبود عملکرد دانه استفاده کرد. دانشمندان معتقدند که

در این تحقیق مکان ژنی qGY8 روی کروموزوم هشت در فاصله بین نشانگرهای RM195-RM447 در موقعیت ۱۰۸/۵ سانی مورگان شناسایی شد، در حالی که در آزمایش دیگری در موقعیت ۱۳۰/۲ سانتی مورگان روی کروموزوم هشت مکان‌یابی شده بود (Zhu et al., 2017) برخی از QTL‌های عملکرد دانه که در این تحقیق شناسایی شدند، قبلاً در موقعیت‌های مشابه به عنوان QTL‌های عملکرد در محیط‌های مختلف گزارش شده‌اند. با این حال، تحقیقات بیشتری مانند نقشه‌یابی دقیق و همسانه سازی QTL‌ها لازم است تا تعیین شود که آیا آنها توسط همان ژن‌ها اداره می‌شوند

در محیط رشت به مقدار ۱۰/۳۰ کیلوگرم درهکتار کاهش داشت. محققان دیگری نیز گزارش کرده‌اند که بیان QTL های موثر بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد، تحت تاثیر محیط قرار می‌گیرند و یک QTL واحد در نتیجه برهمکنش قوی با محیط، می‌تواند اثر متفاوتی در سال‌ها و یا مکان‌های مختلف داشته باشد (Xing *et al.*, 2002). مکان ژنی *qGY4* در این تحقیق قبلاً در ناحیه مجاور و نزدیک به *qGYP-4* توسط یو و همکاران (Yue *et al.*, 2015) در شرایط محدودیت نیتروژن، بین نشانگرهای RM273-RM241 مکان‌یابی و با توجه ۵/۷۳ درصد از تنوع فنوتیپی، باعث افزایش عملکرد دانه گزارش شده است.

شناسایی QTL هایی که به صورت پایدار در محیط‌های مختلف بیان می‌شوند، در به‌نژادی دارای اهمیت بوده و مطالعات بیشتری برای بررسی برهمکنش QTL × محیط مورد نیاز است (Wang *et al.*, 2014).

مکان ژنی *qGY4* دارای برهمکنش معنی‌دار افزایشی با محیط (AE) با تنوع فنوتیپی کل (R^2_{ae}) به مقدار ۵/۸ درصد بود (جدول ۲). این موضوع نشان می‌دهد که محیط‌های آزمایش در تغییرات عملکرد دانه از طریق بروز و بیان این QTL، به صورت معنی‌داری موثر بوده‌اند، به طوریکه میزان عملکرد در محیط چپ‌سر تنکابن با انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی، ۱۱/۱۲ کیلوگرم در هکتار افزایش یافته و



شکل ۲- نقشه پیوستگی ۸۷ نشانگر چند شکل ریزماهواره و QTL های اصلی شناسایی شده روی کروموزوم‌های برنج در جمعیت IRA حاصل از تلاقی رقم علی‌کاظمی (A) و لاین پدری (IR)

Fig. 2. Linkage map of 87 polymorph primers and identified main QTLs on rice chromosomes associated with grain yield and yield components in IRA population driven from a cross between Alikazemi (A) and parental IR line

شش اثر اپیستاتیک افزایشی $\times$ افزایشی (AA) معنی دار برای عملکرد دانه شناسایی شدند (جدول ۳). چهار مورد از اثرات اپیستازی بین مکان‌های ژنی روی کروموزوم سه و مکان‌های ژنی روی کروموزوم‌های هشت، چهار و شش مثبت بوده و آلل‌هایی از والد IR را برای افزایش عملکرد دانه از ۱۴۱/۱ تا ۲۶۳/۹ کیلوگرم در هکتار را دارا بودند. دو مورد دیگر از برهمکنش بین آللی منفی بودند و آلل‌های را از والد علی کاظمی برای کاهش عملکرد دانه داشتند. پوشش تنوع فنوتیپی اثرات اپیستازی از ۱/۲ تا ۸/۴ درصد متغیر بوده و بیشترین تنوع فنوتیپی بین مکان‌های ژنی با آلل‌های افزایشنده عملکرد ۷/۹ درصد بود.

اگرچه مکان‌های ژنی $qGY3-2$ و $qGY8$ و مکان‌های ژنی $qGY3-1$ و $qGY4$ هریک با اثر اصلی افزایشی منفی با آلل‌هایی از والد علی کاظمی دارای اثر کاهشنده عملکرد دانه بودند، ولی اثر اپیستازی این جفت QTL‌ها مثبت بود و باعث افزایش عملکرد دانه با آلل‌هایی از والد IR شد. مکان ژنی $qGY3-3$ فاقد اثر افزایشی معنی دار و مکان ژنی $qGY4$ با اثر اصلی منفی و کاهشنده عملکرد، به مقدار ۲۰۷/۱ کیلوگرم در هکتار، در تعامل با یکدیگر اثر اپیستازی مثبت داشتند که باعث افزایش عملکرد دانه به مقدار ۱۹۳/۶ کیلوگرم در هکتار شد. برعکس $qGY2$ فاقد اثر افزایشی معنی دار با $qGY4$ دارای اثر اصلی منفی و کاهشنده عملکرد دارای اثر اپیستازی کاهشنده عملکرد به مقدار ۳۹۰ کیلوگرم در هکتار بود.

