

نقشه‌یابی ارتباطی عملکرد و برخی صفات زراعی مهم در جو (*Hordeum vulgare* L.)

Association mapping of yield and some important agronomic traits in barley (*Hordeum vulgare* L.)

رضا عطایی*^۱، ولی‌اله محمدی^۱، علیرضا طالعی^۱، محمدرضا نقوی^۱

۱- دانش‌آموخته دکتری، دانشیار، استاد، استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

Ataei R*¹, Mohammadi V¹, Talei AR¹, Naghavi MR¹

1- Former PhD Student, Associate Professor, Professors, Department of Agronomy and Plant Breeding, University College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: reza_ataei@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۴/۱/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۹۴/۱۱/۲۵)

چکیده

به منظور شناسایی نواحی ژنومی مرتبط با عملکرد و برخی صفات مهم زراعی از طریق نقشه‌یابی ارتباطی، ۱۰۰ رقم جو زراعی در قالب طرح لاتیس با دو تکرار و در شرایط مزرعه کشت شدند. عملکرد، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، زمان گلدهی، شاخص برداشت و ارتفاع گیاه اندازه‌گیری شد. ارزیابی ژنوتیپی با ۳۹۶۴ نشانگر اس.ان.پی با فراوانی بیش‌تر از ده درصد صورت پذیرفت. تعیین ساختار جمعیت نشان داد که ژنوتیپ‌ها بر اساس نشانگرهای مورد استفاده در دو زیرگروه قرار می‌گیرند که با مورفولوژی دوردیفه یا شش‌ردیفه بودن سنبله مطابقت داشت. میانگین عدم تعادل با افزایش فاصله ژنتیکی کاهش یافت و در داخل زیرگروه‌ها بیش‌تر از عدم تعادل موجود در کل جمعیت بود. با استفاده از مدل خطی مخلوط تعداد ۱۰۳ کیو.تی.ال برای صفات مورد ارزیابی شناسایی شد که ۴۷ کیو.تی.ال با ژن‌ها و کیو.تی.ال‌های گزارش شده قبلی مطابقت داشت و ۵۶ کیو.تی.ال جدید برای نخستین بار گزارش شد. SNP_3660 مرتبط با عملکرد و SNP_1432 مرتبط با تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و مورفولوژی دوردیفه یا شش‌ردیفه سنبله بیش‌ترین مقدار لگاریتم احتمال را دارا بودند و پتانسیل استفاده در گزینش به‌کمک نشانگر را دارند. این پژوهش نشان داد نقشه‌یابی ارتباطی روشی کارآمد برای شناسایی مکان‌های ژنومی کنترل‌کننده صفات کمی می‌باشد.

واژه‌های کلیدی

جو
نقشه‌یابی ارتباطی
QTL
SNP

مقدمه

جو (*Hordeum vulgare L.*) یکی از اولین گیاهان زراعی اهلی شده‌است و امروزه در جهان از نظر اهمیت بعد از گندم، برنج و ذرت در مقام چهارم قرار گرفته است. ژنوم جو در حدود ۵/۱ گیگا جفت‌باز است که ۱۲ برابر ژنوم برنج می‌باشد و شامل ۸۰ درصد دی.ان.ا تکراری است (Wicker et al. 2008; Schulte et al. 2009). تعداد کم کروموزوم، میزان بالای خودگشنی، قرابت زیاد ژنوم جو با دیگر گیاهان خانواده گندمیان مانند برنج، سورگوم، در دسترس بودن انواع فرم‌های جهش‌یافته و چرخه زیستی کوتاه جو را به یک گیاه مدل برای مطالعات ژنتیکی تبدیل کرده است.

گزینش فنوتیپ‌های مطلوب در داخل جمعیت‌های دارای تنوع، پایه و اساس اصلاح نباتات است. گزینش فنوتیپی اغلب در معرض اثر متقابل ژنوتیپ و محیط می‌باشد. علاوه بر این گزینش برخی صفات پرهزینه، زمان‌بر، غیر قابل اعتماد و گاهی مستلزم انتظار طولانی برای ظهور صفت است. افزایش کارایی گزینش و تسریع برنامه‌های اصلاحی همواره یکی از موضوعات مهم اصلاح نباتات بوده است. امروزه با پیشرفت‌های قابل توجه در زمینه‌های مختلف ژنتیک مولکولی و گسترش نشانگرهای مولکولی می‌توان صفات مورد نظر را نشاندار کرد و در انتخاب به کمک نشانگر از آن‌ها استفاده کرد. نقشه‌یابی لینکاژی یکی از روش‌هایی است که می‌توان با استفاده از آن نشانگرهای مرتبط با صفات کمی را شناسایی کرد (Collard and Mackill 2008). تعداد زیادی مطالعات مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی در جو با استفاده از نقشه‌یابی لینکاژی انجام شده‌است اما به دلیل معایب این روش، استفاده از کیو.تی.ال‌های^۱ شناسایی شده در برنامه‌های اصلاحی محدود بوده است (Pauli et al. 2014). استفاده از نقشه‌یابی ارتباطی روش بهتری برای شناسایی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی است. نقشه‌یابی ارتباطی برای اولین بار در ژنتیک انسانی و برای صفات کیفی (مانند بیماری‌های ژنتیکی) مورد استفاده قرار گرفت و سپس مورد توجه دانشمندان ژنتیک گیاهی واقع شد (Reich et al. 2001). با این وجود این روش بیش‌تر

برای گونه‌های مدل با ژنوم شناخته شده مانند آرابیدوپسیس (Agrama et al. 2007)، برنج (Aranzana et al. 2005) و ذرت (Chandler and Brendel 2002; Lawrence et al. 2008) مطالعه شده و در گیاهان دیگر به دلیل کمبود پلاتفرم‌های تجاری نشانگرهای ملکولی کاربرد محدودی داشته است. اولین پلاتفرم تجاری نشانگرهای ایجاد شده در جو BOPA₁^۲ و BOPA₂ بود شامل ۳۰۷۲ نشانگر اس.ان.پی^۳ با مکان ژنومی مشخص بود (Fan et al. 2003). ایجاد چنین پلاتفرمی امکان کاربرد نقشه‌یابی ارتباطی در جو را فراهم آورد. به دلیل این‌که عملکرد و صفات زراعی به وفور در برنامه‌های اصلاحی جو مورد استفاده و ارزیابی قرار می‌گیرند، شناسایی نشانگرهای مرتبط با این صفات می‌تواند ایجاد ارقام جدید جو را تسریع کند و کارایی گزینش را تا حد زیادی افزایش دهد (Pauli et al. 2014). نقشه‌یابی ارتباطی با استفاده از نشانگرهای اس.ان.پی^۴ در جو نشان داد ۲۱ ناحیه کروموزومی با صفات عملکرد، ارتفاع و پایداری عملکرد ارتباط دارند (Inostroza et al. 2009). بررسی صفات ارتفاع، عملکرد، زمان گلدهی، وزن دانه و محتویات پروتئین دانه در جمعیتی متشکل از ۷۷۰ لاین جو نشان داد ۴۱ کیو.تی.ال در کنترل این صفات نقش دارند (Pauli et al. 2014). نقشه‌یابی ارتباطی عملکرد و صفات مرتبط با آن در جمعیتی متشکل از ۱۸۵ رقم جو، ۲۵ کیو.تی.ال برای صفات عملکرد، زمان گلدهی، شاخص برداشت، وزن هزار دانه و تعداد سنبله در متر مربع گزارش شد. برخی از نشانگرهای مورد استفاده در این پژوهش با ژن‌های کنترل‌کننده مورفولوژی سنبله ارتباط داشتند (Comadran et al. 2011). مطالعه صفات زراعی، مقاومت به بیماری‌ها و صفات مورفولوژیک در ۱۴۸ رقم جو، بسیاری از ژن‌ها و کیو.تی.ال‌های قبلی را تأیید کرد و نشان داد نشانگر HVM054 بر روی کروموزوم شماره ۲ با کیو.تی.ال جدید مربوط به مقاومت به ویروس زرد جو پیوستگی دارد (Kraakman et al. 2006). اغلب مطالعات نقشه‌یابی ارتباطی و تعیین ساختار ژنتیکی جمعیت با کمتر از هزار نشانگر صورت گرفته است (Zhu et al. 2008). این

² Barley oligo pool assay³ Single nucleotide polymorphism (SNP)⁴ Simple sequence repeats (SSR)¹ Quantitative trait loci (QTL)

داده گمشده بیشتر از ده درصد و MAF^2 کمتر از ده درصد حذف گردید (Mandel et al. 2013) و مجموعه جدیدی متشکل از ۳۹۶۶ اس.ان.پی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی، ساختار جمعیت و نقشه یابی ارتباطی مورد استفاده قرار گرفت.

