

مکان‌یابی ژن‌های کمی کنترل‌کننده عملکرد و اجزای عملکرد کلزا در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی

Mapping QTLs Controlling Yield and Yield Components of Oilseed Rape under Normal Irrigation and Drought Stress Conditions

عباس رضایی‌زاد^۱، ولی‌الله محمدی^۱، عباسعلی زالی^۱، حسن زینالی^۱ و محسن مردی^۲

۱- به ترتیب دانشجوی سابق دکتری اصلاح نباتات، استادیار، استاد و دانشیار، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج.

۵- استادیار، پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی، کرج

تاریخ دریافت: ۱۳۸۹/۳/۱۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۸۹/۱۰/۱۶

چکیده

رضایی‌زاد، ع.، محمدی، و.، زالی، و.، زینالی، ح.، و مردی، م. ۱۳۹۰. مکان‌یابی ژن‌های کمی کنترل‌کننده عملکرد و اجزای عملکرد کلزا در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی. *مجله به‌نژادی نهال و بذر* ۱-۲۷: ۱۹۹-۲۱۸.

به منظور مکان‌یابی QTL‌های عملکرد و اجزای عملکرد کلزا در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی، ۱۳۵ رگه هاپلوئید مضاعف کلزا حاصل تلاقی بین یک لاین زمستانه فرانسوی (*Darmo-Bzh*) و یک لاین بهاره کره‌ای (Yudal) مورد ارزیابی قرار گرفتند. نقشه لینکاژی نوزده کروموزوم کلزا به کمک ۴۵۹ نشانگر مولکولی شامل نشانگرهای آیزوزیم، RFLP، RAPD، SSR، NSP و AFLP ترسیم شد. بر اساس روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب مجموعاً تعداد سی و هشت QTL برای صفات اندازه‌گیری شده در شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی شناسایی شد. بیشترین تعداد QTL روی گروه‌های لینکاژی DY_{13} و DY_6 شناسایی شد که نشان می‌دهد این دو گروه لینکاژی در کنترل ژنتیکی صفات مهم زراعی دارای نقش اساسی هستند. یکی از QTL‌های شناسایی شده در این مطالعه که دارای اثر معنی‌دار بر اکثر صفات مورد ارزیابی به ویژه عملکرد و اجزای عملکرد بود روی گروه پیوستگی DY_6 و در مجاورت ژن پاکوتاهی *Bzh* قرار داشت که نشان می‌دهد این ژن علاوه بر کنترل ارتفاع بوته دارای اثر پلیوتروپی روی صفات دیگر است. با توجه به بزرگ اثر بودن این QTL می‌توان از نشانگرهای مجاور آن به منظور انتخاب به کمک نشانگر استفاده کرد. QTL‌های اصلی عملکرد و اجزای عملکرد در هر دو شرایط آبیاری معمولی و تنش مشابه بودند.

واژه‌های کلیدی: کلزا، نقشه‌یابی QTL، هاپلوئید مضاعف، تنش خشکی.

مقدمه

می‌شود و عموماً در مراحل اولیه از چرخه زندگی خود تنش خشکی را تجربه می‌کند. در اراضی آبی و مناطقی که در آن‌ها از آب‌های سطحی برای آبیاری استفاده می‌شود در اواخر فصل رشد به دلیل کاهش بارندگی و همچنین استفاده از منابع آبی برای زراعت‌های پرسود بهاره در میزان آب افت شدیدی ایجاد می‌شود، در نتیجه فواصل بین آبیاری طولانی شده و گیاهان در دوره بحرانی رشد یعنی مرحله پر شدن دانه با تنش آبی مواجه می‌شوند، بنابراین اصلاح ارقام متحمل به خشکی کلزا یکی از اولویت‌های تحقیقاتی کشور است. مکان‌یابی QTL‌های مرتبط با تنش خشکی می‌تواند در استراتژی‌های اصلاحی برای تحمل به تنش و به ویژه برای انتخاب در شرایط تنش که معمولاً وراثت‌پذیری صفات پایین است مورد استفاده قرار گیرد (Ribaut *et al.*, 1996). در کلزا بیشتر مطالعات در زمینه نقشه‌یابی مکان‌های کنترل‌کننده مقاومت به بیماری‌ها (Mayerhofer *et al.*, 1997؛ Zhao and Meng, 2003؛ Pilet *et al.*, 1988a,b؛ Burn *et al.*, 1993؛ Osborn *et al.*, 1995؛ Ferreira *et al.*, 1995؛ Johnson *et al.*, 2000)، میزان روغن (Delourme *et al.*, 2006؛ Burns *et al.*, 2003)؛ محتوای گلوکوزینولات (Zhao *et al.*, 2006) و رنگ بذر (Howell *et al.*, 2003) بوده است در حالی که مطالعات محدودی در مورد عملکرد و

مطالعه ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی نقش مهمی در اصلاح نباتات دارد. اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی کوچک بوده و شناسایی دقیق محل قرارگیری و تعیین تعداد این ژن‌ها در ژنوم مشکل است (Doerg, 2000). اگر چه روش‌های کلاسیک ارزیابی کنترل ژنتیکی صفات کمی ارزشمند هستند ولی این روش‌ها نمی‌توانند اطلاعاتی در مورد نواحی کروموزومی تنظیم‌کننده تنوع صفت، اثر هم‌زمان نواحی کروموزومی بر سایر صفات (پلیوتروپی یا لینکاژ) و تفسیر روابط سببی بین صفات را ارائه دهند (Tanksley, 1993). مکان‌یابی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (QTL) یکی از روش‌هایی است که در سه دهه اخیر برای مطالعه ژنتیکی صفات کمی مورد استفاده قرار گرفته است. شناسایی یک ژن یا یک QTL کنترل‌کننده صفت کمی همانند پیدا کردن یک سوزن در انبار کاه است، اما می‌توان این انبار را به قسمت‌های کوچک‌تر (گروه‌های لینکاژی) تقسیم کرده و هر قسمت را مورد جستجوی دقیق‌تر قرار داد (Collard *et al.*, 2005). در این روش تفرق هم‌زمان صفت کمی و نشانگرهای مولکولی بررسی می‌شود و در نهایت تعداد، نوع عمل و میزان اثر هر QTL برآورد شده و مکان آن روی ژنوم شناسایی می‌شود و می‌توان از نتایج آن در گزینش به کمک نشانگر استفاده کرد. گیاه کلزا همانند گندم در هر دو شرایط آبی و دیم کشت

سه محیط شناسایی شد. شی و همکاران (Shi *et al.*, 2009) نیز با استفاده از دو جمعیت، مضاعف هاپلوئید و F_2 ، تعداد ۷۸۵ QTL برای عملکرد و هشت صفت مرتبط با عملکرد را در ده محیط شناسایی کردند. با توجه به این که در زمینه نقشه‌یابی QTL های صفات مهم زراعی کلزا در ایران تحقیقات بسیار محدودی وجود دارد این مطالعه در درک ماهیت ژنتیکی برخی صفات مهم زراعی در کلزا می‌تواند مفید باشد. هدف مطالعه حاضر مکان‌یابی QTL های برخی صفات زراعی مهم و مرتبط با عملکرد و همچنین شناسایی نشانگرهای پیوسته با این صفات در شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها

تعداد ۱۳۵ رگه هاپلوئید مضاعف کلزا حاصل از تلاقی رگه‌های دارمور-بی. زد. اچ (Darmor-Bzh) و یودال (Yudal) که توسط فویست و همکاران (Foisset *et al.*, 1996) در اینرای (INRA¹) فرانسه تولید شده است در این مطالعه مورد استفاده قرار گرفتند. این تلاقی به عنوان یک تلاقی مرجع در مطالعات ژنتیکی و نقشه‌یابی در فرانسه مورد استفاده قرار می‌گیرد. دارمور یک لاین زمستانه فرانسوی و یودال یک لاین بهاره کره‌ای است که در نواحی معتدل همانند تیپ‌های زمستانه با گلدهی زود هنگام

اجزای عملکرد (Chen *et al.*, 2007) و به خصوص QTL های مرتبط با تنش خشکی انجام شده است. در ارتباط با مکان‌یابی QTL های اجزای عملکرد، بوتریول و همکاران (Butruille *et al.*, 1999) چهار QTL را روی گروه‌های پیوستگی شماره ۲، ۳، ۱۲ و ۱۳ برای ارتفاع بوته شناسایی کردند. یی و همکاران (Yi *et al.*, 2006) با استفاده از یک جمعیت هاپلوئید مضاعف تعداد سه، چهار، سه و دو QTL را به ترتیب برای ارتفاع بوته، ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از زمین، طول گل‌آذین اصلی و تعداد شاخه فرعی تعیین کردند. یودال و همکاران (Udall *et al.*, 2006) و کوی جادا و همکاران (Quijada *et al.*, 2006, 2004) نقشه‌یابی QTL ارتفاع بوته با استفاده از جمعیت‌های هاپلوئید مضاعف در محیط‌های مختلف را انجام دادند و QTL های با اثر ثابت را شناسایی کردند. چن و همکاران (Chen *et al.*, 2007) QTL های شش صفت مرتبط با عملکرد دانه شامل ارتفاع بوته، ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین، طول گل‌آذین اصلی، تعداد شاخه فرعی، طول خورجین و تراکم خورجین در بوته را با استفاده از جمعیت‌های هاپلوئید مضاعف و F_2 تعیین کردند. رام‌چیاری و همکاران (Ramchiary *et al.*, 2007) تجزیه QTL صفات موثر بر عملکرد را بر روی جمعیت هاپلوئید مضاعف و در سه محیط انجام دادند و تعداد ۶۵ QTL بر روی ۱۳ گروه پیوستگی در

¹ Institut National de la Recherche Agronomique

نظر گرفته شد. در شرایط آبیاری معمول آبیاری‌ها از ابتدا تا انتهای فصل به صورتی بود که رگه‌های آزمایش با تنش خشکی مواجه نشدند ولی در شرایط تنش، آبیاری از مرحله گلدهی به بعد قطع شد. صفات مورد ارزیابی در این آزمایش به دو گروه تقسیم شدند: (الف) صفاتی که قبل از اعمال تنش اندازه‌گیری شدند و در نتیجه QTL‌های مرتبط با این دسته فقط در شرایط آبیاری معمول ارزیابی شد. این صفات عبارت بودند از تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع، ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از زمین، طول گل‌آذین، تراکم خورجین در گل‌آذین اصلی (نسبت تعداد خورجین در گل‌آذین اصلی به طول گل‌آذین اصلی) و طول خورجین. برای اندازه‌گیری صفات فوق تعداد ده بوته از وسط ردیف هر کرت انتخاب و اندازه‌گیری شدند. (ب) صفاتی که بعد از اعمال تنش اندازه‌گیری شدند و در نتیجه QTL‌های مرتبط با آن‌ها در دو شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی مورد ارزیابی قرار گرفت. این صفات عبارت بودند از عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد دانه در هر خورجین، طول خورجین، طول نوک خورجین و ضخامت خورجین.

در این مطالعه از نقشه‌های ترسیم شده به وسیله فویست و همکاران (Foisset *et al.*, 1996) و دلورم و همکاران (Delourme *et al.*, 2006) به عنوان نقشه پایه استفاده شده است. به علاوه از ۱۲ جفت نشانگر AFLP هم برای اشباع برخی نواحی نقشه

عمل می‌کند (Foisset *et al.*, 1996)؛ رگه دارمو-بی. زد. (Delourme *et al.*, 2006) اچ ایزولاین لاین دارمور است. Bzh ژن مسئول پاکوتاهی است که از طریق جهش در رقم پریمور (Primor) به دست آمده است. رگه جهش یافته‌ای که از جهش رقم پریمور به دست آمد B192 نام دارد، سپس آلل‌های این ژن از طریق تلاقی برگشتی به رقم دارمور وارد شده است. تعداد تلاقی برگشتی و نسل‌های خودگشتی به صورت B₃F₃ بوده است (Pilet *et al.*, 1998a,b; Foisset *et al.*, 1995)؛ والدین مذکور (Delourme *et al.*, 2006). برای صفات مهم زراعی همانند پاکوتاهی، زودرسی، کیفیت بذر (میزان اسید اروسیک و گلوکوزینولات) و مقاومت به بیماری‌ها چند شکلی نشان می‌دهند (Foisset *et al.*, 1996). به منظور ارزیابی فوتی، ۱۳۵ رگه هاپلوئید مضاعف به همراه والدین آن‌ها و هفت رقم تجاری شامل هایولا ۴۰۱ (Hyola 401)، آرچی اس ۰۰۳ (RGS 003)، وانگ (Wang)، اوکاپی (Okapi)، مودنا (Modena)، دانتِه (Dante) و زرفام به عنوان شاهد در قالب یک طرح لاتیس ساده در دو تکرار و در دو شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی در سال زراعی ۸۶-۸۷ در مزرعه پژوهشی و آموزشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران کاشته شدند. هر تکرار شامل ۱۲ بلوک و هر کرت شامل چهار خط ۱/۵ متری با فاصله ۲۵ سانتی‌متر و تراکم ۱۰۰-۸۰ بوته در متر مربع در

طول ژنومی ۲۹۵۹ سانتی‌مورگان و متوسط تراکم ۶/۴ سانتی‌مورگان برای تجزیه QTL مورد استفاده قرار گرفت. شماره و نام گروه‌های پیوستگی بر اساس نقشه ژنتیکی فویست و همکاران (Foisset *et al.*, 1996) با دو تغییر انجام شد. گروه پیوستگی اولیه بعد از حذف نشانگر W02.1110 به دلیل انحراف تفرق به دو گروه DY_{1a} و DY_{1b} شکسته شد و همچنین بعد از اضافه شدن نشانگرهای جدید دو گروه پیوستگی DY_7 و DY_{17} به یک گروه پیوستگی به نام DY_{717} تبدیل شدند. مکان‌یابی QTL به وسیله نرم‌افزار QTL Cartographer (Basten *et al.*, 1994) و بر اساس مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (Liu, 1998; Zeng, 1994) انجام شد. بدین منظور اندازه پنجره (Windows size) ۱۰ سانتی‌مورگان، حداقل فاصله پویش ۲ سانتی‌مورگان و تعداد پنج نشانگر به عنوان کوفاکتور در نظر گرفته شد. برای تعیین آستانه معنی‌دار شناسایی QTL‌ها از آزمون چرخش داده‌ها (Permutation) با ۱۰۰۰ بار چرخش استفاده شد. برای هر QTL حدود اعتمادی برابر با یک LOD در نظر گرفته شده است. برای تشخیص این که دو QTL مجاور هم نماینده یک QTL هستند و یا آن که هر کدام به یک QTL جداگانه مربوط می‌شوند از کاهش مقدار LOD بین دو QTL استفاده شد به طوری که اگر بین دو QTL مجاور میزان کاهش LOD مساوی و یا بزرگ‌تر از دو بود، آن‌ها به عنوان دو QTL جداگانه در نظر گرفته