به نظر می‌رسد که هر یک از QTL‌های فاقد اثر اصلی و یا با اثر اصلی افزایشی منفی و یا مثبت، از طریق برهمکنش با سایر مکان‌های ژنی، دارای اثرات اپیستازی معنی دار و موثر در کاهش و یا افزایش صفت، بویژه عملکرد دانه باشند و به همین دلیل کنترل ژنتیکی عملکرد پیچیده است (Thomson et al., 2003)، در نتیجه نه تنها اثرات اپیستازی، بلکه برهمکنش QTL با محیط و برهمکنش اپیستازی در محیط نیز نقش مهمی

در کنترل عملکرد دانه دارند و در صورت برآورد آن‌ها می‌توان اثرات افزایشی را با دقت بیشتری برآورد کرده و برنامه‌های به‌نژادی برنج را با هدفمندی دقیق‌تر برای افزایش عملکرد دانه تهیه و اجرا کرد. در تحقیق دیگری در جمعیت برنج هاشمی IR-22 اثرات اپیستازی بین QTL‌های $y1$ و $y7$ ، $y2-1$ و $y5-1$ و $y2-2$ ، $y5-2$ و $y4$ برای عملکرد دانه مشاهده شد (Hosseini Chaleshtari et al., 2012). تمام مکان‌های ژنی دارای شش برهمکنش AA برای عملکرد دانه، فاقد اثرات اپیستازی معنی دار با محیط (AAE) بودند. این موضوع نشان می‌دهد که مناطق یا محیط‌های مورد آزمایش تاثیر قابل توجهی در بروز و بیان برهمکنش اپیستازی برای عملکرد دانه نیستند. محققان دیگری نیز گزارش کردند که برای این صفت در جمعیت هاشمی / ندا اثرات اپیستازی با محیط بین QTL‌های $y3$ و $y8$ ، $y1$ و $y7$ معنی دار نبوده است (Hosseini et al., 2012).

تعداد سه QTL برای صفت تعداد دانه پر در خوشه $qFG3$ ، $qFG4$ و $qFG8$ به ترتیب روی کروموزوم‌های سه، چهار و هشت شناسایی شدند. مکان ژنی $qFG4$ در حدفاصل نشانگرهای RM8218-RM7134 قرار داشت و با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۱/۶ درصد و انتقال آلل‌هایی از والد IR دارای اثر افزایشی مثبت ۴/۱ بود. بر اساس نتایج یک تحقیق، مکان ژنی $qgn4$ روی کروموزوم چهار بین دو نشانگر C820 و C933 در موقعیت کروموزومی ۱۸/۳ تا ۱۹/۹ سانتی‌مورگان در نزدیکی $qFG4$ این تحقیق قرار داشت و ۰/۵۵ درصد از واریانس فنوتیپی تعداد دانه در خوشه را تبیین کرد (Xing et al., 2002). دو مکان ژنی $qFG3$ و $qFG8$ به ترتیب دارای تنوع فنوتیپی توجیه شده ۲۳/۷ و ۱۴/۵ درصد بودند و با اثر افزایشی ۲۴/۷- و ۶/۵-، آلل‌هایی را از والد علی کاظمی برای کاهش این صفت داشتند. هیچ یک از QTL‌های شناسایی شده برای این صفت دارای برهمکنش معنی دار با محیط نبودند. در آزمایشی که روی ۱۸۷ لاین خالص نوترکیب حاصل از تلاقی

Zhenshan 97B و IRAT109 انجام شد، یک مکان ژنی *qSN8* برای تعداد دانه در خوشه بین نشانگر RM149 و RM447 در نزدیکی *qFG8* تحقیق حاضر مکان یابی شد (Zou et al., 2005). برای این صفت سه اثر اپیستازی (AA) معنی دار شناسایی شدند (جدول ۳). این مکان های ژنی روی کروموزوم های یک، دو، سه، چهار (دو مورد) و شش بودند. دامنه تغییرات اثرات اپیستازی از ۲/۸ تا ۵/۹ و میزان پوشش تنوع فوتوتیپی این صفت نیز از ۲/۱ تا ۳/۴ بود. اثر اپیستازی بین دو مکان ژنی *qFG1* و *qFG6* و بین دو مکان ژنی *qFG2* و *qFG4-2* از والد IR و اثر اپیستازی دو مکان ژنی دیگر از والد علی کاظمی منتقل شدند. یی و همکاران (Ye et al., 2009) طی آزمایشی در دو سال زراعی QTL هایی را برای تعداد دانه پر در خوشه روی کروموزوم های یک، سه، پنج، شش، هفت، ده و ۱۱ شناسایی کردند که سه جفت از این QTL ها دارای برهمکنش اپیستازی معنی دار بودند. در تحقیق حاضر برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) معنی دار برای تعداد دانه پر در خوشه مشاهده نشد.

برای صفت تعداد دانه پوک در خوشه، یک مکان ژنی (*qSG1*) روی کروموزوم یک در حدفاصل نشانگرهای RM5302-RM283 شناسایی شد که آلل هایی را از والد علی کاظمی برای کاهش تعداد دانه پوک، به مقدار ۲۰ عدد در خوشه، داشت. میزان پوشش تنوع فوتوتیپی این QTL، ۱۹/۹ درصد بود (جدول ۲). کاهش درصد دانه های پوک یکی از صفات مهم و تعیین کننده مقبولیت یک رقم جدید است که به نژادگران برنج به آن توجه ویژه ای دارند. بعلاوه افزایش تعداد دانه پوک در خوشه با افزایش رطوبت شلتوک، باعث فساد بذر و کپک زدگی و مشکلات انبار داری می شود، بنابراین آلل های مطلوب این صفت را می توان از والد علی کاظمی به ارقام دیگر انتقال داد. ربیعی و همکاران (Rabiei et al., 2013) برای تعداد خوشه چه پوک در خوشه یک QTL روی

کروموزوم چهار، با واریانس ۱۶ درصد، شناسایی کردند که با *qSG1* مطابقت ندارد ولی آن هم دارای اثر کاهنده (۲/۶-) بود. آن ها پیشنهاد کردند از آلل های والد کادوس که باعث کاهش تعداد دانه پوک در این QTL می شود، می توان استفاده کرده و هیبریدهایی را که تعداد دانه پوک کمتری دارند، تهیه نمود. *qSG1* دارای برهمکنش معنی دار افزایشی با محیط (AE) با تنوع فوتوتیپی کل (R^2_{ae}) به مقدار ۲/۳ درصد بود. این برهمکنش که از آلل های والد علی کاظمی به نتاج منتقل شده بود، تحت تاثیر محیط تنکابن باعث افزایش تعداد دانه پوک در خوشه و در محیط رشت باعث کاهش آن شد.