تجزیه داده ها

محتوای اطلاعات چندشکلی^۳ برای هر نشانگر با استفاده از رابطه $PIC = 1 - \sum p_i^2$ محاسبه شد. در این رابطه P_i فراوانی i امین آلل و n تعداد آلل هر نشانگر اس.ان.پی است (Chen et al. 2011). این شاخص می تواند بین صفر (برای آلل های یک شکل در جمعیت) و یک (برای آلل هایی که فراوانی آن ها در جمعیت برابر است) تغییر کند. تجزیه به مختصات اصلی با استفاده از نرم افزار PAST 2.14 (Hammer et al. 2001) و ماتریس تشابه اقلیدسی انجام گرفت و به صورت گرافیکی زیرجمعیت ها را تا حدودی آشکار کرد.

برای درک بهتر تنوع ژنتیکی موجود در جمعیت و تخمین میزان تمایز نواحی ژنومی تجزیه واریانس مولکولی با نرم افزار Arlequin3.5 (Excoffier and Lischer 2010) صورت پذیرفت. واریانس مولکولی بر اساس شاخص تثبیت^۴ F_{st} محاسبه شد. این شاخص نسبتی از تنوع ژنتیکی را نشان می دهد که به دلیل تفاوت فراوانی آللی در بین زیرجمعیت ها اتفاق می افتد. عدم تعادل لینکاژی مربوط به هر جفت نشانگر و آماره r^2 برای هر گروه پیوستگی با استفاده از نرم افزار Haploview 4.2 (Barrett et al. 2005) محاسبه گردید. برای تعیین عدم تعادل لینکاژی فقط از نشانگرهایی استفاده شد که مکان ژنومی آنها مشخص بودند (۳۵۱۴ نشانگر اس.ان.پی بر روی هفت گروه پیوستگی). وجود زیرجمعیت ها با روش بیس^۵ و نرم افزار Structure 2.3 با ۳ تکرار و ۳۰۰۰۰ جایگشت بررسی شد. تعداد کلاسترهایی (K) که ساختار جمعیت را بهتر نشان می دادند بوسیله نرم افزار Structure Harvester تعیین شد (Evanno et al. 2005).

به منظور جلوگیری از ارتباطات کاذب نشانگر-صفت تجزیه ارتباطی با استفاده از نرم افزار TASSEL 3.0.119 و روش مدل

امر می تواند منجر به ایجاد ارتباطات کاذب و نتیجه گیری اشتباه شود. در این پژوهش ساختار ژنتیکی جمعیت و نقشه یابی ارتباطی عملکرد و برخی صفات زراعی مهم مانند تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، تعداد روز تا گلدهی، شاخص برداشت و ارتفاع در ارقام جو پاییزه با ۳۹۶۶ نشانگر اس.ان.پی صورت گرفت و رابطه بین صفات مورد مطالعه از طریق هم مکانی کیو.تی.ال های شناسایی شده تعیین شد.

مواد و روش ها

مواد گیاهی و ارزیابی فنوتیپی

در این آزمایش ۱۰۰ رقم جو پاییزه مورد استفاده قرار گرفت که شامل ۵۰ رقم جو دوردیفه و ۵۰ رقم جو شش ردیفه از کشورهای فرانسه (۳۴ ژنوتیپ)، آلمان (۲۶ ژنوتیپ)، انگلستان (۱۶ ژنوتیپ)، ایتالیا (۱۷ ژنوتیپ)، دانمارک (دو ژنوتیپ)، بلژیک (یک ژنوتیپ) و اتریش (یک ژنوتیپ) بود و اطلاعات مربوط به سه ژنوتیپ در دسترس نبود. آزمایش در مرکز تحقیقات ژنومیکس ایتالیا^۱ در سال ۱۳۹۱ و با همکاری دانشگاه میلان انجام گرفت. به منظور ارزیابی صفات عملکرد و دیگر صفات زراعی مهم، مجموعه فوق در مزرعه و در قالب طرح لاتیس در دو تکرار کشت شد. مساحت هر کرت دو متر مربع بود و تمامی عملیات زراعی بر اساس عرف منطقه اعمال شد. صفات اندازه گیری شده شامل عملکرد (تن در هکتار)، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه (گرم)، شاخص برداشت، ارتفاع بوته و تعداد روز تا گلدهی ۵۰ درصد گیاهان بودند.

ارزیابی ژنوتیپی

استخراج دی.ان.ا با استفاده از کیت Tepnel Nucleoplex Plant DNA صورت پذیرفت. هر رقم با مجموعه ای از ۷۸۶۴ اس.ان.پی به وسیله Single IllumineTM Iselect Assay با همکاری موسسه IPK- Gatersleben آلمان ارزیابی شد. موقعیت ۵۳۳۸ نشانگر بر روی هفت گروه پیوستگی جو بوسیله نقشه یابی لینکاژی در جمعیت هایپلوئید مضاعف Morex × Barke مشخص بود (Comadran et al. 2012; Tondelli et al. 2013). نشانگرهایی با

² Minor allele frequency

³ Polymorphism information content (PIC)

⁴ Fixation index

⁵ Bayesian method

¹ Genomics research centre

حاکی از آن است که ساختار جمعیت ارقام جو با مورفولوژی سنبله (دوردیفه یا شش‌ردیفه بودن) ارتباط دارد (Zhang et al. 2009). لذا محاسبه شاخص PIC در داخل گروه‌های متشکل از ژنوتیپ‌های دوردیفه و شش‌ردیفه نشان داد میانگین آماره فوق در ارقام دوردیفه (۰/۳۰) کم‌تر از ارقام شش‌ردیفه (۰/۳۷) است که با نتایج قبل مطابقت داشت (Pasam et al. 2012).

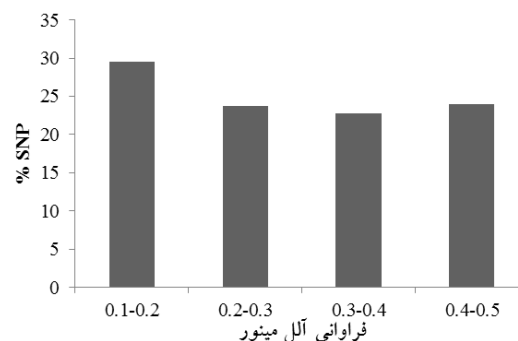
تجزیه به مختصات اصلی در پژوهش قبلی (Ataei et al. 2013) نشان داد زیرگروه‌های موجود در جمعیت با مورفولوژی سنبله (دوردیفه یا شش‌ردیفه بودن) مطابقت داشت. تجزیه ساختار جمعیت با استفاده از نرم‌افزارهای Structure و Structure Harvester نیز جمعیت را به دو زیرگروه ژنوتیپ‌های دوردیفه و شش‌ردیفه تقسیم کرد و با نتایج حاصل از تجزیه به مختصات اصلی مطابقت داشت (Ataei et al. 2013).

تجزیه واریانس مولکولی و محاسبه شاخص Fst در پژوهش قبلی نشان داد نواحی ژنومی که باعث تمایز دو زیرجمعیت شده‌اند با ژن‌های vrs_3 ، vrs_4 ، vrs_1 و $int-c$ به ترتیب بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱، ۲، ۳ و ۴ هم‌مکان بودند (Ataei et al. 2013). این ژن‌ها مسئول دوردیفه یا شش‌ردیفه بودن در جمعیت‌های جو هستند (Ramsay et al. 2011).

