

مکان یابی ژن‌های کنترل کننده ارتفاع بوته، زمان خوشه دهی، دوره رشد و عملکرد دانه در دو جمعیت
تلاقی برگشتی پیشرفته برنج

Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration
and grain yield in two advanced back cross populations of rice

مریم حسینی چالستری^۱، سعدا...^۲، هوشمند^۲، شهرام محمدی^۲، علیرضا ترنگ^۳، محمود خدامباشی^۲ و
حسین رحیم سروش^۱

چکیده

حسینی چالستری، م. س. هوشمند، ش. محمدی، ع. ترنگ، م. خدامباشی و ح. رحیم سروش. ۱۳۹۱. مکان یابی ژن‌های کنترل کننده ارتفاع بوته، زمان خوشه دهی، دوره رشد و عملکرد دانه در دو جمعیت تلاقی برگشتی پیشرفته برنج. مجله علوم زراعی ایران. ۱۴(۳): ۲۴۹-۲۳۵.

در این آزمایش از جمعیت‌های نسل BC₂F₄ برنج تلاقی های، هاشمی/IR67418-110-3222 (هاشمی/IR-22) و هاشمی/ندا، که در آنها هاشمی والد تکرار شونده بود، طی دو سال (۱۳۸۸ و ۱۳۸۹) برای تعیین QTL های کنترل کننده ارتفاع بوته، روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و طول دوره رشد و عملکرد دانه و نقش اپیستازی و اثر متقابل QTL در محیط استفاده گردید. لاین‌های جمعیت هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا به ترتیب با ۶۱ و ۶۵ جفت آغازگرهای ریزماهواره، با توزیع روی کلیه کروموزوم‌ها، آزمون و نقشه ژنتیکی به طول ۱۱۰۳/۵ و ۱۲۶۰/۵ سانتی مورگان حاصل شد. برای هر یک از صفات مورد بررسی در جمعیت هاشمی/IR-22 در هر سال چهار تا پنج QTL، با تکرار حداقل دو QTL طی دو سال برای هر صفت، و پوشش ۵/۶ تا ۳۷ درصد از تنوع فنوتیپی شناسایی شدند. در جمعیت هاشمی/ندا تعداد QTL شناسایی شده در هر سال سه تا چهار، با تکرار حداقل یک QTL طی دو سال برای هر صفت و پوشش ۵/۱ تا ۴۳/۲ درصد از تنوع فنوتیپی صفات بود. مقایسه موقعیت QTL در دو جمعیت نشان داد که به جز QTL ارتفاع بوته در مجاورت نشانگر RM234 روی کروموزوم ۷ و QTL عملکرد مجاور نشانگر RM3337 روی کروموزوم شماره ۴، سایر آنها جایگاه یکسانی نداشتند که نقش عمده زمینه ژنتیکی در بروز اثر QTL را نشان می‌دهد. در هر جمعیت وجود QTL هایی که بطور همزمان یک یا چند تا از صفات ارتفاع بوته، روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد و عملکرد را کنترل می‌کردند، دال بر چند اثری بودن QTL و یا پیوستگی ژن‌های کنترل کننده این صفات بود. در جمعیت هاشمی/IR-22 دو QTL دارای اثر اصلی روی کروموزوم‌های ۶ و ۸ برای طول دوره رشد و یک QTL روی کروموزوم ۸ برای عملکرد دانه و در جمعیت هاشمی/ندا یک QTL روی کروموزوم ۶ برای ۵۰ درصد خوشه دهی و طول دوره رشد و یک QTL روی کروموزوم ۳ برای عملکرد دانه در اثر متقابل QTL و محیط مشارکت داشتند. در هر جمعیت برای هر یک از صفات، حداقل یک جفت QTL با اثرات اپیستازی شناسایی گردید.

واژه‌های کلیدی: اپیستازی، برنج، چنداثری، کروموزوم و مکان ژنی.

تاریخ دریافت: ۱۳۹۰/۴/۲۹ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۰/۱۰/۲۸

۱- عضو هیات علمی موسسه تحقیقات برنج کشور

۲- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه شهرکرد. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: s_hoshmand@yahoo.com)

۳- عضو هیات علمی پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی منطقه شمال کشور

مقدمه

با توجه به بارندگی های انتهای فصل زراعت برنج در استان های گیلان و مازندران که دارای بیشترین سطح زیر کشت برنج در کشور می باشند، توجه به زودرسی و طول دوره رشد گیاه ضروری است. اغلب ارقام برنج محلی پابلند بوده، کودپذیری پایینی داشته و در پی باران های پایان فصل دچار ورس و کاهش عملکرد می شوند، بنابراین نیاز به ارقام پر محصول و توسعه برداشت ماشینی برنج ضرورت شناسایی ارقامی با ارتفاع مناسب، زودرس و عملکرد مناسب، به عنوان یکی از اهداف مهم در برنامه های معرفی ارقام جدید محسوب می شود.

ارتفاع بوته در گیاه برنج و صفات فنولوژیکی از جمله زمان خوشه دهی و طول دوره رشد از لحاظ ژنتیکی صفاتی کمی هستند که علاوه بر کنترل توسط تعداد زیادی ژن و اثرات اپیستازی، تحت تأثیر شرایط محیطی نیز قرار گرفته و اثر متقابل ژنوتیپ و محیط در بیان ژن های کنترل کننده آن ها نقش دارند (Gomez et al., 2006; Zhang et al., 2009). گزارش های مختلف حاکی از کنترل این صفات توسط مکان های ژنی مختلف می باشد. یانگ و همکاران (Yang et al., 2006) با بررسی ارتفاع بوته برنج در پنج مرحله رشدی، هفت QTL برای ارتفاع گیاه روی کروموزوم های ۶ (سه مورد)، ۷، ۸ و ۹ (دو مورد) را در یک جمعیت اینبرد لاین نوترکیب مکان یابی نمودند. یانو و ساساکی (Yano and Sasaki, 1997) ژن های Hd1 تا Hd5 را مسئول گلدهی و طول دوره رشد گیاه معرفی کردند. ژانگ و همکاران (Zhang et al., 2009) با استفاده از جمعیت های اینبرد لاین نوترکیب و BC₄F₂، یک QTL بزرگ اثر روی کروموزوم ۷ مؤثر بر ارتفاع بوته و زمان گل دهی مکان یابی کردند که بیش از ۸۰ درصد از تنوع فنوتیپی این دو صفت را پوشش می داد. نوون و همکاران (Known et al., 2008) با بررسی ۲۳۱ لاین برنج نوترکیب QTL های کنترل کننده عملکرد و

اجزای عملکرد را روی کروموزوم های ۳ و ۷ شناسایی کردند. هیگاشی و ایزاوا (Higashi and Izawa, 2011) گزارش کردند که ژن های Hd1 و EHd1 علاوه بر کنترل خروج خوشه در گیاه برنج و کنترل زمان خوشه دهی و پر شدن دانه ها، روی عملکرد دانه نیز تأثیر می گذارد. در مطالعات مرتبط با تعیین QTL صفات گیاهی برنج که در چند محیط و یا در زمینه های ژنتیکی مختلف صورت گرفته، عدم ثبات این QTL ها از محیطی به محیط دیگر و یا از جمعیتی به جمعیت دیگر گزارش شده است (Lin et al., 2003, Hittalmani et al., 2003, Liu et al., 2007). عدم ثبات QTL در جوامع مختلف می تواند ناشی از زمینه ژنتیکی (اپیستازی)، تفاوت در دسته های والدینی مورد استفاده در ساخت جمعیت ها (تفکیک دسته های متفاوتی از QTL ها) سطح متفاوتی از خویش آمیزی موجود در جوامع و اندازه جمعیت باشد. در این بین اهمیت اپیستازی در ژنتیک کلاسیک و همچنین مطالعات QTL مورد توجه قرار گرفته است (Hittalmani et al., 2003, Liu et al., 2007). نادیده گرفتن این بخش از عوامل کنترل کننده صفات کمی هر چند مدل های آماری مطرح را ساده می نماید، اما باعث انحراف در برآورد موقعیت و اثر QTL خواهد شد. عدم ثبات QTL ها در محیط های مختلف می تواند ناشی از اثر متقابل آن ها با محیط باشد. لیو و همکاران (Liu et al., 2007) در یک جمعیت دابلد هاپلوئید برنج طی دو فصل زارعی، اثرات اپیستازی و اثرات متقابل QTL در محیط را در صفت طول دوره رشد برنج بررسی کردند و از چهارده QTL شناسایی شده، تعداد پنج جفت ژن دارای اثرات اپیستازی، دو QTL دارای اثرات افزایشی و یک جفت اثر متقابل QTL با محیط بودند.

