Crop Biotech.
Vol. 2, No. 3, Autumn and Winter 2013

مجله علمی ـ پژوهشی زیست‌فناوری گیاهان زراعی
سال دوم، شماره سوم، پاییز و زمستان ۱۳۹۱ (۴۸-۳۵)

تعیین نحوه توارث و مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات زراعی در جو

منیره رحیمی[۱]*، فرشاد ابراهیم پور[۲] و روهام عشقی[۳]
۱، دانشجوی دکتری تخصصی اصلاح نباتات، دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات تهران، ایران. ۲، دانشیار گروه علوم کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران ایران. ۳، دکتری تخصصی اصلاح نباتات- ژنتیک گیاهی
(تاریخ دریافت: ۹۱/۲/۳ - تاریخ تصویب: ۹۱/۲/۲۰)

Inheritance and QTL Mapping of Agronomical Traits in Barley

M. RAHIMI[1]*, F. EBRAHIMPOUR[2] AND R. ESHGHI[3]
1, Ph.D Student, Plant Breeding, Science and Research Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran, 2, Associate Professor, Department of Agricultural Science, Payam Noor University, Tehran, Iran, 3, Ph.D. Plant Genetics
(Received: April. 22, 2012 - Accepted: May. 9, 2012)

چکیده

در این تحقیق، یک جمعیت $F_{۲:۳}$ حاصل از تلاقی دو رقم جوی Hiberna و Pfyner جهت تعیین نحوه توارث به‌روش تجزیه میانگین نسل‌ها و همچنین شناسایی نواحی ژنومی (QTL) کنترل‌کننده عملکرد و اجزاء آن از طریق نشانگرهای ریزماهواره، مورد استفاده قرار گرفت. تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که اگرچه در کنترل اکثر صفات زراعی هر دوی اثرات افزایشی و غالبیت نقش داشتند، اثرات غالبیت و اثرات متقابل غیرآللی بیشترین سهم را در توارث صفات روز تا رسیدگی، تعداد دانه در خوشه، طول خوشه و ارتفاع بوته به خود اختصاص دادند. پارامترهای ژنتیکی نظیر وراثت پذیری نشان داد که اداره صفت تعداد پنجه تحت تأثیر اثرات افزایشی بود. با اینکه اثرات افزایشی مهم‌ترین نقش را در تکوین صفت عملکرد دانه در بوته داشتند این صفت از وارثت‌پذیری قابل توجهی برخوردار نبود. نقشه پیوستگی ۱۵۹ نشانگر ریزماهواره با پوشش ژنومی ۱۰۳۰/۵ سانتی‌مورگان تهیه گردید. براساس روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب برای صفات روز تا رسیدگی، تعداد پنجه، وزن هزار دانه، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه به‌ترتیب ۲، ۴، ۲، ۴، ۱، ۴ و ۷ ناحیه ژنومی مکان‌یابی شد. در میان QTLهای شناسایی‌شده در این مطالعه ۱۰ ناحیه ژنومی توسط سایر محققین گزارش شده بود، که این امر نشان‌دهنده اهمیت و پایداری این نواحی در جمعیت‌های مختلف است. نتایج این تحقیق همچنین نشان داد که صفت عملکرد دانه تحت تأثیر تعداد زیادی ژن کوچک اثر بود، که این امر گزینش مستقیم برای اصلاح این صفت را با مشکل مواجه خواهد کرد. دو QTL از والد 'Pfyner' بر روی کروموزوم‌های 1H و 2H (qgs-1 و qnt-2a) شناسایی شد که بصورت معنی‌دار باعث افزایش تعداد دانه در خوشه و تعداد پنجه شدند. در نتیجه در جمعیت در حال تفرق مورد بررسی می‌توان از این نواحی ژنومی به‌عنوان شاخص‌های گزینشی مناسب برای اصلاح غیرمستقیم عملکرد استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: جو، تجزیه میانگین نسل‌ها، مکان‌یابی QTL، نقشه ژنتیکی، گزینش به کمک نشانگر

Abstract

In this study, an $F_{2:3}$ population derived from the cross between Hiberna and Pfyner was used to analyze the inheritance of yield and its components in barley by generation mean analysis and to map the corresponding QTLs (quantitative trait loci) by microsatellite markers. Generation mean analysis suggested that both additive and dominance effects were important for most of the traits evaluated, but dominance and non-allelic interaction had a more pronounced effect for days to maturity, number of grains per spike, spike length and plant height. The highest heritability was obtained for number of tillers, indicating that this trait is controlled by additive effects. The additive effects played major role in the inheritance of grain yield per plant, since heritability of this trait was low. The linkage map constructed by 159 microsatellite markers covered a total length of about 1030.5 cM. Using the method of composite interval mapping 2, 4, 2, 4, 1, 4 and 7 QTLs were detected for days to maturity, number of tillers, 1000-grain weight, plant height, spike length, number of grains per spike and grain yield, respectively. Ten QTLs had corresponding occurrences with the QTLs reported earlier, indicating that these QTLs are stable across genetic backgrounds. The results of this study also showed that, grain yield per plant controls with several minor genes. It can therefore be concluded that direct improvement of this trait is somehow problematic. Two major QTLs contributed by 'Pfyner' on chromosomes 1H and 2H (qgs-1 and qnt-2a) were found to significantly increase number of grains per spike and number of tillers, respectively. Thus, genetic improvement in grain yield would be easier through indirect selection for these QTLs than through direct selection for grain yield.

Keywords: Barley, Generation mean analysis, QTL mapping, Genetic map, Marker-assisted selection.

* نویسنده مسئول: منیره رحیمی
E-mail: breeding60@yahoo.com

مقدمه

برخی صفات مهم زراعی نظیر عملکرد از توارث پیچیده‌ای برخوردارند و در بسیاری موارد گزینش برای این صفات حتی پس از چندین سال کار مداوم بی‌نتیجه و یا کم‌نتیجه است (Bos and Caligari. 2007; Brown and Caligari. 2008; Hagedoorn. 2008). اگرچه روش‌های کلاسیک ژنتیکی نظیر تجزیه دی‌آلل، تجزیه میانگین نسل‌ها و سایر روش‌های از این دست از طریق بررسی روابط بین خویشاوندان و با تجزیه و تحلیل میانگین‌ها، واریانس‌ها و کوواریانس‌ها سعی دارند که با تعیین نوع ساختار تنوع فنوتیپی و تجزیه آن به اجزای ژنتیکی و غیرژنتیکی، گره‌ای از کلاف کور توارث صفات کمی بگشایند، این روش‌ها نمی‌توانند اطلاعات دقیقی در خصوص محل و نحوه توارث تک تک مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات فرآهم نمایند (Kearsey and Pooni. 1996). تاکنون تحقیقات بسیاری با هدف کسب اطلاعات در خصوص مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مهم زراعی به اجرا درآمده است (Marquez-Cedillo *et al.* 2001; Li *et al.* 2006; Xue *et al.* 2008; Xue *et al*. 2010; Saal *et al.* 2011; Eshghi *et al.* 2011). این اطلاعات می‌تواند از دو جنبه حائز اهمیت باشد. اول اینکه در صورت شناسایی این مکان‌ها و با استفاده از روش‌هایی همچون مهندسی ژنتیک می‌توان به تولید ژنوتیپ‌هایی مبادرت ورزید که این ژنوتیپ‌ها کلکسیونی از ژن‌های کاملاً انتخاب‌شده و مفید را دارا باشند. کاربرد عملی دیگر شناسایی مکان‌های ژنی، تعیین نشانگرهای همبسته با ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی است که بدین‌وسیله و از طریق انتخاب به کمک این نشانگرها می‌توان بازده گزینش را تا حد بسیار زیادی بهبود بخشیده و به عبارت بهتر صفات کمی را با روش‌هایی که برای صفات کیفی به‌کار می‌رود، اصلاح کرد. تحقیق حاضر با هدف تعیین نحوه توارث و همچنین مکان‌یابی نواحی ژنومی کنترل‌کننده عملکرد و اجزاء آن در گیاه جو، مورد اجرا قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