شناسایی زیرجمعیت‌های موجود در داخل یک جمعیت یکی از مراحل اساسی در نقشه‌یابی ارتباطی است (Flint-Garcia et al. 2005). مطالعات پیشین نشان می‌دهد عادت رشدی (زمستانه یا بهاره بودن)، مورفولوژی سنبله (دوردیفه و شش‌ردیفه بودن) و منشأ جغرافیایی مهم‌ترین عوامل ایجاد ساختار در جمعیت‌های جو هستند (Malysheva Otto et al. 2006; Rostoks et al. 2010; Zhang et al. 2009; Hamblin et al. 2006). ساختار موجود در خزانه ژنی جوهای پاییزه نسبت به جوهای بهاره بیش تر تحت تأثیر مورفولوژی سنبله است (Malysheva-Otto et al. 2006).

طول نقشه ژنتیکی مورد استفاده برابر ۹۹۰/۱۲ سانتی‌مورگان با میانگین فاصله ۰/۲۸ سانتی‌مورگان بود (Ataei et al. 2013). بررسی شاخص عدم تعادل لینکاژی (r^2) نشان داد با افزایش فاصله ژنتیکی، عدم تعادل لینکاژی به سرعت کاهش می‌یابد. جفت‌نشاندگه‌هایی که در فاصله کم‌تر از پنج سانتی‌مورگان قرار

خطی مخلوط^۱ همراه با ماتریس‌های Q و K انجام گرفت (Bradbury et al. 2007). برای تجزیه ارتباطی فقط نشانگرهایی با فراوانی بیش از ده درصد مورد استفاده قرار گرفت و آماره P با ۱۰۰۰ جایگشت برآورد شد و مکان احتمالی کیوتی‌ال‌ها با سطح اطمینان $-\log P \geq 3$ بر روی گروه‌های پیوستگی مشخص شد.



شکل ۱- توزیع فراوانی آلل مینور نشانگرهای مورد استفاده در آزمایش (۳۹۶۴ نشانگر).

نتایج و بحث

از مجموع ۳۹۶۴ نشانگر ۲۹/۵ درصد از نشانگرها فراوانی آلل مینور بین ۰/۱-۰/۲، ۲۳/۷ درصد بین ۰/۳-۰/۴، ۲۲/۷ درصد بین ۰/۴-۰/۵ و تقریباً ۲۴ درصد ۰/۴-۰/۵ را دارا بودند (شکل ۱). توزیع نشانگرها بر روی گروه‌های پیوستگی به صورت یکنواخت نبود و بیش‌ترین تعداد نشانگر مربوط به گروه پیوستگی شماره ۶ و کم‌ترین آن مربوط به گروه پیوستگی شماره ۱ بود (جدول ۱). دامنه شاخص PIC در کل جمعیت از ۰/۱۹ تا ۰/۵ با میانگین ۰/۳۹ بود. مقدار این شاخص برای اغلب نشانگرها (۳۳۵۲ نشانگر) بیش‌تر از ۰/۲۵ بود. این نتایج نشان داد نشانگرهای مورد استفاده از چندشکلی بالایی برخوردار بودند. میانگین شاخص PIC بر روی گروه‌های پیوستگی مختلف از ۰/۳۷ (گروه‌های پیوستگی شماره ۲ و ۵) تا ۰/۴۲ (گروه‌های پیوستگی شماره ۳ و ۷) متغیر بود. این نتایج با نتایج (Rostoks et al. 2006) که کروموزوم شماره ۶ را متنوع‌ترین کروموزوم گزارش کرده‌اند مطابقت نداشت (Rostoks et al. 2006). برخی از گزارش‌ها

¹ Mixed linear model

گلدھی، شاخص برداشت و ارتفاع استفاده شد و در مجموع ۱۰۳ کیو.تی.ال برای این صفات شناسایی شد که ۴۷ کیو.تی.ال با ژن‌ها و کیو.تی.ال‌های گزارش شده قبلی مطابقت داشت (جدول ۳). برای صفت عملکرد در مجموع ۱۱ کیو.تی.ال بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱، ۲، ۳، ۴، ۶ و ۷ شناسایی شد و دو کیو.تی.ال با نشانگرهایی که جایگاه ژنومی آن‌ها مشخص نبود ارتباط داشت (جدول ۳). کیو.تی.ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱ (در فاصله ۵۱/۴۲) و شماره ۳ (در فاصله ۱۵۴/۸۲) با نتایج پژوهش‌های قبلی مطابقت داشت (Li et al. 2005). هم‌چنین کیو.تی.ال موجود بر روی گروه پیوستگی شماره ۶ در فاصله ۱۰۵/۱۷ سانتی‌مورگان با کیو.تی.ال شناسایی شده (QYId.S42-6H.a) مطابقت داشت (Von Korff et al. 2006). اغلب نقشه‌یابی‌های انجام شده برای صفت عملکرد نشان می‌دهد بازوهای کروموزومی 2HS، 3HL و 6HL نواحی مهمی هستند که حامل ژن‌های تعیین‌کننده عملکرد می‌باشند. این نواحی با استفاده از اثرات پلوتروویک ژن حساسیت به طول روز ($Ppd-H_1$) بر روی 2HS، ژن پاکوتاهی *denso* بر روی 3HL و ژن *Amy1* مسئول فعالیت آلفاآمیلازی بر روی عملکرد تأثیر می‌گذارند. در این بررسی نیز نشانگرهای موجود در این نواحی با عملکرد همبستگی بالایی از خود نشان دادند. اس.ان.پی ۴۶۸ بر روی بازوی کوتاه گروه پیوستگی شماره ۲ و در فاصله ۲۲/۱۷ سانتی-مورگانی با ژن $Ppd-H_1$ هم‌مکان بود.

داشتند بیش‌ترین عدم تعادل را بر روی هر هفت گروه پیوستگی با میانگین ۰/۳۲۲ از خود نشان دادند. در این فاصله ژنتیکی بیش-ترین عدم تعادل لینکاژی مربوط به گروه پیوستگی شماره هفت (۰/۵۰۷) و کم‌ترین مقدار به گروه پیوستگی شماره ۲ (۰/۲۳۷) اختصاص داشت. در بین نشانگرهای مستقل از هم با فاصله بیش از ۵۰ سانتی‌مورگان، کم‌ترین و بیش‌ترین عدم تعادل لینکاژی به گروه‌های پیوستگی شماره ۵ و ۴ به ترتیب با مقادیر ۰/۰۲۴ و ۰/۰۴۷ اختصاص داشت (جدول ۱). لینکاژی یکی از مؤثرترین نیروهایی است که باعث عدم تعادل در جمعیت شده‌است. با این حال عدم تعادل لینکاژی بین نشانگرهای مستقل نشان داد عوامل دیگری مانند ساختار جمعیت، رانش ژنتیکی، مهاجرت، انتخاب و جهش بر روی عدم تعادل لینکاژی مؤثر است (Abdurakhmonov et al. 2008). بررسی عدم تعادل لینکاژی در داخل زیرجمعیت‌ها نشان داد میانگین عدم تعادل لینکاژی برای ارقام دوردیفه و شش‌ردیفه به ترتیب ۰/۱۰ و ۰/۰۹ بود که بیش‌تر از میانگین کل جمعیت (۰/۰۸) است (جدول ۲). این امر برخلاف این واقعیت است که وجود ساختار در جمعیت باعث افزایش عدم تعادل می‌شود با این وجود می‌توان این افزایش عدم تعادل در داخل زیرجمعیت‌ها را به کاهش اندازه جمعیت و متعاقب آن افزایش خویشاوندی افراد نسبت داد. به‌منظور تعیین ارتباط داده‌های فنوتیپی بدست آمده در این آزمایش و داده‌های مولکولی، از نقشه‌یابی ارتباطی برای صفات عملکرد، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، تعداد روز تا

جدول ۱- میانگین شاخص عدم تعادل لینکاژی در فواصل ژنتیکی مختلف بر روی هفت گروه پیوستگی جو.

