مجله به‌نژادی نهال و بذر
جلد ۱-۳۰، شماره ۲، سال ۱۳۹۳

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

Mapping OTLs 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 دریافت: ۱۳۹۲/۴/۲۴ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۹/۷

چکیده

خلیلی، م.، اهری‌زاد، 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 ۱-۳۰:** ۴۷۶ - ۴۵۷.

به منظور شناسایی نواحی ژنومی کنترل‌کننده 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 هکتولیتر دانه،چاقی بذر، وزن هزار دانه و عملکرد دانه اندازه‌گیری شدند. تجزیه QTL به روش نقشه‌یابی فاصله ای 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 کنترل‌کننده چاقی بذر (LOD = ۹/۰۸) روی کروموزوم 3H (Qplum3H) به‌دست آمد. بیشترین QTLها مربوط به شاخص کیفیت و کمیت مالت دانه جو روی کروموزوم‌های 1H، 2H ، 3H، 4H و7H 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 به سزایی در تظاهر صفات مربوط به کیفیت مالت داشت. از QTLهای پایدار و خوشه‌ای شناسایی شده برای صفات مهم کمی وکیفی مربوط به مالت دانه جو می‌توان در برنامه گزینش به کمک نشانگر (MAS) استفاده کرد.

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

نویسنده مسئول: makhalily@yahoo.com تلفن: ۰۴۴۲۲۳۳۵۰۹۰

* استادیار فعلی دانشگاه پیام نور مهاباد

مقدمه

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 ممانعت کننده از دیابت نوع دوم است (Dickin *et al.*, 2011). مقدار تولید مالت در دنیا سالانه ۲۲-۱۸ میلیون تن بوده که تقریبا 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).

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 ازخصوصیات 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؛ Lebin *et al.*, 2011). تنش‌های غیر زیستی از جمله خشکی صفات کیفی محصولات زراعی مثل میزان پروتئین، لیپید، کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی، مواد معدنی، آنتی اکسیدان‌ها، 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؛ Qureshi and Neibling, 2009). تنش خشکی از طریق تأثیر بر عملکرد و خصوصیات کیفی و کمی دانه، روی خصوصیات مالت‌سازی جو تأثیر می‌گذارد (Worch *et al.*, 2011؛ Varshney *et al.*, 2012). عملکرد مالت با مقدار عملکرد دانه در واحد سطح و مقدار استخراج مالت از دانه تعیین می‌شود، بنابراین وقتی که اصلاح برای استخراج مالت موردنظر است توجه به هر دو جزء مهم است.

عملکـرد دانـه جـو ماننـد سـایر محـصولات زراعی به صفات زیادی ارتباط دارد، مخـصوصاً اجـزای عملکـرد دانـه کـه توسـط چنـدین ژن کنتـرل مـی‌شـود، گرچـه اثـر آن‌هـا نیـز توسـط عوامـل محیطـی تغییـر مـی‌کنـد (Falconer and Mackay, 1996؛ Emebiri *et al*., 2009).

بررسـی تـاثیر پـروتئین ارقـام مختلـف جو بر ویژگی‌های کیفـی مالـت نـشان مـی‌دهـد کـه افـزایش مقـدار پـروتئین دانـه سـبب افـزایش قـدرت دیاسـتاتیک مـی‌گـردد (Dickin *et al*., 2011).