تعداد شش اثر اپیستازی برای تعداد دانه پوک در خوشه معنی دار بود که بین جفت QTL روی کروموزوم های یک (دو مورد)، دو، سه (دو مورد)، پنج و شش بودند (جدول ۴). یک برهمکنش بین مکان ژنی *qSG3-2* با *qSG5* با پوشش تنوع فوتوتیپی ۴/۳ درصد معنی دار بود که به ترتیب با انتقال آلل هایی از والد علی کاظمی و IR به نتاج، موجب کاهش تعداد ۹/۹ دانه پوک در خوشه شد. اثر اپیستازی بین مکان ژنی *qSG1-2* با انتقال آلل هایی از والد علی کاظمی و مکان ژنی *qSG6* با انتقال آلل هایی از والد IR، ۵/۱ درصد از تنوع فوتوتیپی را توجیه کرده و باعث کاهش ۱۱/۳ عدد دانه پوک در خوشه شد. برعکس اثر اپیستازی بین همین دو مکان ژنی با تعویض آلل های این دو والد، باعث افزایش تعداد ۶/۴ دانه پوک در خوشه با توجیه تنوع فوتوتیپی ۲/۸ درصد شد. سه اثر اپیستازی دیگر نیز باعث افزایش تعداد دانه پوک شدند که مطلوب نمی باشد. بعلاوه فقط اپیستازی بین مکان ژنی *qSG1-2* با *qSG6* دارای برهمکنش معنی دار با محیط (AAE) با تبیین تنوع فوتوتیپی ۳/۴ درصد بود، به طوریکه در محیط یک (رشت) باعث افزایش و در محیط دو (تنکابن) باعث کاهش تعداد دانه پوک در خوشه شد. در تحقیق حاضر هرچند هیچ مکان ژنی روی کروموزوم های دو، سه،

جدول ۲- برآورد اثرات افزایشی و افزایشی در محیط در مکان‌های ژنی شناسایی شده عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج در یک جمعیت IR / علی کاظمی در دو مکان

Table 2. Estimation of additive (A) and additive $\times$ environment (AE) interaction effects for identified QTLs associated with rice grain yield and yield components of

Alikazemi/IR population in two locations										
Traits	صفات گیاهی	QTL	Marker interval	QTL position	A_i	R^2_a	AE_1	AE_2	R^2_{ae}	Parent
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)		<i>qGY3-1</i>	RM2791-RM3441	30.0	-487.5	21.3	-	-	-	A
		<i>qGY3-2</i>	RM5955-RM1164	60.3	-291.1	16.6	-	-	-	A
		<i>qGY4</i>	RM6431-RM6540	70.2	-207.1	14.5	11.2	-10.30	5.8	A
		<i>qGY6</i>	RM7551-RM8239	75.8	182.9	15.6	-	-	-	IR
		<i>qGY8</i>	RM195-RM447	108.5	-338.4	18.5	-	-	-	A
دانه پر در خوشه No. Filled grain.panicle ⁻¹		<i>qFG3</i>	RM3441-RM5955	35.5	-24.7	23.7	-	-	-	A
		<i>qFG4</i>	RM8218-RM7134	11.7	4.1	11.6	-	-	-	IR
		<i>qFG8</i>	RM195-RM447	108.5	-6.5	14.5	-	-	-	A
دانه پوک در خوشه No. Unfilled grain.panicle ⁻¹		<i>qSG1</i>	RM5302-RM283	25.2	-20.0	19.9	0.34	-0.24	2.2	A
تعداد پنجه No. Tillers		<i>qTN3</i>	RM5955-RM1164	60.3	3.8	13.9	-	-	-	IR
		<i>qTN6</i>	RM7551-RM8239	75.8	-1.5	11.6	-	-	-	A
وزن صد دانه 100 Grain weight (g)		<i>qGW2</i>	RM112-RM5916	140.0	-0.16	17.9	-	-	-	A
		<i>qGW6</i>	RM5814-RM103	120.8	-0.17	19.6	-	-	-	A

QTL: مکان ژنی، *Marker interval*: نشانگرهای مجاور، *QTL position*: موقعیت مکان ژنی (سانتی مورگان)، A_i : اثر افزایشی، R^2_a : تنوع پوشش داده شده توسط اثر افزایشی، AE_1 : اثر متقابل افزایشی با محیط ۱، AE_2 : اثر متقابل افزایشی با محیط ۲، R^2_{ae} : تنوع پوشش داده شده توسط برهمکنش افزایشی با محیط، Parent: آلل‌های والدین در مکان ژنی

جدول ۳- برآورد اثرات اپیستازی و اپیستازی در محیط در مکان های ژنی شناسایی شده صفات عملکرد و اجزای عملکرد دانه از یک جمعیت IR / علی کاظمی در دو مکان

Table 3. Estimation of epistasis (AA) and epistasis $\times$ environment (AAE) interaction effects for identified QTLs associated with rice grain yield and yield components of