مواد آزمایشی شامل دو رقم جوی Hiberna و Pfyner بود. Pfyner یک رقم جوی زمستانه، شش‌ردیفه با سنبله فشرده و Hiberna یک رقم جوی بدون‌پوشینه، زمستانه و دوردیفه است. منشاء هر دو رقم از کشور سوئیس می‌باشد (شکل ۱). این ارقام از بانک‌ژن انستیتو ذخایر ژنتیکی باکو تهیه شده بود.

شکل ۱- والدین استفاده شده در ایجاد جمعیت متفرق مورد بررسی (Pfyner × Hiberna)

تجزیه میانگین نسل‌ها بر اساس ۵ نسل پایه (P_1، P_2، F_1، F_2 و F_3) اجرا گردید. نسل‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار مورد ارزیابی قرار گرفتند، به‌این‌ترتیب که در هر تکرار یک ردیف به هر یک از والدین و F_1ها، ۷ ردیف به F_2 ها و ۱۵ ردیف به خانواده‌های F_3 اختصاص یافت. برای تمام نسل‌ها، طول هر ردیف دو متر و فاصله هر ردیف ۳۰ سانتی‌متر انتخاب شد. صفات ارتفاع بوته (سانتی‌متر)، روز تا رسیدگی، تعداد پنجه، تعداد دانه در سنبله، طول خوشه (سانتی‌متر)، وزن هزار دانه (گرم) و عملکرد دانه در بوته (گرم) در ۱۰ بوته از هر ردیف

والدینی و نسل F_1، ۷۰ بوته از نسل F_2 و ۱۵۰ بوته از نسل F_3 مورد ارزیابی قرار گرفت. تجزیه میانگین نسل‌ها با روش آزمون مقیاس مشترک Mather and Jinks (1982) انجام شد و تمامی مدل‌ها به‌وسیله آزمون χ^2 مورد مقایسه قرار گرفت. همچنین از روش حداقل مربعات وزنی برای برآورد اجزاء واریانس ژنتیکی (افزایشی و غالبیت) استفاده شد (Mather and Jinks. 1982).

برای محاسبه وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات فرمول‌های زیر به‌کار گرفته شد.

$$h^2_{bs} = \left\{ \left[\frac{\frac{VF_2 - (VP_1 + VP_2 + 2VF_1)}{4}}{VF_2} \right] \right\}$$

(Mather and Jinks. 1982)

$$h^2_{bs} = \left\{ \left[\frac{VF_2 - (VP_1 \times VP_2)^{1/2}}{VF_2} \right] \right\}$$

(Mahmud and Kramer. 1951)

$$h^2_{bs} = \left\{ \left[\frac{\frac{VF_2 - (VP_1 + VP_2 + VF_1)}{3}}{VF_2} \right] \right\}$$

(Allard. 1960)

$$h^2_{bs} = \left\{ \left[\frac{VF_2 - (VP_1 \times VP_2 \times VF_1)^{1/3}}{VF_2} \right] \right\}$$

(Warner. 1952)

$$h^2_{bs} = \left\{ \left[\frac{\frac{VF_2 - (VP_1 + VP_2)}{2}}{VF_2} \right] \right\}$$

(Allard. 1960)

$$h^2_{ns} = \frac{0/5D}{(0/5D + E)}$$

از این فرمول زمانی استفاده شد که فقط واریانس افزایشی معنی‌دار بود.

$$h^2_{ns} = \frac{0/5D}{(0/5D + 0/25H + E)}$$

از این فرمول زمانی استفاده شد که هر دوی واریانس افزایشی و غالبیت معنی‌دار بودند.

D، H و E به‌ترتیب نشانگر جزء افزایشی، غالبیت و عوامل محیطی است.

برای تهیه نقشه پیوستگی، ابتدا چندشکلی والدین با استفاده از آغازگرهای ریزماهواره بررسی شد. پس از کشت بذور در دستگاه ژرمیناتور DNA از برگ‌های جوان به‌روش Dellaporta *et al.* (1983) استخراج شد. پس از تعیین خلوص DNAی استخراج‌شده، نمونه‌ها پس از آماده‌کردن محلول‌های لازم جهت انجام فرایند واکنش زنجیره‌ای پلیمراز توسط ۲۳۲ آغازگر ریزماهواره اختصاصی PCR شد. سپس محصولات تکثیریافته در واکنش PCR، توسط ژل پلی‌آکریل‌آمید الکتروفورز شده و ژل‌ها به‌وسیله نیترات‌نقره رنگ‌آمیزی شد. اندازه تقریبی باندهای تکثیرشده براساس باندهای نشانگر ۱۰۰ جفت‌بازی[1] تخمین زده شد. جفت آغازگرهای فاقد تکثیر و یا دارای تکثیر نامطمئن از ادامه آزمایش‌ها حذف گردید و تکرارپذیری مابقی آغازگرها حداقل دو بار امتحان شد. سپس نشانگرهای چندشکل برای غربال نتاج به‌کار گرفته شد. لازم به ذکر است که در این آزمایش تعیین ژنوتیپ[2] در ۱۵۰ بوته F_2 و تعیین فنوتیپ[3] در همین تعداد خانواده $F_{2:3}$ انجام گرفت. در مرحله بعد انحراف تفرق از نسبت‌های مندلی در هر مکان نشانگر به‌کمک آزمون χ^2 بررسی شد. برای تهیه نقشه ژنتیکی از نرم‌افزار Map Manager و برای مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده صفات زراعی از نرم‌افزار QTL Cartographer استفاده شد. تعیین

1. Ladder
2. Genotyping
3. Phenotyping

QTLهای کنترل‌کننده صفات مورد بررسی از طریق روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب انجام گرفت. تمامی مراحل مختلف این‌تحقیق در مزرعه و آزمایشگاه‌های دانشگاه پیام نور تهران به اجرا درآمده است.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین والدین و نسل‌های مختلف برای صفات مورد بررسی وجود دارد، لذا تجزیه ژنتیکی برای این صفات امکان پذیر است (جدول ۱).

در این تحقیق از میان نشانگرهای مورد استفاده، ۱۹۰ نشانگر در میان والدین چندشکل بود. ۱۳ نشانگر از نسبت‌های مندلی (۱:۲:۱) انحراف داشت و ۱۸ نشانگر نیز وارد نقشه نشد. در پایان ۱۵۹ نشانگر وارد نقشه شدند که این تعداد نشانگر در هفت گروه پیوستگی (معادل تعداد کروموزوم‌های جو) قرار گرفتند. نقشه حاصل، ۱۰۳۰/۵ سانتی‌مورگان از ژنوم جو را پوشش داد و فاصله بین هر دو نشانگر مجاور بر روی نقشه به‌طور متوسط ۶/۴۸ سانتی‌مورگان برآورد گردید (شکل ۲). مقایسه نقشه‌ژنتیکی تهیه‌شده در این مطالعه با نقشه‌های ارایه‌شده قبلی نشان داد که در تمامی گروه‌های پیوستگی، فاصله بین نشانگرها متفاوت با نتایج سایر نقشه‌های موجود بود (Ramsay *et al.* 2000; Li *et al.* 2006; Varshney *et al.* 2007). ازآنجا که نقشه‌ژنتیکی به‌دست‌آمده، حاصل از یک تلاقی با والدین متفاوت با سایر نقشه‌ها می‌باشد، تغییر در فاصله بین نشانگرها منطقی به‌نظر می‌رسد.