گروه‌های پیوستگی	تعداد اس.ان.پی	طول نقشه (CM*)	میانگین شاخص عدم تعادل لینکاژی (r^2) بین جفت نشانگرها				
			D** <5 CM	D = 5- 10 CM	D = 10- 20 CM	D= 20- 50 CM	D> 50 CM
1H	۳۹۳	۱۳۳/۱۴	۰/۳۵۴	۰/۱۵۴	۰/۱۰۶	۰/۰۶۳	۰/۰۳۶
2H	۴۲۶	۱۴۹/۵	۰/۲۳۷	۰/۰۹۶	۰/۰۵۳	۰/۰۳۸	۰/۰۳۳
3H	۵۵۷	۱۵۵/۰۹	۰/۳۷۴	۰/۱۸۲	۰/۰۸۹	۰/۰۴۱	۰/۰۳۲
4H	۴۵۸	۱۱۵/۲۳	۰/۲۵۹	۰/۱۰۰	۰/۰۷۴	۰/۰۵۲	۰/۰۴۷
5H	۴۷۰	۱۶۹/۶۶	۰/۲۷۴	۰/۱۱۷	۰/۰۶۰	۰/۰۳۲	۰/۰۲۴
6H	۶۴۳	۱۲۶/۶۳	۰/۲۴۹	۰/۱۱۶	۰/۰۶۳	۰/۰۳۸	۰/۰۴۵
7H	۵۶۷	۱۴۰/۹	۰/۵۰۷	۰/۱۲۵	۰/۰۷۳	۰/۰۴۰	۰/۰۲۸

* و ** به ترتیب سانتی‌مورگان و فاصله ژنتیکی.

سانتی‌مورگان) با نتایج پاسام و همکاران (۲۰۱۲) مطابقت داشت (Pasam et al. 2012). کیوتی‌ال شناسایی شده بر روی گروه پیوستگی شماره ۴ در فاصله ۴۳/۴۸ سانتی‌مورگان با کیوتی‌ال QTgw.pil-4H.3 مربوط به وزن هزار دانه هم‌مکان بود (Pillen et al. 2003). کیوتی‌ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ (۱۴۹/۱۵ سانتی‌مورگان) و ۴ (۵۱/۴۲ و ۹۱/۲۹ سانتی‌مورگان) با نتایج قبل مطابقت نشان داد (Comadran et al. 2011). ارقام دوردیفه به دلیل اینکه تعداد دانه (منبع) در این ارقام کم‌تر است، از وزن دانه بیش‌تری نسبت به ارقام شش‌ردیفه برخوردارند. لذا انتظار می‌رود ژن‌های مسئول مورفولوژی سنبله با کیوتی‌ال‌های این صفت هم‌مکان شوند. بر روی گروه پیوستگی شماره ۱ اس.ان.پی ۲۵۴ با فاصله بسیار نزدیکی با ژن *vrs3* قرار دارد و احتمالاً با یکدیگر تفرق می‌یابند. از طرفی ژن *int-c* با اس.ان.پی ۱۴۳۲ بر روی گروه پیوستگی شماره ۴ هم‌مکان بود که نشان می‌دهد ژن‌های تعیین‌کننده مورفولوژی سنبله بر روی وزن هزار دانه (و هم‌چنین تعداد دانه در سنبله) اثر پلیوتروپیک دارند (جدول ۴). ۲۱ کیوتی‌ال که بر روی هر هفت گروه پیوستگی جو پراکنده شده بود تعیین‌کننده صفت تعداد روز تا گلدهی بود (جدول ۳). ۳ کیوتی‌ال نیز با نشانگرهایی ارتباط داشت که جایگاه ژنومی مشخصی نداشتند. کیوتی‌ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ (در فاصله ۲۹/۳۹، ۵۷/۰۱، ۲۴/۵۰، ۳۸/۲۰ و ۱۸/۹۱ سانتی‌مورگان) با نتایج قبل مطابقت خوبی داشت (Laurie et al. 1995).

جدول ۲- میانگین عدم تعادل لینکاژی در جمعیت و زیر جمعیت‌های مختلف. اعداد تا دو رقم اعشار گرد شده‌است.

گروه‌های پیوستگی	ژنو تیپ‌های شش ردیفه (زیر جمعیت دوم)	ژنو تیپ‌های دو ردیفه (زیر جمعیت اول)	کل جمعیت
1H	۰/۰۷	۰/۱۰	۰/۰۹
2H	۰/۰۵	۰/۰۷	۰/۰۶
3H	۰/۱۲	۰/۰۹	۰/۱۰
4H	۰/۱۳	۰/۱۳	۰/۱۰
5H	۰/۰۶	۰/۰۸	۰/۰۶
6H	۰/۰۶	۰/۱۱	۰/۰۹
7H	۰/۱۱	۰/۱۲	۰/۱۱
میانگین عدم تعادل لینکاژی	۰/۰۹	۰/۱۰	۰/۰۸

اس.ان.پی ۱۳۶۳ بر روی بازوی بلند گروه پیوستگی شماره ۳ و هم‌مکان با ژن *denso* قرار داشت (جدول ۴). علاوه بر این بازوی بلند گروه پیوستگی شماره ۶ شامل اس.ان.پی ۲۸۷۲ بود که البته با ژن *Amy1* فاصله زیادی داشت.

صفت تعداد دانه در سنبله در این پژوهش با ۱۷ کیوتی‌ال بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱، ۲، ۳، ۴، ۵ و ۶ کنترل می‌شود (جدول ۳). کیوتی‌ال‌های شناسایی شده برای صفت تعداد دانه در سنبله انتظار می‌رود منعکس‌کننده ژن‌های بزرگ اثری باشد که باعث ایجاد دوردیفه و شش‌ردیفه بودن جو می‌شوند. فنوتیپ دوردیفه و شش‌ردیفه بودن تحت کنترل دو ژن اصلی هستند که بر روی بازوی بلند کروموزوم شماره ۲ و بازوی کوتاه کروموزوم شماره ۴ قرار گرفته و هر دو آن‌ها قبلاً هم‌سانه‌سازی شده و مورد بررسی قرار گرفته‌اند. در این بررسی ژن *vrs1* با اس.ان.پی ۶۶۷ و ژن *int-c* نیز با اس.ان.پی ۱۴۳۲ هم‌مکان بود (جدول ۴). علاوه بر این کیوتی‌ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱ (۷۲/۵۲ سانتی‌مورگان)، ۲ (۸۲/۷۹ سانتی‌مورگان) و ۴ (۲۶/۷۷ سانتی‌مورگان) با نتایج قبل مطابقت داشت (Comadran et al. 2011). همچنین کیوتی‌ال‌هایی که بر روی گروه پیوستگی شماره ۲ در فاصله ۴۳/۸۴ و ۷۹/۸۹ سانتی‌مورگان قرار داشت با کیوتی‌ال‌هایی که برای این صفت گزارش شده‌است هم‌مکان بود (Mohammed 2011).

۲۰ کیوتی‌ال بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱، ۲، ۴، ۵، ۶ و ۷ کنترل‌کننده صفت وزن هزار دانه بود (جدول ۳). اس.ان.پی شماره ۴۳۲ بر روی گروه پیوستگی شماره ۲ با اس.ان.پی شماره ۴۲۸ مربوط به ارتفاع هم‌مکان بوده و در فاصله کم‌تر از ۲ سانتی‌مورگان با اس.ان.پی شماره ۴۶۸ مربوط به عملکرد قرار داشت که نشان‌دهنده تفرق هم‌زمان این دو جایگاه ژنومی است. اس.ان.پی شماره ۱۴۵۹ بر روی گروه پیوستگی شماره ۴ با اس.ان.پی شماره ۱۴۵۲ مربوط به عملکرد هم‌مکان بود و در فاصله کمتر از ۲ سانتی‌مورگان با اس.ان.پی شماره ۱۴۵۰ مربوط به تعداد روز تا گلدهی قرار داشت (جدول ۴). این نتایج نشان‌دهنده ارتباط بین صفات وزن هزار دانه، عملکرد، ارتفاع و تعداد روز تا گلدهی است. کیوتی‌ال‌های موجود بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱ (۷۲/۵۹ سانتی‌مورگان)، ۲ (۴۰/۰۸ سانتی‌مورگان) و ۴ (۲۶/۷۷)

جدول ۳- نتایج نقشه یابی ارتباطی برای عملکرد و برخی صفات زراعی مهم در جو.