در این آزمایش با بهره گیری از دو جمعیت تلاقی برگشتی پیشرفته حاصل از تلاقی ژنوتیپ های ایرانی - خارجی (لاین های BC₂F₄ حاصل از تلاقی هاشمی / IR67418-110-3222 و ایرانی (محلی) - ایرانی (اصلاح

شده) (لاین های BC_2F_4 حاصل از تلاقی هاشمی / ندا) که دارای یک والد مشترک (هاشمی) می باشند و ارزیابی آنها در دو سال زراعی ضمن مکان یابی ژن های کنترل کننده (QTL) ارتفاع بوته، روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، طول دوره رشد، عملکرد و عملکرد، به برآورد اثرات اپیستازی مکان های ژنی و اثرات متقابل آنها با محیط پرداخته شده است.

مواد و روش ها

در این تحقیق از دو جمعیت ژنتیکی حاصل از تلاقی برگشتی پیشرفته BC_2F_4 استفاده گردید. جمعیت اول شامل ۱۴۴ لاین حاصل از تلاقی هاشمی / IR67418-110-32222 (که برای اختصار IR-22 نامیده می شود) و جمعیت دوم شامل ۱۱۵ لاین حاصل از تلاقی هاشمی / ندا بود که در هر دو جمعیت رقم هاشمی والد تکرار شونده در دو بار تلاقی برگشتی بود. این دو جمعیت در سال ۱۳۸۸ و نسل بعد آنها در سال مورد ۱۳۸۹ ارزیابی قرار گرفتند. هاشمی یکی از ارقام محلی ایرانی با کیفیت پخت مطلوب است که در سطح وسیعی از مزارع استان گیلان کشت می شود و دارای ارتفاع بوته نسبتاً بلند (حدود ۱۴۰ سانتی متر)، حساس به ورس و با کودپذیری پایین است. لاین IR-22 از لاین های خالص ارسالی از موسسه بین المللی تحقیقات برنج (IRRI) می باشد که دارای ارتفاع بوته متوسط تا کوتاه (حدود ۹۵ سانتی متر) بوده و برای کشت ماشینی مناسب است. ندا یک رقم اصلاحی ایرانی حاصل از تلاقی IR24/Hasansaraiee//Sangetarom می باشد. والد های دهنده دو جمعیت مقاوم به ورس بوده و تا حد زیادی قابلیت کودپذیری داشته و در شرایط مناسب محصول بالایی تولید می کنند، هر چند از لحاظ کیفیت پخت چندان مورد توجه نمی باشند. هر یک از جمعیت های مورد نظر طی دو سال در آزمایش مزرعه ای در موسسه تحقیقات برنج کشور در رشت در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در ۳ تکرار

کشت شدند. مساحت هر واحد آزمایشی ۶ متر مربع و فواصل نشاکاری ۲۵×۲۵ سانتی متر بود. صفات مورد ارزیابی شامل روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، طول دوره رشد، ارتفاع بوته و عملکرد بود. تعداد روز از زمان بذرپاشیدر خزانه تا زمانی که در هر واحد آزمایشی حدود ۵۰ درصد خوشه ها از غلاف برگ پرچم خارج شده بودند، به عنوان روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی در نظر گرفته شد. تعداد روز از بذرپاشی تا رسیدگی فیزیولوژیک نیز به عنوان طول دوره رشد لحاظ گردید. ارتفاع بوته در هر واحد آزمایشی از میانگین گیری ارتفاع ۱۰ بوته در مرحله رسیدگی کامل بدست آمد. در هر کرت پس حذف حاشیه ها، برداشت از متن کرت به مساحت ۳/۷۵ متر مربع انجام و پس از خرمکوبی و رساندن رطوبت شلتوک به ۱۴ درصد، عملکرد هر ژنوتیپ برحسب کیلوگرم در هکتار محاسبه شد. در سال اول و در مرحله پنجه زنی از مخلوط نمونه های برگي حداقل ده بوته در هر واحد آزمایشی برداشت و استخراج DNA از آنها به روش CTAB با تغییرات جزئی (Murray and Thompson, 1980) انجام شد. کمیت و کیفیت DNA استخراج شده روی ژل آگارز یک درصد و با استفاده از دستگاه الکتروفورز افقی تعیین گردید. حدود ۳۰۰ جفت آغازگر ریز ماهواره بر اساس نقشه (Temnykh et al. 2000, McCouch et al. 2002) به نحوی انتخاب شدند که توزیع مناسبی روی کلیه کروموزم ها داشته باشند. این نشانگرها ابتدا روی والدین دو جمعیت آزمون شدند. واکنش زنجیره ای پلیمرز با استفاده از دستگاه ترموسایکلر (Biometra, Germany) و در حجم ۱۰ میکرولیتر انجام گردید. برای جداسازی باندها از ژل پلی آکریل آمید واسرشته ساز ۶ درصد و ژل آگارز ۳ درصد استفاده شد. از بین جفت آغازگرهای ریز ماهواره آزمون شده بر والدین تعداد ۶۱ و ۶۵ جفت به ترتیب بین هاشمی - IR-22 و هاشمی - ندا چند شکلی قابل امتیازدهی نشان دادند که از این بین ۲۵ جفت آغازگر در دو جفت

والدین جمعیت ها مشترک بود. بر مبنای سهم ژنوم والد گیرنده، هتروزیگوت و والد دهنده آزمون مربع کای (χ^2) برای نسل BC₂F₄ با نسبت ۸۴:۶:۱۰ انجام شد و ۵۹ و ۶۲ جفت آغازگر به ترتیب در دو جمعیت هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا از نسبت مربوطه تبعیت کردند. این آغازگرها در دو جمعیت کل کروموزم ها را در بر می گرفتند و در هر کروموزم بین ۲ تا ۸ و ۲ تا ۹ جفت آغازگر به ترتیب در دو جمعیت هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا قرار داشت. از تابع نقشه یابی کازومبی برای تهیه نقشه پیوستگی هر جمعیت استفاده شد. طول نقشه ژنتیکی در دو جمعیت هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا به ترتیب ۱۱۰۳/۵ و ۱۲۶۰/۵ سانتی مورگان بود.