Alikazemi/IR population in two locations

Traits	صفات گیاهی	QTL_i	Marker interval	QTL position	Parent	QTL_j	Marker interval	QTL position	Parent	AA	R^2_{aa}	AAE ₁	AAE ₂	R^2_{aae}
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)		$qGY3-2$	RM2791-RM3441	30.0	IR	$qGY3-3$	RM5955-RM1164	65.3	A	-261.0	8.4	-	-	-
		$qGY3-2$	RM2791-RM3441	30.0	IR	$qGY8$	RM195-RM447	108.5	IR	263.9	7.9	-	-	-
		$qGY3-3$	RM5955-RM1164	65.3	IR	$qGY4$	RM6431-RM6540	58.2	IR	141.1	4.1	-	-	-
		$qGY3-3$	RM5955-RM1164	65.3	IR	$qGY6$	RM7551-RM8239	90.8	IR	175.6	5.4	-	-	-
		$qGY2$	RM3294-RM5699	25.5	A	$qGY4$	RM6431-RM6540	58.2	IR	-390.0	1.2	-	-	-
		$qGY3-1$	RM4853-RM1332	8.5	IR	$qGY4$	RM6431-RM6540	58.2	IR	193.6	6.1	-	-	-
دانه پر در خوشه No. Filled grain.panicle ⁻¹		$qFG3$	RM3441-RM5955	35.5	A	$qFG4-1$	RM8218-RM3471	11.7	A	5.9	3.4	-	-	-
		$qFG1$	RM5302-RM283	23.2	IR	$qFG6$	RM3330-RM7551	67.6	IR	3.2	2.9	-	-	-
		$qFG2$	RM112-RM5916	140.0	IR	$qFG4-2$	RM3648-RM124	124.3	IR	2.8	2.1	-	-	-
دانه پوک در خوشه No. Unfilled grain.panicle ⁻¹		$qSG1-1$	RM5302-RM283	25.2	IR	$qSG2$	RM2770-RM3294	12.13	IR	7.2	3.1	-	-	-
		$qSG1-1$	RM5302-RM283	25.2	IR	$qSG6$	RM340-RM5814	116.6	IR	7.5	3.2	-	-	-
		$qSG1-2$	RM5638-RM3475	103.6	A	$qSG6$	RM340-RM5814	116.6	IR	-11.3	5.1	2.1	-2.3	3.4
		$qSG3-1$	RM1332-RM2791	11.5	IR	$qSG5$	RM3505-RM421	102.1	IR	8.1	3.2	-	-	-
		$qSG3-2$	RM5955-RM1164	63.3	A	$qSG5$	RM3505-RM421	102.1	IR	-9.9	4.3	-	-	-
		$qSG6$	RM549-RM3330	60.3	A	$qSG1-2$	RM5990-RM3739	95.5	A	6.4	2.8	-	-	-
تعداد پنجه No. Tillers		$qTN2$	RM112-RM5915	144.4	IR	$qTN6$	RM7551-RM8239	90.8	IR	0.78	2.1	-	-	-
		$qGW1-1$	RM8231-RM8235	148.7	A	$qGW5-1$	RM5410-RM1237	55.6	IR	-0.08	12.4	-	-	-
وزن صد دانه 100 Grain weight (g)		$qGW1-2$	RM8235-RM5310	155.4	A	$qGW5-2$	RM3505-RM421	100.1	IR	-0.07	9.1	-	-	-

QTL_i : مکان ژنی در جایگاه i، Marker interval i: نشانگرهای مجاور، QTL position: موقعیت مکان ژنی (سنتی مورگان)، Parent: آلل های والدین در مکان ژنی، QTL_j : مکان ژنی در جایگاه j، AA: برهمکنش اپیستازی (افزایشی در افزایشی)، R^2_{aa} : تنوع پوشش داده شده توسط اثرات اپیستازی، AAE₁: برهمکنش اپیستازی با محیط ۱، AAE₂: برهمکنش اپیستازی با محیط ۲، R^2_{aae} : تنوع پوشش داده شده توسط برهمکنش اپیستازی با محیط

دانه هیچ یک از *QTL* های دارای اثر اپیستازی، برهمکنش معنی داری با محیط نداشتند. نتیجه مشابهی قبلاً نیز توسط محققان دیگر گزارش شده است (Zhuang et al., 2002).

برای تعداد پنجه دو *QTL* شامل *qTN3* و *qTN6* روی کروموزوم های سه و چهار، به ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM5955-RM1164 و RM7551-RM8239 شناسایی شدند (جدول ۲). مکان ژنی *qTN3* روی کروموزوم سه با داشتن تنوع فنوتیپی توجیه شده ۱۳/۹ درصد و اثر افزایشی ۳/۸+ با آللهایی از والد IR باعث افزایش تعداد پنجه شد. مکان ژنی *qTN6* با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۱/۶ درصد دارای اثر افزایشی ۱/۵- با آللهایی از والد علی کاظمی باعث کاهش تعداد پنجه شد. ژنو و همکاران (Zhu et al., 2017) نیز مکان ژنی *qppp6* را برای تعداد خوشه در بوته روی کروموزوم شش شناسایی کردند که ۴/۶۳ درصد از واریانس فنوتیپی را توضیح داد و با اثر افزایشی ۰/۲۸- باعث کاهش این صفت شد. ربیعی و همکاران (Rabiei et al., 2013) برای تعداد خوشه در بوته سه

QTL روی کروموزوم های یک، سه و شش شناسایی کردند، به طوری که *qNPP6* با تنوع فنوتیپی ۹/۶۵ درصد در موقعیت بین ۸۷/۵ تا ۹۶/۵ سانتی مورگان نزدیک به *qTN6* تحقیق حاضر مکان یابی شد و همانند آن با اثر افزایشی ۳/۶۹- باعث کاهش تعداد پنجه شد. همچنین *qNPP3* با تنوع فنوتیپی ۱۹/۱۱ درصد، مشابه *qTN3* این تحقیق روی کروموزوم سه مکان یابی شد و با اثر افزایشی مثبت ۰/۱۵ باعث افزایش تعداد خوشه در بوته گردید که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت داشت.

اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بین دو مکان ژنی *qTN2* و *qTN6* برای تعداد پنجه معنی دار بود و هر دو مکان ژنی با انتقال آللهایی از والد IR باعث افزایش ۰/۷۸ تعداد پنجه شدند که ۲/۱ درصد از تنوع فنوتیپی را پوشش می داد (جدول ۳). یو و همکاران (You et al., 2006) تعدادی *QTL* اپیستاتیک

پنج و شش به عنوان *QTL* های اصلی شناسایی نشد، ولی این *QTL* ها در ایجاد اثرات اپیستازی معنی دار برای تعداد دانه پوک در خوشه مشارکت داشتند. همان طور که سایر محققان نیز اشاره داشتند (You et al., 2006). این موضوع نشان می دهد که اثرات ژنی *QTL* ها، گاهی ممکن است فقط در قالب اثرات اپیستازی آشکار شود، بنابراین از این جهت نیز باید به اهمیت اثر اپیستازی در برنامه های به نژادی توجه کرد.