صفت	نشانیگر	گروه پیوستگی	مکان (CM)	-Log (P)*
عملکرد				
۱	SNP_388	1H	۱۳۲/۵۸	۳/۶۲
۲	SNP_167	1H	۵۱/۴۲	۳/۰۰
۳	SNP_419	2H	۶/۵۹	۳/۵۴
۴	SNP_468	2H	۲۲/۱۷	۳/۴۰
۵	SNP_1362	3H	۱۴۸/۷۳	۵/۱۶
۶	SNP_1363	3H	۱۵۴/۸۲	۳/۳۲
۷	SNP_1337	3H	۱۴۵/۳۳	۳/۱۰
۸	SNP_1452	4H	۴۳/۲۷	۳/۰۷
۹	SNP_2362	6H	۲۸/۹۰	۳/۳۰
۱۰	SNP_2872	6H	۱۰۵/۱۷	۳/۱۵
۱۱	SNP_3406	7H	۱۰۳/۵۴	۳/۱۳
۱۲	SNP_3660	Unmaped	-	۵/۸۲
۱۳	SNP_3804	Unmaped	-	۳/۳۲
تعداد دانه در سنبله				
۱	SNP_328	1H	۱۰۶/۱۶	۵/۶۹
۲	SNP_294	1H	۹۵/۸۹	۴/۴۲
۳	SNP_228	1H	۶۶/۲۹	۳/۵۷
۴	SNP_253	1H	۷۲/۵۲	۳/۴۸
۵	SNP_203	1H	۵۸/۲۲	۳/۱۹
۶	SNP_8	1H	۲/۳۴	۳/۰۸
۷	SNP_638	2H	۷۹/۸۹	۵/۴۴
۸	SNP_667	2H	۸۲/۷۹	۳/۸۳
۹	SNP_606	2H	۷۰/۸۲	۳/۶۲
۱۰	SNP_526	2H	۴۳/۸۴	۳/۰۱
۱۱	SNP_1312	3H	۱۳۷/۶۱	۴/۲۷
۱۲	SNP_1221	3H	۹۶/۴۶	۳/۲۷
۱۳	SNP_1432	4H	۲۶/۷۷	۸/۴۷
۱۴	SNP_1720	4H	۶۷/۷۱	۳/۹۳
۱۵	SNP_1829	4H	۱۱۳/۳۹	۳/۰۷
۱۶	SNP_2171	5H	۱۳۱/۶۷	۳/۶۹
۱۷	SNP_2829	6H	۹۱/۷۱	۳/۱۹

جدول ۳- ادامه

صفت	نشانیگر	گروه پیوستگی	مکان (CM)	-Log (P)*
وزن هزار دانه				
۱	SNP_254	1H	۷۲/۵۹	۳/۱۸
۲	SNP_19	1H	۸/۶۴	۳/۱۲
۳	SNP_511	2H	۴۰/۰۸	۳/۸۵
۴	SNP_432	2H	۸/۵۷	۳/۴۴
۵	SNP_810	2H	۱۴۹/۱۵	۳/۰۶
۶	SNP_1538	4H	۵۱/۴۲	۴/۳۶

۷	SNP_1432	4H	۲۶۷۷	۴/۰۲
۸	SNP_1771	4H	۹۱/۲۹	۳/۵۱
۹	SNP_1459	4H	۴۳/۴۸	۳/۴۶
۱۰	SNP_1696	4H	۶۰/۲۷	۳/۱۵
۱۱	SNP_2235	5H	۱۵۱/۸۸	۳/۹۳
۱۲	SNP_1892	5H	۳۰/۴۲	۳/۲۱
۱۳	SNP_1942	5H	۴۷/۷۱	۳/۰۶
۱۴	SNP_2310	6H	۱/۴۲	۳/۷۹
۱۵	SNP_2743	6H	۷۲/۹۵	۳/۲۴
۱۶	SNP_2775	6H	۷۸/۱۲	۳/۰۵
۱۷	SNP_2643	6H	۶۰/۴۸	۳/۰۵
۱۸	SNP_3951	7H	۰/۲۱	۳/۳۳
۱۹	SNP_3390	7H	۷۶/۹۸	۳۳/۳
۲۰	SNP_3411	7H	۱۰۸/۰۷	۳/۱۸
تعداد روز تا گلدهی				
۱	SNP_85	1H	۴۳/۳۴	۳/۵۵
۲	SNP_309	1H	۱۰۰/۷۸	۳/۰۷
۳	SNP_488	2H	۲۹/۳۹	۴/۴۰
۴	SNP_578	2H	۵۷/۰۱	۴/۱۳
۵	SNP_477	2H	۲۴/۵۰	۳/۲۹
۶	SNP_498	2H	۳۸/۲۰	۳/۲۷
۷	SNP_464	2H	۱۸/۹۱	۳/۰۱
۸	SNP_836	3H	۷/۰۱	۴/۰۷
۹	SNP_1282	3H	۱۲۳/۳۷	۳/۶۵

جدول ۳- ادامه

صفت	نشانه‌گر	گروه پیوستگی	مکان (CM)	-Log (P)*
تعداد روز تا گلدهی				
۱۰	SNP_1450	4H	۴۱/۸۶	۳/۵۰
۱۱	SNP_1432	4H	۲۶۷۷	۳/۰۰
۱۲	SNP_1964	5H	۵۱/۴۶	۳۳/۳
۱۳	SNP_2148	5H	۱۲۹/۴۴	۳/۰۴
۱۴	SNP_2062	5H	۱۱۲/۵۷	۳/۰۰
۱۵	SNP_2875	6H	۱۰۵/۳۱	۴/۳۱
۱۶	SNP_2863	6H	۱۰۰/۹۹	۳/۹۲
۱۷	SNP_2357	6H	۲۴/۶۵	۳/۱۵
۱۸	SNP_2457	6H	۵۲/۲۰	۳/۰۸
۱۹	SNP_3431	7H	۱۱۹/۵۵	۳/۲۶
۲۰	SNP_3390	7H	۹۸/۱۶	۳/۲۳
۲۱	SNP_3416	7H	۱۰۹/۹۲	۳/۰۵
۲۲	SNP_3598	Unmapped	-	۵/۳۳
۲۳	SNP_3602	Unmapped	-	۵/۳۳
۲۴	SNP_3653	Unmapped	-	۵/۰۷
شاخص برداشت				
۱	SNP_579	2H	۷۵/۱۵	۳/۲۲
۲	SNP_1070	3H	۵۹/۶۳	۳/۰۱
۳	SNP_1310	3H	۱۳۷/۵۴	۳/۰۱
۴	SNP_1821	4H	۱۰۷/۳۷	۳/۶۸
۵	SNP_1401	4H	۳/۶۱	۳/۱۴
۶	SNP_1845	5H	۴/۱۷	۵/۱۴
۷	SNP_1999	5H	۷۳/۳۳	۳/۸۴
۸	SNP_1875	5H	۲۸/۲۶	۳/۷۶

۹	SNP_2033	5H	۸۴/۳۷	۳/۶۹
۱۰	SNP_2787	6H	۸۵/۶۹	۳/۴۶
۱۱	SNP_2889	6H	۱۱۳/۲۴	۳/۲۲
۱۲	SNP_3390	7H	۹۸/۱۶	۳/۸۳
ارتفاع گیاه				
۱	SNP_24	1H	۱۱/۷۶	۳/۰۳
۲	SNP_513	2H	۴۰/۰۸	۴/۲۵