نتایج با استفاده از نرم افزارهای، Map Manager WinQTL Cart (Wang et al., (Manly et al., 2001) QTLNETWORK ver. 2.0 (Yang and Zhu, 2006) و 2005 تجزیه شد. با استفاده از نرم افزار اول نقشه ژنتیکی هر جمعیت تهیه گردید. در هر جمعیت از نرم افزار WinQTL Cart جهت تعیین QTL های مرتبط با صفات مورد مطالعه به روش مکان یابی فاصله ای مرکب (Zeng et al., 1994) برای هر سال به طور جداگانه استفاده گردید. نرم افزار QTLNETWORK جهت مکان یابی QTL ها در هر جمعیت در سال های مختلف بطور همزمان بکار گرفته شد. سپس تجزیه همزمان داده ها به روش الگوریتم Markov chain Monte Carlo (MCMC) ارائه شده توسط وانگ و همکاران (Wang et al., 1994) برای شناسایی QTL های دارای اثر متقابل با محیط انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس ساده برای هر سال و تجزیه مرکب برای دو سال نشان داد که لاین های هریک از جمعیت ها از نظر روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، طول دوره رشد، ارتفاع بوته و عملکرد اختلاف معنی دار ($p \leq 0.001$) داشتند که بیانگر تنوع ژنتیکی درون هر

یک از جوامع مورد مطالعه برای این صفات می باشد (داده ها ارائه نشده اند). میانگین والدین و لاین های جمعیت ها نشان داد که رقم هاشمی به عنوان والد تکرار شونده دو جمعیت (با میانگین ۱۳۷/۱ سانتی متر برای دو سال) بطور معنی داری ($p \leq 0.001$) نسبت به والد های دهنده دو جمعیت یعنی IR-22 (با میانگین ۹۵/۱ سانتی متر برای دو سال) و ندا (با میانگین ۱۱۰/۳ سانتی متر برای دو سال) ارتفاع بیشتری داشت (جدول ۱). رقم هاشمی با میانگین ۹۱/۵ روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و ۱۱۴/۸ روز تا رسیدگی کامل نسبت به دو والد دیگر زودتر به خوشه رفته و زودرس تر بوده است. همچنین رقم هاشمی (با میانگین ۳۹۹۰ کیلو گرم در هکتار) نسبت به رقم ندا (۸۷۰۰ کیلو گرم در هکتار) و لاین IR-22 (۹۲۸۰ کیلو گرم در هکتار) دارای عملکرد کمتری بوده است. لاین های حاصل از تلاقی در دو جمعیت برای صفات مورد بررسی میانگین حد فاصل دو والد را داشتند. دامنه تغییرات صفات در دو جمعیت و طی دو سال مورد بررسی نشان داد که برخی از لاین ها نسبت به والدین ارزش بیشتر یا کمتری داشتند که بیانگر وجود تفکیک متجاوز برای هر چهار صفت در دو جمعیت می باشد (جدول ۱). این موضوع در توزیع فراوانی لاین ها (داده ها ارائه نشده اند) نیز مشهود بود. گستردگی دامنه داده های هر صفت در هر یک از جمعیت ها دلیل بر وجود بیش از یک مکان ژنی در کنترل این صفات می باشد که با گزارشات قبلی (Gomez et al., 2006) در این مورد مطابقت دارد. مکان یابی ژن های کنترل کننده صفات به روش فاصله ای مرکب، که بطور سالانه (هر محیط جداگانه) به شناسایی QTL صفات می پردازد (Wang et al., 2006)، برای جمعیت هاشمی/IR-22 در سال اول چهار QTL و در سال دوم پنج QTL برای ارتفاع بوته مکان یابی نمود (جدول ۲). این QTL ها بین ۲/۳۱ تا ۶/۸۶ سانتی متر بر ارتفاع بوته در این جمعیت موثر بودند. در جمعیت هاشمی/ندا سه QTL، در سال اول روی

جدول ۱- میانگین ($\pm$ انحراف معیار) صفات گیاهی در جمعیت های برنج حاصل از تلاقی هاشمی/IR-22 و هاشمی/ ندا (۱۳۸۹ و ۱۳۸۸)
Table 1. Means ($\pm$ S.D) for plant characteristics in Hashemi/IR67418-110-322 and Hashemi /Neda rice population (2009 and 2010)

صفات گیاهی Plant characteristics	سال Year	والدین Parents		Hashemi/IR67418-110-322				Hashemi/Neda		
		هاشمی Hashemi	IR67418-110-322	ندا Neda	میانگین Average	دامنه Range	LSD _{0.05}	میانگین Average	دامنه Range	LSD _{0.05}
ارتفاع بوته Plant height (cm)	2009	138.5	95.3	110.8	115.99 $\pm$ 17.68	58.33- 147.0	4.23	21.1 $\pm$ 123.3	85.0-158.0	6.11
	2010	135.6	94.9	109.7	114.59 $\pm$ 16.95	57.64- 148.5	3.87	19.1 $\pm$ 121.3	89.3-155.2	5.18
	Mean میانگین	137.05	95.1	110.25	115.3 $\pm$ 16.95	57.82-147.2	3.12	15.4 $\pm$ 123.3	86.6-157.0	4.11
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی Days to 50% heading	2009	89.1	112.0	105.3	16.07 $\pm$ 105.9	86.1-136.0	4.12	10.17 $\pm$ 99.95	89.1-129	3.65
	2010	93.98	117.65	103.22	18.98 $\pm$ 109.1	89.3-140.0	4.92	17.98 $\pm$ 106.0	79.31-132	4.16
	Mean میانگین	91.54	114.83	104.26	10.298 $\pm$ 107.5	88.1-138.5	3.65	9.12 $\pm$ 103.0	81.4-150.2	3.15
طول دوره رشد Growth duration (Day)	2009	119.1	142.3	135.2	26.18 $\pm$ 137.2	116-169	7.03	16.05 $\pm$ 131.1	118-151	6.26
	2010	123.2	148.8	137.33	29.36 $\pm$ 139.1	118-169	8.29	23.14 $\pm$ 134.3	110-156	7.68
	Mean میانگین	121.15	145.55	136.265	18.31 $\pm$ 138.2	118.5-168.5	5.12	13.19 $\pm$ 132.7	112.3-152.0	5.02
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	2009	3.98	9.26	8.65	4.52 $\pm$ 2.03	1.02-9.65	1.32	4.09 $\pm$ 1.64	1.01-8.81	0.99
	2010	4.01	9.31	8.75	4.62 $\pm$ 2.14	1.23-9.75	1.24	4.21 $\pm$ 1.34	1.32-8.98	1.02
	Mean میانگین	3.99	9.28	8.70	4.59 $\pm$ 1.98	1.01-9.77	1.23	4.12 $\pm$ 1.48	1.00-8.99	1.01

جدول ۲- مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات در جمعیت برنج حاصل از تلاقی هاشمی/IR-22 (۱۳۸۹ و ۱۳۸۸)

Table 2. QTLs for plant characteristics in Hashemi/IR67418-110-322 rice population (2009 and 2010)

