

شناسایی QTL‌های صفات مرتبط با عصاره مالت دانه جو در تنش کم آبی

Mapping QTLs for Traits Associated with Barley Grain Malt in Drought Stress Conditions

معروف خلیلی^{۱*}، سعید اهری زاد^۲، محمود تورچی^۳، محمد مقدم^۳

و سید علی پیغمبری^۴

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانشجوی سابق دکتری، دانشیار و استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی،

دانشگاه تبریز

۴- استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۹/۷

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۴/۲۴

چکیده

خلیلی، م.، اهری زاد، س.، تورچی، م.، مقدم، م. و پیغمبری، س. ع. ۱۳۹۳. شناسایی QTL‌های صفات مرتبط با عصاره مالت دانه جو در تنش کم آبی. مجله به‌نژادی نهال و بذر ۳۰-۱: ۴۷۶-۴۵۷.

به منظور شناسایی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات کمی و کیفی مرتبط با مالت دانه جو، ۷۲ لاین هاپلوئید و دو رقم استپتو (Steptoe) و مورکس (Morex) در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار در شرایط تنش کم آبی بررسی شدند. صفات انرژی جوانه‌زنی، درصد کل جوانه‌زنی، خواب بذر، پروتئین دانه، مقدار عصاره مالت دانه، میزان پوسته دانه، وزن هکتولیت‌تر دانه، چاقی بذر، وزن هزار دانه و عملکرد دانه اندازه‌گیری شدند. تجزیه QTL به روش نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) برای هر صفت در میانگین دو مکان انجام شد. برای همه صفات مورد مطالعه، تفکیک متجاوز مشاهده شد. در مجموع، ۳۲ QTL برای صفات مورد مطالعه شناسایی شد. واریانس فنوتیپی کل تبیین شده به وسیله این QTL‌ها از ۲۷/۷۴ تا ۸۱/۴۲ درصد متغیر بود. بیشترین مقدار LOD برای QTL کنترل کننده چاقی بذر ($LOD = 9/08$) روی کروموزوم 3H (Qplum3H) به دست آمد. بیشترین QTL‌ها مربوط به شاخص کیفیت و کمیت مالت دانه جو روی کروموزوم‌های 1H، 2H، 3H، 4H و 7H مکان‌یابی شد. هفت اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بین QTL‌های شناسایی شده معنی‌دار شدند. نتایج نشان داد که تنش کمبود آب در مقایسه با مکان، نقش به‌سزایی در تظاهر صفات مربوط به کیفیت مالت داشت. از QTL‌های پایدار و خوشه‌ای شناسایی شده برای صفات مهم کمی و کیفی مربوط به مالت دانه جو می‌توان در برنامه‌گزینش به کمک نشانگر (MAS) استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: جو، مالت، صفات کمی و کیفی، QTL، نقشه‌یابی فاصله‌ای مرکب.

مقدمه

در ایران بیش از ۹۹٪ مالت مصرفی در کارخانجات نوشابه‌سازی و صنایع غذایی، وارداتی است و مطالعات اندکی روی کیفیت مالت انجام شده است. برای گرفتن نتایج مطلوب در پروسه مالت‌سازی لازم است که ارقام خاص جو انتخاب شوند، خوشبختانه برخی از خصوصیات ظاهری، فیزیکی و شیمیایی مرتبط با میزان مالت دردانه جو وجود دارند که به وسیله آن‌ها می‌توان ارقام مناسب برای مالت‌سازی را تشخیص داد (Peighambardoust, 2010). تنش‌های غیر زیستی از جمله خشکی صفات کیفی محصولات زراعی مثل میزان پروتئین، لیپید، کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی، مواد معدنی، آنتی‌اکسیدان‌ها، ارزش غذایی و صفات حساس فیزیکی را تحت تاثیر قرار می‌دهند. بنابراین محیط‌های تنش‌زا باعث تغییر کیفیت مالت‌سازی دانه‌های جو می‌شود (Wang and Frei, 2011). تنش خشکی (Qureshi and Neibling, 2009) از طریق تاثیر بر عملکرد و خصوصیات کیفی و کمی دانه، روی خصوصیات مالت‌سازی جو تاثیر می‌گذارد (Worch et al., 2011). عملکرد مالت با مقدار عملکرد دانه در واحد سطح و مقدار استخراج مالت از دانه تعیین می‌شود، بنابراین وقتی که اصلاح برای استخراج مالت مورد نظر است توجه به هر دو جزء مهم است.

جو (*Hordeum vulgare L.*) از نظر میزان تولید پنجمین غله در دنیا است ولی از نظر اهمیت، پس از گندم، ذرت و برنج چهارمین غله مهم دنیا به شمار می‌رود. این گیاه از نظر کشت و کار در شرایط متنوع آب و هوایی مقام اول را دارا است (Anonymous, 2013). این گیاه با داشتن مقدار ۸ تا ۱۲ درصد پروتئین و حدود ۶۴ درصد نشاسته و امتیازاتی نظیر آسانی پخت، کیفیت مالت بالا و همچنین قیمت نسبتاً پایین، یک منبع انرژی مناسب برای انسان و دام به شمار می‌رود (Wolfe et al., 2008). مالت، حاصل غلات جوانه زده‌ای است که منبع مناسبی از کربوهیدرات، پروتئین، ویتامین‌های گروه B و املاح معدنی به شمار می‌روند و مواد موجود در آن دارای خاصیت ممانعت‌کننده از دیابت نوع دوم است (Dickin et al., 2011). مقدار تولید مالت در دنیا سالانه ۲۲-۱۸ میلیون تن بوده که تقریباً ۹۴٪ آن صرف تولید آبجو شده و مقدار بسیار زیاد این مالت، از دانه جو تولید می‌شود و علاوه بر کیفیت نشاسته و مقدار پروتئین دانه جو، مراحل فرآوری از جمله مرحله تولید آنزیم‌های هیدرولتیک در دوره خیساندن و جوانه‌زنی خیلی مهم است (Gorzolka et al., 2012). برای حل این مشکلات مارکرهای مولکولی برای کیفیت مالت و زمان جوانه‌زنی به عنوان دو نکته اساسی در ارزیابی و تولید مالت دانه جو می‌توانند بسیار مفید باشند (Ullrich, 2011).

مقدار پروتئین و وزن هزار دانه بر غلظت عصاره مالت را بررسی کردند. آن‌ها همبستگی بین غلظت مالت تولیدی در آزمایشگاه و غلظت مالت تئوری (پیش‌بینی به وسیله فرمول بیشاب) را در طول چهار سال آزمایش به طور متوسط $r = 0/76$ به دست آوردند. و نتیجه گرفتند که هرچه اندازه دانه (چاقی بذر) بیشتر باشد همبستگی شدیدتر است زیرا زیاد شدن ضخامت و اندازه دانه باعث افزایش تجمع نشاسته و در نتیجه وزن هزاردانه می‌شود و به طور غیر مستقیم مقدار پروتئین کاهش پیدا می‌کند.

تعیین تعداد و نوع اثر ژن‌های کنترل کننده صفات کمی از قبیل عملکرد و صفات کیفی مرتبط با آن گام اساسی در اصلاح مولکولی گیاهان است (Cooper *et al.*, 2009). تجزیه QTL پلی است که رابطه بین تنوع پیوسته فنوتیپی و مکانیزم‌های توارثی حاصل از تنوع ژنتیکی مکان‌های ژنی منفرد را برقرار می‌کند و شناسایی QTL امکان‌گزینه‌ش به کمک نشانگر (MAS) را فراهم می‌سازد (Emebiri *et al.*, 2009; Korff *et al.*, 2008).

اگرچه تحقیقات زیادی در زمینه تجزیه QTL روی جو انجام شده است، ولی مطالعات انجام شده روی صفات مربوط به کمیت و کیفیت مالت دانه جو اندک است (Benito-Román *et al.*, 2011). مارکرهای مولکولی برای کیفیت عصاره مالت و زمان جوانه‌زنی به عنوان دو نکته اساسی در

عملکرد دانه جو مانند سایر محصولات زراعی به صفات زیادی ارتباط دارد، مخصوصاً اجزای عملکرد دانه که توسط چندین ژن کنترل می‌شود، گرچه اثر آن‌ها نیز توسط عوامل محیطی تغییر می‌کند (Falconer and Mackay, 1996; Emebiri *et al.*, 2009).

