

بررسی اثر ژن ها و تهیه نقشه پیوستگی در جمعیت برنج ایرانی حاصل از تلاقی ارقام غریب × خزر

حسین صبوری^{۱*}، قاسم محمدی نژاد^۱ و علی اکبر عبادی^۳

*- نویسنده مسؤل: استادیار گروه توليدات گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد (saboriho@yahoo.com)

۲- استادیار گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان

۳- پژوهشگر موسسه تحقیقات برنج کشور

تاریخ پذیرش: ۹۰/۱۱/۱۹

تاریخ دریافت: ۸۹/۸/۱۵

چکیده

ساختار ژنتیکی صفات زراعی مهم ترین نقش را در تعیین مندولوژی اصلاحی آنها دارد. تجزیه میانگین نسل ها و مکان یابی صفات کمی از مهم ترین روش های تعیین نوع و عمل ژن ها است. به منظور تعیین ساختار ژنتیکی صفات زراعی تلاقی ارقام غریب × خزر از طریق تجزیه میانگین نسل ها، شش نسل پایه تلاقی ارقام غریب × خزر در سه تکرار و در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در سال زراعی ۱۳۷۸ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کاووس کشت شدند. همزمان به منظور مکان یابی صفات زراعی ۲۰ بوته از ۱۹۲ خانواده F₃ به همراه والدین تلاقی کشت شدند. اثر ژن های مسؤل ارتفاع بوته، طول خوشه و زیست توده حاکی از عمل فوق غالبیت و برای تعداد دانه، تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، خروج خوشه از غلاف و طول برگ پرچم حاکی از غالبیت ناقص دارد. اثر افزایشی ژن ها برای تعداد دانه پر، تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف معنی دار گردید؛ بنابراین شرایط برای گزینش لاین های با صفات مطلوب در نسل های در حال تفکیک فراهم خواهد بود. مدل سه پارامتری برای تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، طول برگ پرچم، ارتفاع بوته، تعداد خوشه، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه و عرض برگ پرچم کفایت داشت. مکان یابی صفات زراعی، نشان داد که QTL های qWP11a، qWP1 و qWFL7، qDWS-8، qNP2، qPL12، qHD1b و qWP11b بزرگ اثر بوده و بیش از ۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی صفات را توجیه نمودند. مقایسه نتایج روش های مورد بررسی نشان داد که انتخاب برای برخی از QTL های ردیابی شده مانند qHD1b می تواند در دستیابی به ارقام زودرس کمک کند.

کلید واژه ها: تجزیه میانگین نسل ها، مکان یابی، وراثت پذیری، اثر افزایشی، اثر غالبیت، نقشه پیوستگی، برنج

مقدمه

(۲۰۰۲). تنوع فنوتیپی کل ناشی از اقدام مشترک نیروهای ژنتیکی و محیطی است و اطلاع از آن در تصمیم یک متخصص اصلاح نباتات برای تعیین امکانات و عکس العمل به انتخاب بسیار مهم است و شناخت ساختار ژنتیکی والدین مورد تلاقی، به منظور اتخاذ روش مناسب اصلاحی بسیار حائز اهمیت می باشد (فالکونر و مک

برنج (*Oryza sativa* L.) یکی از محصولاتی است که حدود دو سوم کالری مورد نیاز مردم آسیا از آن تامین می شود و یکی از غذاهای اصلی مردم ایران نیز می باشد (ایری^۱، ۱۹۹۷ و مکلیان و همکاران^۲،

1- Eri

2- Maclean et al.