یکی از صفات بسیار تاثیرگذار در کمیـت و کیفیت مالت تولیدی مقدار پوسته دانه است کـه کمتر در ارزیابی‌ها مـورد توجـه قـرار مـی‌گیـرد هرچند که اندازه‌گیری آن خیلی کم هزینه‌تـر و دقیق‌تر از صفات پیچیده و پرهزینه آزمایشگاهی میکرومالتینـگ اسـت. گـزارش شـده اسـت کـه مقدار پوسته در راندمان عصاره دهی مالت تـاثیر منفـی دارد (Lebin *et al*., 2011). بتـازویچ وهمکـاران (Btażewicz *et al*., 2007) در بررسی رقم، فصل رشد و اندازه بـذر بـر غلظـت عـصاره مالـت بـا اسـتفاده از فرمـول کـاربردی بیـشاب (Bishops formula) گـزارش کردنـد که برآورد غلظت عصاره مالـت بـر اسـاس ایـن فرمـول، فـارغ از نـوع رقـم در شـرایط مختلـف محیطی با دقت بسیار بالا انجـام مـی‌شـود. آن‌هـا اظهار داشتند این فرمول کاربردی بـسیار سـریع، ارزان و قابـل اطمینـان اسـت وتـاثیر دو صـفت مقدار پروتئین و وزن هزار دانه بر غلظت عصاره مالـت را بررسـی کردنـد. آن‌هـا همبـستگی بـین غلظـت مالـت تولیـدی در آزمایـشگاه و غلظـت مالت تئوری (پیش‌بینی به وسیله فرمـول بیـشاب) را در طول چهار سال آزمایش بـه طـور متوسـط r = 0/76 به دست آوردند.و نتیجـه گرفتنـد کـه هرچـه انـدازه دانـه (چـاقی بـذر) بیـشتر باشـد همبـستگی شـدیدتر اسـت زیـرا زیـاد شـدن ضـخامت و انـدازه دانـه باعـث افـزایش تجمـع نشاسته و در نتیجـه وزن هزاردانـه مـی‌شـود و بـه طـور غیـر مـستقیم مقـدار پـروتئین کـاهش پیـدا می‌کند.

تعیین تعداد و نوع اثر ژن‌هـای کنتـرل کننـده صفات کمی از قبیـل عملکـرد و صـفات کیفـی مرتبط بـا آن گـام اساسـی در اصـلاح مولکـولی گیاهـان اسـت (Cooper *et al*., 2009). تجزیـه QTL پلـی اسـت کـه رابطـه بـین تنـوع پیوسـته فنوتیپی و مکانیزم‌هـای تـوارثی حاصـل از تنـوع ژنتیکـی مکـان‌هـای ژنـی منفـرد را برقـرار مـی‌کنـد و شناسـایی QTL امکـان گـزینش بـه کمـک نـشانگر (MAS) را فـراهم مـی‌سـازد (Emebiri *et al*., 2009؛ Korff *et al*., 2008).

اگرچـه تحقیقـات زیـادی در زمینـه تجزیـه QTL روی جو انجام شده است، ولـی مطالعـات انجـام شـده روی صـفات مربـوط بـه کمیـت و کیفیـت مالـت دانـه جـو انـدک اسـت (Benito-Román *et al*., 2011). مارکرهـای مولکـولی بـرای کیفیـت عـصاره مالـت و زمان جوانـه‌زنـی بـه عنـوان دو نکتـه اساسـی در

ارزیابی و تولید مالت دانه جو می‌توانند بسیار مفید باشند (Ullrich). ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2011)، در مطالعه QTLهای 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. امبیری 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 QTLهای شناسایی شده ۵۸-۲۰ درصد از تغییرات صفات مورد بررسی را توجیه کردند و نتیجه گرفته شد QTLهایی که موجب افزایش پروتئین می شوند 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) و پوره کردن در سطح میکرو (Micromashing) وقت‌گیر 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 QTLهای 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 آلل های 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 QTLها 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

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 تاثیری 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 هاپلویید 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 بلوک‌های کامل تصادفی در مزارع تحقیقاتی دانشگاه مهاباد و مرکزتحقیقات 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 تشتک 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 ونتون 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 هکتولیتر دانه و چاقی بذر به روش قریشی و نیبلینگ (Qureshi and Neibling, 2009) و پیغمبردوست (Peighambardoust, 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 نقشهٔ نسبتاً اشباع مرکب از ۳۲۷ نشانگر RFLP با طول ۱۲۲۶/۳و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتی‌مورگان بوده و با تابع

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 ۲/۵-۱۱ (Wang *et al.*, 2007) انجام شد، برای داده‌های حاصل از میانگین دو مکان تنش کمبود آب (تنش مهاباد 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 Doerage, 1994) برای تعیین QTLها و برآورد اثر افزایشی آن‌ها، از مدل ۶ برنامه Zmapqtl و روش نقشه‌یابی فاصله مرکب (CIM) استفاده شد (Doerage and Churchill, 1996) و سپس فرض این که مکان ژنی موجود روی کروموزوم بر صفت مورد نظر اثرگذار است (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 مکان یابی فاصله‌ایی چند گانه (Multiple Interval Mapping: MIM) در 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 فیزیکوشیمیایی 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

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 جوانه‌زنی Germinative energy	جوانه‌زنی کل Germinative potential	وزن هکتولیتر 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 معنی‌دار؛ ** و *: به ترتیب در سطح یک و پنج درصد معنی‌دار.