بررسی تاثیر پروتئین ارقام مختلف جو بر ویژگی‌های کیفی مالت نشان می‌دهد که افزایش مقدار پروتئین دانه سبب افزایش قدرت دیاستاتیک می‌گردد (Dickin *et al.*, 2011).

یکی از صفات بسیار تاثیرگذار در کمیت و کیفیت مالت تولیدی مقدار پوسته دانه است که کمتر در ارزیابی‌ها مورد توجه قرار می‌گیرد هرچند که اندازه‌گیری آن خیلی کم هزینه‌تر و دقیق‌تر از صفات پیچیده و پرهزینه آزمایشگاهی میکرومالتینگ است. گزارش شده است که مقدار پوسته در راندمان عصاره دهی مالت تاثیر منفی دارد (Lebin *et al.*, 2011). بتازویچ و همکاران (Btażewicz *et al.*, 2007) در بررسی رقم، فصل رشد و اندازه بذر بر غلظت عصاره مالت با استفاده از فرمول کاربردی بیشاب (Bishops formula) گزارش کردند که برآورد غلظت عصاره مالت بر اساس این فرمول، فارغ از نوع رقم در شرایط مختلف محیطی با دقت بسیار بالا انجام می‌شود. آن‌ها اظهار داشتند این فرمول کاربردی بسیار سریع، ارزان و قابل اطمینان است و تاثیر دو صفت

و پوره کردن در سطح میکرو (Micromashing) وقت گیر است و مواد اولیه زیادی می‌طلبد. روش‌های مؤثرتر و مقرون به صرفه‌تر برای شناختن ژنوتیپ‌های دارای کیفیت مالت خوب بسیار مطلوب خواهد بود. با پیدایش نشانگرهای مولکولی، تعیین محل روی نقشه و نشاندار کردن کیفیت مالت امکان‌پذیر است. در تحقیقات انجام شده قبلی یک ناحیه مهم حاوی QTL های کیفیت مالت در کروموزوم 7H جو از طریق تجزیه QTL در تلاقی Steptoe × Morex شناسایی شد. این ناحیه شامل دو QTL مفروض نزدیک به هم و هم‌پوشان است، که هر کدام از آن‌ها اثرهایی روی درصد عصاره مالت و فعالیت آلفا آمیلاز، توان دیاستازی (Diastatic power) و محتوای بتا-گلوکون مالت دارند. تمام آلل‌های مطلوب برای این صفات به رقم Morex نسبت داده می‌شوند (Heyes and Iyambo, 1994).

با توجه به رشد سریع در زمینه تولید اطلاعات ژنتیکی به صورت QTL و مراحل انتقال این اطلاعات به گیاهان مورد نظر، که دارای روش‌های مختلفی است، مسئله اصلی در انتقال QTL ها از طریق روش MBAC (تلاقی برگشتی به کمک نشانگر) کامل بودن اطلاعات گوناگون آن و نحوه تفسیر آن‌ها است. در سال‌های اخیر چالش اصلی، تعیین ارزش بیولوژیکی آلل‌های مختلف در شرایط متفاوت محیطی بوده است، این چالش برای بعضی از شرایط محیطی از قبیل تنش آبی که ایجاد اثر

ارزیابی و تولید مالت دانه جو می‌تواند بسیار مفید باشند (Ullrich). ژانگ و همکاران (Zhang et al., 2011)، در مطالعه QTL های جو نتیجه گرفتند صفات خواب بذر جوانه‌زنی ژیش از برداشت (جوانه‌زنی سریع به دلیل بارندگی یا رطوبت نسبی بالا) در دانه جو با کیفیت مالت همبستگی قوی دارند. سه QTL برای صفت خواب بذر شناسایی کردند که QTL بزرگ اثر روی بازوی بلند کروموزوم 5H و دو QTL کوچک اثر روی کروموزوم‌های شماره 3H و 7H قرار داشتند. امیری و همکاران (Emebiri et al., 2004) در بررسی مکان یابی ژنومی (QTL) هشت صفت مرتبط با کیفیت مالت در جو گزارش دادند استفاده از والدین با شاخص غلظت پروتئین دانه کمتر در تلاقی‌ها باعث به دست آمدن دابل‌هاپلوئیدهایی با غلظت مالت بیشتر می‌شود و همبستگی منفی بین مقدار پروتئین دانه و غلظت مالت وجود دارد. در مجموع QTL های شناسایی شده ۲۰-۵۸ درصد از تغییرات صفات مورد بررسی را توجیه کردند و نتیجه گرفته شد QTL هایی که موجب افزایش پروتئین می‌شوند ارتباط نزدیکی با غلظت مالت و قدرت دیاستاتیک مالت دارند. هان و همکاران (Han et al., 1997) در مطالعه گزینش به کمک نشانگر مولکولی برای صفات کیفیت مالت در جو گزارش دادند که گزینش برای کیفیت مالت در برنامه‌های به‌نژادی با مالت‌گیری در سطح میکرو (Micromalting)

بلوک‌های کامل تصادفی در مزارع تحقیقاتی دانشگاه مهاباد و مرکز تحقیقات کشاورزی میاندوآب در سال زراعی ۹۱-۱۳۹۰ کاشته شدند، که بر اساس طبقه‌بندی دومارتن، جزو مناطق نیمه خشک کشور طبقه‌بندی می‌شوند. آبیاری در تیمارهای بدون تنش، بعد از ۹۰ میلی‌متر از طشتک کلاس A، بسته به دما و میزان تبخیر و تعرق و در شرایط تنش کمبود آب بر اساس ۱۹۰ میلی‌متر تبخیر از طشتک کلاس A انجام شد. صفات مورد اندازه‌گیری مرتبط با مالت‌سازی عبارتند بودند از انرژی جوانه‌زنی، درصد کل جوانه‌زنی، خواب بذر که بر اساس روش‌های پیشنهادی ونون و همکاران (Woonton *et al.*, 2005) مقدار عصاره مالت دانه بر اساس روش پیشنهادی بتازویچ و همکاران (Btażewicz *et al.*, 2007) میزان پوسته دانه، وزن هکتولتر دانه و چاقی بذر به روش قریبشی و نبلینگ (Qureshi and Neibling, 2009) و پیغمبردوست (Peighamardoust, 2010) و وزن هزار دانه و عملکرد دانه بر اساس استانداردهای مرسوم به‌زراعی اندازه‌گیری شدند.

نقشه ژنتیکی جو جامعه حاصل از تلاقی استپتو و مورکس توسط پروژه نقشه‌یابی ژنوم جو امریکای شمال تهیه شده بود (Hayes *et al.*, 1993). این نقشه نسبتاً اشباع مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بوده و با تابع

متقابل G×E بیشتری می‌کند، بیشتر است. اصلاح گیاهان به روش مدرن در مورد صفات پیچیده کمی و کیفی با استفاده از روش‌های ترکیبی مولکولی و فنوتیپی، بایستی در برنامه‌های به‌نژادی به صورت مکمل هم استفاده شوند (Ribaut and Ragot, 2007). متخصصان اصلاح نباتات به دنبال یافتن صفاتی هستند که باعث یکنواختی عملکرد در شرایط تنش خشکی می‌شوند، آن‌ها سعی دارند QTL‌های این صفات کیفی را در یک لاین جمع کنند، بدون این که این QTL‌ها تأثیری روی کاهش پتانسیل عملکرد داشته باشند. این راهبرد باعث ایجاد لاین‌های با عملکرد بالا و کیفیت مورد نظر شده و عملکرد را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد. برای بهبود تحمل به خشکی بایستی صفاتی که باعث یکنواختی عملکرد می‌شوند را شناسایی و به ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا منتقل نمود (Cattivelli *et al.*, 2008). هدف از انجام این تحقیق تعیین کارآئی گزینش به کمک نشانگر مولکولی برای صفات کیفی مالت در جو بود.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش ۷۴ ژنوتیپ جو شامل ۷۲ لاین هاپلوئید به همراه والدین آن‌ها مورد ارزیابی قرار گرفتند. جمعیت هاپلوئید مورد مطالعه از تلاقی دو رقم Steptoe × Morex در دانشگاه ایالت اورگون تهیه شده است. ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در قالب طرح