از غالبیت ژن ها بود. نتایج ورما و همکاران^۶ (۱۹۹۴) نشان داد که اپیستازی نقش مهمی را در رابطه با عملکرد دانه و اجزای عملکرد دانه بجز تعداد دانه در خوشه دارد. نارایانا و همکاران^۷ (۱۹۹۱) گزارش کردند که اثرات افزایشی ژن ها در کنترل ژنتیکی ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته، طول خوشه، تعداد روز تا شروع گل دهی، تعداد سنبلچه در خوشه و در شکل گیری عملکرد دانه در بوته و درصد پنجه های بارور در بوته اثرات غیر افزایشی ژن ها مهم می باشد. وو و همکاران^۸ (۱۹۹۶) گزارش نمود که قابلیت توارث برای تعداد روز تا خوشه دهی و میزان باروری دانه ها بالا و برای تعداد خوشه و عملکرد دانه پایین است. هنرنژاد و ترنگ^۱ (۱۳۸۰) با تلاقی ۷ رقم برنج محلی و خارجی برنج و بررسی نسل های حاصل از آنها تنوع ژنتیکی بالایی را برای صفات عملکرد دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه در بوته، طول خوشه، تعداد دانه های پر و پوک در فامیل های مورد ارزیابی گزارش نمودند. آنها نشان دادند که در اکثر فامیل های مورد ارزیابی اثر افزایشی و غالبیت به طور مشترک در توارث صفات عملکرد دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه و طول خوشه دخالت دارند؛ اما درجه غالبیت در فامیل های مورد بررسی نشان داد که اثر غالبیت و فوق غالبیت تاثیر بیشتری را در کنترل تعداد دانه های پر و پوک دارد. هنرنژاد (۱۳۸۶) با استفاده از شش واریته برنج ایرانی در قالب یک طرح دایال، پارامترهای ژنتیکی را برآورد نمودند. نتایج حاکی از اهمیت واریانس افزایشی در توارث صفات بود. همچنین ایشان نشان داد که بجز در وزن هزار دانه و تعداد پنجه در بوته، واریانس غالبیت نیز موثر می باشند. طول خوشه و عملکرد دانه نیز وراثت پذیری کمی داشتند. رحیم سروس و مؤمنی (۱۳۸۵) با تجزیه ساختار ژنتیکی صفات زراعی مهم برنج با استفاده از تجزیه لاین در تستر گزارش نمودند که سهم واریانس

کی^۱، (۱۹۹۶). یکی از روش های کسب چنین اطلاعاتی از طریق روش های ژنتیک کمی مانند تجزیه میانگین نسل ها می باشد و با این روش می توان علاوه بر آثار افزایشی و غالبیت، آثار اپیستازی را نیز برآورد نمود (احمدی، ۱۳۷۱؛ قنادها، ۱۳۷۷؛ رحیم سروس و مؤمنی، ۱۳۸۵؛ باقی زاده و همکاران، ۱۳۸۷؛ کنگ^۲، ۱۹۹۴؛ حسینی و همکاران، ۱۳۸۴؛ دالیوال و شارما^۳، ۱۹۹۰؛ کاوشیک و شارما^۴، ۱۹۸۸).

هنرنژاد (۱۳۷۵) برای صفاتی مانند تعداد پنجه، طول بوته به سهم بالای اثرات افزایشی ژن ها اشاره نموده است؛ ولی در مورد زمان نشاء کاری تا رسیدگی کامل دانه ها، طول خوشه، تعداد دانه های پوک در هر خوشه اثرات فوق غالبیت ژن ها وجود داشته و سهم اثرات غیر افزایشی ژن ها بیشتر از اثرات افزایشی ژن ها گزارش شده است. همچنین وی نشان داد که در شکل گیری صفات طول خوشه، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه، تعداد دانه های پوک در خوشه و وزن شلتوک هر بوته اثر غالبیت ژن ها تعیین کننده می باشد و اثر غالبیت ژن ها را برای تعداد پنجه در بوته، تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی و تعداد روز تا رسیدگی مشاهده شد. مؤمنی (۱۳۷۴) نشان داد که برای صفات تعداد روز تا ۵۰ درصد خوشه دهی، طول خوشه، تعداد دانه در خوشه، وزن صد دانه و عملکرد دانه در بوته اثرات غیر افزایشی ژن ها بر افزایشی ژن ها فزونی دارد در حالی که برای ارتفاع بوته و تعداد پنجه بارور در بوته نتیجه عکس این حالت بود. وجیاکومار و همکاران^۵ (۱۹۹۶) وجود اثر متقابل غیر آلی یا اپیستازی را در کنترل ژنتیکی صفات زراعی برنج اثبات نمودند و در مواردی که اپیستازی وجود نداشت، اثر غالبیت ژن ها معنی دار بود. در کلیه مواردی که آثار غالبیت و افزایشی معنی دار بود، مقدار اثر افزایشی بیش