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

مکان‌های مورد آزمایش بود.

امبیری 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 × ژنوتیپ را معنی‌دار گزارش کردند.

پارامترهای آماری و تنوع صفات مورد مطالعه بین ۷۲ لاین هاپلوئید مورد مطالعه به همراه دو والد (Steptoe × 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 شده‌لند. 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 ارد. معنی‌دار بودن تفکیک متجاوز در والدین پیش نیاز انجام تجزیه QTL است، زیرا نشان می‌دهد والدین از نظر ژن‌های کنترل کننده 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 درنسل‌های اولیه در ژنوتیپ‌ها تثبیت شوند. وراثت‌پذیری بالا با پیشرفت ژنتیکی پایین برای صفاتی مانند پروتئین و غلظت عصاره مالت توأماً حاصل شدند که حاکی از برتری (پیش غالبیت) 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 این که تغییرپذیری کافی در ژرم‌پلاسم 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 × Morex برای میانگین داده های 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	انرژی جوانه‌زنی Germinative energy	جوانه‌زنی کل Germinative potential	وزن هکتولیتر 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
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	پیشرفت 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	پیشرفت 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 hertitability; LSD: Least significant difference; CV.DH: Coefficient of variations for double haploids.

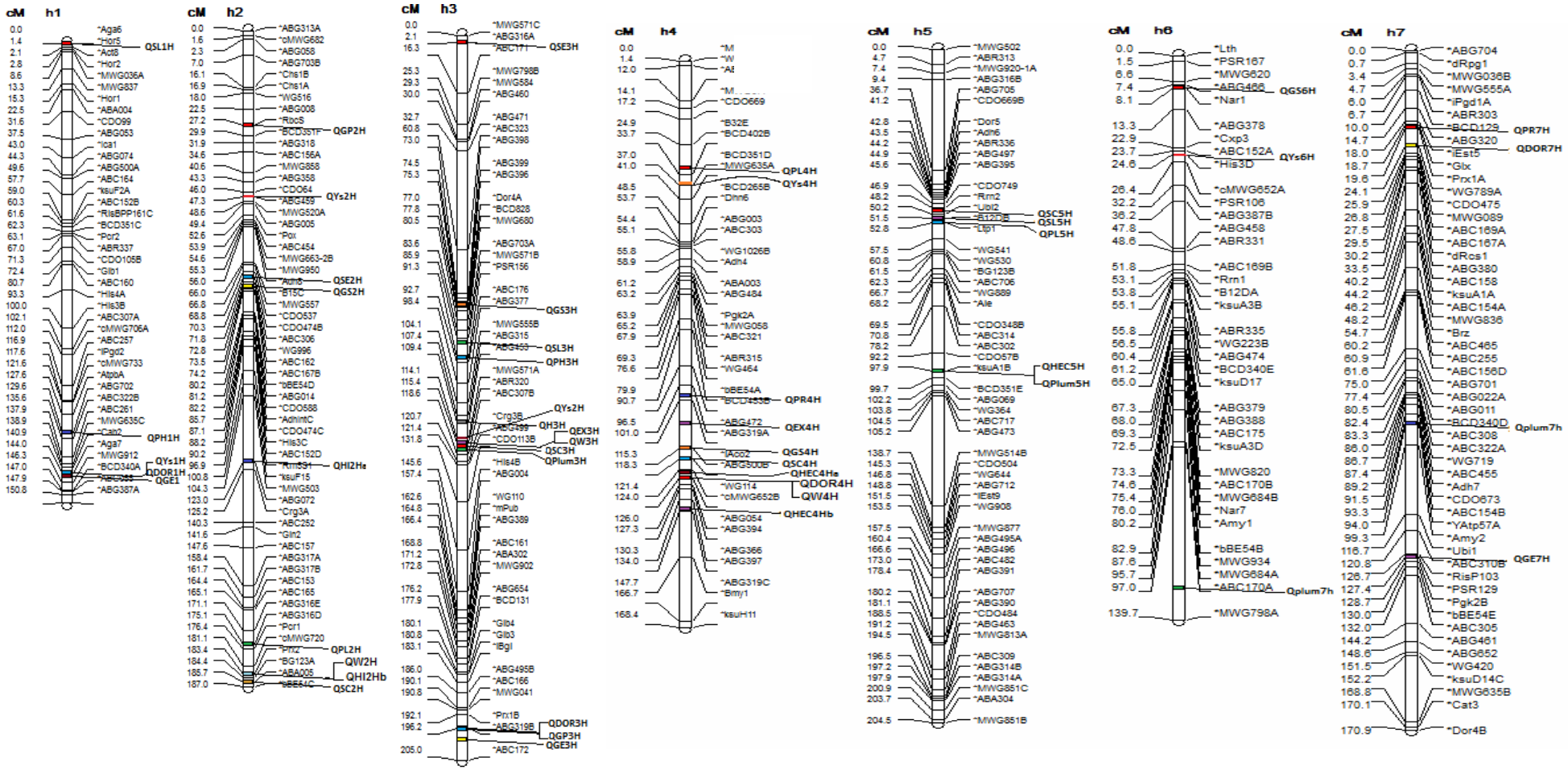
در روی کروموزوم در جدول ۳ و شکل ۱ خلاصه شده است (چون اثر مکان معنی‌دار نبود مکان‌ها به صورت جداگانه تجزیه نشدند). برای ده صفت مورد مطالعه در مجموع ۳۲، QTL (هر صفت ۲ تا ۵ QTL) شناسایی شد. واریانس فنوتیپی توجیه شده به وسیله QTL ها از مقدار ۹/۶۹ درصد برای QSC5H (پوسته بذر) تا ۳۲/۱۹ درصد برای QPLUM3H (چاقی بذر) متغیر بود. بیشترین و کمترین LOD مربوط به QTLکنترل کننده چاقی بذر با ۹/۰۸ و تاریخ سنبله‌دهی با ۲/۵۱ به دست آمد.