استفاده شد. بدین منظور استخراج DNA از برگ‌های جوان کلزا (مرحله ۶-۴ برگی) با استفاده از روش دلاپورتا و همکاران (Dellaporta *et al.*, 1983) انجام شد. واکنش AFLP شامل برش ژنومی، اتصال آداپتور، تکثیر مقدماتی، تکثیر انتخابی، الکتروفورز و رنگ‌آمیزی بر اساس روش ووس و همکاران (Vos *et al.*, 1995) با تغییرات جزئی انجام شد. واکنش‌های تکثیر مقدماتی و انتخابی در ترموسایکلر مدل پرکین-المر (Perkin-Elmer) انجام شد. جهت تفکیک فرآورده‌های حاصل از تکثیر انتخابی از الکتروفورز عمودی با ژل شش درصد پلی‌اکریل آمید واسرشت و برای رویت نوارها از روش رنگ‌آمیزی نترات نقره استفاده شد. با توجه به این که در داده‌های خام نشانگری برخی از نشانگرهای مورد استفاده در نقشه‌های پایه به خاطر کج شکلی (Skewness) تفرق حذف و همچنین تعدادی از نشانگرهای جدید هم اضافه شده بودند، بنابراین نقشه پیوستگی جدید با استفاده از نرم‌افزار Mapmaker/Exps3.0 با در نظر گرفتن حداقل $LOD=4$ ، حداکثر فاصله ۵۰ سانتی‌مورگان و تابع کوزامبی (Kosambi, 1944) ترسیم شد. نقشه حاصله شامل ۱۹ گروه پیوستگی بود و سه نشانگر به هیچ گروهی قابل انتساب نبود. لازم به توضیح است که وضعیت و تعداد کروموزوم‌های کلزا به صورت $2n=4x=38$ است. نقشه به دست آمده شامل ۴۵۹ نشانگر به

می‌شوند (Kim and Riesenber, 1999).

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات مذکور به روش طرح لاتیس ساده نشان داد که بلوک‌ها داخل تکرار برای هیچ کدام از صفات تفاوت معنی‌داری نداشتند، بنابراین با توجه به عدم وجود سودمندی طرح لاتیس تجزیه واریانس به روش طرح بلوک‌های کامل تصادفی انجام شد. نتایج (جدول ۱) نشان داد که تفاوت بین ژنوتیپ‌ها در کلیه صفات معنی‌دار بود. معمولاً وراثت‌پذیری صفات در شرایط تنش کمتر از شرایط آبیاری معمول است. در این مطالعه ارتفاع بوته، طول نوک خورجین و طول خورجین در هر دو شرایط تنش و آبیاری معمول دارای بیشترین میزان وراثت‌پذیری بودند. در مورد ارتفاع بوته، با توجه به اثر ژن پاکوتاهی *Bzh* وراثت‌پذیری بالای این صفت قابل انتظار بود. به طور کلی تفاوت‌های موجود بین وراثت‌پذیری صفات کمی در یک محیط می‌تواند ناشی از تعداد ژن‌های کنترل‌کننده این صفات باشد. شکل ظاهری توزیع فراوانی صفات و همچنین آماره اندرسون-دارلینگ نرم افزار Minitab نشان داد که برخی صفات اندازه‌گیری شده مثل تعداد دانه در غلاف و طول غلاف در شرایط آبیاری معمول نرمال اندکی از توزیع نرمال انحراف داشتند، اما چون با تبدیل داده‌ها در تعداد و مکان QTL‌ها تغییری حاصل نشد و فقط میزان R^2 و LOD به میزان

بسیار جزئی تغییر یافت، از تبدیل داده‌ها برای نقشه‌یابی QTL استفاده نشد. مجموعاً تعداد ۳۸ QTL برای صفات اندازه‌گیری شده در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی شناسایی شد. محل قرارگیری، R^2 و مقدار اثر افزایشی QTL‌های شناسایی شده در جدول ۲ و شکل ۱ درج شده است. با توجه به این که تعداد روز تا گلدهی و یا به عبارتی تیپ رشد والدین کاملاً متفاوت از هم بودند تعداد روز تا گلدهی یکی از مهم‌ترین صفاتی بود که در این مطالعه مورد ارزیابی قرار گرفت. در مجموع دو QTL معنی‌دار برای صفت تعداد روز تا گلدهی شناسایی شد که بر روی گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_{13} قرار داشتند و به ترتیب ۲۱/۶ و ۲۱/۵ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه می‌کردند. این QTL‌ها به دلیل داشتن مقادیر R^2 بالا، QTL‌های بزرگ اثر به شمار می‌آیند. این نتایج با مطالعات دلورم و همکاران (Delourme et al., 2006) که بر روی جمعیت حاضر انجام شده است، مطابقت دارد. تعداد روز تا گلدهی یکی از مهم‌ترین صفات در کلزا و تعیین‌کننده تیپ رشد کلزا است. تعیین و درک ژن‌های کنترل‌کننده گلدهی می‌تواند در برنامه‌های به‌نژادی ارزشمند باشد و در مراحل بعدی می‌توان از اثر هتروتیکی آن‌ها در برنامه‌های به‌نژادی استفاده کرد. برای مثال تلاقی بین تیپ‌های زمستانه و بهاره باعث ایجاد یک پایه ژنتیکی وسیع می‌شود. در تعدادی از مطالعات ژنتیکی سعی شده است از طریق انتقال

جدول ۱- میانگین مربعات و وراثت‌پذیری صفات مختلف کلزا در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی
 Table 1. Mean squares and heritability of oilseed rape traits in normal and drought stress conditions

Trait	صفات	MS میانگین مربعات					
		شرایط آبیاری معمول			شرایط تنش خشکی		
		Normal irrigation condition			Drought stress condition		
	تیمار	خطا	h2	تیمار	خطا	h2	
		Treatment	Error	Heritability	Treatment	Error	Heritability
Seed yield	عملکرد دانه	80088.00**	26700.00	0.50	60544.00**	29451.00	0.35
1000 seed weight	وزن هزار دانه	0.50**	0.11	0.64	0.32**	0.09	0.53
Silique thickness	ضخامت خورجین	0.46**	0.12	0.59	0.44**	0.12	0.57
Silique length	طول خورجین	0.58**	0.05	0.84	0.64**	0.06	0.81
Seed per silique	تعداد دانه در خورجین	11.90**	4.70	0.43	18.30**	11.20	0.23
Silique beak length	طول نوک خورجین	7.40**	0.60	0.85	7.20**	1.00	0.76
Days to flowering	تعداد روز تا گلدهی	41.10**	4.95	0.78			
Plant height	ارتفاع بوته	588.90**	28.70	0.91			
Height of lowest primary effective branch	ارتفاع اولین شاخه فرعی از سطح زمین	443.80**	48.60	0.80			
Length of main inflorescence	طول گل آذین اصلی	53.60**	30.10	0.28			
Silique per main inflorescence	تعداد خورجین در گل آذین اصلی	146.70**	86.20	0.26			
Silique density in main inflorescence	تراکم خورجین در گل آذین اصلی	0.09**	0.03	0.49			