برای وزن صد دانه مکان های ژنی *qGW2* و *qGW6* به ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM112-RM5916 و RM5814-RM103 روی کروموزوم های دو و شش شناسایی شدند (جدول ۲). هر دو *QTL* دارای پوشش تنوع فنوتیپی به ترتیب ۱۷/۹ و ۱۹/۶ درصد بوده و دارای اثرات افزایشی منفی با آللهایی از والد علی کاظمی بودند که باعث کاهش وزن صد دانه شدند. هیچ یک از این *QTL* ها دارای برهمکنش افزایشی با محیط معنی داری نبودند. ژنو و همکاران (Zou et al., 2005) با مطالعه یک جمعیت RIL برای وزن هزار دانه، شش *QTL* در شرایط آبیاری مناسب و سه *QTL* در شرایط تنش آبی مکان یابی کردند که *qTGW2b* روی کروموزوم دو با واریانس فنوتیپی ۳/۲۸ درصد و اثر افزایشی ۰/۰۵- در نزدیکی ناحیه کروموزومی *qGW2* تحقیق حاضر مکان یابی شد. چهار مکان ژنی روی کروموزوم های یک (دو مورد) و پنج (دو مورد) موجب ایجاد دو اثر اپیستازی معنی دار شدند که هر دو با دارا بودن آللهایی از والد IR باعث کاهش وزن صد دانه شدند (جدول ۳). بیشترین میزان پوشش تنوع فنوتیپی اثر اپیستازی در این صفت ۱۲/۴ درصد بود. محققان دیگری نیز برای وزن هزار دانه برنج در شرایط آبیاری معمول یک *QTL* اپیستازی بین مکان های ژنی *qGYP2* و *qGYP11* روی کروموزوم های دو و ۱۱ با تنوع فنوتیپی ۶/۶۴ درصد در جمعیت F₅ برنج حاصل از تلاقی سپیدرود و غریب شناسایی کردند (Rahimi et al., 2014). در تحقیق حاضر برای وزن صد

با واریانس فنوتیپی ۵/۹ درصد و اثر افزایشده برای تعداد خوشه در بوته را شناسایی کردند. در تحقیق حاضر برای این صفت برهمکنش اپیستازی با محیط معنی دار مشاهده نشد که با نتیجه سایر محققان (Zhao *et al.*, 2013) مطابقت داشت، در حالی که ژوانگ و همکاران (Zhuang *et al.*, 2002) چهار جفت QTL اپیستاتیک افزایشی $\times$ افزایشی (AA) برای تعداد خوشه در بوته گزارش کردند که یک جفت از آن‌ها روی کروموزوم دو دارای برهمکنش اپیستازی مثبت و معنی دار با محیط (AAE) به ترتیب با واریانس فنوتیپی ۰/۸ و ۲/۲ درصد بودند.

بررسی جایگاه QTL های اصلی (جدول ۴) نشان داد که یک QTL عملکرد، *qGY6* با تنوع فنوتیپی (R^2) ۱۵/۶ درصد و یک QTL از تعداد پنجه، *qTN6* هر دو در حد فاصل نشانگرهای RM7551-RM8239 در موقعیت

جایگاه ژنی مشابه (۷۵/۸ سانتی مورگان) قرار داشتند. همچنین *qGY3-2* برای صفت عملکرد دانه و *qTN3* برای تعداد پنجه روی کروموزوم سه در حد فاصل نشانگرهای RM7551-RM8239 دارای موقعیت QTL ای یکسان (۶۰/۳ سانتی مورگان) بودند. سینگ و همکاران (Singh *et al.*, 2017) نیز *qTN3.1* روی کروموزوم یک را برای تعداد پنجه در شرایط غرقاب معمولی شناسایی کردند که با برخی QTL های ارتفاع بوته، شاخص برداشت، تعداد خوشه در بوته و زیست توده ریشه برنج در یک خوشه قرار داشتند. مقایسه مکان ژنی *qFG8* برای تعداد دانه پر در خوشه و *qGY8* برای عملکرد دانه نیز نشان داد که هر دو مکان ژنی روی کروموزوم هشت در حد فاصل دو نشانگر RM195-RM447 قرار داشتند و موقعیت QTL های کاهش دهنده این دو صفت یکسان (۱۰۸/۵ سانتی مورگان) بود.

جدول ۴- خوشه های مکان های ژنی شناسایی شده برای عملکرد و اجزای عملکرد برنج در جمعیت علی کاظمی/IR در دو مکان

Table 4. QTL clusters identified for grain yield and yield components of rice in Alikazemi/IR

population in two locations			
کروموزوم Choromosom	نشانگر های مجاور Marker interval	صفت Trait	دامنه پوشش تنوع فنوتیپی Range of R^2_a
3	RM5955-RM1164	عملکرد دانه (Yld)، تعداد پنجه (NT)	13.9-16.6
6	RM7551-RM8239	عملکرد دانه (Yld)، تعداد پنجه (NT)	11.6-15.6
8	RM195-RM447	عملکرد دانه (Yld)، تعداد دانه پر در خوشه (NFg)	14.5-18.5

تأثیر همزمان یک QTL به صورت خوشه بر دو یا چند صفت می تواند احتمالاً به دلیل پیوستگی شدید مکان های ژنی متفاوت کنترل کننده این صفات و یا اثر پلیوتروپی یک مکان ژنی باشد که بطور همزمان چند صفت را کنترل می نماید. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2012a) گزارش کردند که خوشه های QTL و QTL های پلیوتروپیک منابع ژنتیکی بسیار ارزشمندی در به نژادی مولکولی برای افزایش عملکرد برنج هستند و به نژادگران می توانند با انتقال تنها یک مکان ژنی به جای هرمی کردن دو یا چند مکان ژنی که

نیازمند کار، زمان و هزینه بیشتر با احتمال عدم موفقیت بالاتر است، باعث بهبود چندین صفت مرتبط با عملکرد شوند. با این حال، در این تحقیق QTL های پلیوتروپیک دارای اثرات افزایشی مطلوب برای تمام صفات هر خوشه نبودند، به عنوان مثال خوشه روی کروموزوم شش (*qGY6* و *qTN6*)، باعث افزایش عملکرد با انتقال آلل های والد پرمحصول IR ولی کاهش تعداد پنجه با آلل های والد کم پنجه علی کاظمی شد. بعلاوه خوشه روی کروموزوم سه (*qGY3* و *qTN3*) باعث افزایش تعداد پنجه با آلل های والد پرپنجه IR،

ولی کاهش عملکرد دانه با آلل‌های والد کم محصول علی‌کاظمی شد. بنابراین می‌توان گفت که صفات این دو خوشه احتمالاً تحت تاثیر پیوستگی ژنی قرار داشتند. بهر حال افزایش کارایی هرمی کردن ژن‌ها برای بهبود صفات ترکیبی نیاز به اطلاعات دقیق‌تر در مورد *QTL*‌های هدف و دستکاری ژنتیکی متمرکز در ناحیه ژنی اختصاصی این *QTL*‌ها دارد (Wang et al., 2012b).