دو QTL بزرگ اثر روی کروموزوم های 4H و 7H برای توجیه تغییرات پروتئین مکان یابی شدند که در مجموع ۴۱/۲ درصد واریانس فنوتیپی از تنوع کل این صفت را کنترل می‌کردند. QTLهای QPR4H و QPR7H به ترتیب در موقعیت‌های۹۹/۵ و۱۹/۶سانتی‌مورگان 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 موقعیت‌های۱۱۵/۴ و۱۰۸ سانتی‌مورگان با اثر آللی افزایشی و در مجاورت نشانگرهای ABR320 و ABG319A قرار داشتند که هر کدام به ترتیب ۲۱/۸۵ و۱۹/۵۵ درصد واریانس فنوتیپی و در مجموع۴۱/۴ 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، ۱۱۸/۵و ۴۹/۲ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. QTL اصلی QSC3H با LOD = ۴/۱۸ بیشترین سهم را در توجیه تغییرات کل داشت و نقش سه QTL دیگر (QSC2H و QSC4H و QSC5H) کمتر بود که در مجموع۴۸/۶۴ 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 = ۷/۳۵ 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 × QGE7H) معنی‌دار شد. QTLهای QGP2H و QGP3H در مجموع ۲۷/۶۴ درصد از تنوع پتانسیل جوانه‌زنی کل را کنترل کرده و به ترتیب در موقعیت‌های۲۷/۲ و

جدول۳- QTLهای شناسایی شده برای صفات مورد مطالعه در ۷۲ ژنوتیپ به همراه دو والد (Steptoe × Morex)
در شرایط تنش خشکی در میانگین دو مکان