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات زراعی در جمعیت حاصل از تلاقی Pfyner × Hiberna

صفات	میانگین مربعات بلوک	میانگین مربعات نسل‌ها	میانگین مربعات خطا
روز تا رسیدگی	358.25**	295.31**	40.89
تعداد پنجه	2.05**	3.26**	0.21
وزن هزار دانه	52.09*	56.59**	6.95
ارتفاع بوته	309.25*	278.22*	55.46
طول خوشه	2.91*	3.39**	0.41
تعداد دانه در خوشه	16.59 n.s	41.67**	5.75
عملکرد دانه	3.64**	2.93**	0.3

روز تا رسیدگی

اگرچه وراثت‌پذیری عمومی بالای صفت روز تا رسیدگی نشان داد که اثرات ژنتیکی سهم بزرگی از تنوع مشاهده شده برای این صفت را تشکیل می‌دهند، توارث‌پذیری خصوصی نسبتاً محدود این صفت نمایانگر آن است که اثرات افزایشی بخش مهمی از واریانس این صفت را به خود اختصاص نداده است (جدول ۲). همچنین نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که این صفت در جمعیت مورد بررسی از توارث نسبتاً پیچیده‌ای برخوردار است (جدول ۳). چراکه در کنترل این صفت علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثرات متقابل غیرآللی از نوع افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت نیز از نظر آماری معنی‌دار بود. علامت مخالف اثر افزایشی [d] و اثر متقابل افزایشی × افزایشی [i] نشانگر وجود ماهیت متضاد[1] برای این صفت است. همچنین علامت مخالف اثر غالبیت [h] و اثر متقابل غالبیت ×

1. Oppositional nature

غالبیت [l] نشان می‌دهد که برای این صفت اپیستازی احتمالاً از نوع مضاعف[1] بوده که این نیز به نوبه خود فرآیند اصلاح این صفت را با مشکلات بیشتری مواجه می‌نماید. Rohman *et al.* (2006) و Kakani *et al.* (2007) در تحقیقات جداگانه‌ای با استفاده از تجزیه دی‌آلل نحوه کنترل ژنتیکی این صفت را در جمعیت‌های مختلف جو مورد مطالعه قرار دادند. اگرچه در هر دو آزمایش اثرات افزایشی و غالبیت در نحوه توارث این صفت مؤثر شناخته شد، اثرات متقابل آللی بااهمیت‌تر بود. در تحقیق دیگری Nakhjavan *et al.* (2010) با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها در یک جمعیت حاصل از تلاقی دو رقم جوی EC 84-12 × 1-BC-80455 توارث این صفت را مورد مطالعه قرار دادند. در هر دو شرایط تنش رطوبتی و آبیاری نرمال مدل ۵ پارامتری مشتمل بر [m, d, h, i, l] مناسب‌ترین برازش را داشت. با مقایسه نتایج تحقیق حاضر با نتایج سایر محققین می‌توان گفت که احتمالاً گزینش فنوتیپی در نسل‌های اولیه برای این صفت چندان موفقیت‌آمیز نخواهد بود و می‌بایست گزینش را تا چندین نسل به تعویق انداخت.

1. Duplicate type

جدول ۲- مقادیر پارامتر های ژنتیکی صفات زراعی در جمعیت حاصل از تلاقی Pfyner × Hiberna

صفات	[m]	[d]	[h]	[i]	[l]	h/d	χ^2
روز تا رسیدگی	195.83±0.39**	7.3±0.04**	-9.39±1.47**	-1.83±0.39**	6.66±1.1**	-1.29	0.000n.s
تعداد پنجه	5.75±0.264**	1.16±0.27**	0.16±0.489n.s	-	-	0.14	0.585n.s
وزن هزار دانه	39.52±0.514**	-2.82±0.53**	-8.58±0.94**	-	-	3.04	5.56n.s
ارتفاع بوته	97.53±3.51**	-5.96±0.9**	-17.3±3.96**	-13.05±3.6**	-	2.91	0.125n.s
طول خوشه	20.51±6.05**	-1.87±0.26**	-42.7±19.51*	-11.9±6.00*	34.11±13.63*	22.85	4.90n.s
تعداد دانه در خوشه	69.87±0.52**	3.29±0.04**	-41.7±1.91**	-10.36±0.5**	32.43±1.42**	-12.67	0.794n.s
عملکرد دانه	10.45±0.51**	1.8±0.52**	0.77±1.03n.s	-	-	0.43	3.97n.s

n.s، * و **: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

[M]: میانگین تمام نسل‌ها در یک تلاقی، [d]: مجموع اثرات افزایشی، [h]: مجموع اثرات غالبیت، [i]: مجموع اثرات متقابل افزایشی × افزایشی، [l]: مجموع اثرات متقابل غالبیت × غالبیت، h/d: درجه غالبیت.

جدول ۳- مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی صفات زراعی در جمعیت حاصل از تلاقی Pfyner × Hiberna