صفات گیاهی	سال	مکان ژنی	کروموزوم	نشانگر های حاشیه	موقعیت	اثرات افزایشی				
Plant characteristics	Year	QTL ^A	Chromosome	Marker interval	Sit(CM)	A	R ² _a %	LOD		
ارتفاع بوته Plant height (cm)	2009	ph7-1	7	RM7338-RM21734	131.5	2.27	9.8	2.66		
		ph7-2	7	RM6420-RM234	396.6	-5.49	18.7	3.01		
		ph8	8	RM6421-RM515	169.8	6.03	37.0	3.71		
		ph12	12	RM19-RM27782	39.0	-3.62	11.0	2.54		
	2010	Ph5-1	5	RM161-RM274	239.2	3.67	5.6	3.01		
		ph7-1	7	RM7338-RM21734	124.5	2.31	11.3	4.44		
		ph7-2	7	RM6420-RM234	398.8	-4.13	19.2	4.9		
		Ph7-3	7	RM7564-RM6420	305.3	-6.86	8.2	3.05		
		ph8	8	RM6421-RM515	165.8	5.41	35.6	5.32		
		2009	ht6-1	6	RM50-RM2523	113.3	6.17	28.8	8.19	
			ht6-2	6	RM2523-RM3183	179.1	-5.81	19.7	7.61	
			ht7	7	RM7338-RM21734	117.5	2.63	6.3	4.27	
ht8-1	8		RM6421-RM515	163.8	-4.28	13.1	6.61			
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی Days to 50% heading	2010	ht8-2	8	RM515-RM1109B	262	-3.16	7.7	5.78		
		ht6-1	6	RM50-RM2523	114.3	9.60	24.6	9.98		
		ht6-2	6	RM2523-RM3183	182.1	-8.21	20.7	8.53		
		ht8-1	8	RM6421-RM515	1659	-6.78	14.6	7.56		
		ht8-2	8	RM515-RM1109B	260.2	-5.82	10.4	7.30		
		2009	gp6-1	6	RM50-RM2523	122.3	4.49	30.7	7.98	
			gp6-2	6	RM2523-RM3183	179.1	4.69	18.2	6.89	
			gp7	7	RM7564-RM6420	118.5	-5.65	10.2	6.5	
طول دوره رشد Growth duration (day)	2010		gp8	8	RM6421-RM515	167.8	-2.33	8.8	5.8	
		gp2	2	RM5390-RM13606	68.31	-4.89	20.6	7.62		
		gp3	3	RM3716-RM15303	1	-5.05	18.5	7.31		
		gp6	6	RM50-RM2523	125.7	1.74	24.9	8.52		
		gp7-1	7	RM21734-RM7564	257.3	-5.06	12.5	7.01		
		gp7-2	7	RM8015-RM7338	60	-1.97	14.3	7.22		
		عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	2009	y4	4	RM3337-RM7051	83.9	1.61	12.96	2.96
				y6	6	RM2523-RM3183	211.1	0.81	9.89	2.89
y7-1	7			RM7338-RM21734	24.6	0.78	8.60	2.86		
y7-2	7			RM7564-RM6420	304.3	1.98	15.57	3.1		
2010	y8		8	RM1109B-RM7356	335.4	-2.31	18.50	4.1		
	y2		2	RM5390-RM13606	84	-0.95	15.58	3.35		
	y6		6	RM2523-RM3183	121.4	1.38	16.6	3.60		
	y7		7	RM7564-RM6420	303.4	2.37	23.5	4.20		

A: The bold QTLs were observed in both years

A: مکان‌های ژنی پررنگ در هر دو سال مشاهده شده‌اند

(Yang *et al.*, 2006) گزارش شده است.

نتایج حاصل از تجزیه فاصله‌ای مرکب برای تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی در جمعیت هاشمی/IR-22 نشان داد در هر دو سال چهار QTL مشابه روی کروموزوم‌های ۶ و ۸ (هر کدام دو QTL) در کنترل این صفت نقش دارند (جدول ۲). بیشترین میزان اثر افزایشی تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی در هر دو

کروموزوم‌های ۲، ۵ و ۷ و در سال دوم روی کروموزوم‌های ۱، ۵ و ۷ برای ارتفاع بوته مکان‌یابی گردید که دو QTL آخر (روی کروموزوم‌های ۵ و ۷) در هر دو سال مشابه بودند (جدول ۳). وجود مکان‌های ژنی ارتفاع بوته برنج روی کروموزوم شماره ۵ (Gomez *et al.*, 2006)، کروموزوم شماره ۷ (Yang *et al.*, 2006, Zhang *et al.*, 2009) و کروموزوم شماره ۸

جدول ۳- مکان های ژنی کنترل کننده صفات گیاهی در جمعیت برنج حاصل از تلاقی هاشمی / ندا (۱۳۸۸ و ۱۳۸۹)

Table 3. QTLs for plant characteristics in Hashemi /Neda rice population (2009 and 2010)

صفات گیاهی Plant characteristics	سال Year	مکان ژنی QTL	کروموزوم Chromosome	نشانه های حاشیه Marker interval	موقعیت Sit (cM)	اثرات افزایشی A	R ² %	LOD
ارتفاع بوته Plant height (cm)	2009	<i>ph2</i>	2	RM13380-M13863	57.9	3.23	15.6	3.5
		<i>ph5</i>	5	RM274-RM31	297.1	2.21	10.3	3.2
		<i>ph7</i>	7	RM234-RM1364	401.2	-8.61	41.5	7.5
	2010	<i>Ph1</i>	1	RM9-RM2318	128.9	-1.04	8.0	4.5
		<i>Ph5</i>	5	RM274-RM31	296.1	3.24	12.5	5
		<i>Ph7</i>	7	RM234-RM1364	400.3	-10.20	43.2	8.2
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی Days to 50% heading	2009	<i>ht1</i>	1	RM9-RM2318	129.3	-4.11	14.2	4.30
		<i>ht4</i>	4	RM16937-RM3337	212.8	-3.13	10.3	4.21
		<i>ht5</i>	5	RM274-RM31	262.9	-5.15	17.3	5.12
	2010	<i>ht5-1</i>	5	RM173-RM274	220.1	-3.0	12.5	5.30
		<i>ht5-2</i>	5	RM274-RM31	262.9	-4.12	13.6	5.90
		<i>ht6</i>	6	RM217-RM225	10.9	7.12	28.6	7.00
		<i>ht8</i>	8	RM27181-RM6075	205.6	5.02	20.3	6.20
طول دوره رشد Growth duration (day)	2009	<i>gp 4</i>	4	RM16937-RM3337	214.1	-1.98	5.1	4.61
		<i>gp 5</i>	5	RM274-RM31	263.1	-2.21	8.2	4.81
		<i>gp6</i>	6	RM217-RM225	11.2	6.13	20.1	6.10
		<i>gp7</i>	7	RM20938-RM21236	10.1	-3.98	16.2	5.20
	2010	<i>gp6</i>	6	RM217-RM225	12.2	7.02	26.2	6.81
		<i>gp7</i>	7	RM20938-RM21236	10.6	-4.13	17.3	5.50
		<i>gp8</i>	8	RM27181-RM6075	139.2	5.02	19.2	6.52
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	2009	<i>y2</i>	2	RM452-RM13380	5.01	0.68	8.10	3.8
		<i>y3</i>	3	RM231-RM5761	46.4	0.98	14.51	3.9
		<i>y7</i>	7	RM214-RM234	200.3	-1.32	16.3	4.2
		<i>y8</i>	8	RM2718-RM6075	191.4	2.21	20.5	5
	2010	<i>y4</i>	4	RM16937-RM3337	43.5	1.02	11.8	4.1
		<i>y7</i>	7	RM214-RM234	201.8	-1.99	18.2	4.5
		<i>y8</i>	8	RM2718-RM6075	192.4	2.66	21.32	5

A: The bold QTLs were observed in both years

A: مکان های ژنی پر رنگ در هر دو سال مشاهده شده اند

طول دوره رشد برنج نقش داشته اند شناسایی کردند. شناسایی QTL مرتبط با طول دوره رشد برنج روی کروموزوم های ۲، ۳، ۴، ۶، ۷ و ۸ توسط لیو و همکاران (Liu et al., 2007) نیز گزارش گردیده است. در جمعیت هاشمی / IR-22 در سال اول پنج و در سال دوم سه QTL بر عملکرد موثر بودند. در این جمعیت این QTL ها بین ۸/۶۰ (y7-1 در سال اول) تا ۲۳/۵۰ درصد (y7 در سال دوم) از تنوع فوتویی این صفت را پوشش می دادند (جدول ۲). در جمعیت هاشمی / ندا در سال اول QTL هایی روی کروموزوم های ۲، ۳، ۷ و ۸ و در سال دوم روی کروموزوم های ۴، ۷ و ۸ شناسایی گردیدند که بر عملکرد دانه از ۶۸۰ تا ۲۶۶۰ کیلوگرم