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

صفت Traits	شماره کروموزوم Chromosome No.	QTL	نشانگرهای مجاور Flanking markers	موقعیت Position	LOD	اثر افزایشی A Additive effect	R^2b	R^2 کل R^2Total	اثر متقابل A×A A×A interaction
درصد پروتئین Protein (%)	4H	QPR4H	ABG472-ABG319A	99.50	4.87	-0.71	24.1		
	7H	QPR7H	Prx1A-WG789A	19.60	4.01	0.88	17.1	41.2	
غلظت مالتMalt extract	3H	QEX3H	ABR320-ABC307B	115.4	4.07	0.75	21.85		
	4H	QEX4H	ABG319A-iACO2	108	3.41	0.38	19.55	41.4	
پوسته بذر Seed coat	2H	QSC2H	ABA005-bBE54C	185.7	3.01	0.008	11.2		
	3H	QSC3H	ABR320-ABC307B	116.4	4.18	-0.011	17.1		
	4H	QSC4H	ABG500B-WG114	118.5	2.55	-0.007	10.65		
	5H	QSC5H	Rrn2-Ubi2	49.2	2.52	0.013	9.69	48.6	
وزن هکتولیتر Hectoliter weigh	4H	QHEC4Ha	WG114-CMWG652B	122.4	3.01	0.91	13.1		
	4H	QHEC4Hb	ABG366-ABG397	133.3	2.55	0.81	10.3		
	5H	QHEC5H	KSUA1B-BCD351E	97.9	2.52	-0.77	11.4	34.8	
خواب بذر Dormancy	1H	QDOR1H	Cab2-Aga7	140.9	3.02	-0.53	12.71		
	3H	QDOR3H	ABG319B-ABC172	196.2	2.95	0.66	12.21		
	4H	QDOR4H	CMWG652B-ABG054	124	3.42	-0.48	13.35		1H*4H, AA=-0.35 LOD=1.02,R^2=5.2
	7H	QDOR7H	WG789A-CDO475	24.1	2.76	0.46	11.89	60.7	4H*7H, AA=-0.38, LOD=1.2,R^2=5.3
وزن هزار دانه 1000 seed weight	2H	QW2H	PRx2-BG123A	183.4	5.11	-1.38	22.11		
	3H	QW3H	ABR320-ABC307B	115.4	2.52	0.61	9.75		
	4H	QW4H	CMWG652B-ABG054	124	2.52	0.55	9.71	41.11	
عملکرد دانه Grain yield	1H	QYS1H	Cab2- Aga 7	140.9	3.51	6.33	9.25		1H*2H,AA=19.88, LOD=3.3, R^2b=7.45
	2H	QYS2H	ABG459- MWG520A	47.30	3.39	-2.51	8.78		
	3H	QYS3H	MWG571A- ABR320	114.1	4.66	34.64	11.52		
	4H	QYS4H	MWG635A- BCD265B	41	6.05	17.91	15.15		3H*6H,AA=-15.25,LOD=2.4, R^2b=5.81
	6H	QYS6H	His3D- cMWG652A	24.6	5.96	14.92-	14.52	79.78	4H*6H,AA=-18.86, LOD=3.3, R^2b=7.28
جوانه زنی کل Germinative potentiol	2H	QGP2H	RbcS-BCD351F	27.2	3.38	-0.71	15.25		
	3H	QGP3H	ABG319B-ABC172	196.2	2.51	-0.62	12.39	27.74	
چاقی بذر Plumpness	3H	QPlum3H	ABR320-ABC307B	117.4	9.08	-0.16	29.19		
	5H	QPlum5H	ksuA1B-BCD351E	97.9	4.12	0.11	14.12		5H*6H,AA=-.07 LOD=1.16, R^2b=5.22
	6H	Qplum6H	ABC170A-MWG798A	132	5.24	-0.06	18.25		
	7H	Qplum7h	YAtp57A-Amyz	94	4.43	-0.09	14.65	81.42	
انرژی جوانه زنی Germinative energy	1H	QGE1H	Cab2-Aga7	141.9	3.51	1.35	15.21		
	3H	QGE3H	ABG319B-ABC172	199.2	7.35	-1.66	25.55		3H*7H,AA=1.03,LOD=2.63,R^2=14.4
	7H	QGE7H	PSR129-PgK2B	127.4	4.35	0.54	18.3	73.46	



شکل ۱- نقشه پیوستگی صفات مختلف و QTLهای 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