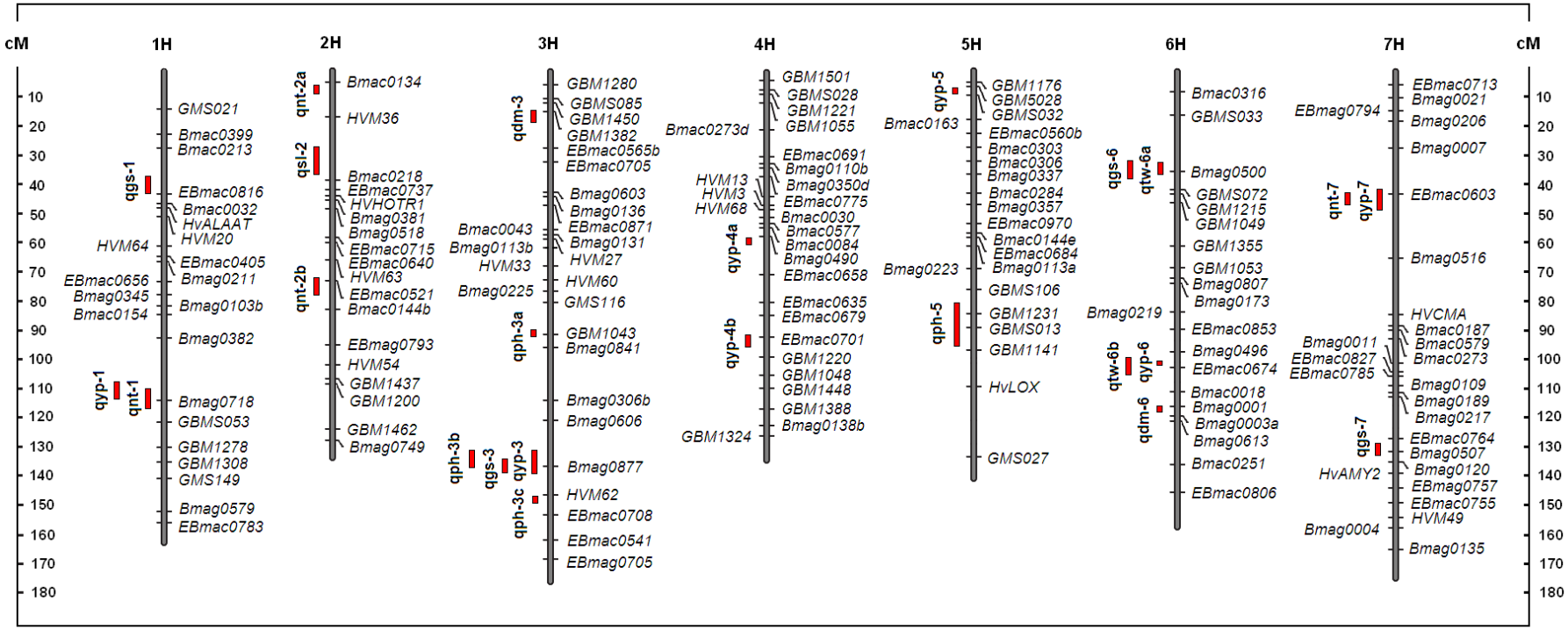
صفات	وراثت‌پذیری عمومی						وراثت‌پذیری خصوصی
	Mahmud and Kramer (1951)	Warner (1952)	Allard (1960)	Allard (1960)	Mather and Jinks (1982)	میانگین	Mather and Jinks (1982)
روز تا رسیدگی	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	0.800	0.52
تعداد پنجه	0.91	0.90	0.90	0.91	0.90	0.904	0.82
وزن هزار دانه	0.75	0.74	0.74	0.75	0.75	0.746	0.34
ارتفاع بوته	0.90	0.89	0.86	0.86	0.86	0.874	0.67
طول خوشه	0.82	0.85	0.84	0.82	0.85	0.836	0.31
تعداد دانه در خوشه	0.78	0.83	0.82	0.78	0.84	0.810	0.54
عملکرد دانه	0.65	0.61	0.60	0.64	0.65	0.630	0.39

در این تحقیق برای صفت تعداد روز تا رسیدگی در مجموع دو QTL شناسایی شد. اولین ناحیه ژنومی (qdm-3) بر روی کروموزوم 3H و نزدیک به نشانگر GBM1382 ردیابی شد. مقدار LOD بیشتر

از ۱۸ بیانگر قابل اطمینان‌بودن این مکان‌ژنی است. آلل زودرسی از والد Hiberna موجب شد که این QTL اثر افزایشی به اندازه ۱۱/۴ داشته باشد. اگرچه این مکان‌ژنی توانست بیش از ۲۶ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه نماید، متاسفانه در نحوه توارث این QTL اثرات غیرافزایشی نقش مهم‌تری داشتند. از آنجا که اثرات غیرافزایشی غیرقابل تثبیت می‌باشند، نمی‌توان چندان امیدوار بود که در جمعیت‌های در حال تفرق از این QTL به‌عنوان یک مکان‌ژنی بزرگ اثر برای اصلاح گیاهان زودرس استفاده کرد. دومین QTL بر روی کروموزوم 6H با LOD معادل ۳/۱۴ در فاصله ۱۱۶ تا ۱۱۸ سانتی مورگان از ابتدای گروه پیوستگی و نزدیک به نشانگر Bmag0001 قرار داشت. این QTL توانست بیش از ۸ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه نماید و آلل دیررسی از والد Pfyner باعث شد که این مکان‌ژنی اثر افزایشی به مقدار ۳/۵۶ داشته باشد. مقدار درجه غالبیت نیز نشانگر آن بود که در توارث این QTL اثرات افزایشی بااهمیت‌تر بودند (جدول۴).

جدول ۴- مقادیر پارامترهای ژنتیکی QTLهای شناسایی شده صفات زراعی در جمعیت حاصل از تلاقی Pfyner × Hiberna به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب

نام QTL	والد بخشنده	کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	موقعیت (cM)	LOD	اثرات افزایشی	اثرات غالبیت	درجه غالبیت	R^2	منابع گزارش شده
روز تا رسیدگی										
qdm-3	Hiberna	3H	GBM1382	14-18	18.2	-11.4	-15.9	1.39	26.7	-
qdm-6	Pfyner	6H	Bmag0001	116-118	3.14	3.56	1.93	0.54	8.4	-
تعداد پنجه										
qnt-1	Hiberna	1H	Bmag0718	109-117	5.2	-0.60	0.83	1.38	14.8	Li *et al.* (2006)
qnt-2a	Pfyner	2H	Bmac0134	6-9	4.7	1.84	1.01	0.55	33.2	Eshghi *et al.* (2011)
qnt-2b	Pfyner	2H	EBmac0521	73-78	7.1	0.38	0.28	0.74	7.2	-
qnt-7	Pfyner	7H	EBmac0603	44-48	3.3	0.57	0.25	0.44	11.5	-
وزن هزار دانه										
qtw-6a	Hiberna	6H	Bmag0500	33-37	5.5	-2.31	4.18	1.81	7.4	Li *et al.* (2005)
qtw-6b	Pfyner	6H	EBmac0674	99-104	3.02	3.15	5.26	1.67	11.6	Xue *et al.* (2010)
ارتفاع بوته										
qph-3a	Pfyner	3H	GBM1043	90-91	6.1	8.2	3.44	0.42	21.7	Korff *et al.* (2010)
qph-3b	Pfyner	3H	Bmag0877	131-136	11.5	2.4	2.51	1.04	6.1	-
qph-3c	Hiberna	3H	HVM62	147-149	5.3	-4.52	-3.1	0.68	9.6	Hori *et al.* (2003)
qph-5	Hiberna	5H	GBM1231 GBMS013	80-95	3.9	-1.51	-0.78	0.52	5.3	-
طول خوشه										
qsl-2	Pfyner	2H	Bmac0218	27-36	8.1	1.8K	3.47	1.93	48.5	-
تعداد دانه در خوشه										
qgs-1	Pfyner	1H	EBmac0816	38-43	12.6	7.21	4.81	0.67	28.0	-
qgs-3	Pfyner	3H	Bmag0877	135-139	4.1	4.35	4.62	1.06	14.3	Li *et al.* (2006)
qgs-6	Hiberna	6H	Bmag0500	31-37	3.5	-4.25	6.30	1.48	13.9	-
qgs-7	Pfyner	7H	Bmag0507	129-133	3.2	1.69	1.81	1.07	6.2	Eshghi *et al.* (2011)
عملکرد دانه در بوته										
qyp-1	Hiberna	1H	Bmag0718	108-114	4.1	-0.10	0.23	2.30	4.2	-
qyp-3	Pfyner	3H	Bmag0877	131-139	7.7	0.38	0.20	0.53	6.2	Li *et al.* (2006)
qyp-4a	Pfyner	4H	Bmac0084	59-60	5.3	0.22	0.16	0.73	3.9	-
qyp-4b	Hiberna	4H	EBmac0701	91-96	4.5	-0.27	0.2	0.74	3.1	-
qyp-5	Pfyner	5H	GBM5028 GBMS032	8-9	3.3	0.17	0.11	0.65	5.6	-
qyp-6	Pfyner	6H	EBmac0674	100-101	3.8	0.32	0.11	0.34	5.3	-
qyp-7	Pfyner	7H	EBmac0603	42-49	6.2	0.43	0.25	0.58	5.7	Xue *et al.* (2010)