جدول ۳- ادامه

صفت	نشانهگر	گروه پیوستگی	مکان (CM)	-Log (P)*
ارتفاع گیاه				
۳	SNP_460	2H	۱۷/۵۶	۳/۴۹
۴	SNP_428	2H	۸/۲۹	۳/۰۹
۵	SNP_638	2H	۷۹/۸۹	۴/۳۲
۶	SNP_1281	3H	۱۲۲/۵۹	۳/۸۳
۷	SNP_1763	4H	۸۱/۳۷	۳/۶۹
۸	SNP_2178	5H	۱۳۷/۸۱	۴/۰۸
۹	SNP_1902	5H	۴۱/۳۲	۳/۷۹
۱۰	SNP_1990	5H	۷۱/۶۷	۳/۵۰
۱۱	SNP_1843	5H	۲/۲۲	۳/۱۰
۱۲	SNP_2300	5H	۱۶۷/۰۹	۳/۰۷
۱۳	SNP_1853	5H	۹/۳۱	۳/۰۷
۱۴	SNP_2593	6H	۵۵/۳۸	۳/۷۷
۱۵	SNP_2349	6H	۱۶/۰۱	۳/۵۳
۱۶	SNP_2352	6H	۲۴/۰۱	۳/۰۰
۱۷	SNP_3067	7H	۲۹/۸۲	۴/۲۴

* منفی لگاریتم احتمال اشتباه نوع اول

پیچیده‌ای در گیاهان ایجاد شده است که قادر است به متغیرهای محیطی مانند طول روز (فتوپریود) و دمای پایین (بهاره‌سازی) پاسخ دهد. در آراییدوپسیس مسیرهای فتوپریود، بهاره‌سازی، وابسته به اسید جیبرلیک و تعدادی مسیر مستقل به منظور تنظیم زمان گلدهی تکامل یافته است (Bürle and Dean 2006). در غلات مانند جو و گندم ژن‌های اصلی مسیر بهاره‌سازی و فتوپریود، کنترل زمان گلدهی را بر عهده دارند (Cockram et al. 2007). مطالعات ژنتیکی نشان می‌دهد روابط ایستاتیک بین ژن‌های $VrnH_1$ ، $VrnH_2$ و $VrnH_3$ کنترل بهاره‌سازی را بر عهده دارند. عادت رشدی زمستانه به وسیله آلل‌های مغلوب دو ژن $VrnH_1$ و $VrnH_2$ و آلل غالب $VrnH_3$ کنترل می‌شود در حالی که ترکیبات دیگر این سه ژن باعث درجات متفاوتی از عادت رشدی بهاره می‌شود. فعالیت ژن $VrnH_1$ برای تعیین زمان گلدهی ضروری است. فعالیت این ژن بوسیله بهاره‌سازی القا می‌شود و به‌عنوان آغازگر گلدهی زمان عبور از مرحله رویشی به مرحله

کیوتی. ال شناسایی شده در فاصله ۱۰۰/۹۹ سانتی‌مورگانی گروه پیوستگی شماره ۶ با کیوتی. ال QHea.S42-6H.b مربوط به تعداد روز تا گلدهی هم‌مکان بود (Von Korff et al. 2006). هم‌چنین کیوتی. ال‌های موجود بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۱ و ۵ به ترتیب با فاصله ۱۰۰/۷۸ و ۱۲۹/۴۴ سانتی‌مورگان مطابق نتایج قبلی بود (Comadran et al. 2011) و کیوتی. ال موجود بر روی گروه پیوستگی شماره ۳ در فاصله ۱۲۳/۳۷ سانتی‌مورگان با کیوتی. ال QHd.DiMo-3H مربوط به تعداد روز تا گلدهی هم-مکان بود (Pan et al. 1994). اس.ان.پی ۳۰۹ در فاصله ۱۰۰/۷۸ سانتی‌مورگانی گروه پیوستگی شماره ۱ با ژن $HvFT_3$ ($Ppd-H_2$) هم‌مکان بود (جدول ۴). اس.ان.پی‌های ۴۷۷ و ۵۷۸ بر روی گروه پیوستگی شماره ۲ و اس.ان.پی ۲۰۶۲ بر روی گروه پیوستگی شماره ۵ به ترتیب در مجاورت ژن‌های $HvFT_4$ ، $Ppd-H_1$ و $VrnH_1$ قرار داشتند. زمان مناسب برای آغاز گلدهی صفت مهمی برای تولید مثل و بقا برای گیاهان است. به این منظور مکانیسم

داشت (Von Korff et al. 2006). کیوتی.ال شناسایی شده در فاصله ۴۱/۳۲ سانتی‌مورگانی گروه پیوستگی شماره ۵ مطابق با کیوتی.ال Qph.5.1 مربوط به ارتفاع بود (Li et al. 2005). ارقام پاکوتاه و نیمه پاکوتاه به‌منظور کاهش ورس و بهبود شاخص برداشت در سرتاسر جهان توسعه و گسترش یافته‌اند. ژن‌های متفاوتی برای کاهش ارتفاع در نواحی مختلف جغرافیایی به کار گرفته می‌شود. ژن‌هایی مانند *sdw1* در منابع ژنتیکی آمریکا و استرالیا برای این منظور بکار گرفته می‌شوند در حالی‌که فرم آللی آن به نام *denso* به مراتب در ارقام دوردیفه اروپایی دیده می‌شود. آلل مغلوب *uzu* در ژرم‌پلاسم کشورهای جنوب شرق آسیا مانند کره، چین و ژاپن وجود دارد و تا به حال در ژرم‌پلاسم‌های اروپایی گزارش نشده است (Pasam et al. 2012). به دلیل همبستگی زیاد بین دو صفت ارتفاع و ورس، اغلب کیوتی.ال‌های این دو صفت با یکدیگر هم‌مکان هستند. بر این مبنای کیوتی.ال شناسایی شده در این پژوهش بر روی گروه پیوستگی شماره پنج در فاصله ۱۳۶/۸۱ سانتی‌مورگان با کیوتی.ال گزارش شده برای صفت ورس هم‌مکان بود (Li et al. 2005). همچنین اس.ان.پی ۶۳۸ در فاصله ۷۹/۸۹ سانتی‌مورگانی گروه پیوستگی شماره ۲ با کیوتی.ال شناسایی شده توسط Von Korff et al. (2006) برای صفت ورس در زمان گلدهی هم‌مکان بود. بر طبق نتایج این کیوتی.ال باعث کاهش ۳۹/۹ درصد ورس و ۱۱/۵ درصد ارتفاع می‌شود و ژن کانیدیدا برای این کیوتی.ال *sdw3* است که توسط Gottwald et al. (2004) نقشه‌یابی شده است. این ژن باعث عدم حساسیت به اسید جیبرلیک شده و احتمالاً همولوگ ژن‌های *Rht* در گندم است. به علاوه بالادست بازوی کوتاه کروموزوم شماره ۲ و در مجاورت با اس.ان.پی ۴۶۰ ژن *Ppd-H1* قرار دارد که علاوه بر حساسیت به طول روز، بر روی ارتفاع گیاه نیز اثر پلیوتروپیک دارد (Gottwald et al. 2004; Von Korff et al. 2006) اس.ان.پی ۱۲۸۱ در فاصله ۱۲۲/۵۹ سانتی‌مورگانی گروه پیوستگی شماره ۳ با ژن پاکوتاهی *sdw1* هم‌مکان بود (جدول ۴). امروزه نقشه‌یابی کیوتی.ال‌های صفات کمی در حال افزایش است و اطلاعات حاصل از این مطالعات می‌تواند در گزینش بسیاری از صفات مهم به کمک نشانگر به کار رود.