6- Verma *et al.*
7- Narayana *et al.*
8- Wu *et al.*

1- Falconer & Mackay
2- Kang
3- Dhaliwal & Sharma
4- Kaushik & Sharma
5- Vijayakumar *et al.*

یوون و همکاران^{۱۴}، ۲۰۰۶؛ صبوری و همکاران، ۲۰۰۹a؛ صبوری و بیابانی^{۱۵}، ۲۰۰۹b، صبوری و همکاران، ۲۰۰۹c؛ صبوری، ۲۰۰۹d؛ صبوری و صبوری، ۲۰۰۹e؛ صبوری و نحوی^{۱۶}، ۲۰۰۹f و صبوری، (۱۳۸۸).

بروندانی و همکاران (۲۰۰۲) نشان دادند که برای ارتفاع بوته تنها یک QTL بزرگ اثر بر روی کروموزوم ۱ قرار دارد. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) به ترتیب هفت و شش QTL برای صفات طول خوشه و ارتفاع بوته ردیابی نمودند، در حالی که برای صفاتی نظیر عملکرد دانه در بوته، بیوماس و شاخص برداشت، تنها یک QTL شناسایی گردید. از شش QTL ارتفاع بوته، یک QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم ۱، به تنهایی ۵۶ درصد از تنوع فنوتیپی مشاهده شده را کنترل کرد. یو و همکاران (۲۰۰۲) QTLهای کنترل کننده تاریخ گل دهی و ارتفاع بوته در برنج را با استفاده از ۱۵۱ نشانگر چند شکل RFLP و SSR در یک جمعیت F_۳ و در دو سال مورد مطالعه قرار دادند. برای تاریخ گل دهی در مجموع شش QTL شناسایی شد که از این تعداد، پنج QTL در هر دو سال ردیابی شدند و لذا این QTLها تحت تأثیر عوامل محیطی (سال) قرار نگرفتند. تنها یک QTL مکان یابی شده بر روی کروموزوم ۱۱، تحت تأثیر عوامل محیطی قرار گرفت و فقط در یک سال شناسایی شد.

نظر به این که اطلاع از ساختار ژنتیکی صفات زراعی در جمعیت های برنج ایرانی بسیار اندک است و از طرف دیگر مقایسه نتایج روش های کلاسیک و مولکولی در بررسی نحوه توارث صفات زراعی تاکنون انجام پذیرفته است، این تحقیق در جهت نیل به اهداف فوق طرح ریزی شد.

افزایشی برای تعداد دانه پر در خوشه و تعداد روز تا ۵۰ درصد گل دهی و وزن هزار دانه بیشتر از واریانس غالبیت است.