** : Significant at 1% probability level.

** : معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد.

آلل‌های کاهنده این QTLها از والد پاکوتاه دارمور به ارث رسیده‌اند. با توجه به این که سهم عمده‌ای از واریانس ارتفاع بوته در این جمعیت مربوط به ژن پاکوتاهی *Bzh* است احتمالاً QTLهای دیگری نیز وجود دارد که بر روی این صفت موثر هستند و شناسایی نشده‌اند. در این زمینه چن و همکاران (Chen *et al.*, 2007) تعداد ده QTL را برای صفت ارتفاع بوته در یک جمعیت هاپلوئید مضاعف شناسایی کردند. برای صفت ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین، تعداد سه QTL بر روی گروه‌های پیوستگی DY_6 ، DY_{717} و DY_{13} شناسایی شد که به ترتیب $52/8$ ، $3/7$ و $3/2$ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کردند. QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 با اختلاف زیادی نسبت به سایر QTLها دارای بیشترین R^2 بود. نتایج نشان داد که بعضی از آلل‌ها که در QTLهای مربوط به گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_{13} از والد دارمور به ارث رسیده‌اند، دارای اثر کاهندگی و آلل‌های مربوط به QTL واقع بر گروه پیوستگی DY_{717} که از دارمور به ارث رسیده‌اند دارای اثر افزایشی است. مقایسه QTLهای کنترل‌کننده ارتفاع بوته و ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین نشان می‌دهد که مهم‌ترین QTL کاهنده این دو صفت که روی گروه پیوستگی DY_6 قرار دارد کاملاً یکسان هستند. لازم به توضیح است که ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین به لحاظ اهمیتی که در تعیین نوع ماشین آلات

قطعاتی از ژنوم رگه‌های زمستانه (که باعث افزایش عملکرد می‌شود) به هیبریدهای بهاره عملکرد این هیبریدها بهبود یابد و برای بررسی تاثیر این انتقال از نقشه‌یابی QTL استفاده شده است (Quijada *et al.*, 2006؛ Yudal *et al.*, 2006). فریرا و همکاران (Ferreira *et al.*, 1995) نیز در یک مطالعه، ژن‌های کنترل‌کننده پاسخ به بهاره‌سازی و زمان گلدهی را در یک جمعیت هاپلوئید مضاعف شناسایی کردند. آن‌ها دو QTL بزرگ اثر بر روی گروه‌های لینکاژی LG2 و LG8 گزارش کردند. در آزمایش‌های مختلف بر روی اکوتیپ‌های آرایدوپسیس که هم خانواده کلزا است، دو مکان ژنی برای زمان گلدهی شناسایی شده است (Burn *et al.*, 1993). در جمعیت حاضر بعد از صفت تعداد روز تا گلدهی، صفت ارتفاع بوته از اهمیت خاصی برخوردار است. برای ارتفاع بوته تعداد سه QTL بر روی گروه‌های پیوستگی DY_5 ، DY_6 و DY_{13} شناسایی شد که به ترتیب $5/7$ ، $41/96$ و $10/4$ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کردند. بیشترین مقدار LOD مربوط به QTLهای گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_{13} بود. با توجه به این که ژن پاکوتاهی *Bzh* بر روی گروه پیوستگی DY_6 قرار دارد (Delourme *et al.*, 2006؛ Foisset *et al.*, 1995) مقدار R^2 بالا برای این QTL حاصل اثر ژن پاکوتاهی *Bzh* روی ارتفاع بوته است. اثر افزایشی منفی این سه QTL نشان می‌دهد که

جدول ۲- QTL‌های شناسایی شده برای صفات کمی کلزا در شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی

Table 2. Detected QTLs for quantitative traits of oilseed rape in normal and drought stress conditions

Trait	صفت	Normal irrigation condition		شرایط آبیاری معمولی		اثر افزایشی Additive effect
		مکان کروموزومی Chromosome	نشانه‌گرهای مجاور Flanking markers	LOD	R ²	
Siliqua beak length (mm)	طول نوک خورجین	DY ₆	W05.750-A18.1580	5.45	10.8	-0.81
		DY ₁₆	R06.2100-PFM319	7.44	15.1	-0.78
		DY ₁₈	CB10096b-A11.1135	3.85	7.0	-0.52
Siliqua length (mm)	طول خورجین	DY ₃	W15.1560-Na14E11	4.10	7.6	0.18
		DY ₆	W15.2180-Bzh	11.05	25.8	-0.33
Seed per siliqua	تعداد دانه در خورجین	DY ₃	A09.1000-D08.1310	3.70	10.2	0.78
1000 seed weight (g)	وزن هزار دانه	DY ₆	W05.2180-Bzh	11.24	25.4	-0.31
		DY ₁₉	Bras063a-M13.1060	3.08	5.9	0.15
Siliqua thickness (mm)	ضخامت خورجین	DY ₆	W05.2180-Bzh	7.10	16.8	-0.25
		DY ₇	Bras075d-C04.1840	4.85	10.9	0.20
Seed yield (kgha ⁻¹)	عملکرد دانه	DY ₆	W05.2180-Bzh	8.07	17.0	-108.80
Days to flowering	تعداد روز تا گلدهی	DY ₆	Bzh-W09.CD1	10.70	21.6	2.20
		DY ₁₃	H12.1300-Na10C06	10.70	21.5	-2.70
Plant height (cm)	ارتفاع بوته	DY ₅	Y04.15010-A16.550	5.00	5.7	-3.84
		DY ₆	Bzh-W09.CD1	24.20	42.0	-10.47
		DY ₁₃	H12.1300-Na10C06	8.34	10.4	-5.15
The height of lowest primary effective branch (cm)	ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین	DY ₆	Bzh- W09.CD1	29.60	52.8	-11.08
		DY ₇₁₇	Bras068-OL13C12	3.79	3.7	3.10
		DY ₁₃	H12.1300-Na10C06	3.03	3.2	-2.90
Length of main inflorescence (cm)	طول گل آذین اصلی	DY ₁₆	N01.800-Bras001	3.70	8.7	1.30
Siliqua per main inflorescence	تعداد خورجین در گل آذین اصلی	DY ₁₃	H12.1300-Na10C06	3.60	8.8	-2.30
		DY ₁₅	P11.715 - Na10D07	3.80	9.2	2.34
Siliqua density in main inflorescence	تراکم خورجین در گل آذین اصلی	DY ₆	Na12D08-O20.110	3.90	8.5	-0.07
		DY ₇₁₇	Bras068-OL13C12	3.30	7.4	0.06
		DY ₁₃	CB10536 -Bras116	5.60	13.6	-0.07