شکل ۲- نقشه ژنتیکی استفاده‌شده جهت مکان‌یابی QTLهای مرتبط با صفات زراعی در جمعیت حاصل از تلاقی Pfyner × Hiberna

تعداد پنجه

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که صفت تعداد پنجه در این جمعیت از توارث کاملاً ساده‌ای برخوردار است. در میان صفات مورد بررسی این صفت بالاترین مقادیر وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی را به خود اختصاص داد و در کنترل ژنتیکی آن تنها اثرات افزایشی با اهمیت بود و هیچ‌گونه اثر متقابل آللی و یا غیرآللی برای آن دیده نشد. در نتیجه می‌توان امیدوار بود که برای این صفت گزینش فنوتیپی در نسل‌های اولیه در برنامه‌های اصلاحی مؤثر واقع شود. محققین دیگر نیز در مطالعات خود بر روی جمعیت‌های مختلف جو نقش اثرات افزایشی را در تنوع مشاهده شده برای این صفت با اهمیت ارزیابی کرده‌اند (Mariey. 2004; Verma *et al.* 2007; Eshghi and Akhundova. 2009; Eshghi *et al.* 2010).

در جمعیت مورد بررسی برای این صفت چهار QTL شناسایی شد. این نواحی ژنومی توانستند مجموعاً ۶۶/۷ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه نمایند. اولین QTL (qnt-1) بر روی کروموزوم 1H و در فاصله ۱۰۹ تا ۱۱۷ سانتی‌مورگان از ابتدای گروه پیوستگی و نزدیک به نشانگر Bmag0718 ردیابی شد. این QTL، ۱۴/۸ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه نمود. مقدار LOD بیشتر از ۵ بیانگر قابل اطمینان‌بودن این مکان‌ژنی است. آلل کاهش‌دهنده تعداد پنجه از والد Hiberna موجب شد که این QTL اثر افزایشی به اندازه ۰/۶ داشته باشد. نوع عملکرد این ناحیه ژنومی که توسط Li *et al.* (2006) نیز گزارش شده است، به‌صورت فوق‌غالبیت بود. QTL دیگر (qnt-2a) بین نشانگرهای Bmac134 و HVM36 (در فاصله ۱/۰۷ سانتی‌مورگان از Bmac134) و بر روی کروموزوم 2H قرار داشت. این QTL بزرگ اثر توانست به تنهایی ۳۳/۲ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کند. نحوه کنترل ژنتیکی آن به‌صورت غالبیت ناقص، والد دهنده آن، Pfyner و مقدار اثر افزایشی آن ۱/۸۴ و در جهت افزایش تعداد پنجه بود. در تحقیق مشابهی Eshghi *et al.* (2011) در جمعیت حاصل از تلاقی دو رقم جوی بدون‌پوشینه SB91925 و ICB-102607 نیز این ناحیه ژنومی در بروز صفت تعداد پنجه با اهمیت ارزیابی کردند. مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب توانست برای این صفت دو مکان ژنی دیگر را هم بر روی کروموزم‌های 2H و 7H شناسایی نماید. مکان‌های ژنی qnt-2b و qnt-7 به ترتیب ۷/۲ و ۱۱/۵درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه کردند و نزدیک‌ترین نشانگرها به این مکان‌های ژنی EBmac0521 و EBmac0603 بودند. در هر دو مکان ژنی آلل افزایش‌دهنده تعداد پنجه از والد Pfyner منتقل شده و نحوه توارث هر دو QTL نیز بیشتر تحت تأثیر اثرات افزایشی بود. در این مطالعه بخشی از نواحی ژنومی پیوسته با نشانگرهای Bmag0718 و EBmac0603 علاوه بر تأثیر روی صفت تعداد پنجه قسمتی از تنوع مشاهده‌شده برای صفت عملکرد دانه را نیز توجیه کردند. این مسئله یا به آن دلیل است که ژن و یا ژن‌های کنترل‌کننده این صفات در این ناحیه با هم پیوسته‌اند و یا اینکه این ناحیه ژنومی در جمعیت در حال تفرق مورد بررسی یک اثر پلیوتروپی بر بروز هر دو صفت داشته است.

وزن هزار دانه

مطالعه نحوه توارث صفت وزن هزار دانه نشان داد که برای توجیه کنترل ژنتیکی این صفت مدل افزایشی- غالبیت کفایت کرده و اثرات اپیستازی نقش به‌سزائی در تنوع مشاهده‌شده برای این صفت نداشت. این در حالی است که Kularia and Sharma (2005)، Prakash *et al.* (2005)، Eshghi and Akhundova (2009)، Nakhjavan *et al.* (2010) و Eshghi *et al.*

(2010) انواع اثرات اپی‌ستازی را در کنترل این صفت دخیل دانستند. اگرچه در تحقیق حاضر وراثت‌پذیری این صفت در حد متوسطی برآورد شد (۰/۷۴۶)، مطالعه اثرات ژنتیکی و توارث‌پذیری خصوصی نشان داد که اثرات متقابل آللی غیرقابل تثبیت در کنترل این صفت با اهمیت‌تر از اثرات افزایشی است (جدول ۳). نتایج مشابهی در تحقیقاتی که توسط Wu and Taked (1995)، Rohman *et al.* (2006) و Sharma and Sharma (2008) به انجام رسیده، گزارش شده است.

در این تحقیق دو QTL (qtw-6a و qtw-6b) برای کنترل وزن هزار دانه شناسایی شد. هر دو ناحیه ژنومی بر روی کروموزوم 6H قرار داشت. مکان ژنی qtw-6a در فاصله ۳۳ تا ۳۷ سانتی‌مورگانی از ابتدای گروه پیوستگی و نزدیک به نشانگر Bmag0500 شناسایی شد. این QTL که ۷/۴ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه کرد، اثر افزایشی به اندازه ۲/۳۱ گرم و در جهت افزایش وزن هزار دانه داشت. نحوه عمل این ژن به‌صورت فوق‌غالبیت و والد بخشنده آن Hiberna بود. با مطالعه جمعیت حاصل از تلاقی جوی زراعی بهاره Brenda و جوی وحشی *H.spontaneum* لاین HS213 خصوصیت مشابهی برای این ناحیه ژنومی گزارش شده است (Li *et al.* 2005). در این تحقیق این ناحیه کروموزومی علاوه بر تأثیر بر وزن هزار دانه در توجیه تنوع مشاهده شده برای صفت تعداد دانه در خوشه نیز نقش داشت. دومین QTL (qtw-6b) که توانست بیش از ۱۱ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه نماید، نزدیک به نشانگر EBmac0674 و در فاصله ۹۹ تا ۱۰۴ سانتی‌مورگان از ابتدای گروه پیوستگی قرار داشت. نوع عمل ژنی این QTL که LOD آن ۳/۰۲ محاسبه شد از نوع فوق‌غالبیت بود. والد بخشنده این QTL، Pfyner و اثر افزایشی آن به مقدار ۳/۱۵ گرم و در جهت کاهش این صفت بود. این ناحیه ژنومی علاوه بر کنترل وزن هزار دانه، بخشی از تنوع عملکرد بوته را نیز توجیه کرد. Xue *et al.* (2010) نیز با بررسی جمعیت حاصل از تلاقی دو رقم جوی Yerong و Franklin از ارتباط یک ناحیه ژنومی نزدیک به نشانگر EBmac0674 با تنوع مشاهده شده برای صفت وزن هزار دانه خبر دادند.