بسیاری از صفات مهم زراعی نظیر عملکرد، صفات کمی بوده و به وسیله چندین ژن کنترل می شوند که هر یک از آنها در تظاهر فنوتیپ نهایی صفت، به صورت مثبت یا منفی مؤثرند. علاوه بر تعداد زیاد ژن، تأثیر ژن های تغییر دهنده و عوامل محیطی بر روی بروز صفات کمی، باعث کاهش وراثت پذیری آنها می شود و کار با اینگونه صفات را مشکل می کنند. اگر به توان مدل های پیچیده ژنتیکی کمی را به اجزای ژنتیکی منفرد تجزیه نمود. در این صورت صفات کمی نیز با کارآیی صفات تک ژنی مطالعه خواهند شد (پترسون و همکاران^۱، ۱۹۸۸؛ لندر و بوتستین^۲، ۱۹۸۹). یکی از مهم ترین این روش ها ردیابی مکان های ژنی صفات کمی (QTLs)^۳ با استفاده از نشانگرهای ژنتیکی می باشد. برای ردیابی QTLهای کنترل کننده صفات کمی روش های متعددی وجود دارد. از مهم ترین آنها تجزیه تک نشانگری^۴، نقشه یابی فاصله ای^۵ و مکان یابی فاصله ای مرکب^۶ می باشد. QTLهای کنترل کننده صفات زراعی در مطالعات متعددی ردیابی شده است (پترسون و همکاران، ۱۹۸۸؛ لندر و بوتستین، ۱۹۸۹؛ لی و همکاران^۷، ۱۹۹۵؛ لی و همکاران، ۱۹۹۶؛ لین و همکاران^۸، ۱۹۹۶؛ ژو و همکاران^۹، ۱۹۹۶؛ وو و همکاران، ۱۹۹۶؛ ژو و همکاران^{۱۰}، ۱۹۹۶؛ برونسانی و همکاران^{۱۱}، ۲۰۰۲؛ هیتالمانی و همکاران^{۱۲}، ۲۰۰۲؛ یو و همکاران^{۱۳}، ۲۰۰۲).

- 1- Paterson *et al.*
- 2- Lander & Botstein
- 3- Quantitative Trait Loci
- 4- Single Marker Analysis
- 5- Interval Mapping
- 6- Composite Interval Mapping
- 7- Li *et al.*
- 8- Lin *et al.*
- 9- Xiao *et al.*
- 10- Zhu *et al.*
- 11- Brondani
- 12- Hittalmani
- 13- Yu *et al.*

14- Yoon *et al.*

15- Sabouri & Biabani

16- Sabouri & Nahvi

تعداد خوشه: تعداد خوشه ها یک هفته قبل از رسیدگی فیزیولوژیک برای کلیه کپه‌های رقابت کننده انجام شد.

تعداد خوشچه‌های اولیه: تعداد خوشچه‌های اولیه برای کلیه خوشه‌های اصلی کپه‌های رقابت کننده شمارش گردید.

تعداد دانه‌های پر: در زمان رسیدگی، تعداد دانه‌های پر کلیه خوشه‌های اصلی کپه‌های رقابت کننده شمارش گردید.

طول خروج خوشه از غلاف: در زمان رسیدگی فاصله بین گوشوارک برگ پرچم تا اولین گره زیر خوشه اصلی بر حسب سانتی‌متر ثبت شد.

طول خوشه: در زمان رسیدگی، فاصله بین پایه خوشه تا نوک خوشه، به عنوان طول خوشه بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد.

عملکرد دانه در بوته: برای تعیین این صفات کلیه بوته‌های بوته‌های رقابت کننده برداشت شدند و پس از اینکه ۴۸ ساعت در سطح مزرعه خشک شدند، دانه‌ها با دست جدا گردیدند و بوجاری انجام شد و وزن دانه تعیین گردید.

تجزیه آماری

با استفاده از ماتریس حاصل از ضرایب افزایشی و غالبیت مورد بررسی و رویه iml در نرم افزار SAS (SAS Institute, Inc., ۲۰۰۹) پارامترهای میانگین نسل‌ها (m)، اثر افزایشی (a)، اثر غالبیت (d) برآورد شدند و با آزمون t معنی دار و یا عدم معنی دار بودن آنها آزمون گردید. با توجه به این که تعداد مشاهده برای برآورد اجزای واریانس ها در هر نسل متفاوت بودند، برآورد پارامترها با استفاده از روش حداقل مربعات وزنی انجام شد (کرسی و پونی^۱، ۱۹۹۶). در این روش از عکس مربع خطای معیار به عنوان وزنه برای میانگین ها استفاده شد. سپس به کمک آزمون کای اسکواتر و