Table 2. Continued

ادامه جدول ۲

Trait	صفت	Drought stress condition		شرایط تنش خشکی		اثر افزایشی Additive effect
		مکان کروموزومی Chromosome	نشانگر های مجاور Flanking markers	LOD	R ²	
Silique beak length (mm)	طول نوک خورجین	DY ₆	Na10E02b-W05.750	3.04	6.2	-0.57
		DY ₁₆	R06.2100-PFM319	4.47	10.1	-0.63
Silique length (mm)	طول خورجین	DY ₃	W15.1560-Na14E11	5.20	11.4	0.22
		DY ₆	W05.2180-Bzh	6.10	15.9	-0.27
		DY ₁₃	H12.1300-Na10C06	3.70	8.1	0.19
Seed per silique	تعداد دانه در خورجین	DY ₃	Bras123-B08.1220	3.40	8.3	0.87
		DY ₅	CB10106-W15.1470	3.20	7.8	0.92
1000 seed weight (g)	وزن هزار دانه	DY ₄	Ra2E11-I11.2000	3.40	7.8	0.21
		DY ₆	W05.2180-Bzh	4.10	9.6	-0.16
		DY ₁₉	CB10475-G11.510	3.30	7.7	0.14
Silique thickness (mm)	ضخامت خورجین	DY ₆	W05.2180-Bzh	11.00	26.6	-0.29
Seed yield (kg ha ⁻¹)	عملکرد دانه	DY ₆	W05.2180-Bzh	11.50	24.8	-125.40

واریانس فنوتیپی را توجیه کردند. علی‌رغم این که والدین برای این صفت تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند تنوع زیادی از نظر این صفت در جمعیت وجود داشت که بیانگر تفکیک متجاوز و پراکندگی آلل‌های کنترل کننده این صفت در بین دو والد است. نتایج تجزیه QTL نیز این موضوع را تایید نمود به طوری که آلل‌های دارمور مربوط به QTL گروه پیوستگی DY₁₅ دارای اثر افزایشی و آلل‌های دارمور در QTL مربوط به گروه پیوستگی DY₁₃ دارای اثر کاهشنده بودند. لازم به توضیح است که تعداد خورجین در گل آذین اصلی دارای کمترین وراثت‌پذیری در بین صفات اندازه‌گیری شده

برداشت دارد یکی از اهداف اصلاحی در کلزا محسوب می‌شود. چن و همکاران (Chen *et al.*, 2007) برای این صفت شش QTL را شناسایی کردند. برای طول گل آذین اصلی تنها یک QTL شناسایی شد که بر روی گروه پیوستگی DY₁₆ قرار داشت. این QTL ۸/۷ درصد واریانس فنوتیپی صفت را توجیه کرد. مقادیر کم R² این QTL نشان می‌دهد که احتمالاً QTL‌های موثر دیگری نیز وجود دارند که در این جمعیت شناسایی نشده‌اند. برای صفت تعداد خورجین در گل آذین اصلی دو QTL بر روی کروموزوم‌های DY₁₃ و DY₁₅ شناسایی شد که به ترتیب ۸/۸ و ۹/۲ درصد از

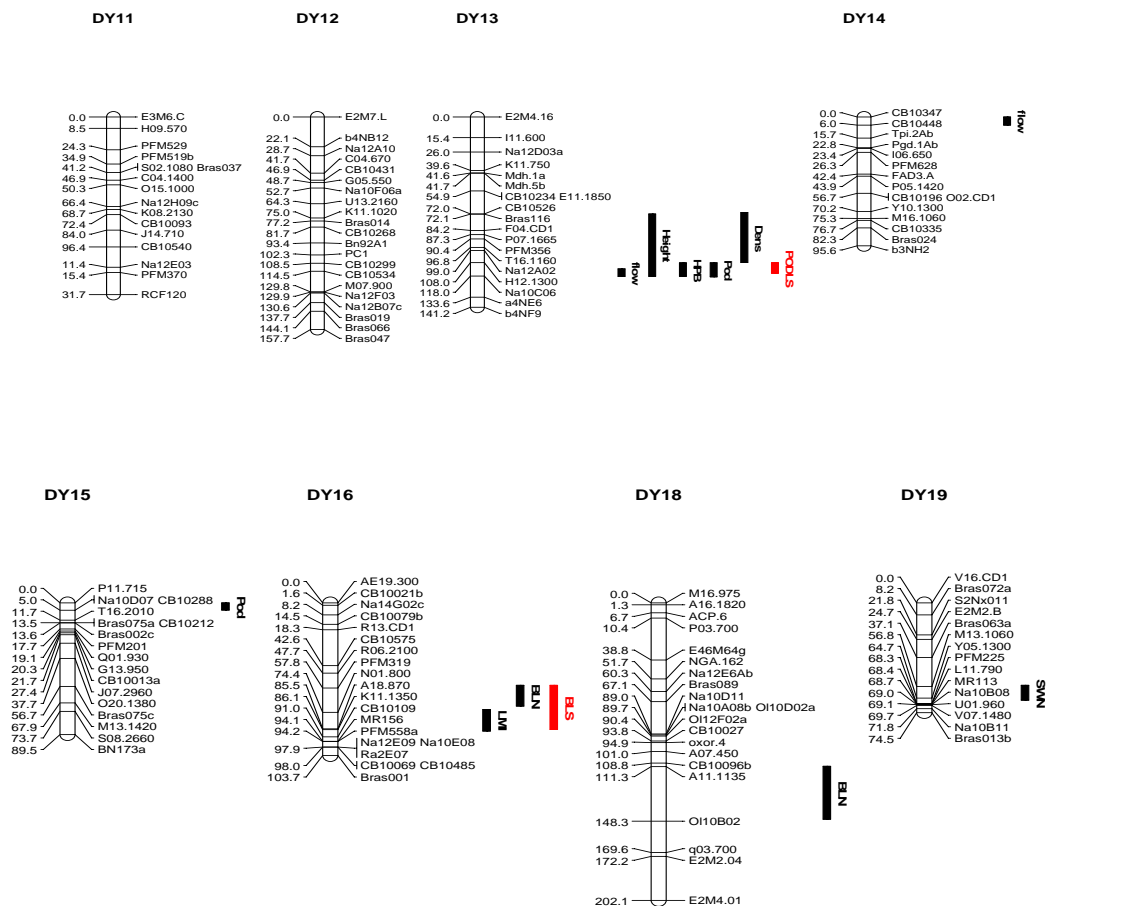


Fig. 1. Continued

ادامه شکل ۱

- HPB: ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی در شرایط آبیاری طبیعی
 HPB: the height of lowest primary effective branch (cm)
 SWN: وزن هزار دانه در شرایط آبیاری طبیعی
 SWN: 1000 kernel weight under normal irrigation
 THICKS: ضخامت خورجین در شرایط تنش
 THICKS: Silique thickness under drought stress condition
 THICKN: ضخامت خورجین در شرایط آبیاری طبیعی
 THICKN: Silique thickness under normal irrigation
 YIELDS: عملکرد دانه در شرایط تنش
 YIELDS: Seed yield under drought stress condition
 YIELDN: عملکرد دانه در شرایط آبیاری طبیعی
 YIELDN: Seed yield under normal irrigation
 DENS: تراکم خورجین در گل‌آذین اصلی در شرایط آبیاری طبیعی
 DENS: Silique density in main inflorescence
 POD: تعداد خورجین در شاخه اصلی در شرایط آبیاری طبیعی
 POD: Silique per main inflorescence
 LMI: طول گل‌آذین اصلی در شرایط آبیاری طبیعی
 LMI: Length of main inflorescence
- PODLN: طول خورجین در شرایط آبیاری طبیعی
 PODLN: Silique length under normal irrigation
 PODLS: طول خورجین در شرایط تنش
 PODLS: Silique length under drought stress condition
 SPPN: تعداد دانه در خورجین در شرایط آبیاری نرمال
 SPPN: Seed per silique under normal irrigation
 SPPS: تعداد دانه در خورجین در شرایط آبیاری تنش
 SPPS: Seed per silique under drought stress condition
 SWS: وزن هزار دانه در شرایط تنش خشکی
 SWS: 1000 kernel weight under drought stress condition
 FLOW: تعداد روز تا گلدهی در شرایط آبیاری طبیعی
 FLOW: Days to flowering under normal irrigation
 HEIGHT: ارتفاع بوته در شرایط آبیاری طبیعی
 HEIGHT: Plant height under normal irrigation
 BLS: طول نوک خورجین در شرایط تنش
 BLS: Beak length under drought stress condition
 BLN: طول نوک خورجین در شرایط آبیاری طبیعی
 BLN: Beak length under normal irrigation