ارتفاع بوته

نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که در جمعیت مورد بررسی مدل چهار پارامتری مشتمل بر [m, d, h, i] مناسب ترین مدل برای توجیه کنترل ژنتیکی صفت ارتفاع بوته می‌باشد. در نتیجه در توارث این صفت علاوه بر اثرات افزایشی و غالبیت، اثر اپیستازی از نوع افزایشی × افزایشی نیز از نظر آماری با اهمیت است که خوشبختانه این نوع اثر متقابل غیر آللی از طریق گزینش قابل تثبیت است. علامت اثرات افزایشی و غالبیت برای این صفت منفی بود. علامت مثبت یا منفی در اثر افزایشی ژن‌ها [d] بستگی به این دارد که کدام والد به عنوان P_1 و کدام والد به عنوان P_2 در نظر گرفته شود و در اثر غالبیت ژن‌ها [h] علامت آن تابعی از میانگین نسل F_1 در رابطه با میانگین والدین است و نشان می‌دهد که کدام والد در اثر غالبیت ژن‌ها نقش دارد به‌طوری‌که علامت منفی برای پارامتر h نشان‌دهنده غالبیت نسبی در جهت کاهش صفت مربوطه است. وراثت‌پذیری خصوصی نسبتاً بالای این صفت (۰/۶۷) نشانگر آن است که بخش قابل توجهی از تنوع مشاهده شده برای این صفت مربوط به اثرات افزایشی ژن‌ها است (Mather and Jinks. 1982). اگرچه نتایج تحقیقات Verma *et al.* (2007) و Eshghi and Akhundova (2009) نشان داد که در تنوع مشاهده شده برای این صفت نقش اثرات افزایشی بااهمیت‌تر بوده، گزارشات دیگر نشان می‌دهد که در توارث این صفت اثرات فوق غالبیت

ژنی دخالت داشته است (Baghizadeh *et al.* 2003; Kularia and Sharma. 2005; Rohman *et al.* 2006; Kakani *et al.* 2007).

برای این صفت در مجموع چهار ناحیه ژنومی شناسایی شد. سه مکان ژنی qph-3b، qph-3c و qph-5 به‌ترتیب توانستند ۶/۱، ۹/۶ و ۵/۳ درصد از تنوع مشاهده‌شده برای این صفت را توجیه کنند. نزدیک‌ترین نشانگرها به مکان‌های ژنی qph-3b و qph-3c به‌ترتیب نشانگرهای Bmag0877 و HVM62 و برای qph-5 نشانگرهای GBM1231 و GBMS013 بودند. مطالعه نحوه توارث این QTLها نشان داد که به جز مکان‌ژنی qph-3b، در کنترل بقیه مکان‌های ژنی اثرات افزایشی نقش اصلی را ایفا می‌کند. نواحی ژنومی qph-3c و qph-5 آلل‌های پاکوتاهی را از والد Hiberna و مکان ژنی qph-3b آلل‌های افزایش‌دهنده ارتفاع بوته را از والد Pfyner دریافت کرده‌اند. در تحقیقات Hori *et al.* (2003) بر روی جمعیتی متشکل از ۱۲۵ لاین F_9 حاصل از تلاقی ارقام جوی Russia6 و H.E.S.4 نیز یک ناحیه ژنومی نزدیک به نشانگر HVM62 گزارش شد که توانست بیش از ۱۹ درصد از واریانس ارتفاع بوته را توجیه نماید. در این مطالعه یک ناحیه ژنومی در نزدیکی نشانگر Bmag0877 علاوه بر کنترل صفت ارتفاع بوته، توانست بخشی از تنوع مشاهده شده برای صفات تعداد دانه در خوشه و عملکرد دانه را هم توجیه نماید. چهارمین (qph-3a) QTL توانست به تنهایی ۲۱/۷ درصد از تغییرات این صفت در جمعیت $F_{2:3}$ مورد مطالعه را توجیه نماید. نحوه کنترل ژنتیکی این QTL به‌صورت غالبیت ناقص بود و اثر افزایشی آن به مقدار ۸/۲ سانتی‌متر و در جهت افزایش ارتفاع بود. این مکان‌ژنی با LOD معادل ۶/۱ بر روی کروموزوم 3H، در فاصله ۹۰ تا ۹۱ سانتی‌مورگان از ابتدای گروه پیوستگی و نزدیک به نشانگر GBM1043 قرار داشته و والد بخشنده آن Pfyner بود. نتایج مشابهی مبنی بر ارتباط این نشانگر با صفت ارتفاع بوته در جمعیت حاصل از تلاقی S42 (*H. vulgare*) × Scarlett (*H. spontaneum*)، گزارش شده است (vonKorff *et al.* 2010).

طول خوشه

مقدار درجه غالبیت (۲۲/۸۵-) نشان داد که در تنوع صفت طول خوشه نقش اثرات غیرافزایشی از اثرات افزایشی بااهمیت‌تر بود. اما می‌بایست در نظر داشت که نسبت h/d برای تعیین نوع عمل ژن بخصوص زمانی که بیش از یک ژن در کنترل صفت نقش دارد همیشه از اعتبار کامل برخوردار نیست. چراکه ممکن است نسبت h/d به دلیل تفاوت علامت غالبیت ژن‌های کنترل کننده صفت یا به عبارت دیگر غالبیت دو جهته (و در نتیجه کوچک شدن بخش h)، بسیار کوچک و یا همانند تحقیق حاضر به علت نحوه توزیع ژن‌های افزاینده و کاهنده صفت بین والدین و حذف اثرات یکدیگر (و در نتیجه کوچک‌شدن بخش d)، بسیار بزرگ باشد (Mather and Jinks. 1982). با این حال مقدار توارث‌پذیری خصوصی پایین این صفت می‌تواند دلیل محکم‌تری بر ادعای فوق باشد (جدول ۳). نتایج تجزیه ژنتیکی این صفت علاوه بر آن‌که نشان داد که در توارث این صفت اثرات اپی‌ستازی از نوع افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت نیز بااهمیت اند، بیانگر آن بود که اپی‌ستازی برای این صفت از نوع مضاعف است. این نوع از اپی‌ستازی عموماً مانع از اصلاح از طریق گزینش شده و اساساً از نظر اصلاح‌کنندگان نبات مطلوب نیست. اگرچه Sharma and Sharma (2008) با مطالعه نحوه کنترل ژنتیکی طول خوشه از طریق تجزیه دی آلل اثرات فوق غالبیت ژنی را برای این صفت گزارش کردند، Alvarez *et al.* (2010) در یک جمعیت جوی وحشی (*Hordeum chilense*)، اثرات افزایشی را مهم‌تر ارزیابی کردند.

در مطالعه دیگری هر دوی اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفت مهم شناخته شد (Kakani *et al.* 2007). Nakhjavan *et al.* (2010) اپی‌ستازی از نوع افزایشی × افزایشی را برای این صفت گزارش کردند. در این تحقیق برای این صفت یک QTL (qsl-2) بزرگ‌اثر با LOD معادل ۸/۱ مشاهده شد که توانست به تنهایی ۴۸/۵ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه نماید (جدول۴). این مکان ژنی بین نشانگرهای HVM36 و Bmac218 و در فاصله ۲۷ سانتی‌مورگان از ابتدای گروه پیوستگی و ۱/۹ سانتی مورگان از نشانگر Bmac218 بر روی کروموزوم 2H قرار داشت. نوع عمل ژنی این QTL از نوع فوق غالبیت و والد بخشنده آن Pfyner بود که اثر افزایشی به مقدار ۱/۸ سانتی‌متر در جهت کاهش طول خوشه نشان داد.