مواد و روش‌ها

تجزیه میانگین نسل‌ها

عملیات زراعی

شش نسل پایه P_1 (Gharib)، P_2 (Khazar)، F_1 ، F_2 ، F_3 ، BC_1 ($F_1 \times P_1$) و BC_2 ($F_1 \times P_2$) از تلاقی غریب \times خزر در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد در سال زراعی ۱۳۷۸ کشت گردیدند. نسل‌های تلاقی به طور مجزا و به صورت تصادفی در بلوک‌ها قرار گرفتند. نسل‌های P_1 ، P_2 و F_1 در ۴ خط به طول ۳ متر و نسل‌های BC_1 و BC_2 در ۶ خط به طول ۳ متر و نسل‌های F_2 و F_3 در ۱۵ خط به طول ۳ متر کشت گردیدند. فاصله بین و درون کپه‌ها ۲۵ سانتی متر و فاصله بین کرت‌های آزمایشی ۵۰ سانتی متر در نظر گرفته شد.

اندازه‌گیری صفات

صفات زیر در ۲۰ بوته P_1 ، P_2 و F_1 و ۴۰ بوته BC_1 و BC_2 و ۱۵۰ بوته F_2 و ۱۵۰ فامیل F_3 که به طور تصادفی در هر کرت مشخص شدند، اندازه‌گیری شدند:

تعداد روز تا خوشه‌دهی: فاصله زمانی بذر پاشی در خزانه تا ظهور اولین خوشه در کلیه کپه‌های هر نسل ثبت شد. برای تعیین این صفت از ۴۰ روز پس از نشاءکاری هر روز از مزرعه بازدید به عمل آمد و تعداد روز تا خوشه‌دهی ثبت گردید.

طول و عرض برگ پرچم: برای اندازه‌گیری طول برگ در پایان دوره رشد رویشی گیاه، به کمک خط کش میلی‌متری، از گوشوارک تا نوک برگ بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد. اندازه عریض‌ترین بخش برگ نیز به عنوان عرض ثبت شد.

ارتفاع گیاه: چند روز پس از گرده‌افشانی کامل ارتفاع گیاه به کمک متر پارچه‌ای با دقت میلی‌متر از سطح زمین تا انتهای خوشه اصلی (با احتساب ریشک در ارقام ریشک‌دار) بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد.

و $h_n^2 = \frac{[2V_{F_2} - (BC_1 + BC_2)]}{V_{F_2}}$ محاسبه گردید. ضرایب

هم بستگی ژنوتیپی و فنوتیپی با استفاده از ماتریس واریانس و کوواریانس و نیز امید ریاضی موجود در جدول تجزیه واریانس و با استفاده از نرم افزار SAS (SAS Institute, Inc., ۲۰۰۹) برآورد شدند.

واکنش نسبت به انتخاب با استفاده از فرمول $R = k \cdot \sqrt{V_{F_1}} \cdot h_n^2$ تخمین زده شد (فالکونر و مکی، ۱۹۹۶). در این فرمول V_{F_1} واریانس نسل دوم، h_n^2 وراثت پذیری خصوصی و k ضریب انتخاب می باشد که با فرض ۵ درصد انتخاب معادل ۲/۰۶ در نظر گرفته شد. خطای استاندارد مربوط به توارث پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب به صورت

$$SE(h_n^2) = \frac{\sqrt{\left\{ \sqrt{V_{F_1}} \left[\frac{V_{P_1}^* + V_{P_2}^* + V_{F_1}^* + (V_{P_1}^* + V_{P_2}^* + V_{F_1}^*)}{df_{F_1}} \right] \right\}}}{V_{F_1}}$$

و

$$SE(h_n^2) = \sqrt{\left\{ \left[\frac{(V_{BC_1} + V_{BC_2})}{df_{F_1}} \right] + \left(\frac{V_{BC_1}^*}{df_{BC_1}} \right) + \left(\frac{V_{BC_2}^*}{df_{BC_2}} \right) \right\}}$$

محاسبه شدند (وارنر^۲، کتاتا و همکاران^۳، ۱۹۷۶؛ اهدایی و وینز^۴، ۱۹۹۴؛ کرسی و پونی، ۱۹۹۶):