اثر پلیوتروپی ژن پاکوتاهی *Bzh* باشد. از طرفی این QTL دارای اثر افزایشی مثبت روی صفت تعداد روز تا گلدهی است. در کلزا ارتفاع بوته مناسب، ارتفاع کم پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین، طول زیاد گل‌آذین اصلی، خورجین بلند و تراکم بالای خورجین از اهداف اصلاحی محسوب می‌شوند (Chen *et al.*, 2007)، ولی اصلاح هم‌زمان این صفات به دلیل وجود برخی همبستگی‌های منفی بین این صفات مشکل است. برای صفت عملکرد دانه در هر دو شرایط آبیاری معمولی و تنش خشکی تنها یک QTL بزرگ اثر روی گروه پیوستگی DY_6 شناسایی شد که به ترتیب ۱۷ و ۲۴/۸ درصد از واریانس فنوتیپی عملکرد را توجیه می‌کردند. میزان پایین توجیه فنوتیپی توسط QTL‌های شناسایی شده برای عملکرد دانه نشان می‌دهد که QTL‌های انفرادی دیگری برای عملکرد وجود دارد که با توجه به اثر کم هر کدام از این QTL‌ها شناسایی نشده‌اند. دو نشانگر با اهمیت شامل *W05.2180* و *Bzh* در مجاورت QTL‌های عملکرد و برخی QTL‌های مهم دیگر قرار دارد. این نتایج نشان می‌دهد که QTL مذکور یک QTL پایدار بوده و بیان آن تحت تاثیر تنش قرار نداشته است. اثر افزایشی کاهنده این QTL‌ها نشان می‌دهد که آلل‌های کاهنده این QTL از والد دارمور به ارث رسیده‌اند. مقایسه مکان این QTL و QTL‌های کنترل‌کننده ارتفاع بوته و تعداد روز تا گلدهی روی گروه پیوستگی DY_6 و همچنین همبستگی

بود و همچنان که در برخی منابع به آن اشاره شده است (Diepenbrock, 2000) این صفت به شدت تحت تاثیر شرایط محیطی است. برای صفت تراکم خورجین در گل‌آذین اصلی نیز همانند صفت تعداد خورجین در گل‌آذین اصلی در بین دو والد تفاوت معنی‌داری وجود نداشت ولی در جمعیت تنوع زیادی مشاهده شد. برای این صفت سه QTL بر روی کروموزوم‌های DY_6 ، DY_{717} و DY_{13} شناسایی شد که به ترتیب ۸/۵، ۷/۴ و ۱۳/۶ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کردند. در بین صفات اندازه‌گیری شده بیشترین تعداد QTL برای این صفت شناسایی شد. نکته قابل توجه در نتایج مذکور این است که همه صفات به استثنای طول گل‌آذین اصلی حداقل دارای یک QTL بر روی گروه پیوستگی DY_6 و DY_{13} بودند که معمولاً بزرگ اثر نیز هستند، در واقع بیشترین تعداد QTL بر روی این دو گروه پیوستگی به دست آمد. در آزمایش دلورم و همکاران (Delourme *et al.*, 2006) نیز که با استفاده از جمعیت حاضر انجام شد، بیشترین تعداد QTL‌ها روی گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_{13} شناسایی شد. در آزمایش مذکور QTL‌های کنترل‌کننده درصد روغن دانه و تعداد روز تا گلدهی روی گروه پیوستگی DY_6 دارای هم‌پوشانی قابل ملاحظه‌ای بودند. اثر کاهنده QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 بر روی صفات ارتفاع بوته و ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین می‌تواند ناشی از

منفی بین عملکرد و تعداد روز تا گلدهی (**۰/۵۸-) در هر دو شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی نشان دادند که این QTL در واقع همان QTL مربوط به تیپ رشد کلزا است که روی عملکرد دانه تاثیر می‌گذارد. این نتایج نشان‌دهنده پیچیده بودن کنترل ژنتیکی عملکرد دانه است به طوری که برای عملکرد دانه به استثنای QTL DY_6 که در اثر همبستگی بسیار زیاد تعداد روز تا گلدهی با این صفت شناسایی شد، QTL معنی‌دار دیگری برای عملکرد دانه شناسایی نشد. برای صفت طول خورجین به ترتیب تعداد دو و سه QTL در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی شناسایی شد. QTL‌های DY_3 و DY_6 در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی دارای هم‌پوشانی بودند. QTL سوم برای شرایط تنش روی گروه پیوستگی DY_{13} قرار داشت. بیشترین میزان LOD و توجیه واریانس فنوتیپی در هر دو شرایط متعلق به QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 بود و نتایج نشان می‌دهد که آلل‌های والد دارمور در QTL مذکور دارای اثر کاهندگی هستند. با در نظر گرفتن اثر کاهندگی آلل‌های دارمور در QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 و این موضوع که طول خورجین در والد دارمور به مقدار قابل توجهی بیشتر از طول خورجین در یودال بود نتیجه‌گیری می‌شود که آلل‌های افزایش‌دهنده طول خورجین در هر دو والد پراکنده شده‌اند. برای صفت تعداد دانه در خورجین در شرایط آبیاری معمول یک QTL روی گروه

پیوستگی DY_3 و در شرایط تنش خشکی دو QTL روی کروموزوم‌های DY_3 و DY_5 شناسایی شد. اثر افزایشی مثبت QTL‌های مذکور به استثنای QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 در هر دو شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی نشان می‌دهد که آلل‌های دامور در این QTL‌ها دارای اثر افزایشی بوده است. در این مطالعه والد دارمور به دلیل داشتن طول بیشتر خورجین از تعداد دانه بیشتری هم برخوردار بود. برای صفت وزن هزار دانه در شرایط آبیاری معمول یک QTL روی کروموزوم‌های DY_6 و یک QTL روی گروه پیوستگی DY_{19} شناسایی شد. در شرایط تنش خشکی سه QTL روی گروه‌های پیوستگی DY_4 ، DY_6 و DY_9 برای این صفت شناسایی شد. در هر دو شرایط آبیاری معمول و تنش QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 که حد فاصل نشانگرهای W05.2180 و *Bzh* قرار داشت دارای بیشترین میزان LOD بود و به ترتیب ۲۵/۴ و ۹/۶ درصد واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه می‌کرد. برای صفت ضخامت خورجین در شرایط آبیاری معمول دو QTL روی گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_7 و در شرایط تنش یک QTL روی گروه پیوستگی DY_6 شناسایی شد. QTL مربوط به گروه پیوستگی DY_6 در هر دو شرایط کاملاً بر هم منطبق بودند و همانند سایر صفات بیشترین تاثیر را بر صفت ضخامت خورجین داشت. و در نهایت برای صفت طول نوک خورجین در