تعداد دانه در خوشه

تجزیه و تحلیل میانگین نسل‌ها نشان داد که مدل پنج پارامتری مشتمل بر [m, d, h, i, l] مناسب‌ترین مدل برای توجیه کنترل ژنتیکی صفت تعداد دانه در خوشه بود. مقادیر درجه غالبیت و توارث‌پذیری خصوصی نشان می‌دهد که برای این صفت سهم اثرات غیرافزایشی با اهمیت‌تر از اثرات افزایشی بوده و علامت مخالف اثر افزایشی [d] با اثر متقابل افزایشی × افزایشی [i] و اثر غالبیت [h] با اثر متقابل غالبیت × غالبیت [l] برپیچیدگی نحوه توارث این صفت افزوده است. در چنین مواردی گزینش فنوتیپی می‌بایست پس از چندین نسل انجام شود تا اینکه سطح بالائی از ثبات ژنی اتفاق افتاده باشد. اگرچه Baghizadeh *et al.* (2003) و Eshghi and Akhundova (2009) برای صفات تعداد دانه در خوشه توارث غیرافزایشی (غیر قابل تثبیت) را مشاهده کردند، Verma *et al.* (2007) اثرات ژنی افزایشی (قابل تثبیت) را برای این صفت گزارش کردند.

چهار ناحیه ژنومی بر روی کروموزوم های 1H، 3H، 6H و 7H توانستند بیش از ۶۲ درصد از تغییرات ژنتیکی این صفت را در جمعیت $F_{2:3}$ مورد بررسی توجیه نماید. مهم‌ترین QTL بر روی کروموزوم 1H قرار داشت که به تنهایی ۲۸ درصد از تنوع این صفت را توجیه نمود. والد بخشنده این ناحیه ژنومی که در فاصله ۳۸ تا ۴۳ سانتی‌مورگان از ابتدای گروه پیوستگی و نزدیک به نشانگر EBmac0816 قرار داشت، Pfyner تشخیص داده شد. نحوه عمل ژن این QTL به صورت غالبیت ناقص بود و اثر افزایشی آن به اندازه ۷/۲۱ و در جهت افزایش این صفت بود. سه QTL دیگر (qgs-3، qgs-6 و qgs-7) توانستند به‌ترتیب ۱۴/۳، ۱۳/۹ و ۶/۲ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه کنند. نزدیک‌ترین نشانگر به QTLهای مذکور به‌ترتیب نشانگرهای Bmag0877، Bmag0500 و Bmag0507 بود. والد بخشنده مکان‌های qgs-3 و qgs-7، Pfyner بود که به‌ترتیب باعث افزایش تعداد دانه در خوشه به مقدار ۴/۳۵ و ۱/۶۹ شد. در تحقیقات Li *et al.* (2006) و Eshghi *et al.* (2011) نیز نتایج مشابهی به‌ترتیب برای نواحی ژنومی qgs-3 و qgs-7 گزارش شده است. آلل‌های والد Hiberna در مکان‌ژنی qgs-6 به مقدار ۴/۲۵ سبب کاهش این صفت شدند. مقادیر درجه غالبیت نشان داد که کنترل ژنتیکی این QTLها به جز qgs-6 به‌صورت غالبیت کامل بود (جدول ۴).

عملکرد دانه در بوته

مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب توانست هفت ناحیه ژنومی را برای کنترل صفت عملکرد دانه در بوته بر روی کروموزوم‌های 1H، 3H، 4H، 5H، 6H و 7H شناسایی کند. این مکان‌های ژنی (qyp-1، qyp-3، qyp-4a، qyp-4b، qyp-5، qyp-6 و qyp-7) به ترتیب ۴/۲، ۶/۲، ۳/۹، ۳/۱، ۵/۶، ۵/۳ و ۵/۷ درصد

از تغییرات این صفت را توجیه کردند و نزدیک‌ترین نشانگر به این QTLها به‌ترتیب نشانگرهای Bmag0718، Bmag0877، Bmac0084، EBmac0701، GBM5028، GBMS032، EBmac0674 و EBmac0603 بودند. نتایج مطالعات Li *et al.* (2006) و Xue *et al.* (2010) نیز نشان‌دهنده ارتباط نشانگرهای Bmag0877 و EBmac0603 با تنوع مشاهده‌شده برای صفت عملکرد دانه بود. مقادیر درجه غالبیت نشان داد که در جمعیت $F_{۲:۳}$ مورد بررسی نحوه توارث همه مکان‌های ژنی تشخیص داده شده برای صفت عملکرد دانه در بوته به جز qyp-1 و qyp-4b تحت تأثیر اثرات افزایشی بود (جدول ۴)، با این حال هر یک از این نواحی ژنومی سهم بسیار اندکی در اداره این صفت داشتند. نتایج تجزیه میانگین نسل‌ها نیز نشانگر آن بود که صفت عملکرد دانه در بوته در جمعیت مورد بررسی تحت تأثیر اثرات افزایشی ژن‌ها است (جدول ۳)، اما وراثت‌پذیری عمومی این صفت نسبتاً پایین بود و این نشان می‌دهد که بخش قابل توجهی از تنوع این صفت (حدود ۴۰ درصد) تحت تأثیر عوامل محیطی قرار دارد. توارث‌پذیری خصوصی این صفت نیز کم بود (۰/۳۹). به عبارت دیگر ظاهراً صفت عملکرد در این جمعیت توسط تعداد زیادی ژن کوچک‌اثر کنترل می‌شود که این امر استراتژی گزینش‌های فنوتیپی مستقیم و یا گزینش به کمک نشانگر را برای اصلاح این صفت با مشکل مواجه خواهد کرد. گزارشات متعددی حاکی از پیچیده بودن نحوه توارث صفت عملکرد در گیاه جو انتشار یافته است (Rohman *et al.* 2006; Sharma and Sharma. 2008; Nakhjavan *et al.* 2010; Eshghi *et al.* 2011). همان‌گونه که مشاهده شد در این تحقیق صفت تعداد پنجه که یکی از مهم‌ترین اجزاء عملکرد محسوب می‌شود، ضمن آن‌که توارث ساده‌ای داشت از وراثت‌پذیری بالایی نیز برخوردار بود، در نتیجه در جمعیت در حال تفرق مورد بررسی گزینش فنوتیپی برای صفت تعداد پنجه مهم‌ترین استراتژی اصلاحی را تشکیل می‌دهد. علاوه بر این دو QTL (qnt-2a و qgs-1) توانستند بخش قابل توجهی از تغییرات فنوتیپی صفات تعداد پنجه و تعداد دانه در خوشه را توجیه نمایند و در توارث آن‌ها نیز اثرات افزایشی نقش به‌سزایی داشت که می‌توان از این مکان‌های ژنی به‌عنوان شاخص‌های گزینشی مناسب به شکل مؤثری برای اصلاح غیرمستقیم عملکرد استفاده کرد.

REFERENCES

Allard RW (1960) Principles of plant breeding. John Wily and Sons, Inc. New York, USA.