زایشی را تنظیم می‌کند. *VrnH2* به‌عنوان یک بازدارنده عمل می‌کند و زمان گلدهی را تا کامل شدن دوره بهاره‌سازی به تأخیر می‌اندازد. *HvFT1* (ژن کانیدیدا برای *VrnH3*) به‌عنوان تلفیق‌کننده دو مسیر بهاره‌سازی و فتوپریود عمل می‌کند و باعث آغاز گلدهی می‌شود. دو ژن اصلی مسیر فتوپریود در جو *Ppd-H1* و *Ppd-H2* است. ژن *Ppd-H1* باعث حساسیت به طول روز بلند می‌شود، لذا تحت شرایط روزهای بلند باعث تسریع زمان گلدهی می‌شود در حالی‌که *HvFT3* (ژن کانیدیدا برای *Ppd-H2*) به روز کوتاهی پاسخ می‌دهد و تنها دو آلل برای آن شناخته شده است که آلل غالب آن دارای چهار ناحیه اگزونی است و باعث تسریع گلدهی در شرایط روزهای کوتاه می‌شود. اثرات متقابل بسیار پیچیده‌ای که بین این ژن‌ها گزارش شده نشان می‌دهد تمامی این ژن‌ها تحت یک شبکه تنظیمی با یکدیگر همکاری می‌کنند تا بتوانند زمان مناسب گلدهی را تعیین کنند (Casao et al. 2011).

۱۲ کیوتی.ال بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲، ۳، ۴، ۵، ۶ و ۷ تعیین‌کننده صفت شاخص برداشت بودند (جدول ۳). اس.ان.پی‌های شماره ۵۷۹ و ۳۳۹۰ به‌ترتیب بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ و ۷ با اس.ان.پی‌های ۵۷۸ و ۳۳۹۰ مربوط به تعداد روز تا گلدهی هم‌مکان بودند. اس.ان.پی شماره ۱۳۱۰ بر روی گروه پیوستگی شماره ۳ با اس.ان.پی ۱۳۱۲ مربوط به تعداد دانه در سنبله هم‌مکان بود (جدول ۴). اس.ان.پی‌های شماره ۱۸۴۵ و ۱۹۹۹ بر روی گروه پیوستگی شماره ۵ به‌ترتیب در فاصله کم‌تر از ۲ سانتی‌مورگان با اس.ان.پی‌های ۱۸۴۳ و ۱۹۹۰ مربوط به ارتفاع قرار گرفته و با یکدیگر تفرق می‌یابند. کیوتی.ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره سه (۵۹/۶۳ سانتی‌مورگان) و پنج (۲۸/۲۶ سانتی‌مورگان) با نتایج قبل مطابقت داشت (Von Korff et al. 2006). همچنین کیوتی.ال‌های موجود بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ (۵۷/۱۷ سانتی‌مورگان) و ۵ (۴/۱۷ سانتی‌مورگان) با نتایج پژوهش‌های قبلی تطابق نشان داد (Comadran et al. 2011). برای صفت ارتفاع ۱۷ کیوتی.ال بر روی هر هفت گروه پیوستگی جو شناسایی شد (جدول ۳). کیوتی.ال‌های شناسایی شده بر روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲ (در فاصله ۴۰/۰۸، ۱۷/۵۶ و ۷۹/۸۹ سانتی‌مورگان) و ۷ (۲۹/۸۲ سانتی‌مورگان) با نتایج قبل همخوانی

جدول ۴- نتایج هم‌مکانی کیو.تی.ال‌های شناسایی شده.

اس.ان.پی	گروه پیوستگی	(CM) مکان	ژن (کیو.تی.ال) مرجع	صفات مرتبط با اس.ان.پی
SNP_2872	6H	۱۰۵/۱۷	QYld.S42-6H.a	عملکرد
SNP_468	2H	۲۲/۱۷	<i>Ppd-H1</i>	عملکرد، حساسیت به طول روز
SNP_1363	3H	۱۵۴/۸۲	<i>denso</i>	عملکرد، ارتفاع
SNP_667	2H	۸۲/۷۹	<i>Vrs1</i>	تعداد دانه در سنبله، مورفولوژی سنبله
SNP_1432	4H	۲۶/۷۷	<i>Int-c</i>	تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، مورفولوژی سنبله
SNP_432	2H	۸/۵۷		وزن هزار دانه، ارتفاع
SNP_1459	4H	۴۳/۴۸	QTgw.pil-4H.3	وزن هزار دانه، عملکرد
SNP_2863	6H	۱۰۰/۹۹	QHea.S42-6H.b	تعداد روز تا گلدهی
SNP_309	1H	۱۰۰/۷۸	<i>HvFT3 (Ppd-H2)</i>	تعداد روز تا گلدهی، شاخص برداشت
SNP_578	2H	۵۷/۰۱		شاخص برداشت، تعداد دانه در سنبله
SNP_1310	3H	۱۳۷/۵۴		ارتفاع
SNP_1902	5H	۴۱/۳۲	Qph.5.1	
SNP_1281	3H	۱۲۲/۵۹	<i>Sdw1</i>	
SNP_638	2H	۷۹/۸۹	<i>Sdw3</i>	مقاومت به ورس، ارتفاع

مقدار لگاریتم احتمال را دارا بودند، کاندیدای خوبی برای گزینش به کمک نشانگر می‌باشند.

سپاسگزاری

از جناب آقایان دکتر لوییجی کاتیولی و الساندرو تندلی از موسسه تحقیقات ژنومیکس ایتالیا و خانم دکتر لائورا روزینی از دانشگاه میلان به دلیل همکاری‌های صادقانه تشکر و قدردانی می‌شود.

با این وجود کاربرد عملی و موفقیت‌آمیز چنین روشی بستگی به میزان فاصله نشانگر با ژن (کیو.تی.ال) هدف دارد (Francia et al. (2005).

تعداد نشانگرهای مورد استفاده در این پژوهش به خوبی کل ژنوم را پوشش داده و با فاصله کمی از یکدیگر (۰/۲۸ سانتی‌مورگان) قرار داشتند. با توجه به این‌که دو نشانگر SNP_3660 مرتبط با عملکرد و SNP_1432 مرتبط با تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه و مورفولوژی دو ردیفه یا شش‌ردیفه بودن سنبله بیش‌ترین

منابع

- Abdurakhmonov I, Kohel R, Yu J, Pepper A, Abdullaev A, Kushanov F, Salakhutdinov I, Buriev Z, Saha S, Scheffler B (2008) Molecular diversity and association mapping of fiber quality traits in exotic *G. hirsutum* L. germplasm. *Genomics* 92:478-487.
- Agrama H, Eizenga G, Yan W (2007) Association mapping of yield and its components in rice cultivars. *Molecular Breeding* 19:341-356.
- Aranzana MJ, Kim S, Zhao K, Bakker E, Horton M, Jakob K, Lister C, Molitor J, Shindo C, Tang C (2005) Genome-wide association mapping in *Arabidopsis* identifies previously known flowering time and pathogen resistance genes. *PLoS Genetics* 1:531-539.
- Ataei R, Mohammadi V, Talei AR, Naghavi MR (2013) Association Mapping for Root Characteristics in Barley (*Hordeum vulgare* L.) Iranian Journal of Field Crop Science 44:347-357.

- Barrett JC, Fry B, Maller J, Daly M (2005) Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics* 21:263-265.
- Bäurle I, Dean C (2006) The timing of developmental transitions in plants. *Cell* 125: 655-664.
- Bradbury PJ, Zhang Z, Kroon DE, Casstevens TM, Ramdoss Y, Buckler ES (2007) TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23:2633-2635.
- Casao MC, Karsai I, Igartua E, Gracia MP, Veisz O, Casas A (2011) Adaptation of barley to mild winters: A role for *PPDH2*. *BMC Plant Biology* 11:164.
- Chandler VL, Brendel V (2002) The maize genome sequencing project. *Plant Physiology* 130:1594-1597.
- Chen C, Li S, Wang S, Liu H, Deng Q, Zheng A, Zhu J, Wang L, Li P (2011) Assessment of the genetic diversity