معمولاً دارای بیشترین LOD و میزان توجیه صفت بودند و می‌توان از آن‌ها در انتخاب به کمک نشانگر استفاده کرد. عدم پایداری برخی QTLها در شرایط محیطی مختلف می‌تواند در نتیجه حساسیت تنظیم ژن‌های این QTLها باشد. از طرفی تنوع بیان QTLها در شرایط محیطی مختلف می‌تواند به صورت غیر مستقیم حاصل برخی ویژگی‌های دیگر باشد. برای مثال QTLهای تحمل به تنش خشکی می‌تواند در نتیجه سیستم ریشه‌ای حجیم‌تر باشد (Collins *et al.*, 2008) و یا QTLهایی که کنترل‌کننده زمان گلدهی هستند معمولاً عملکرد محصول را در شرایط تنش خشکی تحت تاثیر قرار می‌دهند چون ویژگی‌های زمان گلدهی، شدت و مدت زمانی که محصول تحت تنش قرار می‌گیرد راتحت تاثیر قرار می‌دهد (Reynolds and Tuberosa, 2008). به طور کلی QTLهای بزرگ اثر در هر دو شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی بیان یکسانی داشتند در حالی که بیان برخی QTLهای کم اثر در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی متفاوت بود. برای اکثر صفات مکان QTLها در هر دو شرایط یکسان بود و فقط میزان اثر QTLها در دو شرایط متفاوت بود. ولی برای صفتی مثل وزن هزار دانه، که بعد از عملکرد دانه بیشترین کاهش را در اثر تنش خشکی داشت، مکان و اثر QTLهای کم اثر در دو شرایط تفاوت زیادی با هم داشتند و این می‌تواند ناشی از اثر متقابل این QTLها و تنش

شرایط آبیاری معمول تعداد سه QTL روی گروه‌های پیوستگی DY_6 ، DY_{16} و DY_{18} که به ترتیب ۵/۴۵، ۷/۴۴ و ۳/۸۵ درصد از واریانس را توجیه می‌کرد و در شرایط تنش خشکی دو QTL روی گروه‌های پیوستگی DY_6 و DY_{16} شناسایی شد که به ترتیب ۶/۲ و ۱۰/۱ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه می‌کرد. نتایج نشان می‌دهد که اثر تنش خشکی روی تظاهر QTLهای صفات مختلف به صورت متفاوت بوده است. در صفتی مانند عملکرد تظاهر QTLها هیچ گونه تفاوتی در دو شرایط تنش و آبیاری معمول نداشته است هرچند قبلاً اشاره شد که QTL مذکور در واقع QTL تپ رشد کلزا است که روی عملکرد تاثیر زیادی دارد. در حالی که برای وزن هزار دانه و طول خورجین در شرایط تنش خشکی تعداد QTL بیشتری شناسایی شده است و برای طول نوک و ضخامت خورجین در شرایط آبیاری معمول تعداد QTL بیشتری شناسایی شد. در این مطالعه بیشترین تعداد QTLها روی گروه پیوستگی DY_6 شناسایی شد، این QTLها دارای هم‌پوشانی زیادی با هم بودند. شی و همکاران (Shi *et al.*, 2009) نیز بر خوسه‌ای بودن QTLهای عملکرد و اجزای عملکرد و اثر پلیوتروپی این QTLها تاکید داشتند. با توجه به این که QTLهای شناسایی شده روی این گروه پیوستگی در هر دو شرایط تنش و آبیاری معمول تظاهر یکسانی دارند QTLهای پایداری محسوب می‌شوند و از طرفی این QTLها

خشکی باشد. هم‌پوشانی زیاد بین QTL‌های کنترل‌کننده صفات مختلف روی گروه پیوستگی DY_6 از نکات قابل توجه در این مطالعه بود به طوری که هم‌پوشانی قابل توجهی بین QTL‌های ارتفاع بوته، تعداد روز تا گلدهی و ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین با صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه، ضخامت خورجین و طول خورجین در هر دو شرایط تنش و آبیاری معمول وجود داشت. یکی از مزایای نقشه‌یابی QTL برای چندین صفت به طور همزمان این است که QTL‌هایی که به صورت همزمان روی چندین صفت اثر می‌گذارند و باعث همبستگی‌های ژنتیکی می‌شود شناسایی شده و از طرفی مشخص می‌شود چنین همبستگی‌هایی حاصل پدیده پلیوتروپی است و یا در اثر لینکاژ بین ژن‌های کنترل‌کننده این صفات است. نشانگرهای Bzh و $W05.2180$ دو نشانگر با اهمیت در این مطالعه بودند که در مجاورت اکثر QTL‌های شناسایی شده روی گروه لینکاژی DY_6 قرار داشتند. با توجه به مکان QTL‌های صفات مختلف که در نزدیکی ژن پاکوتاهی Bzh قرار دارند به نظر می‌رسد که این ژن علاوه بر کنترل ارتفاع بوته روی صفات دیگر دارای اثر پلیوتروپی است. نتایج نشان داد که این نشانگرها می‌توانند به عنوان نشانگرهای قابل اطمینان در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر مورد استفاده قرار گیرند. در مطالعه دلورم و همکاران (Delourme et al., 2006) نیز بیشترین تعداد

QTL برای تعداد روز تا گلدهی و درصد روغن روی گروه پیوستگی DY_6 مکان‌یابی شد و QTL‌های کنترل‌کننده درصد روغن و تعداد روز تا گلدهی هم روی این گروه پیوستگی هم‌پوشانی داشتند. QTL مهم دیگری که در این مطالعه دارای اثر پلیوتروپی روی برخی صفات مختلف بود، روی گروه پیوستگی DY_{13} و در مجاورت نشانگرهای $H12.1300$ و $Na10C06$ قرار داشت. به نظر می‌رسد این QTL بر صفات تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع بوته، ارتفاع پایین‌ترین شاخه فرعی از سطح زمین، تعداد خورجین در گل‌آذین اصلی و طول خورجین دارای اثر پلیوتروپی است. در این مطالعه برای نه گروه لینکاژی هیچ گونه QTL شناسایی نشد. تجمع QTL‌ها بر روی قطعات خاصی از ژنوم این فرضیه را تقویت می‌کند که ژن‌ها به طور یکسان بر روی ژنوم توزیع نشده و اکثر ژن‌ها در نواحی خاصی از ژنوم متمرکزند.

سپاسگزاری

از مسئولین دانشگاه تهران به دلیل تامین هزینه‌های اجرای این پروژه و همچنین خانم رجینا دلورم از INRA فرانسه به خاطر در اختیار گذاشتن مواد ژنتیکی مورد استفاده در مطالعه حاضر تشکر و قدردانی می‌شود.