Alvarez JB, Gómez JM, Martin A, Martin LM (2010) Gene effects for spike length, spikelets per spike and spike density in *Hordeum chilense.* Cereal Res. Commun. 38: 266-271.

Baghizadeh A, Taleai A, Naghavi R, Khanaghah HZ (2003) Evaluation of some quantitative characters in barley using mean generation analysis. Iranian J. Agric. Sci. 35: 851–857.

Bhatty RS (1999) The potential of hull-less barley. Cereal Chem. 76: 589-599.

Bos I, Caligari P (2007) Selection Methods in Plant Breeding. Springer.

Brown J, Caligari P (2008) An Introduction to Plant Breeding. Wiley-Blackwell.

Buck-Sorlin GH (2002) The search for QTL in barley (*Hordeum vulgare* L.) using a new mapping population. Cell. Mol. Biol. Lett. 7: 523-535.

Cakir M, Poulsen D, Galwey NW, Ablett GA, Chalmers KJ, Platz GJ, Park RF, Lance RCM, Panozzo JF, Read BJ, Moody DB, Barr AR, Johnston P, Li CD, Boyd WJR, Grime CR, Appels R, Jones MGK, langridge P (2003)

Mapping and QTL analysis of the barley population Tallon × Kaputar. Australian J. Agric. Res. 54: 1155-1162.

Dellaporta SL, Wood J, Hicks JB (1983) A plant DNA mini-preparation: version II. Plant Mol. Biol. Rep. 1: 19-21.

Eshghi R, Akhundova E (2009) Genetic analysis of grain yield and some agronomic traits in hulless barley. African J. Agric. Res. 4: 1464-1474.

Eshghi R, Ojaghi J, Baraty M, Rahimi M, Salayeva S (2011) QTL mapping for yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.). The 7th National Biotechnology Congress of I.R. Iran. Tehran, Iran (in farsi).

Eshghi R, Ojaghi J, Salayeva S (2011) Genetic Gain through Selection Indices in Hulless Barley. Int. J. Agric. Biol. 13: 191-197.

Eshghi R, Ojaghi J, Rahimi M, Salayeva S (2010) Genetic Characteristics of Grain Yield and its Components in Barley (*Hordeum vulgare* L.) Under Normal and Drought Conditions. American-Eurasian J. Agric. Environ. Sci. 9: 519-528.

Hagedoorn AL (2008) Plant Breeding. Fournier Press.

Hori K, Kobayashi T, Shimizu A, Sato K, Takeda K, Kawasaki S (2003) Efficient construction of high-density linkage map and its application to QTL analysis in barley. Theor. Appl. Genet. 107: 806-813.

Kakani RK, Sharma Y, Sharma SN (2007) Combining ability of barley genotypes in diallel crosses. SABARO J. Breed. Genet. 39: 117-126.

Kearsey MJ, Pooni HS (1996) The genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall, Inc., London.

Kularia RK, Sharma AK (2005) Generation mean analysis for yield and its componenet traits in barley (*Hordeum vulgare* L.). Indian J. Genet. Plant Breed. 65: 129-138.

Li JZ, Huang XQ, Heinrichs F, Ganal MW, Röder MS (2005) Analysis of QTLs for yield, yield components, and malting quality in a BC3-DH population of spring barley. Theor. Appl. Genet. 110: 356-363.

Li JZ, Huang XQ, Heinrichs F, Ganal MW, Roder MS (2006) Analysis of QTLs for yield components, agronomic traits, and disease resistance in an advanced backcross population of spring barley. Genome. 49: 454-466.

Mahmud I, Kramer HH (1951) Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross. Agro. J. 43: 605-609.

Mariey SAE (2004) Gentical and molecular studies on barley salt tolerance. Dissertation, Tanta University.

Marquez-Cedillo LA, Hayes PM, Kleinhofs A, Legge WG, Rossnagel BG, Sato K, Ullrich SE, Wesenberg DM (2001) QTL analysis of agronomic traits in barley based on the doubled haploid progeny of two elite North American varieties representing different germplasm groups. Theor. Appl. Genet. 103: 625-637.

Mather K, Jinks JL (1982) Biometrical genetics. Chapman and Hall, Inc., London.

Mohammadi M, Taleei A, Zeinali H, Naghavi MR, Ceccarelli S, Grando S, Baum M (2005) QTL analysis for phonologic traits in doubled haploid population of barley. Int. J. Agric. Biol. 7: 820-823.

Naghavi MR, Ghareyazie B, Hosseini Salekdeh G (2008) Molecular Markers. University of Tehran Press, Tehran (in farsi).

Nakhjavan S, Behamta M, Darvish F, Sorkhi B, Zahravi M (2010) Study on

gene action for some quantitative traits in barley under normal irrigation and terminal drought conditions on cross between EC 84-12 × 1-BC-80455. The 11th Iranian congress of crop sciences, (in farsi).

Prakash VR, Singh V, Saini DD (2005) Gene action of yield and its components in barley (*Hordeum vulgare* L.). Crop Improv. 32: 40-43.

Ramsay L, Macaulay M, degli Ivanissevich S, MacLean K, Cardle L, Fuller J, Edwards KJ, Tuvesson S, Morgante M, Massari A, Maestri E, Marmiroli N, Sjakste T, Ganal M, Powell W, Waugh R (2000) A Simple Sequence Repeat-Based Linkage Map of Barley. Genetics. 156: 1997-2005.

Rohman MM, Sultana R, Podder R, Tanjimul ATM, Islam MK, Islam MS (2006) Nature of gene action in barley (*Hordeum vulgar* L.). Asian J. Plant Sci. 5: 170-173.

Saal B, Korff M, Léon J, Pillen K (2011) Advanced-backcross QTL analysis in spring barley: IV. Localization of QTL 3 nitrogen interaction effects for yield-related traits. Euphytica. 177: 223-239.

Sharma Y, sharma SN (2008) Effect of sowing dates on genetic components in six-rowed barley. Acta Agro. Hungarica. 56: 349-356.

Varshney RK, Marcel TC, Ramsay L, Russell J, Röder MS, Stein N, Waugh R, Langridge P, Niks RE, Graner A (2007) A high density barley microsatellite consensus map with 775 SSR loci. Theor. Appl. Genet. 114: 1091-1103.

Verma AK, Vishwakarma SR, Singh PK (2007) Genetic architecture for yield and quality component traits over two environments in barley (*Hordeum vulgar* L.). Barley Genet. Newsl. 37: 24-28.

von Korff M, Lèon J, Pillen K (2010) Detection of epistatic interactions between exotic alleles introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*). Theor. Appl. Genet. 121: 1455-64.

Warner JN (1952) A method for estimating heritability. Agro. J. 44: 427-430.

Wu J, Taked K (1995) Diallel analysis of 1000- grain weight in two rowed barley varieties. Bull. Res. Inst. Biores. Okayama Univ. 3: 63-70.

Xue D, Chen M, Zhou M, Chen S, Mao Y, Zhang G (2008) QTL analysis of flag leaf in barley (*Hordeum vulgare* L.) for morphological traits and chlorophyll content. J. Zhejiang Univ. Sci. 9: 938-943.

Xue D, Zhou M, Zhang X, Chen S, Wei K, Zeng F, Mao Y, Wu F, Zhang G (2010) Identification of QTLs for yield and yield components of barley under different growth conditions. J. Zhejiang Univ. Sci. 11: 169-176.