(H1)، در برابر فرض صفر (H0) این که مکان ژنی بر صفت موثر نیست مورد مقایسه قرار گرفت. نهایتاً، برای شناسایی اثر متقابل بین مکان ژنی یا اپیستازی، آزمون اثر اصلی QTL‌های شناسایی شده و معنی‌دار بودن یا نبودن اثر آن‌ها، آزمون معنی‌دار بودن یا نبودن اپیستازی در تجزیه همزمان QTL‌ها در یک مدل رگرسیون چندگانه، از روش مکان‌یابی فاصله‌ای چندگانه در (Multiple Interval Mapping: MIM) برنامه QTL Cartographer استفاده شد.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس صفات

نتایج تجزیه واریانس مرکب صفات مورد مطالعه پس از بررسی و تایید برقراری مفروضات، در شرایط تنش خشکی (جدول ۱) نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد مطالعه از نظر کلیه صفات مورد نظر با یکدیگر اختلاف معنی‌داری دارند. اما اثر متقابل ژنوتیپ × مکان برای هیچ کدام از صفات معنی‌دار نبود. به طور کلی نتایج تجزیه واریانس مرکب نشان داد که تنوع ژنتیکی قابل توجهی در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر کلیه صفات زراعی، فنولوژیکی و فیزیوشیمیایی وجود دارد و می‌توان از این تنوع در برنامه‌های گزینش برای افزایش کمیت و کیفیت مالت دانه بهره‌برداری کرد. عدم معنی‌دار بودن اثر مکان برای اغلب صفات، نشانگر شرایط تقریباً یکسان آب و هوایی و مقدار بارندگی و فاصله کم بین

نقشه‌کشی کوزامبی تهیه شده بود. این نقشه از سایت <http://barleygenomics.wsu.edu> بازیابی و از آن برای مکان‌یابی صفات مربوط به کمیت و کیفیت صفات مالت دانه جو استفاده شد. در این نقشه هفت گروه لینکاژی برای جمعیت حاصل از تلاقی استپتو و مورکس شناسایی شده‌اند. محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS 9.2 انجام شد.

تجزیه QTL با نرم‌افزار WinQTLCart نسخه ۱۱-۲/۵ (Wang *et al.*, 2007) انجام شد، برای داده‌های حاصل از میانگین دو مکان تنش کمبود آب (تنش مه‌آباد و تنش میاندوآب) و برای هر صفت کمی و کیفی و برای هر یک از هفت کروموزوم (گروه لینکاژی) جو توسط نرم‌افزار QTL Cartographer، به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (Composite Interval Mapping: CIM)، مکان و اثر QTL‌های برآورد شده مورد تایید قرار گرفتند. برای این کار ابتدا حد بحرانی LOD از طریق آزمون جایگشت داده‌ها، پس از ۱۰۰۰ مرتبه تکرار برابر یا بزرگتر از ۲/۵ به دست آمد (Churchill and Doerge, 1994) برای تعیین QTL‌ها و برآورد اثر افزایشی آن‌ها، از مدل ۶ برنامه Zmapqtl و روش نقشه‌یابی فاصله مرکب (CIM) استفاده شد (Doerge and Churchill, 1996) و سپس فرض این که مکان ژنی موجود روی کروموزوم بر صفت مورد نظر اثرگذار است

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف در ۷۲ لاین هاپلوئید جو به همراه والدین آن‌ها (Steptoe × Morex) در شرایط تنش خشکی در میانگین دو مکان
 Table 1. Combined analysis for different trait of 72 barley haploid lines and their parents (Steptoe × Morex) in two locations and drought stress

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی df.	انرژی جوانه زنی Germinative energy	جوانه زنی کل Germinative potential	وزن هکتولیتزر Hectoliter weight	وزن پوسته Seed coat weight	غلظت مالت Malt extract	چاقی بذر Plumpness	درصد پروتئین Percent of protein	وزن هزار دانه 1000 kernel weight	خواب بذر Dormancy	عملکرد دانه Grain yield
Location	مکان	1	2.44 ^{ns}	14.27 ^{ns}	236.18 ^{ns}	0.014 ^{ns}	33.61*	3.70 ^{ns}	41.40*	92.33 ^{ns}	2.42 ^{ns}	1251.58 ^{ns}
Replication in location (L)	تکرار داخل مکان	2	114.56	77.35	60.40	0.005	1.29	3.84	0.91	75.32	1.82	47471.42
Genotype (G)	ژنوتیپ	73	39.01**	12.83*	24.69**	0.002**	4.00**	0.45**	5.39**	15.50**	12.79**	11045.26**
G × L	ژنوتیپ × مکان	73	18.84 ^{ns}	10.99 ^{ns}	8.28 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.37 ^{ns}	0.27*	0.55 ^{ns}	4.17 ^{ns}	4.24 ^{ns}	1562.16 ^{ns}
Error	خطا	146	12.39	9.38	5.75	0.001	0.50	0.21	0.73	3.73	3.75	3094.31

ns: عدم وجود اختلاف معنی دار؛ ** و * : به ترتیب در سطح یک و پنج درصد معنی دار.

ns: Not significant; ** and *: Significant at 1% and 5% probability levels, respectively.

مکان‌های مورد آزمایش بود.

امیبری و همکاران (Emebiri *et al.*, 2005)، پیغمبری و همکاران (Peighambari *et al.*, 2005) و وارشنی و همکاران (Varshney *et al.*, 2012) نیز در تحقیقات خود اثر ژنوتیپ و محیط \times ژنوتیپ را معنی‌دار گزارش کردند.

پارامترهای آماری و تنوع صفات مورد مطالعه بین ۷۲ لاین هاپلوئید مورد مطالعه به همراه دو والد (Steptoe \times Morex) در شرایط تنش کمبود آب در میانگین دو مکان در جدول ۲ درج شده است. اختلاف بین میانگین والدین برای تمامی صفات در سطح ۱٪ آماری معنی‌دار شد که نشان می‌دهد والدین برای صفات مالت دانه مورد مطالعه در دو حد نهایی انتخاب شده‌اند. در مقایسه بهترین والد و بهترین لاین، همواره تفکیک متجاوز (پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت) مشاهده شد. نتایج به دست آمده با تحقیقات هان و همکاران (۱۹۹۹) روی همین والدین با صفات زراعی مطابقت دارد. معنی‌دار بودن پیشرفت ژنتیکی در جهت مثبت و منفی، نشان داد که آلل‌های کاهنده و افزایش دهنده در بین والدین وجود دارد. معنی‌دار بودن تفکیک متجاوز در والدین پیش نیاز انجام تجزیه QTL است، زیرا نشان می‌دهد والدین از نظر ژن‌های کنترل‌کننده صفات متفاوت هستند. در گزارش‌های متعدد تاکید شده است که بدون پیشرفت ژنتیکی، مقادیر وراثت‌پذیری اهمیت کاربردی در گزینش بر اساس فنوتیپ

نخواهد داشت (Ehdaie and Waines, 1989). لذا در برنامه‌های به‌نژادی برای گزینش توأم، پیشرفت ژنتیکی بایستی همراه با وراثت‌پذیری در نظر گرفته شود. در این تحقیق، مقادیر وراثت‌پذیری بالا با پیشرفت ژنتیکی بالا برای برخی از صفات مندرج در جدول ۲ در شرایط تنش خشکی (مانند عملکرد) نشان می‌دهد که در مورد این صفات، ماهیت افزایشی واریانس ژنتیکی از والدین به نتاج قابل انتقال است. همچنین، این صفات به راحتی می‌توانند از طریق گزینش در نسل‌های اولیه در ژنوتیپ‌ها تثبیت شوند. وراثت‌پذیری بالا با پیشرفت ژنتیکی پایین برای صفاتی مانند پروتئین و غلظت عصاره مالت توأمأ حاصل شدند که حاکی از برتری (پیش‌غالبیت) عمل ژن‌غیر افزایشی بود که از طریق اصلاح هتروزیس قابل بهره‌برداری است. محققان قبلی گزارش کرده‌اند که وراثت‌پذیری بالا ضرورتاً به افزایش پیشرفت ژنتیکی منجر نمی‌شود مگر این‌که تغییرپذیری کافی در ژرم‌پلاسما وجود داشته باشد (Ehdaie and Waines, 1989).