سال مربوط به یکی از QTL های روی کروموزوم های ۶ واقع در فاصله (حد فاصل RM274-RM31) اثر خود را در هر دو سال بروز داده و باعث کاهش ۵/۲ و ۴/۱ روز در این صفت (به ترتیب در سال اول و دوم) گردید. تجزیه فاصله ای مرکب همچنین منجر به شناسایی ۴ و ۳ مکان ژنی (به ترتیب در سال اول و دوم) برای طول دوره رشد در این جمعیت گردید که دو QTL روی کروموزوم های ۶ و ۷ در هر دو سال مشترک بودند و به ترتیب منجر به افزایش (میانگین ۶/۶ روز) و کاهش (میانگین ۴ روز) طول دوره رشد شدند. یانو و ساساکی (Yano and Sasaki, 1997) نیز مکان های ژنی روی کروموزوم ۷ و ۸ را که در کنترل زمان گلدهی و

رشد را کنترل می نمایند. تأثیر همزمان یک QTL بر دو یا چند صفت می تواند ناشی از پیوستگی بالای مکان های ژنی متفاوت کنترل کننده این صفات و یا اثر پلیوتروپی یک مکان ژنی باشد که بطور همزمان چند صفت را کنترل می کند. لازم به ذکر است مشابهت در مکان های ژنی صفات روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، طول دوره رشد و ارتفاع بوته با عملکرد ضمن اینکه بیانگر پیوستگی مکان های ژنی این صفات با عملکرد و یا چند اثری مکان ژنی برای این ویژگی ها را نشان می دهد، توجه کننده همبستگی و ارتباط بین عملکرد و صفات مذکور نیز می باشد. در گیاه برنج وجود QTL هایی که بطور همزمان ارتفاع بوته و خوشه دهی (Zhang et al., 2006)، تاریخ گل دهی و طول دوره رشد (Zhang et al., 2009, Nonoue et al., 2008) را تحت تأثیر قرار می دهند، گزارش شده است. نتایج تحقیقات اخیر نیز منجر به شناسایی و جدا سازی

در هکتار موثر بودند (جدول ۳). از این بین، QTL شناسایی شده عملکرد روی کروموزوم ۴ در دو جمعیت در موقعیت مشابهی قرار داشت.

وجود مکان های ژنی کنترل کننده عملکرد روی کروموزوم ۲ توسط (Guo et al., 2005, Thomson et al., 2003) کروموزوم ۳ (Guo et al., 2005, Thomson et al., 2003) کروموزوم ۴ (Liu et al., 2008, Nonoue et al., 2008) کروموزوم ۶ (Guo et al., 2005, Thomson et al., 2003) کروموزوم ۷ (Nonoue et al., 2008, Liu et al., 2008, Xue et al., 2008, Guo et al., 2005, Wei et al., 2010, Fu et al., 2010, Liu et al., 2011) گزارش شده است. مکان های ژنی که بطور همزمان بیش از یک صفت را تحت تأثیر قرار دادند در جدول ۴ ارائه شده اند. در هر دو جمعیت کروموزوم ۶ حامل QTL هایی است که بطور همزمان روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و طول دوره

جدول ۴- چند اثری یا پیوستگی QTL ها برای صفات گیاهی در جمعیت های برنج تلاقی هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا
Table 4. Pleiotropic or linked QTLs detected for plant characteristics contributing in Hashemi/IR-22 and Hashemi/Neda rice populations

کروموزوم Chromosome	نشانهگر مجاور Flank Marker	صفات گیاهی Plant characteristics	جمعیت Population	R ² % دامنه Range of R ² %
6	RM50	روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد Days to 50% heading, Growth duration	Hashemi/IR-22	28.8-30.7
6	RM2523	روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد، عملکرد Days to 50% heading, Growth duration, Yield	Hashemi/IR-22	2.89-20.7
7	RM6420	ارتفاع بوته، دوره رشد، عملکرد Plant height, Growth duration, Yield	Hashemi/IR-22	3.1-19.2
7	RM7338	ارتفاع بوته، دوره رشد، عملکرد Plant height, Growth duration, Yield	Hashemi/IR-22	2.66-14.3
8	RM515	ارتفاع بوته، روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد Plant height, Days to 50% heading, Growth duration	Hashemi/IR-22	8.8-37.0
1	RM9	ارتفاع بوته، روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی Plant height, Days to 50% heading	Hashemi/Neda	10.2-18.7
4	RM16937	روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد، عملکرد Days to 50% heading, Growth duration, Yield	Hashemi/Neda	4.1-10.3
5	RM247	ارتفاع بوته، روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد Plant height, Days to 50% heading, Growth duration	Hashemi/Neda	8.2-17.3
6	RM217	روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد Days to 50% heading, Growth duration	Hashemi/Neda	20.1-28.6
7	RM234	ارتفاع بوته، عملکرد Plant height, Yield	Hashemi/Neda	4.2-8.2
8	RM27181	روزتا ۵۰ درصد خوشه دهی، دوره رشد Days to 50% heading, Growth duration	Hashemi/Neda	19.2-20.3

مکان ژنی روی کروموزوم شماره ۸ شده است که دارای اثرات پلیوتروپیک بوده و همزمان صفات ارتفاع بوته، دوره رشد و تعداد دانه در خوشه و عملکرد را کنترل می کند (Wei et al., 2010, Yan et al., 2011).

مقایسه QTL های هر صفت در دو جمعیت مورد بررسی نشان داد که در هر دو جمعیت QTL هایی روی کروموزوم های ۵ و ۷ برای ارتفاع بوته، ۶ و ۷ برای ۵۰ درصد خوشه دهی و کروموزوم های ۶، ۷ و ۸ برای طول دوره رشد و کروموزوم های ۲، ۴، ۷ و ۸ برای عملکرد وجود داشتند (جدول های ۲ و ۳)، اما به نظر می رسد که صفات مورد بررسی توسط QTL هایی با بروز متفاوت در دو جمعیت کنترل می شوند، زیرا از این بین تنها دو QTL شناسایی گردید که در هر دو جمعیت مشترک بودند که یکی از آنها روی کروموزوم ۵ و مجاور نشانگر RM274 در هر دو جمعیت بر ارتفاع بوته موثر بوده و دیگری یک QTL روی کروموزوم شماره ۴ مجاور نشانگر RM3337 که در هر دو جمعیت عملکرد دانه را کنترل می کرد. در حالی که رقم هاشمی در هر دو جمعیت به عنوان والد تکرار شونده شرکت نموده است. عدم تکرارپذیری QTL های یکسان در دو جمعیت را ناشی از می توان ناشی از تفاوت ژنتیکی دو والد غیرتکرار شونده (ندا و IR67418-110-32222) دانست که با توجه به اینکه یکی رقم ایرانی و دیگری از موسسه IRRI بوده است، دور از انتظار نیست. نقش زمینه ژنتیکی در بروز QTL های کنترل کننده صفات برنج توسط محققینی که جوامع مختلف را بطور همزمان مطالعه نموده اند از جمله می و همکاران (Mei et al., 2003) نیز مورد تایید قرار گرفته است. تجزیه همزمان دو سال داده ها (با استفاده از نرم افزار QTLNETWORK) برای ارتفاع بوته دو QTL را روی کروموزوم های ۷ و ۸ در جمعیت هاشمی/IR-22 و یک QTL روی کروموزوم ۷ در جمعیت هاشمی/ندا شناسایی کرد (جدول ۵). این QTL ها همچنین در تجزیه جداگانه هر سال (جدول های ۲ و ۳) نیز شناسایی شده بودند. در جمعیت هاشمی/IR-22 دو QTL روی کروموزوم های ۶ و ۸ بطور همزمان در کنترل هر دو صفت روز تا ۵۰ درصد