تعداد ژن نیز بوسیله فرمول بجارکو و لین^۵ (۱۹۸۸) به صورت زیر محاسبه شدند:

$$n = \frac{(F_{rmax} - F_{rmin})}{5.33 \left[V_{F_2} - \frac{(V_{P_1} - V_{P_2})}{2} \right]}$$

مکان یابی صفات کمی

تهیه جمعیت و نقشه پیوستگی

تلاقی ها و انجام بخش مولکولی مقاله در موسسه تحقیقات برنج کشور و طی سال های ۱۳۸۳ تا ۱۳۸۶ انجام شد. برای مکان یابی ژن های کنترل کننده صفات

آزمون های مقیاس A، B و C کفایت مدل سه پارامتری بررسی شد. این آزمون ها به صورت زیر محاسبه شدند:

$$A = \sqrt{2} \overline{BC}_{1,1} - \overline{P_1} - \overline{F_1}$$

$$B = \sqrt{2} \overline{BC}_{1,2} - \overline{P_2} - \overline{F_1}$$

$$C = \sqrt{2} \overline{F_2} - \sqrt{2} \overline{F_1} - \overline{P_1} - \overline{P_2}$$

در صورت عدم کفایت مدل سه پارامتری، مدل های شش پارامتری برازش داده شد. در این مرحله برآورد آثار ژنتیکی با استفاده از مدل شش پارامتری شامل میانگین نسل ها (m)، اثر افزایشی (a)، اثر غالبیت (d)، اثر متقابل بین آثار افزایشی (aa)، اثر متقابل بین آثار افزایشی و غالبیت (ad) و اثر متقابل بین آثار (dd) انجام شد. سپس مقادیر مورد انتظار میانگین نسل ها محاسبه و به کمک آزمون کای اسکواتر کفایت مدل بررسی گردید و با آزمون t، معنی دار و یا عدم معنی دار بودن برآوردها آزمون گردید. جهت برازش مدل شش پارامتری با استفاده از نسل های مورد بررسی از نرم افزار SAS (SAS Institute, Inc., ۲۰۰۹) استفاده شد. اجزای واریانس بر اساس روش ماطر و جینکز^۱ (متر و جینکز، ۱۹۸۲؛ متر و جینکز، ۱۹۸۵) و امید ریاضی فرمول های زیر محاسبه شدند:

$$E_W = \frac{1}{4} (V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1})$$

$$D = 2V_{F_2} - 2(V_{BC_1} + V_{BC_2})$$

$$H = 2(V_{BC_1} + V_{BC_2} - V_{F_2} - E_W)$$

$$F = V_{BC_1} - V_{BC_2}$$

که E_W جزء غیر قابل توارث (محیطی)، D جزء

افزایشی واریانس، H جزء واریانس غالبیت، F بخش ناشی از همبستگی و روی تمام مکان های ژنی می باشند.

نسبت غالبیت یعنی $\frac{H}{D}$ و $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ به عنوان معیاری از

انحرافات غالبیت در مکان های ژنی متفاوت برآورد شدند. توارث پذیری عمومی و خصوصی بر اساس

واریانس جمعیت ها بترتیب به صورت $h_B^2 = \frac{(V_{F_2} - V_E)}{V_{F_1}}$

2- Varner

3- Ketata et al.

4- Ehdai & Weines

5- Bjarko & Line

1- Mather & Jinks

بوته‌های ۲۰ کپه رقابت کننده که به‌طور تصادفی از هر فامیل انتخاب گردیدند و ثبت یا اندازه‌گیری شدند.

تجزیه QTL

به منظور ردیابی QTL های کنترل کننده صفات، از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب استفاده شد. در این روش بیشترین احتمال وجود QTL در موقعیت مفروض (با حذف اثر سایر QTL ها) آزمون شد. نهایتاً منحنی-های درستنمایی (LOD یا LRT) رسم شد و نقاط اوج منحنی‌ها به عنوان مکان QTL ها شناسایی گردید. برآورد پارامترها در این روش با استفاده از الگوریتم EM و به کمک نرم افزار QTL 2.5 v Cartographer (بستن و همکاران، ۲۰۰۱) انجام شد.