تجزیه QTL در شرایط تنش کمبود آب

نتایج تجزیه QTL برای صفات مربوط به کمیت و کیفیت دانه مالت ۷۲ لاین حاصل از تلاقی والدین Steptoe \times Morex برای میانگین داده‌های دو مکان مهاباد و میاندوآب در شرایط تنش کمبود آب و اطلاعات مربوط به هر صفت با QTL‌های مربوطه و محل قرار گرفتن آن‌ها

جدول ۲- پارامترهای آماری وراثت‌پذیری و تنوع صفات مختلف در ۷۲ لاین هاپلوئید جو به همراه والدین آن‌ها (Steptoe × Morex) در شرایط تنش خشکی در

میانگین دو مکان

Table 2. Descriptive statistics, heritability and genetic variation for different traits of 72 barley haploid lines and their parents (Steptoe × Morex) in two locations and drought stress

Parameter	پارامتر	اثرژی جوانه‌زنی	جوانه‌زنی کل	وزن هکتولتر	وزن پوسته Seed coat weight	غلظت مالت Malt extract	چاقی بذر Plumpness	درصد پروتئین Percent of protein	وزن هزار دانه 1000 kernel weight	خواب بذر Dormancy	عملکرد دانه Grain yield
Morex (P1)	والد مورکس	91.00	96.00	65.68	0.10	81.08	0.66	10.31	43.13	4.00	455.83
Steptoe (P2)	والد استپتو	78.50	92.50	57.54	0.17	78.24	1.91	13.11	35.75	10.50	331.59
P1-P2	اختلاف والدین	12.50**	3.50*	8.14**	-0.08**	2.84**	-1.25**	-2.80**	7.38**	-6.50**	124.20**
Xp= (P1+P2)/2	میانگین والدین	84.75	94.25	61.61	0.13	79.66	1.28	11.71	39.44	7.25	393.71
B.DH	بهترین لایه	92.50	98.00	66.06	0.21	82.18	1.96	13.05	43.20	11.00	507.95
W.Dh	بدترین لایه	79.00	90.00	55.78	0.10	78.30	0.58	8.56	33.50	3.50	299.63
X.Dh	میانگین لایه‌ها	85.69	94.55	61.30	0.15	80.79	1.22	10.24	39.67	6.53	404.99
Range	دامنه تغییرات	13.50	8.00	10.29	0.10	3.88	1.39	4.49	9.70	7.50	208.31
SD	انحراف استاندارد	4.25	3.27	3.13	0.03	1.15	0.51	1.36	2.54	2.46	73.17
X.DH-Xp	اختلاف میانگین لاینها از والدین	0.94 ^{ns}	0.30 ^{ns}	-0.31 ^{ns}	0.01 ^{ns}	1.13**	-0.06 ^{ns}	-1.47**	0.23 ^{ns}	-0.72 ^{ns}	11.30 ^{ns}
GGP= B.DH – Bp	یشرفت ژنتیکی مثبت	1.50 ^{ns}	2.00	0.38 ^{ns}	0.04**	1.09**	0.05 ^{ns}	-0.06 ^{ns}	0.08 ^{ns}	0.50 ^{ns}	52.11 ^{ns}
GGN= W.DH – Wp	یشرفت ژنتیکی منفی	0.50 ^{ns}	-2.50 ^{ns}	-1.77 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.06 ^{ns}	-0.08 ^{ns}	-1.75**	-2.25*	-0.50 ^{ns}	-31.90 ^{ns}
Gcv (%)	ضریب تنوع ژنوتیپی	2.59	0.72	3.38	11.02	1.13	15.62	10.26	4.16	22.70	11.75
Pcv (%)	ضریب تنوع فنوتیپی	4.96	3.46	5.10	21.02	1.43	41.62	13.25	6.39	37.55	18.08
hN 2%	وراثت‌پذیری خصوصی	0.50	0.64	0.69	0.51	0.87	0.45	0.86	0.71	0.67	0.71
Gg 5%	بازده ژنتیکی	3.79	3.56	5.76	14.31	2.20	18.10	17.17	9.25	34.50	15.49
HB ^{2%} %	وراثت‌پذیری عمومی	3.53	3.15	5.41	11.24	2.16	12.13	15.34	8.13	23.82	13.56
Lsd	حداقل اختلاف معنی‌دار	4.23	3.73	2.73	0.03	0.82	0.55	1.00	2.25	2.29	64.86
CV.DH	درصد ضریب تنوع	4.11	3.33	3.91	17.50	0.88	37.26	8.26	4.89	29.33	13.70

P1: Parent; P2: Parent; P1-P2: Difference between parents; Xp: Mean parents; B.DH: Best double haploids; W.DH: Worst of double haploids; X.DH; Mean of double haploids; V.R: Range of variation; S.D: Standard deviation; X.DH-XP: Mean of double haploids minus mean of parents; GGp: Positive genetic gain; GGn: Negative genetic gain; Gcv(%): Genetic coefficient of variation; Pcv(%): Phenotypic coffenetic of variations; hK^{2%}: Narrow sense heritability; GC5%: Percent of genetic gain; HB^{2%}: Percent of broad sence heritability; LSD: Least significant difference; CV.DH: Coefficient of variations for double haploids.

نشانه‌گرهای ABR320 و ABG319A قرار داشتند که هر کدام به ترتیب ۲۱/۸۵ و ۱۹/۵۵ درصد واریانس فنوتیپی و در مجموع ۴۱/۴ درصد از تنوع کل را توجیه کردند. برای پوسته بذر به عنوان یکی از فاکتورهای تعیین‌کننده و تاثیرگذار در غلظت عصاره مالت، چهار QTL روی کروموزوم‌های 2H، 3H، 4H و 5H در نقاط ۱۸۵/۷، ۱۱۶/۴، ۱۱۸/۵ و ۴۹/۲ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. QTL اصلی QSC3H با $LOD = 4/18$ بیشترین سهم را در توجیه تغییرات کل داشت و نقش سه QTL دیگر (QSC2H و QSC4H و QSC5H) کمتر بود که در مجموع ۴۸/۶۴ درصد از تغییرات کل را توجیه کردند. انرژی جوانه‌زنی به عنوان یکی از فاکتورهای اصلی در تعیین کمیت و کیفیت مالت، توسط سه QTL، QGE1H، QGE3H و QGE7H که به ترتیب روی کروموزوم‌های 1H، 3H و 7H مکان‌یابی شدند، کنترل می‌شود. سه QTL فوق درصد بالای از واریانس فنوتیپی (۶۲/۱۱ درصد) را توجیه کردند. QTL بزرگ اثر (QGE3H) با $LOD = 7/35$ نزدیک نشانگر ABG319A بیشترین سهم را در توجیه تغییرات کل (R^2 فنوتیپی و ژنتیکی) صفت فوق را داشت. اثر آللی QTL اصلی منفی (۱/۶۶-) و دو QTL دیگر مثبت بود. اثر اپیستازی AA دو QTL (QGE3H \times QGE7H) معنی‌دار شد. QTL‌های QGP2H و QGP3H در مجموع ۲۷/۶۴ درصد از تنوع پتانسیل جوانه‌زنی کل را کنترل کرده و به ترتیب در موقعیت‌های ۲۷/۲ و