نتیجه‌گیری

در این تحقیق در مجموع ۱۳ *QTL* اصلی برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج شناسایی شدند. *QTL*‌هایی مانند *qFG4*، *qGY6* و *qTN3* با تبیین تنوع فنوتیپی بین ۱۱/۶ تا ۱۵/۶ درصد دارای اثر افزایشی مثبت و افزایش دهنده صفت و *qSG1* با توجیه تنوع فنوتیپی ۱۹/۹ درصد دارای اثر افزایشی منفی و کاهش دهنده صفت بودند که نشان دهنده انتقال آلل‌های مطلوب برای این صفات از والد IR یا والد علی‌کاظمی به نتاج است. در نتیجه این *QTL*‌های اصلی می‌توانند برای بهبود عملکرد دانه مورد توجه به‌نژادگران قرار بگیرند. به‌علاوه نشانگر RM7551 با فاصله ۲/۶ سانتی‌مورگان با *qGY6*، نشانگرهای RM8212 و RM3417 با فاصله یک و پنج سانتی‌مورگان با *qFG4* و نشانگرهای RM283 و RM5302 با فاصله ۰/۲ و پنج سانتی‌مورگان با *qSG1* به عنوان نشانگرهای پیوسته با *QTL*‌های مذکور شناسایی شدند که می‌توانند در برنامه به‌نژادی انتخاب به کمک نشانگر استفاده شوند. سه مکان ژنی که همزمان چندین صفت را کنترل می‌کردند، به صورت خوشه ژنی بین عملکرد دانه با تعداد پنجه روی کروموزوم سه و شش و بین عملکرد و تعداد دانه پر در خوشه روی کروموزوم هشت در موقعیت کروموزومی یکسان شناسایی شدند. محققان برنج گزارش کرده‌اند که شناسایی ژن‌ها یا *QTL*‌های مطلوب به ویژه ژن‌های پلی‌تروپیک موثر بر صفات مرتبط با عملکرد از ژرم پلاسماهای برنج، برای

توسعه ارقام پرمحصول از طریق به‌نژادی مولکولی بسیار مهم و ضروری هستند (Zhang et al., 2018). برهمکنش *QTL* (افزایشی) $\times$ محیط (QE) برای عملکرد دانه و تعداد دانه پوک در خوشه معنی‌دار بود که نشان داد *QTL*‌های مرتبط در محیط‌های مختلف، باعث ایجاد نوساناتی در این صفات شده و بنابراین از پایداری مناسبی برخوردار نیستند. برهمکنش QE برای بقیه صفات معنی‌دار نبود و نشان داد که *QTL*‌های این صفات چندان تحت تاثیر محیط نبودند. وجود برهمکنش QE معنی‌دار در برخی صفات و معنی‌دار نبودن آن در صفات دیگر نشان می‌دهد که بروز برهمکنش QE به نوع صفت نیز بستگی دارد، به طوری که بیان *QTL*‌های موثر بر عملکرد و اجزای عملکرد تحت تاثیر محیط‌های مختلف، متفاوت است (Wang et al., 2012a) و *QTL*‌های فاقد این نوع برهمکنش احتمالاً پایدارتر هستند.

در این تحقیق در مجموع ۱۸ جفت *QTL* اپیستاتیک با اثر افزایشی $\times$ افزایشی معنی‌دار برای پنج صفات مورد مطالعه شناسایی شدند. مقایسه *QTL*‌های اصلی و اپیستاتیک نشان داد که دامنه تنوع فنوتیپی توجیه شده برای *QTL*‌های اصلی (۱۱/۶-۲۳/۷ درصد) بیشتر از *QTL*‌های اپیستاتیک (۱/۲-۱۲/۴ درصد) بود. این موضوع نشان داد که برخی از *QTL*‌های اپیستاتیک سهم قابل توجهی از واریانس فنوتیپی صفات مورد مطالعه را توجیه کردند، بنابراین باید تاثیر اپیستازی مطلوب را در استفاده از انتخاب به کمک نشانگر، در برنامه‌های به‌نژادی برنج مد نظر قرار داد. به‌علاوه در برخی از جفت *QTL*‌های مشارکت کننده در اپیستازی هر دو *QTL* به عنوان *QTL* اصلی شناسایی شده بودند، در حالی که در برخی موارد یکی از جفت *QTL*‌ها یا هیچ‌یک از آن‌ها به عنوان کنترل کننده اصلی صفت مطرح نبودند. این نتایج نشان داد که *QTL*‌های بدون اثر افزایشی معنی‌دار، اگرچه به صورت منفرد در کنترل صفات تاثیر ندارند، ولی نقش مهمی در بروز اثرات اپیستازی

نوع و اندازه جمعیت و نشانگرهای مولکولی مورد استفاده باشد (Hosseini Chaleshtari et al., 2012; Zhao et al., 2013; Rabiei et al., 2013). بهر حال در این تحقیقات تعدادی از QTL ها نیز در ناحیه مشابهی روی یک کروموزوم گزارش شدند که می تواند نشان دهنده پایداری آن ها در جمعیت ها و یا محیط های مختلف باشد. علاوه بر این، مطالعات مکان یابی QTL ها در سال های اخیر نشان داده است که اثرات اپیستازی نقش مهمی را برای صفات کمی مانند عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج ایفا می کنند و باید آن ها را مورد توجه قرار داد.