۱۹۶/۲ سانتی‌مورگان روی کروموزوم‌های 2H و 3H قرا داشتند، اثر آللی QTLها منفی بودند. خواب بذر به عنوان یکی از فاکتورهای اصلی در تعیین کمیت و کیفیت مالت، توسط چهار QTL کنترل‌کننده روی کروموزوم‌های 1H ، 3H ، 4H و 7H با نشانگرهای مجاور به ترتیب Cab2 ، ABG319B، CMWG652B و WG789A در موقعیت‌های ۱۴۰/۹، ۹۶/۲، ۱۲۴ و ۲۴/۱ سانتی‌مورگان تعیین مکان شدند. دو اثر اپی استازی معنی‌دار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 1H×4H و 4H×7H برای این صفت شناسایی شد. مجموع چهار QTL مکان‌یابی شده به اضافه دو اثر اپیستازی فوق، ۶۰/۷ درصد از تنوع فنوتیپی کل را توجیه کردند. اثر آللی مثبت و منفی مربوطه به QTLها و هم مکانی آن‌ها، توجیه کننده همبستگی‌های مثبت و منفی بین صفات است. در شرایط تنش کمبود آب در کروموزوم 1H، QTLهای خواب بذر (QDOR1H)، انرژی جوانه‌زنی (QGE1H) وعملکرد دانه QYs1H در موقعیت ۱۴۱/۹ و۱۴۰/۹ سانتی‌مورگان و هر سه در مجاورت نشانگر Cab2 هم مکان بودند و هر سه صفت ارتباط بسیار نزدیکی با هم داشتند و صفات تاثیرگذار در کیفیت و کمیت مالت هستند. ژانگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2011) هم مکانی QTLهای خواب بذر و مقاومت به جوانه‌زنی (PHS) را روی کروموزوم 5H در مطالعه جمعیتی متفاوت از این تحقیق را گزارش کردند، در صورتی که اولریچ و همکاران (۲۰۰۹) QTLهای خواب بذر و جوانه زنی را هم مکان و در روی کروموزوم 1H گزارش کردند. همچنین در کروموزوم 3H، QTLهای کنترل کننده خواب بذر (QDOR3H) و پتانسیل کل جوانه‌زنی (QGP3H) در موقعیت ۱۹۶/۶ سانتی‌مورگان و انرژی جوانه‌زنی (QGE3H) در موقعیت ۱۹۹/۲ سانتی‌مورگان، هرسه QTL مجاور نشانگرهای ABG319B –ABC172 قرار داشتند. اولریچ و همکاران (۲۰۰۹) در اغلب موارد QTLهای خواب بذر و جوانه‌زنی را هم مکان گزارش کردند، آن‌ها QTLهای کنترل کننده خواب بذر در روی کروموزوم‌های 1H، 2H و 7H و جوانه‌زنی را روی کرومزوم‌های 1H، 2H، 3H و7H شناسایی کردند. در کروموزوم 7H دو QTL، QDOR7H و QPR7H به ترتیب کنترل کننده صفات خواب بذر و پروتئین دانه در جایگاه۲۴/۱ و۱۹/۶سانتی‌مورگان در مجاورت نشانگر WG789A و حدود اطمینان یکسان قرار داشتند که اثر آلل آن‌ها به ترتیب ۰./۴۶ و ۰/۸۸ و مثبت برآورد شد، که نشان می‌دهد همان آلل‌هایی که باعث افزایش پروتئین می‌شوند افزایش خواب دانه جو را تشدید می‌کنند و همبستگی مثبت و معنی‌دار بین دو صفت تایید کننده این مطلب است و از طرفی احتمالاً ژن‌های خوشه‌ای کنترل کننده کیفیت و کمیت مالت دو صفت مهم فوق، در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته‌اند. هان و همکاران (Han *et al.*, 1997) در بررسی نقشه‌یابی دقیق

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

چهار QTL روی کروموزم‌های 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 هکتولیتر به عنوان یکی از فاکتورهای تعیین کننده و تاثیرگذار در غلظت عصاره مالت، با سه QTL، QHEC4Ha، QHEC4Hb 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 ازتنوع کل را توجیه کردند. در شرایط تنش خشکی در کروموزوم 5H، دو QTL، QHEC5H و QPLum5H به ترتیب کنترل کننده صفات هکتولیتر 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 هکتولیتر کاهش می‌یابد؛ در نتیجه همبستگی بین این دو صفت منفی و معنی‌دار به دست آمد. ارتباط به دست آمده با تحقیقات لیبین و همکاران (۲۰۱۱) مطابقت داشت.