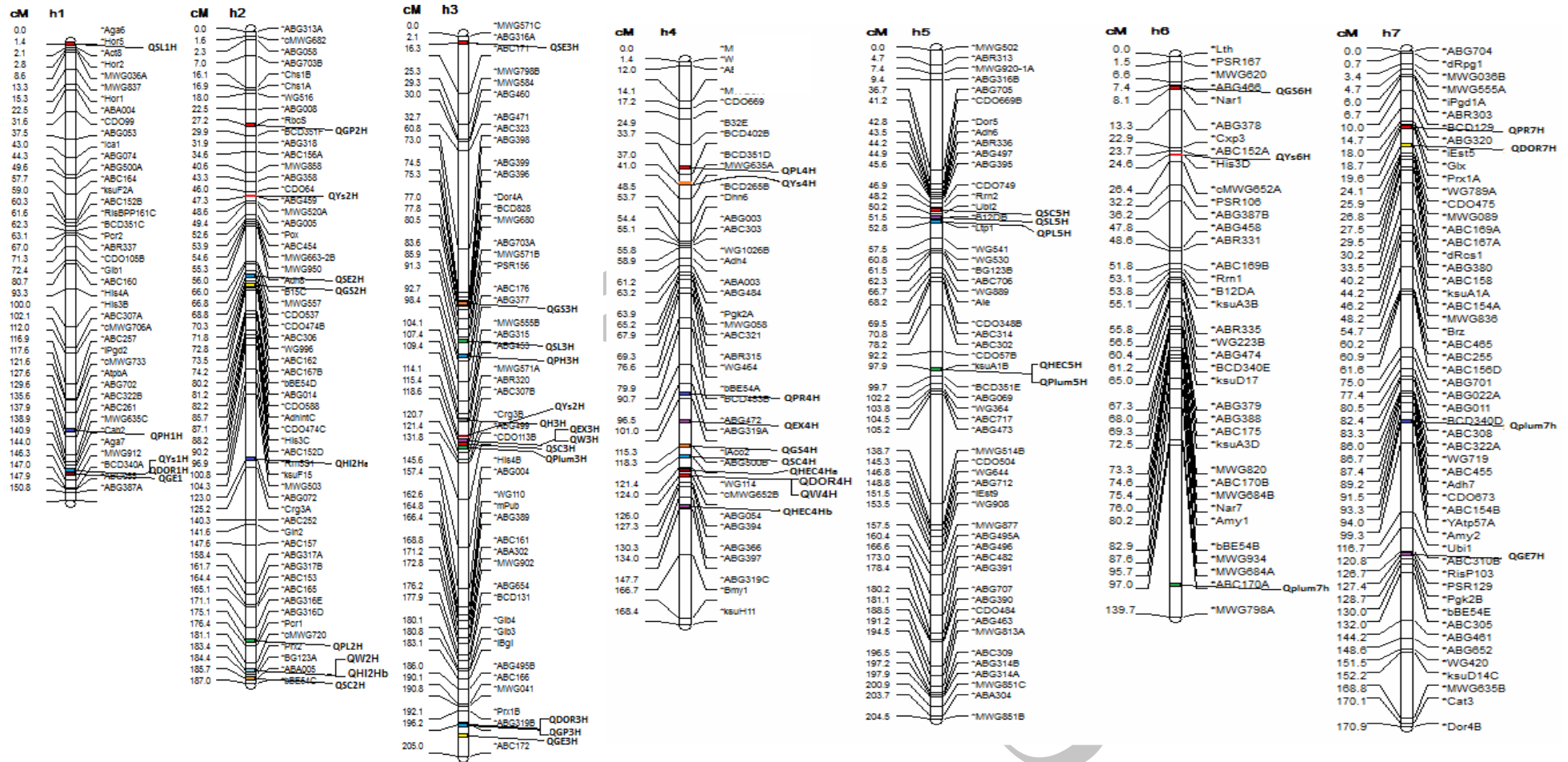
در روی کروموزوم در جدول ۳ و شکل ۱ خلاصه شده است (چون اثر مکان معنی‌دار نبود مکان‌ها به صورت جداگانه تجزیه نشدند). برای ده صفت مورد مطالعه در مجموع ۳۲ QTL (هر صفت ۲ تا ۵ QTL) شناسایی شد. واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله QTL‌ها از مقدار ۹/۶۹ درصد برای QSC5H (پوسته بذر) تا ۳۲/۱۹ درصد برای QPLUM3H (چاقی بذر) متغیر بود. بیشترین و کمترین LOD مربوط به QTL کنترل‌کننده چاقی بذر با ۹/۰۸ و تاریخ سنبله‌دهی با ۲/۵۱ به دست آمد. دو QTL بزرگ اثر روی کروموزوم‌های 4H و 7H برای توجیه تغییرات پروتئین مکان‌یابی شدند که در مجموع ۴۱/۲ درصد واریانس فنوتیپی از تنوع کل این صفت را کنترل می‌کردند. QTL‌های QPR4H و QPR7H به ترتیب در موقعیت‌های ۹۹/۵ و ۱۹/۶ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای ABG472 و Prx1A قرار داشتند. QTL‌های مکان‌یابی شده برای پروتئین دانه با تحقیق هایس و همکاران (Hayes *et al.*, 1993) روی کروموزوم 2H و 4H تقریباً همخوانی دارد و با تحقیقات ایمبری و همکاران (Emebiri *et al.*, 2005) که آن‌ها را روی کروموزوم‌های 4H و 7H برای پروتئین مکان‌یابی کرده بودند مطابقت داشت. دو QTL روی کروموزوم‌های 3H و 4H برای غلظت عصاره مالت در موقعیت‌های ۱۱۵/۴ و ۱۰۸ سانتی‌مورگان با اثر آللی افزایشی و در مجاورت

جدول ۳- QTL های شناسایی شده برای صفات مورد مطالعه در ۷۲ ژنوتیپ به همراه دو والد (Stephoe × Morex)

در شرایط تنش خشکی در میانگین دو مکان

Table 3. Detected QTLs for different traits in 72 genotypes of cross between (Stephoe × Morex) in two locations in drought stress

صفت Traits	شماره کروموزوم Chromosome No.	QTL	نشانه‌های مجاور Flanking markers	موقعیت Position	LOD	اثر افزایشی A Additive effect	R ² b	کل R ² R ² Total	اثر متقابل A×A A×A interaction
درصد پروتئین Protein (%)	4H 7H	QPR4H QPR7H	ABG472-ABG319A Prx1A-WG789A	99.50 19.60	4.87 4.01	-0.71 0.88	24.1 17.1	41.2	
غلظت مالت Malt extract	3H 4H	QEX3H QEX4H	ABR320-ABC307B ABG319A-iACO2	115.4 108	4.07 3.41	0.75 0.38	21.85 19.55	41.4	
پوسته بذر Seed coat	2H 3H 4H	QSC2H QSC3H QSC4H	ABA005-bBE54C ABR320-ABC307B ABG500B-WG114	185.7 116.4 118.5	3.01 4.18 2.55	0.008 -0.011 -0.007	11.2 17.1 10.65		
وزن هکتولتر Hectoliter weigh	4H 4H 5H	QHEC4Ha QHEC4Hb QHEC5H	WG114-CMWG652B ABG366-ABG397 KSUA1B-BCD351E	122.4 133.3 97.9	3.01 2.55 2.52	0.91 0.81 -0.77	13.1 10.3 11.4	34.8	
خواب بذر Dormancy	1H 3H 4H 7H	QDOR1H QDOR3H QDOR4H QDOR7H	Cab2-Aga7 ABG319B-ABC172 CMWG652B-ABG054 WG789A-CDO475	140.9 196.2 124 24.1	3.02 2.95 3.42 2.76	-0.53 0.66 -0.48 0.46	12.71 12.21 13.35 11.89	60.7	1H*4H, AA=-0.35 LOD=1.02, R ² =5.2 4H*7H, AA=-0.38, LOD=1.2, R ² =5.3
وزن هزار دانه 1000 seed weight	2H 3H 4H	QW2H QW3H QW4H	PRx2-BG123A ABR320-ABC307B CMWG652B-ABG054	183.4 115.4 124	5.11 2.52 2.52	-1.38 0.61 0.55	22.11 9.75 9.71	41.11	
عملکرد دانه Grain yield	1H 2H 3H 4H 6H	QYS1H QYS2H QYS3H QYS4H QYS6H	Cab2- Aga 7 ABG459- MWG520A MWG571A- ABR320 MWG635A- BCD265B His3D- cMWG652A	140.9 47.30 114.1 41 24.6	3.51 3.39 4.66 6.05 5.96	6.33 -2.51 34.64 17.91 14.92	9.25 8.78 11.52 15.15 14.52	79.78	1H*2H, AA=19.88, LOD=3.3, R ² b=7.45 3H*6H, AA=-15.25, LOD=2.4, R ² b=5.81 4H*6H, AA=-18.86, LOD=3.3, R ² b=7.28
جوانه زنی کل Germinative potential	2H 3H	QGP2H QGP3H	RbcS-BCD351F ABG319B-ABC172	27.2 196.2	3.38 2.51	-0.71 -0.62	15.25 12.39	27.74	
چاقی بذر Plumpness	3H 5H 6H 7H	QPlum3H QPlum5H QPlum6H QPlum7H	ABR320-ABC307B ksuA1B-BCD351E ABC170A-MWG798A Y Atp57A-Amyz	117.4 97.9 132 94	9.08 4.12 5.24 4.43	-0.16 0.11 -0.06 -0.09	29.19 14.12 18.25 14.65	81.42	5H*6H, AA=-.07 LOD=1.16, R ² b=5.22
انرژی جوانه زنی Germinative energy	1H 3H 7H	QGE1H QGE3H QGE7H	Cab2-Aga7 ABG319B-ABC172 PSR129-PgK2B	141.9 199.2 127.4	3.51 7.35 4.35	1.35 -1.66 0.54	15.21 25.55 18.3	73.46	3H*7H, AA=1.03, LOD=2.63, R ² =14.4