سپاسگزاری

نگارندگان از همکاری کارکنان محترم موسسه تحقیقات برنج کشور، بویژه بخش تحقیقات اصلاح و تهیه بذر، ایستگاه تحقیقات برنج چپر سر- تنکابن و دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان صمیمانه تقدیر و تشکر می نمایند.

ایفا نموده و بر صفات مورد مطالعه تاثیر می گذارند (Rahimi et al., 2014) و نباید آنها را نادیده گرفت. همچنین می توان گفت که بروز اپیستازی بسته به محیط مورد بررسی، متفاوت است. در این تحقیق فقط یک برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) بین مکان های ژنی *qSG1-2* و *qSG6* برای تعداد دانه پوک در خوشه معنی دار بود. ژائو و همکاران (Zhao et al., 2013) با ارزیابی ۱۸۸ لاین از یک جمعیت RIL برنج حاصل از تلاقی یک رقم ایندیکای 99 Luhui و رقم ژاپونیکای Nipponbare در دو منطقه لوژیو و دیانگ چین گزارش کردند که هیچ یک از صفات عملکرد دانه و اجزای مرتبط با عملکرد، دارای برهمکنش اپیستازی معنی دار با محیط نبودند که نشان دهنده عدم تاثیر محیط بر QTL های اپیستاتیک بوده است.

مقایسه نتایج تحقیق حاضر با آزمایش های انجام شده در یک یا چند محیط، اغلب بر شناسایی های QTL های متفاوت دلالت داشت که می تواند ناشی از برهمکنش آن ها با محیط، زمینه ژنتیکی، تفاوت در

References

- Chaudhary, R. C. 1996.** Standard Evaluation System for Rice. International Rice Research Institute, Manila. Philippines.
- Hosseini Chaleshtari, M., S. Houshmand, S. Mohammadi, A. Tarang, M. Khoddambashi and H. R. Soroush. 2012.** Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration and grain yield in two advanced back cross populations of rice. Iran. J. Crop Sci. 14(3): 235-249. (In Persian with English abstract).
- Hosseini Chaleshtari, M., H. Rahimsoroush and S. Houshmand. 2014.** Estimation of epistasis and interaction with environment to control of rice yield over four years. First International and 13th National Iranian Crop Science Congress, 26-28 Aug. 2014, Karaj, Iran. (In Persian with English abstract).
- Hosseini, M., S. Houshmand, S. Mohamadi, A. Tarang, M. Khodambashi and H. Rahimsoroush. 2012.** Detection of QTLs with main, epistatic and QTL × environment interaction effects for rice grain appearance quality traits using two populations of backcross inbred lines (BILs). Field Crops Res. 135: 97-106.
- Manly, K. F., R. H. Cudmore Jr and J. M. Meer. 2001.** Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping. Mammalian Genome. 12: 930-932.
- McCouch, S. R., L. Teytelman, Y. Xu, K. B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. Li and Y. Xing.**

منابع مورد استفاده

2002. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). DNA Res. 9: 199-207.
- Murray, M. G. and W. F. Thompson. 1980.** Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. Nucleic Acids Res. 8: 4321-4326.
- Rabiei, B., M. Masaeli and A. Tarang. 2013.** Identification of *QTLs* for grain yield and yield component in rice (*Oryza sativa* L.). Iran. J. Field Crop Sci. 44: 293-304. (In Persian with English abstract).
- Rabiei, B., M. Valizadeh, B. Ghareyazie, M. Moghaddam and A. Ali. 2004.** Identification of *QTLs* for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. Euphytica. 137: 325-332.
- Rahimi, M., B. Rabiei, H. Dehghani and A. Tarang. 2014.** Mapping main and epistatic *QTLs* for drought tolerance indices in F5 population of rice. New Genetic J. 4: 435-448.
- Sabouri, A., M. Toorchi, B. Rabiei, S. Aharizad, A. Moumeni and R. Singh. 2010.** Identification and mapping of *QTLs* for agronomic traits in indica—indica cross of rice (*Oryza sativa* L.). Cereal Res. Commun. 38: 317-326.
- Satagopan, J. M., B. S. Yandell, M. A. Newton and T. C. Osborn. 1996.** A Bayesian approach to detect quantitative trait loci using Markov Chain Monte Carlo. Genetics. 144: 805-816.
- Singh, A., J. Carandang, Z. J. C. Gonzaga, B. C. Collard, A. M. Ismail and E. M. Septiningsih. 2017.** Identification of *QTLs* for yield and agronomic traits in rice under stagnant flooding conditions. Rice. 10: 15.
- Temnykh, S., W. D. Park, N. Ayres, S. Cartinhour, N. Hauck, L. Lipovich, Y. G. Cho, T. Ishii and S. R. McCouch. 2000.** Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 100: 697-712.
- Thomson, M., T. Tai, A. McClung, X. Lai, M. Hinga, K. Lobos, Y. Xu, C. Martinez and S. R. McCouch. 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.
- Wang, C., J. Rutledge and D. Gianola. 1994.** Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. Genet. Select. Evol. 26: 91.
- Wang, D., J. Zhu, Z. Li and A. Paterson. 1999.** Mapping *QTLs* with epistatic effects and *QTL*× environment interactions by mixed linear model approaches. Theor. Appl. Genet. 99: 1255-1264.
- Wang, P., Y. Xing, Z. Li and S. Yu. 2012a.** Improving rice yield and quality by *QTL* pyramiding. Mol. Breed. 29: 903-913.
- Wang, P., G. Zhou, K. Cui, Z. Li and S. Yu. 2012b.** Clustered *QTL* for source leaf size and yield traits in rice (*Oryza sativa* L.). Mol. Breed. 29: 99-113.
- Wang, X., Y. Pang, J. Zhang, Q. Zhang, Y. Tao, B. Feng, T. Zheng, J. Xu and Z. Li. 2014.** Genetic background effects on *QTL* and *QTL*× environment interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. The Crop J. 2: 345-357.
- Wu, B., Z. Han and Y. Xing. 2013.** Genome Mapping, Markers and *QTLs*. In: Q. Zhang and R.A. Wing (Eds.), Genetics and Genomics of Rice. Crops and Models, vol 5. Springer, New York, NY.
- Xing, Y., Y. Tan, J. Hua, X. Sun, C. Xu and Q. Zhang. 2002.** Characterization of the main effects, epistatic

- effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. *Theor. Appl. Genet.* 105: 248-257.
- Yang, J., C. Hu, H. Hu, R. Yu, Z. Xia, X. Ye and J. Zhu. 2008.** QTLNetwork: mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics.* 24: 721-723.
- Yang, J. and J. Zhu. 2005.** Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1268-1274.
- Ye, Z., J. Wang, Q. Liu, M. Zhang, K. Zou and X. Fu. 2009.** Genetic relationships among panicle characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) using unconditional and conditional QTL analyses. *J. Plant Biol.* 52: 259-267.
- You, A., X. Lu, H. Jin, X. Ren, K. Liu, G. Yang, H. Yang, L. Zhu and G. He. 2006.** Identification of quantitative trait loci across recombinant inbred lines and testcross populations for traits of agronomic importance in rice. *Genetics.* 172: 1287-1300.
- Yue, F., Z. Rong-rong, L. Ze-chuan, C. Li-yong, W. Xing-hua and C. Shi-hua. 2015.** Quantitative trait locus analysis for rice yield traits under two nitrogen levels. *Rice Sci.* 22: 108-115.
- Zhang, J., X. Ou, H. Hu, B. Du, W. Lv, L. Yang, D. Xing, J. Xu, X. Qiu and T. Zheng. 2018.** Identification of QTLs for yield-related traits using two sets of introgression lines with a common donor parent in rice. *Int. J. Agric. Biol.* 20: 15-24.
- Zhao, F., H. Zhu, R. Zeng, G. Zhang and S. Xu. 2016.** Detection of additive and additive× environment interaction effects of QTLs for yield-component traits of rice using single-segment substitution lines (SSSLs). *Plant Breed.* 135: 452-458.
- Zhao, J., K. Jiang, L. Yang, Q. Yang, X. Wan, Y. Cao, S. You, J. LUO, T. ZHANG and J. Zheng. 2013.** QTL mapping for yield related components in a RIL population of rice. *Chinese J. Rice Sci.* 27: 344-352.
- Zhu, M., D. Liu, W. Liu, D. Li, Y. Liao, J. Li, C. Fu, F. Fu, H. Huang and X. Zeng. 2017.** QTL mapping using an ultra-high-density SNP map reveals a major locus for grain yield in an elite rice restorer R998. *Sci. Reports.* 7: 10914.
- Zhuang, J. Y., Y. Y. Fan, Z. M. Rao, J. L. Wu, Y. W. Xia and K. L. Zheng. 2002.** Analysis on additive effects and additive-by-additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice. *Theor. Appl. Genet.* 105: 1137-1145.
- Zou, G., H. Mei, H. Liu, G. Liu, S. Hu, X. Yu, M. Li, J. Wu and L. Luo. 2005.** Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.* 112: 106-113.

Identification of main and epistatic *QTLs* for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.)

Rahimsorush, H.¹, F. Nazarian Firouzabadi², M. Hosseini Chaleshtari³, A. Esmaeili⁴ and A. A. Ebadi⁵

ABSTRACT

Rahimsorush, H., F. Nazarian Firouzabadi, M. Hosseini Chaleshtari, A. Esmaeili and A. A. Ebadi. 2020. Identification of main and epistatic *QTLs* for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.). *Iranian Journal of Crop Sciences*. 21(4): 368-385. (In Persian).

Rice yield as a complex trait is the main target in most rice breeding programs. To map the main and epistatic *QTLs* controlling grain yield and yield components, an experiment was carried out using a 129 F₆ recombinant inbred lines population (IRA population) originated from a cross between Alikazemi / IR67017-180-2-1-2, in 2015 growing season in two locations, Rasht and Tonekabon, Iran. The experimental design was augmented design arrangement with five check cultivars in randomized complete block design with five replications. Analysis of variance showed that the linkage map consisted of 87 Single Sequence Repeats (SSRs) covering 1356.0 cM of rice genome in 12 linkage groups with an average distance of 15.58 cM spanning two markers. The results of combined analysis of variance for two locations, using composite interval mapping method, identified a total of 13 main *QTLs* on rice chromosomes for five measured traits. The *qTN3* with 13.9% for tiller number per plant, the *qFG4* with 11.6% for filled grain per panicle and the *qGY6* with 15.6% for grain yield had significant positive additive effect. Furthermore, the *qSG1* with 19.9% phenotypic variation had a negative additive effect on the number of unfilled grain.panicle⁻¹. These findings suggest that these *QTLs* can be used in rice breeding programs for improving grain yield. The interaction between additive effect (A) of *QTLs* and environment (E) was significant on grain yield and number of unfilled grain.panicle⁻¹, but it was not significant on other traits. A total of 18 *QTL* pairs with significant additive × additive (AA) epistatic effect were identified for all traits. The highest epistatic effects were related to grain yield and number of unfilled grain.panicle⁻¹ with six pairs of *QTLs* for each of these traits. Only one of the epistatic effects between *qSG1-2* and *qSG6* had significant AAE effect with a R²_{aae} = of 3.4%. In addition, some *QTLs* were identified as three gene clusters controlling the grain yield, number of tiller.plant⁻¹ and number of filled grain.panicle⁻¹. Furthermore, five microsatellite markers including RM7551, RM8218-RM3417 and RM5302- RM283 0.2 to 5 cM distance from were identified as linked markers with *qGY6*, *qFG4* and *qSG1*, respectively. These markers can be considered in the marker-assisted rice breeding program.

Key words: Epistasis, Gene cluster, Phenotypic variation, *QTL* mapping and Rice.

Received: April, 2019 Accepted: September, 2019

1. PhD Student, Lorestan University, Khorramabad, Iran

2. Professor, Lorestan University, Khorramabad, Iran (Corresponding author) (Email: nazarian_f2000@yahoo.com)

3. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Iran

4. Associated Prof., Lorestan University, Khorramabad, Iran

5. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Iran