خوشه دهی و طول دوره رشد نقش داشتند. برای عملکرد دانه در این جمعیت نیز سه QTL شناسایی شدند که قبلاً نیز با روش مکان یابی فاصله ای مرکب شناسایی شده بودند. در جمعیت هاشمی/ندا نیز نقش یک QTL روی کروموزوم ۶ در کنترل دو ویژگی روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و طول دوره رشد در این تجزیه تأیید گردید. در این روش تجزیه، اثر متقابل هیچ یک از مکان های ژنی مطرح شده برای ارتفاع بوته در دو جمعیت و روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی در جمعیت هاشمی/IR-22 دارای اثرات متقابل معنی دار با محیط نبودند (جدول ۵). بنابراین بر اساس اطلاعات موجود می توان گفت این مکان های ژنی از پایداری مناسبی برخوردار بوده و مستقل از محیط می باشند و می توان آنها را برای انتخاب در جهت بهبود این صفات در برنج مورد توجه قرار داد. در مقابل برخی QTL ها با محیط اثر متقابل معنی دار نشان دادند. علاوه بر این بروز اثر یک QTL در یک سال و عدم بروز اثر آن در سال دیگر را می توان ناشی از تأثیر محیط بر آن ها دانست. وجود اثر متقابل بین محیط و QTL های کنترل کننده صفات برنج توسط سایر محققین از جمله هیتالمانی و همکاران (Hittalmani et al., 2003) برای ارتفاع بوته در یک جمعیت دابلد هاپلوئید، لیو و همکاران (Liu et al., 2007) برای صفت طول دوره رشد در جمعیت دابلد هاپلوئید و برای تاریخ خوشه دهی توسط لین و همکاران (Lin et al., 2003) و برای عملکرد توسط (Wei et al., 2010) گزارش شده است. نتایج این تجزیه نشان داد بروز اثر متقابل QTL و محیط تحت تأثیر نوع صفت و زمینه ژنتیکی نیز می باشد. به نحوی که در جمعیت هاشمی/IR-22، QTL حد فاصل نشانگرهای RM50-RM2523 (روی کروموزوم ۶) برای روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی با محیط اثر متقابل معنی دار نداشت، اما همین QTL برای طول دوره رشد با محیط اثر متقابل داشت. در مقابل QTL دیگری روی کروموزوم ۶ (حد فاصل نشانگرهای RM217-RM225) در جمعیت هاشمی/ندا برای هر دو ویژگی روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و طول دوره رشد با محیط اثر متقابل معنی دار داشت (جدول ۵). ایستازی یا اثر

نشان دادند، در هر دو جمعیت بیش از دو صفت دیگر بود (جدول ۶). در مجموع مقایسه QTL های اصلی (جدول های ۲ و ۳) و جفت QTL های مشارکت کننده در اپیستازی (جدول ۶) نشان داد که برخی از جفت QTL های مشارکت کننده در اپیستازی هر دو به عنوان QTL اصلی نیز شناسایی شده بودند، در حالی که در برخی موارد یکی از این جفت QTL ها و یا هیچیک به عنوان کنترل کننده صفت مطرح نبوده اند. از طرف دیگر هیچیک از QTL های مشارکت کننده در اپیستازی در دو جمعیت مشابه نبودند. این موضوع این فرضیه را تقویت می کند که بروز اپیستازی به محیط و زمینه ژنتیکی مورد بررسی وابسته است. جمع بندی کلی

متقابل بین ژن های غیر آلی به عنوان عامل مهمی در بروز فنوتیپی یک صفت و همچنین ایجاد تنوع ژنتیکی در یک جمعیت مطرح می باشد (Yu et al., 1997, Liu et al., 2007).

نتایج حاصل از الگوریتم MCMC به شناسایی QTL های متفاوت در دو جمعیت منجر شد که در بروز اثرات اپیستازی و اثر متقابل آن با محیط نقش داشتند (جدول ۶). در هر دو جمعیت جفت QTL هایی که برای روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی اپیستازی نشان دادند، با محیط نیز اثر متقابل معنی دار نشان دادند، هر چند میزان تنوعی که توسط این اثرات توجیه گردید جزئی بود. تعداد جفت QTL هایی که برای عملکرد دانه اپیستازی

جدول ۵- برآورد اثرات افزایشی (A) و افزایشی × محیط (AE) مکان های ژنی کنترل کننده صفات گیاهی در

جمعیت های برنج حاصل از تلاقی هاشمی/IR-22 و هاشمی/ندا (۱۳۸۹ و ۱۳۸۸)

Table 5. Estimated additive (A) and additive × environment (AE) interaction effects of QTLs for plant characteristics in Hashemi/IR-22 and Hashemi /Neda rice populations (2009 and 2010)

صفات گیاهی Plant characteristics	مکان ژنی QTL	نشانگرهای حاشیه Marker interval	موقعیت Sit (cM)	A ^a	AE ₁ ^b	AE ₂ ^c	R ² _a % ^d	R ² _{ae} ^e
Hashemi/IR-22 BILs population								
ارتفاع بوته Plant height	ph7	RM6420-RM234	390.1	-3.86	-	-	17.67	-
	ph8	RM6421-RM515	160.4	4.98	-	-	33.16	-
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی Days to 50% heading	ht6	RM50-RM2523	112.6	-7.79	-	-	2.38	-
	ht8	RM515-RM1109B	259.8	-4.21	-	-	1.07	-
طول دوره رشد Growth duration (day)	gp6	RM50-RM2523	120	4.67	-0.23	0.37	0.06	0.03
	gp8	RM6421-RM515	163	-3.35	-0.35	0.42	0.07	0.04
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	y6	RM2523-RM3183	208.2	990	-	-	5.98	-
	y7	RM7564-RM6420	300.3	1068	-	-	8.07	-
	y8	RM1109B-RM7356	330.4	-2370	365	-217	10.26	1.02
Hashemi/Neda BILs population								
ارتفاع بوته Plant height	ph7	RM234-RM1364	401.2	-4.23	-	-	12.51	-
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی Days to 50% heading	ht5	RM274-RM31	262.7	-5.02	-	-	3.21	-
	ht6	RM217-RM225	11.5	-8.64	-1.20	0.69	4.08	1.04
طول دوره رشد Growth duration (day)	gp6	RM217-RM225	11.2	6.03	-0.30	0.12	0.14	0.03
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha ⁻¹)	y3	RM231-RM5761	50.3	0.625	0.421	-0.375	2.83	0.19
	y7	RM214-RM234	198.8	-0.803	-	-	9.12	-
	y8	RM2718-RM6075	190.2	1.140	-	-	12.98	-

a: اثر افزایشی QTL، b: اثر متقابل افزایشی با محیط ۱، c: اثر متقابل افزایشی با محیط ۲، d: تنوع پوشش داده شده توسط اثر افزایشی، e: تنوع پوشش داده شده توسط اثر متقابل افزایشی با محیط

a: additive effect of the QTL, b: additive and environment interaction in E1, c: additive and environment interaction in E2, d: percentage of phenotypic variation explained by additive effect of the QTL. e: percentage of phenotypic variation explained by additive and environment interaction.