شکل ۱- نقشه پیوستگی صفات مختلف و QTL های شناسایی شده در ۷۲ لاین هاپلوئید جو و والدین آن‌ها (Steptoe × Morex) در شرایط تنش خشکی در میانگین دو مکان

Fig. 1. Linkage map and QTL loci for different traits of 72 barley haploid lines and their parents (Steptoe × Morex) in two locations and drought stress

اولریچ و همکاران (۲۰۰۹) QTL های خواب بذر و جوانه زنی را هم مکان و در روی کروموزوم 1H گزارش کردند. همچنین در کروموزوم 3H، QTL های کنترل کننده خواب بذر (QDOR3H) و پتانسیل کل جوانه زنی (QGP3H) در موقعیت ۱۹۶/۶ سانتی مورگان و انرژي جوانه زنی (QGE3H) در موقعیت ۱۹۹/۲ سانتی مورگان، هر سه QTL مجاور نشانگرهای ABC172-ABG319B قرار داشتند. اولریچ و همکاران (۲۰۰۹) در اغلب موارد QTL های خواب بذر و جوانه زنی را هم مکان گزارش کردند، آن ها QTL های کنترل کننده خواب بذر در روی کروموزوم های 1H، 2H و 7H و جوانه زنی را روی کروموزوم های 1H، 2H، 3H و 7H شناسایی کردند. در کروموزوم 7H دو QTL، QDOR7H و QPR7H به ترتیب کنترل کننده صفات خواب بذر و پروتئین دانه در جایگاه ۲۴/۱ و ۱۹/۶ سانتی مورگان در مجاورت نشانگر WG789A و حدود اطمینان یکسان قرار داشتند که اثر آلل آن ها به ترتیب ۰/۴۶ و ۰/۸۸ و مثبت برآورد شد، که نشان می دهد همان آلل هایی که باعث افزایش پروتئین می شوند افزایش خواب دانه جو را تشدید می کنند و همبستگی مثبت و معنی دار بین دو صفت تایید کننده این مطلب است و از طرفی احتمالاً ژن های خوشه ای کنترل کننده کیفیت و کمیت مالت دو صفت مهم فوق، در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته اند. هان و همکاران (Han et al., 1997) در بررسی نقشه یابی دقیق

۱۹۶/۲ سانتی مورگان روی کروموزوم های 2H و 3H قرار داشتند، اثر آللی QTL ها منفی بودند. خواب بذر به عنوان یکی از فاکتورهای اصلی در تعیین کمیت و کیفیت مالت، توسط چهار QTL کنترل کننده روی کروموزوم های 1H، 3H، 4H و 7H با نشانگرهای مجاور به ترتیب Cab2، ABG319B، CMWG652B و WG789A در موقعیت های ۱۴۰/۹، ۹۶/۲، ۱۲۴ و ۲۴/۱ سانتی مورگان تعیین مکان شدند. دو اثر اپی استازی معنی دار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم های 1H×4H و 4H×7H برای این صفت شناسایی شد. مجموع چهار QTL مکان یابی شده به اضافه دو اثر اپیستازی فوق، ۶۰/۷ درصد از تنوع فنوتیپی کل را توجیه کردند. اثر آللی مثبت و منفی مربوطه به QTL ها و هم مکانی آن ها، توجیه کننده همبستگی های مثبت و منفی بین صفات است. در شرایط تنش کمبود آب در کروموزوم 1H، QTL های خواب بذر (QDOR1H)، انرژي جوانه زنی (QGE1H) و عملکرد دانه QYs1H در موقعیت ۱۴۱/۹ و ۱۴۰/۹ سانتی مورگان و هر سه در مجاورت نشانگر Cab2 هم مکان بودند و هر سه صفت ارتباط بسیار نزدیکی با هم داشتند و صفات تاثیر گذار در کیفیت و کمیت مالت هستند. ژانگ و همکاران (Zhang et al., 2011) هم مکانی QTL های خواب بذر و مقاومت به جوانه زنی (PHS) را روی کروموزوم 5H در مطالعه جمعیتی متفاوت از این تحقیق را گزارش کردند، در صورتی که

ارتباط به دست آمده با تحقیقات لیبین و همکاران (۲۰۱۱) مطابقت داشت.

در کروموزوم 3H، QTLهای QEX3H، QW3H و QYs3H به ترتیب کنترل کننده غلظت عصاره مالت، وزن هزار دانه و عملکرد دانه در موقعیت‌های ۱۱۵/۴ و ۱۱۴/۱ سانتی‌مورگان مجاور نشانگر ABR320 قرار داشتند. اثر آللی هر سه QTL مثبت بود. نکته جالب‌تر این که QTLهای پوسته بذر (QSC3H) و چاقی بذر (QPLUM3H) به ترتیب در موقعیت‌های ۱۱۶/۴ و ۱۱۷/۴ سانتی‌مورگان در مجاورت همان نشانگر ABR320 مکان‌یابی شدند و اثر آللی به صورت افزایشی منفی بود، یعنی هرچه پوسته بذر کمتر، درصد چاقی بذر کمتر و به همان نسبت وزن هزار دانه، عملکرد و غلظت عصاره مالت بیشتر می‌شود. لیبین و همکاران (۲۰۱۱) تاکید خاصی بر اهمیت چاقی بذر در افزایش غلظت عصاره مالت دارند. در کروموزوم 4H، QTLهای QDOR4H و QW4H در موقعیت ۱۲۴ سانتی‌مورگان و در مجاورت نشانگرهای CMWG652B-ABG054 در یک مکان قرار داشتند که مربوط به خواب بذر و وزن هزار دانه بودند. اثر آللی این QTLها به ترتیب منفی و مثبت (۰/۴۸- و ۰/۵۵) بود و در مجاورت این‌ها در موقعیت ۱۲۲/۴، QTL مربوط به وزن هکتولیترا QHEC4Ha در مجاورت نشانگر CMWG652B قرار داشت و اثر آللی آن مثبت (۰/۹۱) بود که مبین همبستگی مثبت و معنی‌دار

ساختار (ترکیب) ناحیه سانترومر کروموزوم (7H) جو را حاوی QTLهای مهم کیفیت مالت دانه جو شناسایی کردند.

چهار QTL روی کروموزوم‌های 3H، 5H، 6H و 7H با موقعیت‌های ۱۱۷/۴، ۹۷/۹، ۱۲۳ و ۹۴ سانتی‌مورگان برای توجیه چاقی بذر شناسایی شد که روی هم رفته ۸۰/۲۱ درصد از تنوع فنوتیپی کل این صفت را توجیه کردند. مقدار LOD این QTLها به ترتیب ۹/۰۸، ۴/۱۲، ۵/۲۴ و ۴/۴۳ بود. اثر آللی این QTLها به ترتیب ۰/۱۶-، ۰/۱۱، ۰/۰۶- و ۰/۰۹- بود. وزن هکتولیترا به عنوان یکی از فاکتورهای تعیین کننده و تاثیرگذار در غلظت عصاره مالت، با سه QTL، QHEC4Hb، QHEC4Ha، و QHEC5H که دو تای اول روی کروموزوم 4H و سومی روی کروموزوم 5H در موقعیت‌های ۱۲۲/۴، ۱۳۳/۳ و ۷۹/۹ کنترل می‌شد، این QTLها در مجموع ۳۴/۸ درصد از تنوع کل را توجیه کردند. در شرایط تنش خشکی در کروموزوم 5H، دو QTL، QHEC5H و QPLum5H به ترتیب کنترل کننده صفات هکتولیترا و چاقی بذر در جایگاه ۹۷/۹ سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگرهای KSUA1B-BCD351E قرار داشتند که اثر آلل آن‌ها به ترتیب منفی و مثبت (۰/۷۷- و ۰/۱۱) برآورد شد که نشان می‌دهد که هر چه درصد زیر الک بذر افزایش یابد، وزن هکتولیترا کاهش می‌یابد؛ در نتیجه همبستگی بین این دو صفت منفی و معنی‌دار به دست آمد.