در کروموزوم 3H، QTLهای QEX3H، QYs3H و QW3H 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 ۱۱۶/۴و۱۱۷/۴سانتی مورگان 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 مجاور 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- و۰/۵۵) بود و در مجاورت این‌ها در موقعیت ۱۲۲/۴، QTL مربوط به وزن هکتولیتر QHEC4Ha در مجاورت نشانگر CMWG652B قرار داشت و اثر آللی آن مثبت (۰/۹۱) بود که مبین همبستگی مثبت و معنی‌دار

وزن هزار دانه با هکتولیتر بوده و همبستگی منفی که بین دو صفت فوق با خواب بذر دارند. از طرف دیگر در روی این کروموزوم QTLهای مربوط به عصاره مالت و مقدار پروتئین دانه (QPR4H و QEX4H) در موقعیت‌های ۱۰۸ و ۹۹/۵ سانتی‌مورگان 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 می‌دهد آلل‌هایی که باعث کاهش پروتئین می‌شوند، عامل افزایش غلظت عصاره مالت دانه جو نیز هستند و همبستگی منفی و معنی‌دار بین دو صفت تایید کننده این مطلب است. از طرفی احتمالاً ژن‌های خوشه‌ای کنترل کننده کیفیت و کمیت مالت دانه در این ناحیه از کروموزوم قرار گرفته‌اند. ژن‌های خوشه‌ای، صفات متفاوت که در مجاورت هم‌دیگر در یک ناحیه خاص از کروموزوم قراردارند ممکن است موجب همپوشانی QTLها شوند. ارف و همکاران (Orf *et al.*, 1999) QTLهای خوشه‌ای با اثر شدید بر گلدهی، رسیدگی، ارتفاع بوته و ورس را گزارش کرده‌اند. 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، پلیوتروپی و یا ژن‌های خوشه‌ای است، نقشه با چگالی بسیار بالا برای نقشه‌یابی مورد نیاز است.

نتایج نشان داد که عملکرد دانه توسط پنج QTL روی کروموزوم‌های1H،2H، 3H، 4H و 6H کنترل می‌شد که در موقعیت‌های ۱۴۰/۹، ۴۷/۰۳، ۱۱۴/۱، ۴۱ و ۲۴/۶ سانتی‌مورگان قرار داشتند، مقدار LOD این QTLها به ترتیب برابر ۳/۵۱، ۳/۳۹، ۴/۶۶، ۶/۰۵ و ۵/۶۹ بود. پنج QTL به اضافه سه اثر اژیستازی معنی‌دار مجموعاً ۷۹/۷۸ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کرد. دو QTL اصلی QYs4H وQYs6H مجموعاً ۲۹/۶۷ درصد از تنوع فنوتیپی کل را توجیه کرد. سه اثر اپیستازی معنی‌دار افزایشی × افزایشی بین کروموزوم‌های 1H × 2H، 3H × 6H و 4H × 6H برای این صفت شناسایی شد. روماگوسا و همکاران (Romagosa *et al.*, 1999) در بررسی خود روی QTLهای موثر بر عملکرد جامعه Morex × Steptoe نتایج مشابه گرفته و چهار QTL روی کروموزوم‌های 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 کروموزوم‌های 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

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 نظرصفات کمیت وکیفیت مالت دانه جو وجود دارد که از این تنوع می‌توان برای اهداف مختلف به‌نژادی استفاده کرد. از صفات بسیار مهم مانند پوسته دانه، وزن هکتولیتر، چاقی بذر، خواب بذر، انرژی جوانه‌زنی، وزن هزاردانه و پروتئین دانه که تاثیر اساسی در کیفیت وکمیت 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 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 برنامه گزینش 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 وعملکرد 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 هکتولیتر 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.

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 Doerage, 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.

Doerage, 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., Ogbonnaya, 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., Rasmmusson, D., Sorrells, M., Ullrich, S. E., Wesenberg, D., and Kleinhofs, A. 1993. Quantitatives trait locus effects and environmental interaction in a sample of North American barely germplasm. Theoretical and Applied Genetics 87: 392-401.

Kandemir, N., Kudrna, D. A., Ullrich, S. E., and Kleninhofs, A. 2000. Molecular marker assisred genetic analysis of head shuttering in six-rowed barley. Theoretical and Applied Genetics 101 (1/2): 203-210.

Korff, M., Wang, H., Le´on, 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 licus 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, Raleig, 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.