References

- Basten, C. J., Weir, B. S., and Zeng, Z. B. 1994.** Zmap-a QTL cartographer. pp. 65-66. In: Smith, C., Gavora, J. S., Benkel, B., Chesnais, J., Fairfull, W., Gibson, J. P., Kennedy, B. W., and Burnside, E. B. (eds.) Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to livestock Production: Computing Strategies and Software. Vol. 22. Guelph, Ontario, Canada.
- Burn, J. E., Smyth, D. R., Peacock, W. J., and Dennis, E. S. 1993.** Genes conferring late flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Genetica* 90: 147-155.
- Burns, M. J., Barnes, S. R., Bowman, J. G., Clarke, M. H. E., Werner, C. P., and Kearsey, M. G. 2003.** QTL analysis of an intervarietal set substitution lines in *Brassica napus* (i) seed oil content and fatty acid composition. *Heredity* 90: 39-48.
- Butruille, D. V., Guries, R. P., and Osborn, T. C. 1999.** Linkage analysis of molecular markers and quantitative trait loci in populations of inbred backcross lines of *Brassica napus* L. *Genetics* 153: 949–964.
- Chen, W., Zhang, Y., Xueping, L., Chen, B., Tu, J., and Tingdong, F. 2007.** Detection of QTL for six yield-related traits in oilseed rape (*Brassica napus* L.) using DH and immortalized f2 populations. *Theoretical and Applied Genetics* 115: 849–858.
- Collard, B. C. Y., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., and Pang, E. C. K. 2005.** An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169–196.
- Collins, N. C., Tardieu, F., and Tuberosa, R. 2008.** Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? *Plant Physiology* 147: 469–486.
- Dellaporta, S. C., Wood, F., and Hicks, J. B. 1983.** A plant minipreparation: version II. *Plant Molecular Biology Reporter*. 1(4): 19-21.
- Delourme, R., Falantin, C., Huteau, V., Clouet, V., Horvais, R., Gandon, B., Specel, S., Hanneton, L., Dheu, J.E., Deschamps, M., Margale, E., and Vincourt, P. 2006.** Genetic control of oil content in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theoretical*

- and Applied Genetics 113: 1331-1345.
- Diepenbrock, W. 2000.** Yield analysis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review. Field Crop Research 67: 35-49
- Doerg, R. W. 2002.** Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. Nat. Review of Genetics 3: 43-52.
- Ferreira, M. E., Satagopan, J., Yandell, B. S., Williams, P. H., and Osborn, T. C. 1995.** Mapping loci controlling vernalization requirement and flowering time in *Brassica napus*. Theoretical and Applied Genetics 90: 727-732.
- Foisset, N., Delourme, R., Barret, P., and Renard, M. 1996.** Molecular tagging of the dwarf BREIZH (*Bzh*) gene in *Brassica napus*. Theoretical and Applied Genetics 91: 756-761
- Howell, P. M., Sharpe, A. G., and Lydiate, D. J. 2003.** Homoeologous loci control the accumulation of seed glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus*) Genome 46: 454-460.
- Johnson, U., West, J., Lister, C., Michwels, S., Amasino, R., and Dean, C. 2000.** Molecular analysis of FRIGIDA, a major determinant of natural variation in Arabidopsis flowering time. Science 290: 344-347.
- Kim, S. C., and Riesenber, L. H. 1999.** Genetic architecture of species differences in annual sunflowers: implications for adaptive trait introgression. Genetics 153: 965-977.
- Kosambi, D. D. 1944.** The estimation of map distances from recombination values. Ann Eugen 12: 172-175.
- Liu, B. H. 1998.** Statistical Genomics; Linkage, Mapping and QTL Analysis. CRC Press, LLC, USA.
- Mayerhofer, R., Bansal, V. K., Thiagarajah, M. R., Stringam, G. R., and Good, A. G. 1997.** Molecular mapping of resistance to *Leptosphaeria maculans* in Australian cultivars of *Brassica napus*. Genome 40: 294-301.
- Osborn, T. C., Cole, C., Parkin, I.A., Sharpe, A. G., Kuiper, M., Lydiate, D. J., and Trick, M. 1997.** Comparison of flowering time genes in *Brassica napus*, *Brassica*

rapa and *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* 146: 1123-1129.

- Pilet, M. L., Delourme, R., Foisset, N., and Renard, M. 1998a.** Identification of loci contributing to quantitative field resistance to blackleg disease, causal agent *Leptosphaeria maculans* (Desm) Ces. Et de Not., in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 96: 23-30.
- Pilet, M. L., Delourme, R., Foisset, N., and Renard, M. 1998b.** Identification of QTL involved in field resistance to light leaf spot (*Pyrenopeziza brassicae*) and blackleg resistance (*Leptosphaeria maculans*) in winter rapeseed (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 97: 398-406.
- Quijada, P. A., Maureira, I. J., and Osborn, T. C. 2004.** Confirmation of QTL controlling seed yield in spring canola (*Brassica napus* L.) hybrids. *Molecular Breeding* 13: 193-200.
- Quijada, P. A., Udall, V., Lambert, V., and Osborn, T. C. 2006.** Quantitative trait analysis of seed yield and other complex traits in hybrids spring rapeseed (*Brassica napus*): 1. Identification of genomic regions from winter germplasm. *Theoretical and Applied Genetics* 113: 549-561.
- Ramchiary, N., Padmaja, K. L., Sharma, S., Gupta, V., Sodhi, Y. S., Mukhopadhyay, V., Arumugam, N., Pental, D., and Pradhan, A. K. 2007.** Mapping of yield influencing QTL in *Brassica juncea*: implications for breeding of a major oilseed crop of dry land areas. *Theoretical and Applied Genetics* 115: 807-817.
- Reynolds, M., and Tuberosa, R. 2008.** Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Current Opinions Plant Physiology* 11: 171-179.
- Ribaut, J.M., Hoisington, D.A., Deutsch, J.A., Jiang, C., and Gonzalez de Leon, D. 1996.** Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. II. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 905-914.
- Shi, J., Li, R., Qiu, D., Jiang, C., Long, Y., Morgan, C., Bancroft, I., Zhao, J., and Meng, J. 2009.** Unraveling the complex trait of crop yield with quantitative trait loci

- mapping in *Brassica napus*. Genetics (under press).
- Somers, D. J., Rakow, G., Prabhu, V. K., and Friesen, K. R. D. 2001.** Identification a major gene and RAPD markers for yellow seed coat colour in *Brassica napus*. Genome 44: 1077-1082.
- Tanksley, S. D. 1993.** Mapping polygenes. Annual Review of Genetics 27: 205-233.
- Udall, J. A., Quijada, PA., Lambert, B., and Osborn, T. C. 2006.** Quantitative trait analysis of seed yield and other complex traits in hybrids spring rapeseed (*Brassica napus*): 2. Identification of alleles from unadapted germplasm. Theoretical and Applied Genetics 113: 597-609.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijmans, M., Lee, V., and Hornes, M. 1995.** AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. Nucleic Acids Research 23: 4407-4414.
- Yi, B., Chen, W., Ma, C., Fu, T., and Tu, J. 2006.** Mapping of quantitative trait loci for yield and yield component in *Brassica napus* L. Acta AgronSin 32: 676-682.
- Zeng, Z. 1994.** Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics 136: 1457-1468.
- Zhao, JY., Becker, HC., Zhang, D., Zhang, Y., and Ecke, V. 2006.** Conditional QTL mapping of oil content in rapeseed with respect to protein content and traits related to plant development and grain yield. Theoretical and Applied Genetics 113:33-38.
- Zhao, J., and Meng, J. 2003.** Genetic analysis of loci associated with partial resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in rapeseed (*Brassica napus* L.). Theoretical and Applied Genetics 106: 759-764.