وزن هزار دانه با هکتولیترا بوده و همبستگی منفی که بین دو صفت فوق با خواب بذر دارند. از طرف دیگر در روی این کروموزوم QTL های مربوط به عصاره مالت و مقدار پروتئین دانه (QEX4H و QPR4H) در موقعیت های ۱۰۸ و ۹۹/۵ سانتی مورگان و هر دو در مجاورت نشانگر ABG319A قرار داشتند و اثر آللی پروتئین منفی (۰/۷۱-) و اثر آللی غلظت عصاره مالت دانه مثبت (۰/۳۸) بود که نشان می دهد آللهایی که باعث کاهش پروتئین می شوند، عامل افزایش غلظت عصاره مالت دانه جو نیز هستند و همبستگی منفی و معنی دار بین دو صفت تایید کننده این مطلب است. از طرفی احتمالاً ژن های خوشه ای کنترل کننده کیفیت و کمیت مالت دانه در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته اند. ژن های خوشه ای، صفات متفاوت که در مجاورت هم دیگر در یک ناحیه خاص از کروموزوم قرار دارند ممکن است موجب همپوشانی QTL ها شوند. ارف و همکاران (Orf et al., 1999) QTL های خوشه ای با اثر شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش کرده اند. فاکس و همکاران (Fox et al., 2006) رابطه نزدیک اندازه دانه با کیفیت مالت دانه را گزارش کردند. در هر حال برای فهم این که ماهیت نواحی کنترل کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از لینکاژ، پلیتروپی و یا ژن های خوشه ای است، نقشه با چگالی بسیار بالا برای نقشه یابی مورد نیاز است. نتایج نشان داد که عملکرد دانه توسط پنج

QTL روی کروموزوم های 1H، 2H، 3H، 4H و 6H کنترل می شد که در موقعیت های ۱۴۰/۹، ۴۷/۰۳، ۱۱۴/۱، ۴۱ و ۲۴/۶ سانتی مورگان قرار داشتند، مقدار LOD این QTL ها به ترتیب برابر ۳/۵۱، ۳/۳۹، ۴/۶۶، ۶/۰۵ و ۵/۶۹ بود. پنج QTL به اضافه سه اثر اژیستازی معنی دار مجموعاً ۷۹/۷۸ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کرد. دو QTL اصلی QYs4H و QYs6H مجموعاً ۲۹/۶۷ درصد از تنوع فنوتیپی کل را توجیه کرد. سه اثر اژیستازی معنی دار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم های 1H × 2H، 3H × 6H و 4H × 6H برای این صفت شناسایی شد. روماگوسا و همکاران (Romagosa et al., 1999) در بررسی خود روی QTL های موثر بر عملکرد جامعه Steptoe × Morex نتایج مشابه گرفته و چهار QTL روی کروموزوم های 2H، 3H، 6H و 7H شناسایی کردند که با نتایج این تحقیق و همچنین با تحقیقات پیغمبری و همکاران (۲۰۰۵) برای عملکرد دانه در شرایط تنش تقریباً همخوانی دارد. وزن هزار دانه به عنوان یکی از فاکتورهای اصلی و بسیار موثر در غلظت عصاره مالت توسط QTL بزرگ اثر و اصلی QW2H با LOD = ۵/۱۱ و دو QTL، QW3H و QW4H به ترتیب روی کروموزوم های 2H، 3H و 4H مجاور نشانگرهای PRX2، ABR320 و CMWG652B مکان یابی شدند و در مجموع ۴۱/۱۱ درصد از تنوع فنوتیپی کل وزن هزار دانه

وزن هزار دانه با هکتولیترا بوده و همبستگی منفی که بین دو صفت فوق با خواب بذر دارند. از طرف دیگر در روی این کروموزوم QTL های مربوط به عصاره مالت و مقدار پروتئین دانه (QEX4H و QPR4H) در موقعیت های ۱۰۸ و ۹۹/۵ سانتی مورگان و هر دو در مجاورت نشانگر ABG319A قرار داشتند و اثر آللی پروتئین منفی (۰/۷۱-) و اثر آللی غلظت عصاره مالت دانه مثبت (۰/۳۸) بود که نشان می دهد آللهایی که باعث کاهش پروتئین می شوند، عامل افزایش غلظت عصاره مالت دانه جو نیز هستند و همبستگی منفی و معنی دار بین دو صفت تایید کننده این مطلب است. از طرفی احتمالاً ژن های خوشه ای کنترل کننده کیفیت و کمیت مالت دانه در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته اند. ژن های خوشه ای، صفات متفاوت که در مجاورت هم دیگر در یک ناحیه خاص از کروموزوم قرار دارند ممکن است موجب همپوشانی QTL ها شوند. ارف و همکاران (Orf et al., 1999) QTL های خوشه ای با اثر شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش کرده اند. فاکس و همکاران (Fox et al., 2006) رابطه نزدیک اندازه دانه با کیفیت مالت دانه را گزارش کردند. در هر حال برای فهم این که ماهیت نواحی کنترل کننده بیشتر از یک صفت، ناشی از لینکاژ، پلیتروپی و یا ژن های خوشه ای است، نقشه با چگالی بسیار بالا برای نقشه یابی مورد نیاز است. نتایج نشان داد که عملکرد دانه توسط پنج

مخصوص مالت جو استفاده کرد. علاوه بر این از QTL‌های پایدار و خوشه‌ای شناسایی شده برای صفات مهم کمی و کیفی مربوط به مالت دانه جو در برنامه‌گزینش به کمک نشانگر (MAS) استفاده کرد. همچنین می‌توان از برخی از نشانگرهای شناسایی شده به عنوان نشانگر مثبت در امر گزینش برای افزایش غلظت عصاره مالت و عملکرد عصاره نهایی کمک گرفت و با توجه به ارتباط بین صفات درگیر مالت‌سازی بهتر است از دانه‌های جو که در شرایط تنش خشکی تولید شده‌اند برای مصار کارخانجات مالت‌سازی استفاده نشود، زیرا در شرایط تنش صفاتی مانند وزن هزار دانه، انرژی جوانه‌زنی و هکتولتر کاهش می‌یابد که باعث کاهش غلظت عصاره مالت شده و صفاتی مانند پروتئین، پوسته بذر و درصد زیرالک (چاقی بذر) افزایش می‌یابند که باز هم باعث کاهش عصاره مالت می‌شوند.

را توجیه کردند. QTL‌های مکان‌یابی شده برای وزن هزاردانه و با تحقیق کاندمیر و همکاران (Kandemir *et al.*, 2000) روی کروموزوم 1H مغایرت دارد ولی با تحقیق هایس و همکاران (۱۹۹۳) روی کروموزوم 2H و 3H مطابقت دارد.