" مکان یابی ژن های کنترل کننده"

جدول ۶- برآورد اثرات اپیستازی (AA) و اثرات متقابل اپیستازی با محیط (AAE) در مکان های ژنی کنترل کننده صفات گیاهی در جمعیت های برنج حاصل از تلاقی هاشمی / IR-22 و هاشمی / ندا (۱۳۸۹ و ۱۳۸۸)

Table 6. Estimated epistasis (AA) and epistasis $\times$ environment interaction (AAE) effects of QTLs for plant characteristics (2009 and 2010)

صفات گیاهی	مکان ژنی	نشانگرهای حاشیه	موقعیت	مکان ژنی	نشانگرهای حاشیه	موقعیت	AA _{ij} ^a	R ² _{aa} ^b	AAE _{ij1} ^c	AAE _{ij2} ^d	R ² _{aae} ^e
Plant characteristics	QTL _i	Marker interval	Sit (cM)	QTL _j	Marker interval	Sit (cM)					
Hashemi/IR-22 BILs population											
ارتفاع بوته											
plant height	<i>ph2</i>	RM27-RM5390	3.2	<i>ph7</i>	RM7338-RM21734	62.2	8.53	0.15	-	-	-
Plant height											
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی	<i>ht1</i>	RM8101-R10402	12.2	<i>ht4</i>	RM303-RM131	113	3.56	0.91	-0.88	1.2	0.06
Days to 50% heading											
طول دوره رشد	<i>gp1</i>	RM8101-R10402	14.2	<i>gp4</i>	RM303-RM131	111.1	3.09	1.51	-	-	-
Growth duration (day)											
	<i>gp7</i>	RM7564-RM6420	110	<i>gp11</i>	RM26675-RM19	21.2	-6.65	3.09	-	-	-
	<i>y1</i>	RM10442-RM246	117.9	<i>y7</i>	RM6420-RM234	144.3	-964	1.60	-	-	-
عملکرد دانه	<i>y2-1</i>	RM5390-RM13606	35.9	<i>y5-1</i>	RM161-RM274	280.8	-295	1.10	10	-20	0.93
Grain yield (kg.ha ⁻¹)	<i>y2-1</i>	RM5390-RM13606	35.9	<i>y5-2</i>	RM18265-RM18677	139	-1984	2.81	-	-	-
	<i>y2-2</i>	RM6-RM14076	187.8	<i>y4</i>	RM7051-RM303	77.5	-932	1.30	-	-	-
Hashemi/Neda BILs population											
ارتفاع بوته											
Plant height	<i>ph1</i>	RM9-RM2318	128.2	<i>ph7</i>	RM234-RM1364	390.1	6.23	0.13	-	-	-
روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی	<i>ht4</i>	RM16937-RM3337	212.8	<i>ht6</i>	RM217-RM225	11.4	2.61	2.01	-0.63	-0.56	0.98
Days to 50% heading											
طول دوره رشد	<i>gp7</i>	RM20938-RM21236	10.1	<i>gp3</i>	RM200-RM14152	215.3	3.46	1.12	-	-	-
Growth duration (day)											
	<i>gp7</i>	RM20938-RM21236	10.1	<i>gp8</i>	RM27181-RM6075	139.4	4.29	2.90	-1.02	0.93	1.95
	<i>y3</i>	RM231-RM21234	47.2	<i>y8</i>	RM2718-RM6075	190.3	-0.87	1.10	-	-	-
عملکرد دانه	<i>y4</i>	RM16937-RM3337	45.3	<i>y8</i>	RM2718-RM6075	190.3	-0.98	2.30	0.03	-0.04	1.05
Grain yield (kg.ha ⁻¹)	<i>y1</i>	RM246-RM486	132.7	<i>y7</i>	RM214-RM234	200.2	0.355	0.98	-	-	-

a: اثر متقابل افزایشی در افزایشی (اپیستازی) جفت QTL ، b: تنوع پوشش داده شده توسط اپیستازی، c: اثر متقابل اپیستازی با محیط ۱، d: اثر متقابل اپیستازی با محیط ۲، e: تنوع پوشش داده شده توسط اثر متقابل اپیستازی با محیط

a: additive by additive epistasis effect of the pairs QTLs. b: percentage of phenotypic variation explained by epistasis effect. c: epistasis effect and environment interaction in E1. d: epistasis effect and environment interaction in E2. e: percentage of phenotypic variation explained by epistasis and environments interaction

اثر این QTL ها نشان داد. نتایج برآورد اثرات اپیستازی نشان داد که برخی از مکان‌های ژنی اگر چه دارای اثرات اصلی معنی‌دار نیستند، ولی در اثرات متقابل بین آللی ظاهر شده و اثر خود را از این طریق بر بیان ژن می‌گذارند.

سپاسگزاری

نگارندگان مراتب تقدیر و تشکر خود را از موسسه تحقیقات برنج کشور، پژوهشکده بیوتکنولوژی منطقه شمال کشور و دانشگاه شهرکرد که به اجرای این پژوهش کمک کردند، اعلام می‌دارند.

نتایج این تحقیق منجر به شناسایی برخی QTL های مشارکت کننده در کنترل ارتفاع بوته، روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و دوره رشد و عملکرد دانه در دو جمعیت برنج گردید. هر چند برخی از این QTL ها (مانند $ph7$ و $ph8$ در جمعیت هاشمی/IR-22) در یک جمعیت طی هر دو سال مورد بررسی بروز نمودند و توانستند در تجزیه همزمان داده‌ها نیز سهم بالایی از تنوع صفات را پوشش دهند، اما عدم تکرار قریب به اتفاق آن‌ها در جمعیت دیگر بیانگر نقش عمده زمینه ژنتیکی در بروز اثر این QTL ها می‌باشد. وجود اثر متقابل معنی‌دار با محیط برای برخی از این QTL ها و همچنین عدم تکرار برخی از آنها در هر دو سال نیز نقش محیط را در بروز

References

منابع مورد استفاده

- Fu Q., P.Zhang, L. Tan, Z. Zhu, D. Ma, Y. Fu, X. Zhan, H. Cai, and C. Sun. 2010. Analysis of QTLs for yield-related traits in Yuanjiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). Genet. Genom. 37: 147-157.
- Gomez, S. M., S. S. Kumar, P. Jeyaprakash, R. Suresh, K. R. Biji, N. Manikanda Boopathi, A. H. Price and R. Chandra Babu. 2006. Mapping QTLs linked to physio-morphological and plant production traits under drought stress in Rice (*Oryza sativa* L.) in the target environment. Am. J. Biochem. Biotechnol. 2(4): 161-169.
- Guo L. B., Y. Z. Xing, H. W. Mei, C. G. Xu, C. H. Shi, P. Wu, and L. J. Luo. 2005. Dissection of component QTL expression in yield formation in rice. Plant Breed. 124: 127-132.
- Higashi, N. E., and T. Izawa. 2011. Flowering time genes heading date 1 and early heading date 1 together control panicle development in rice. Plant Cell Physiol. 6: 1083-1094.
- Hittalmani, S., N. Huang, B. Courtois, R. Venuprasad, H. E. Shashidhar, J. Y. Zhuang, K. L. Zheng, G. F. Liu, G. C. Wang, J. S. Sidhu, S. Srivantaneeyakul, V. P. Singh, P. G. Bagali, H. C. Prasanna, G. McLaren and G. S. Khush. 2003. Identification of QTL for growth and grain yield related traits in rice across nine locations of Asia. Theor. Appl. Genet. 107: 679-690.
- Kwon, S. J., Y.C. Cho, S.W. Kwon, C. S. Oh, J. P. Suh, Y. S. Shin, Y. J. Kim, D. S. Holligan, R. Wessler, H. G. Hwang and S. N. Ahn. 2008. QTL mapping of agronomic traits using an RIL population derived from a cross between temperate Japonica cultivars in rice (*Oryza sativa* L.). Breed. Sci. 58: 271-279.
- Lin, H., Z. W. Liang, T. Sasaki and M. Yano. 2003. Fine mapping and characterization of quantitative trait loci Hd4 and Hd5 controlling heading date in rice. Breed. Sci. 53: 51-59.
- Liu, G., J. Yang, H. Xu and J. Zhu. 2007. Influence of epistasis and QTL $\times$ environment interaction on