- and genetic structure of rice core parent guichao 2, its parents and derivatives. *Plant Science* 6:66-76.
- Cockram J, Jones H, Leigh FJ, O'Sullivan D, Powell W, Laurie DA, Greenland AJ (2007) Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany* 58:1231-1244.
- Collard BC, Mackill DJ (2008) Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:557-572.
- Comadran J, Kilian B, Russell J, Ramsay L, Stein N, Ganal M, Shaw P, Bayer M, Thomas W, Marshall D (2012) Natural variation in a homolog of *Antirrhinum CENTRORADIALIS* contributed to spring growth habit and environmental adaptation in cultivated barley. *Nature Genetics* 44:1388-1392.
- Comadran J, Russell J, Booth A, Pswarayi A, Ceccarelli S, Grandi S, Stanca A, Pecchioni N, Akar T, Al-Yassin A (2011) Mixed model association scans of multi-environmental trial data reveal major loci controlling yield and yield related traits in *Hordeum vulgare* in Mediterranean environments. *Theoretical and Applied Genetics* 122:1363-1373.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620.
- Excoffier L, Lischer HE (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10:564-567.
- Fan J-B, Oliphant A, Shen R, Kermani B, Garcia F, Gunderson K, Hansen M, Steemers F, Butler S, Deloukas P (2003) Highly parallel SNP genotyping. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp 69-78.
- Flint-Garcia SA, Thulliet AC, Yu J, Pressoir G, Romero SM, Mitchell SE, Doebley J, Kresovich S, Goodman MM, Buckler ES (2005) Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *The Plant Journal* 44:1054-1064.
- Francia E, Tacconi G, Crosatti C, Barabaschi D, Bulgarelli D, Dall'Aglio E, Valè G (2005) Marker assisted selection in crop plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 82:317-342.
- Gottwald S, Stein N, Börner A, Sasaki T, Graner A (2004) The gibberellic-acid insensitive dwarfing gene *sdw3* of barley is located on chromosome 2HS in a region that shows high colinearity with rice chromosome 7L. *Molecular Genetics and Genomics* 271:426-436.
- Hamblin MT, Close TJ, Bhat PR, Chao S, Kling JG, Abraham KJ, Blake T, Brooks WS, Cooper B, Griffey CA (2010) Population structure and linkage disequilibrium in US barley germplasm: implications for association mapping. *Crop Science* 50:556-566.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- Inostroza L, del Pozo A, Matus I, Castillo D, Hayes P, Machado S, Corey A (2009) Association mapping of plant height, yield, and yield stability in recombinant chromosome substitution lines (RCSLs) using *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* as a source of donor alleles in a *Hordeum vulgare* subsp. *vulgare* background. *Molecular Breeding* 23:365-376.
- Kraakman A, Martinez F, Mussiraliev B, Van Eeuwijk F, Niks R (2006) Linkage disequilibrium mapping of morphological, resistance, and other agronomically relevant traits in modern spring barley cultivars. *Molecular Breeding* 17:41-58.
- Laurie D, Pratchett N, Snape J, Bezzant J (1995) RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome* 38:575-585.
- Lawrence CJ, Harper LC, Schaeffer ML, Sen TZ, Seigfried TE, Campbell DA (2008) MaizeGDB: the maize model organism database for basic, translational, and applied research. *International Journal of Plant Genomics* 2008:1-10.
- Li J, Huang X, Heinrichs F, Ganal M, Röder M (2005) Analysis of QTLs for yield, yield components, and malting quality in a BC3-DH population of spring barley. *Theoretical and Applied Genetics* 110:356-363.
- Malysheva-Otto LV, Ganal MW, Röder MS (2006) Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genetics* 7:6.
- Mandel JR, Nambeesan S, Bowers JE, Marek LF, Ebert D, Rieseberg LH, Knapp SJ, Burke JM (2013) Association Mapping and the Genomic Consequences of Selection in Sunflower. *PLoS Genetics* 9:e1003378.
- Mohammed AE-AA (2011) QTL analysis for drought tolerance related to root and shoot traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). Bonn University, Germany.
- Pan A, Hayes P, Chen F, Chen T, Blake T, Wright S, Karsai I, Bedö Z (1994) Genetic analysis of the components of winterhardiness in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 89:900-910.
- Pasam RK, Sharma R, Malosetti M, van Eeuwijk FA, Haseneyer G, Kilian B, Graner A (2012) Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biology* 12:16.
- Pauli D, Muehlbauer GJ, Smith KP, Cooper B, Hole D, Obert DE, Ullrich SE, Blake TK (2014) Association Mapping of Agronomic QTLs in US Spring Barley Breeding Germplasm. *The Plant Genome* 7:1-15.
- Pillen K, Zacharias A, Léon J (2003) Advanced backcross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 107:340-352.
- Ramsay L, Comadran J, Druka A, Marshall DF, Thomas WT, Macaulay M, MacKenzie K, Simpson C, Fuller J, Bonar N (2011) INTERMEDIUM-C, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene TEOSINTE BRANCHED 1. *Nature Genetics* 43:169-172.
- Reich DE, Cargill M, Bolk S, Ireland J, Sabeti PC, Richter DJ, Lavery T, Kouyoumjian R, Farhadian SF, Ward R

(2001) Linkage disequilibrium in the human genome. *Nature* 411:199-204.

Rostoks N, Ramsay L, MacKenzie K, Cardle L, Bhat PR, Roose ML, Svensson JT, Stein N, Varshney RK, Marshall DF (2006) Recent history of artificial outcrossing facilitates whole-genome association mapping in elite inbred crop varieties. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103:18656-18661.

Schulte D, Close TJ, Graner A, Langridge P, Matsumoto T, Muehlbauer G, Sato K, Schulman AH, Waugh R, Wise RP (2009) The international barley sequencing consortium—at the threshold of efficient access to the barley genome. *Plant Physiology* 149:142-147.

Tondelli A, Xu X, Moragues M, Sharma R, Schnaithmann F, Ingvarlsen C, Manninen O, Comadran J, Russell J, Waugh R (2013) Structural and temporal variation in genetic diversity of European spring two-row barley cultivars and association mapping of quantitative traits. *The Plant Genome* 6:1-14.

Von Korff M, Wang H, Léon J, Pillen K (2006) AB-QTL analysis in spring barley: II. Detection of favourable exotic alleles for agronomic traits introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*). *Theoretical and Applied Genetics* 112:1221-1231.

Wicker T, Narechania A, Sabot F, Stein J, Vu GT, Graner A, Ware D, Stein N (2008) Low-pass shotgun sequencing of the barley genome facilitates rapid identification of genes, conserved non-coding sequences and novel repeats. *BMC Genomics* 9:518.

Zhang LY, Marchand S, Tinker NA, Belzile F (2009) Population structure and linkage disequilibrium in barley assessed by DArT markers. *Theoretical and Applied Genetics* 119:43-52.

Zhu C, Gore M, Buckler ES, Yu J (2008) Status and prospects of association mapping in plants. *The Plant Genome* 1:5-20.

Association mapping of yield and some important agronomic traits in barley (*Hordeum vulgare* L.)

Ataei R^{*1}, Mohammadi V¹, Talei AR¹, Naghavi MR¹

1. Former PhD Student, Associate Professor, Professors, Department of Agronomy and Plant Breeding, University College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran

* Corresponding Author, Email: reza_ataei@ut.ac.ir

ABSTRACT

In order to detect QTLs for yield and some important agronomic traits via association mapping, 100 cultivars of winter barley (*Hordeum vulgare*) were evaluated in a lattice design with two replications. Yield, kernel per spike, thousand kernel weight, heading date, harvest index and plant height were measured. The population was genotyped using 3964 SNPs with minor allele frequency (MAFs) more than 10 percent. Molecular analysis of the population structure appeared two subpopulations consistent with ear row number. Average LD was observed to decay with distance increase and in the subpopulations was more than of that in the whole genome. Using a mixed linear model with kinship for controlling spurious LD effects, a total of 103 significant marker trait associations were found. 47 of the significant associations had previously been reported and 56 QTLs were reported for the first time. SNP_3660 linked with the yield and SNP_1432 associated with the kernel per spike, the thousand kernel weight and the spike morphology (two rows and six rows) had maximum -Log P and could be considered for marker assisted selection. This study showed that association mapping is a powerful tool for quantitative trait loci localization.

Key Words

Association Mapping, Barley, QTL, SNP