پژوهش حاضر نشان داد که بین دابل هاپلوئیدهای مورد مطالعه و والدین آن‌ها تنوع بسیار مطلوب از نظر صفات کمیت و کیفیت مالت دانه جو وجود دارد که از این تنوع می‌توان برای اهداف مختلف به‌نژادی استفاده کرد. از صفات بسیار مهم مانند پوسته دانه، وزن هکتولتر، چاقی بذر، خواب بذر، انرژی جوانه‌زنی، وزن هزاردانه و پروتئین دانه که تاثیر اساسی در کیفیت و کمیت مالت دارند و همچنین اندازه‌گیری ساده و اقتصادی از نظر زمان و هزینه نسبت به صفات پیچیده و هزینه بر در سطح میکرو و پوره کردن در سطح میکرو دارند، برای ارزیابی و گزینش ارقام مناسب و

References

- Anonymous. 2013. FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/site/>.
- Benito-Román, O., Alonso, E., and Lucas, S. 2011. Optimization of the β -glucan extraction conditions from different waxy barley cultivars. *Journal of Cereal Science* 53: 271-276.
- Btażewicz, J., Liszewski, M., and Zembold-Guta, A. 2007. Usability of BISHOP FORMULA in evaluation of malting quality of barley grain. *Polish Journal of Food and Nutrition Sciences* 57(4): 37-40 .

- Cattivelli L., Reza, F., Badeck, F.W., Mazzucotelli, A.M., Masterangelo, E., Francia, C., Tondelli, A., and Stanca, A.M. 2008.** Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research* 105: 1-14.
- Churchill, G. A., and Doerge, R. W. 1994.** Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics* 138: 963-971.
- Cooper, M., Eeuwijk, F.A.V., Hamme, G.L., Podlich, D.W., and Messina, C. 2009.** Modeling QTL for complex traits: detection and context for plant breeding. *Plant Biology* 12: 231-240.
- Dickin, E., Steele, T., Frost, G., Edwards-Jones, G., and Wright, D. 2011.** Effect of genotype, environment and agronomic management on β -glucan concentration of naked barley grain intended for health food use. *Journal of Cereal Science* 54: 44-52.
- Doerge, R. W., and Churchill, G.A. 1996.** Permutation tests for multiple loci affecting a quantitative character. *Genetics* 142: 285-294.
- Ehdaie, B., and Waines, J. G. 1989.** Genetic variation, heritability and path analysis in land races of bread wheat from South Western Iran. *Euphytica* 41: 183:190.
- Emebiri, L. C., Michael, P., Moody, D. B., Ogonnaya, F. C., and Black, C. 2009.** Pyramiding QTLs to improve malting quality in barley: gains in phenotype and genetic diversity. *Molecular Breeding* 23: 219-228.
- Emebiri, L. C., Moody, D. B., Horsley, R., Panozzo, J., and Read, B. J. 2005.** The genetic control of grain protein content variation in a doubled haploid population derived from a cross between Australian and North American two-rowed barley lines. *Journal of Cereal Science* 41: 107–114.
- Emebiri, L. C., Moody, D. B., Panozzo, J. F., and Read, B. J. 2004.** Mapping of QTL for malting quality attributes in barley based on a cross of parents with low grain protein concentration. *Field Crops Research* 87: 195–205.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. F. C. 1996.** *Introductions to Quantitative Genetics.* Longman, Essex, UK.

- Fox, G. P., Kelly, A., Poulsen, D., Inkerman, A., and Henry, R. 2006.** Selecting for increased barley grain size. *Journal of Cereal Science* 43: 198–208
- Gorzolka, K., Lissel., Kessler, M. N., Loch-Ahring, S., and Niehaus, K. 2012.** Metabolite fingerprinting of barley whole seeds, endosperms, and embryos during industrial malting . *Journal of Biotechnology* 159 : 177– 187.
- Han, F., Romagsa, I., Jones, B. L., Hayes, P. M., and Wesenberg, D. M. 1997.** Molecular marker-assisted selection for malting quality traits in barley. *Molecular Breeding* 3 (6): 427-437
- Han, F., Ullrich, S. E., Kleinhofs, A., Jones, B. L., and Wesenberg, D. M. 1999.** Fine structure mapping of the barley chromosome-1 centromere region containing malting-quality QTLs. *Theoretical and Applied Genetics* 95: 903-910.
- Hayes, P. M., and Iyambo, O. E. 1994.** Summary of QTL effects in the Steptoe × Morex population. *Barley Genetics Newsletter* 23: 98-143.
- Hayes, P.M ., Liu, B. H., Knapp, S. J., Chen, F., Jones, B., Blake, T., Franckowiak, J., Rasmussen, D., Sorrells, M., Ullrich, S. E., Wesenberg, D., and Kleinhofs, A. 1993.** Quantitative trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barley germplasm. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 392-401.
- Kandemir, N., Kudrna, D. A., Ullrich, S. E., and Kleinhofs, A. 2000.** Molecular marker assisted genetic analysis of head shattering in six-rowed barley. *Theoretical and Applied Genetics* 101 (1/2): 203-210.
- Korff, M., Wang, H., León, J., and Pillen, K. 2008.** AB-QTL analysis in spring barley: III. Identification of exotic alleles for the improvement of malting quality. *Molecular Breeding*, 21: 81-93.
- Liben, M., Alemayehu, A., and Tilahun, T. 2011.** Grain yield and malting quality of barley in relation to nitrogen application at mid- and high altitude in Northwest Ethiopia. *Journal of Science and Development* 1(1): 75-88
- Orf, J. H., Chase, K., Jarvik, T., Mansur, L. M., Cregan, P. B., Adler, F. R., and Lark, K. G. 1999.** Genetics of soybean agronomic traits: I, Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Science* 39:1642-1651.

- Peighambardoust, S. H. 2010.** Technology of Cereal Products. Volume 2. Department of Food Science, University of Tabriz, Tabriz, Iran (in Persian).
- Peighambari, S. A., Yazdi Samadi, B., Nabipour, A., Charmet, G., and Sarrafi, A. 2005.** QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Science* 169: 1008-1013.
- Qureshi, Z. A., and Neibling, H. 2009.** Response of two-row malting spring barley to water cutoff under sprinkler irrigation. *Agricultural Water Management* 96: 141-148.
- Ribaut, J., and Ragot, M. 2007.** Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize: the backcross approach, perspectives, limitations, and alternatives. *Journal of Experimental Botany* 58: 351-360.
- Romagosa, I., Feng, H., Clancy, J. A., and Ullrich, S. E. 1999.** Individual locus effect on dormancy during seed development and after ripening in barley. *Crop Science* 39(1): 74-79.
- Ullrich, S. E., 2011.** Barley, Production, Improvement, and Uses. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex, UK/Ames, IA. 637 pp.
- Ullrich, S. E., Lee, H., Clancy, J.A., Del Blanco, I. A., Jitkov, V. A., Kleinhofs, A., Han, F., Prada, D., Romagosa, I., and Mplina-cano, J. L. 2009.** Genetic relationships between pre-harvest sprouting and dormancy in barley. *Euphytica* 168: 331-345.
- Varshney, R. K., Paulo, M. J., Grando, S., van Eeuwijk, F. A., Keizer, L. C. P., Guod, P., Ceccarelli, S., Kilian, A., Baum, M., and Graner, A. 2012.** Genome wide association analyses for drought tolerance related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Field Crops Research* 126: 171–180.
- Wang, S., Basten, C. J., and Zeng, Z. B. 2007.** Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (Available at <http://statgen.Ncsu.edu/qtlcart/wQTL.htm/>).
- Wang, Y., and Frei, M. 2011.** Stressed food–The impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agricultural, Ecosystems and Environment* 141: 271-286.

- Wolfe, M. S., Baresel, J. P., Desclaux, D., Goldringer, I., Hoad, S., Kovacs, G., Loschenberger, F., Miedaner, H., Stergard, E., and Lammerts, T. 2008.** Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica* 163: 323–346.
- Woonton, B. W., Jacobsen, J. V., Sherkat, F., and Stuart, I. M. 2005.** Changes in germination and malting quality during storage of barley. *Journal of the Institute of Brewing* 111: 33-41.
- Worch, S., Rajesh, K., Harshavardhan, V. T., Pietsch, C., Korzun, V., Kuntze, L., Börner, A., Wobus, U., Röder, M. S., and Sreenivasulu, N. 2011.** Haplotyping, linkage mapping and expression analysis of barley genes regulated by terminal drought stress influencing seed quality. *Plant Biology* 11: 1-14.
- Zhang, X., Westcott, S., Panozzo, J., Cakir, M., Harasymow, S., Tarr, A., Broughton, S., Lance, R., and Li, C. 2011.** Comparative analysis of Australian and Canadian barleys for seed dormancy and malting quality. *Euphytica* 1: 1-9.

Archive of SID