- heading date of rice (*Oryza sativa* L.). J. Genet. Genom. 34 (7): 608-615.
- Liu L. L., X. Y. Yan, L. Jiang, W. W. Zhang, M. Q. Wang, S. R. Zhou, Y. Shen, Y. Y. Shen, S. J. Liu, L. M. Chen, J. K. Wang, and J. M. Wan .2008.** Identification of stably expressed quantitative trait loci for cooked rice elongation in non-Basmati varieties. Genome, 51:104-112.
- Manly, K. F., J. R. Cudmore 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. B. Xu, K. B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. K. Li, Y. Z. Xing, Q. F. Zhang, I. Kono, M. Yano, R. Fjellstrom, G. DeClerck, D. Schneider, S. Cartinhour, D. Ware and L. Stein. 2002.** Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). DNA Res. 9: 99-207.
- Mei, H. W., L. J. Luo, C. S. Ying, Y. P. Wang, X. Q. Yu, L. B. Guo, A. H. Paterson and Z. K. Li. 2003.** Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. Theor. Appl. Genet. 107: 89–101.
- Murray, M. G. and W. F. Thompson. 1980.** Rapid isolation of high molecular weight plant. DNA Nucleic Acids Res. 8: 4321-4325.
- Nonoue, Y., K. Fujino, Y. Hirayama, U. Yamanouchi, S. Y. Lin, and M. Yano. 2008.** Detection of quantitative trait loci controlling extremely early heading in rice. Theor. Appl. Genet. 116: 715–722.
- 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. J., T. H. Tai, A. M. McClung, X. H. Lai, M. E. Hinga, K. B. Lobos, Y. Xu, C. P. 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. S., J. 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: 91-115.
- Wang, S., C. J. Basten and Z. B. Zeng. 2006.** Windows QTL Cartographer 2.5. Dep. of Statistics, North Carolina State University., Raleigh, NC. Available at: <http://www.statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>.
- Wei, X., J. Xu, H. Guo, L. Jiang, S. Chen, C. Yu, Z. Zhou, P. Hu, H. Zhai and J. Wan. 2010.** DTH8 suppresses flowering in rice, influencing plant height and yield potential simultaneously. Plant Physiol. 153: 1747-1758.
- Xue, W., Y. Xing, X. Weng, Y. Zhao, W. Tang, L. Wang, H. Zhou, S. Yu, C. Xu, X. Li and Q. Zhang. 2008.** Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice. Nature Genet. 40: 761 - 767.

- Yan W. H., P. Wang, H. X. Chen, H. J. Zhou, Q.P. Li, C.R. Wang, Z. H. Ding, Y. S. Zahng, S. B. Yu, Y. Z. Xing and Q. F. Zhang. 2011.** A major QTL *Ghd8* plays pleiotropic roles in regulating grain productivity plant height and heading date in rice. *Mol. Plant.* 4: 319-330.
- Yang, G., Y. Xing, S. Li, J. Ding, B. Yue, K. Deng, Y. Li and Y. Zhu. 2006.** Molecular dissection of developmental behavior of tiller number and plant height and their relationship in rice (*Oryza sativa* L.). *Hereditas*, 143: 236-245.
- Yang, J. and J. Zhu. 2005.** Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theor. Appl. Genet.* 110: 1268-1274.
- 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(5): 721–723
- Yano, M. and T. Sasaki. 1997.** Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice. *Plant Mol. Boil.* 35: 885-891.
- Yu, S. B., J. X. Li, Y. F. Tan, Y. J. Gao, X. H. Li and Q. F. Zhang. 1997.** Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in anelite rice hybrid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* . 94: 9226–9231.
- Zeng, Z. B. 1994.** Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 136: 1457–1468.
- Zhang, Y., L. Luo, T. Liu, C. Xu and Y. Xing. 2009.** Four rice QTL controlling number of spikelets per panicle expressed the characteristics of single Mendelian gene in near isogenic backgrounds. *Theor. Appl. Genet.* 118: 1035–1044.
- Zhang, Y., L. Lou, C. Xuo, Q. Zhang and Y. Xing. 2006.** Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 113:361–368.

Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration and grain yield in two advanced back cross populations of rice

Hosseini Chaleshtari, M.¹, S. Houshmand², Sh. Mohammadi³, A. Tarang⁴, M. Khoddambashi³ and H. Rahim Soroush¹

ABSTRACT

Hosseini Chaleshtari, M., S. Houshmand, Sh. Mohammadi, A. Tarang, M. Khoddambashi and H. Rahim Soroush. 2012. Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration and grain yield in two advanced back cross populations of rice. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 14(3): 235-249. (In Persian).

Two BC₂F₄ populations of rice, Hashemi/IR67418-110-3222 (Hashemi/IR-22) and Hashemi/Neda, Hashemi was as recurrent parent, were studied during two years (2009 and 2010) for QTLs detection for plant height, days to 50% heading, growth duration and yield. The role of epistasis and QTL-environment interaction on these traits was also studied. Hashemi/IR-22 and Hashemi/Neda lines were tested with 61 and 65 polymorph SSR primer pairs, respectively, which were distributed on all chromosomes. The total genetic maps lengths of Hashemi/IR-22 and Hashemi/Neda were 1103.45cM and 1260.53cM, respectively. Four to five QTLs were detected for each trait in Hashmi/IR-22 population with at least two QTLs repeated for each trait during two years. These QTLs explained 5.6% to 37% of the traits phenotypic variation. In Hashemi/Neda population three to four QTLs were detected for each trait, with at least one QTL repeated for each trait during two years. These QTLs explained 5.1% to 43.2% of the traits phenotypic variation. From detected QTLs, only a plant height QTL flanked by RM234 marker on chromosome 7 and a yield QTL flanked by RM3337 and were the same in the two populations. This indicated the important role of genetic background effect on controlling these traits. In each population there were QTLs that simultaneously affected two or more of the studied traits, e. g. plant height, days to 50% heading, growth duration and yield, which suggested pleiotropic or linkage gene effects for these traits. Two QTLs on chromosomes 6 and 8 for growth duration and QTL on chromosome 8 for yield in Hashemi/IR-22 population and one QTL on chromosome 6 for days to 50% heading and growth duration and one QTL on chromosome 3 for yield in Hashemi/Neda showed interaction with environment. Also in each population a pair of QTLs was recognized with significant epistatic effect.

Key words: Chromosome, Epistasis, Pleiotropic, Rice and QTLs.

Received: July, 2011

Accepted: January, 2012

1- Faculty member, Rice Research Institute of Iran, Rasht, Iran

2- Associate Prof. Shahr-e-Kord University, Shahr-e-Kord, Iran (Corresponding author) (Email: s_hoshmand@yahoo.com)

3 - Associate Prof., Shahr-e-Kord University, Shahr-e-Kord, Iran

4- Faculty member, Agricultural Biotechnology Research Institute of North-Iran, Rasht, Iran