نتایج و بحث

تجزیه میانگین نسل‌ها

بررسی میانگین‌ها نشان داد که رقم غریب از نظر ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف بر رقم خزر برتری داشت در حالی که در سایر صفات وزن دانه، تعداد خوشه، تعداد روز تا گل‌دهی، طول و عرض برگ، پرچم و تعداد خوشچه نتیجه عکس بود. برای تعداد دانه، ارتفاع بوته، تعداد خوشه و تعداد خوشچه مقادیر میانگین نسل F_1 بین والدین قرار داشت (جدول ۱).

منفی بودن مقدار پارامتر ژنتیکی F برای صفات تعداد دانه، تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل‌دهی، وزن دانه، عرض برگ پرچم و طول خوشه بیانگر غالب بودن ژن های کنترل کننده تعداد روز تا گل‌دهی و طول خوشه در والد غریب می باشد (جدول ۲). چنانچه $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با یک (یا نزدیک به یک باشد، نشان دهنده این است که بزرگی و علامت غالبیت برای تمام مکان-های ژنی مسئول صفت مورد مطالعه یک‌سان است. در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$ می تواند برآورد خوبی از غالبیت باشد، ولی اگر نسبت $\frac{F}{\sqrt{D.H}}$ برابر با صفر (و یا نزدیک به

زراعی، نمونه های برگگی ۱۹۲ بوته انتخاب و DNA ژنومی آنها استخراج گردید و در نهایت کیفیت و کمیت DNA استخراج شده تعیین شد. پس از اتمام نمونه‌گیری از بوته های جمعیت F_2 ، استخراج DNA به روش CTAB (سقای معروف و همکاران^۱، ۱۹۹۴) انجام شد. آغازگرهای مورد استفاده در مکان‌یابی از نقشه های ریزماهواره پایه برای برنج انتخاب شدند (چن و همکاران^۲، ۱۹۹۷؛ تمنیخ و همکاران^۳، ۲۰۰۰؛ مک کوچ و همکاران^۴، ۲۰۰۲) و توزیع یک‌نواختی بر روی ۱۲ کروموزوم برنج داشتند به طوری که فاصله بین هر دو نشانگر مجاور بیشتر از ۱۰ سانتی مورگان نبود. کلیه آغازگرهای SSR مورد استفاده (۳۶۵ جفت) از شرکت MWG Biotech کشور آلمان خریداری شدند. واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) در ابتدا تنها برای نمونه‌های DNA والدینی (غریب و خزر) با استفاده از کلیه ۳۶۵ جفت آغازگر SSR انجام شد. فرآورده‌های PCR کلیه آغازگرهای چند شکل برای دو نمونه DNA والدینی (غریب و خزر) بر روی ژل پلی-اکریلامید واسرشته‌ساز ۶ درصد الکتروفورز شدند. گروه های پیوستگی اولیه با استفاده از نرم افزارهای Map ManagerQTX17 (مانلی و اولسون^۵، ۱۹۹۹) ایجاد شدند. برای تبدیل نسبت های نو ترکیبی بین نشانگرها به واحد نقشه (سانتی مورگان) از تابع تهیه نقشه کوزامبی^۶ (۱۹۴۴) استفاده گردید.

اندازه‌گیری صفات

اندازه‌گیری های فنوتیپی بر روی فامیل‌های F_3 انجام گرفت، بدین ترتیب که در بهار ۱۳۸۷ از هر ۱۹۲ فامیل F_3 (حاصل از ۱۹۲ بوته F_2)، ۲۰ بذر انتخاب گردید و در ردیف‌های مجزا در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کشت گردید و صفات مورد بررسی برای

1 - Saghai Maroof *et al.*

2- Chen *et al.*

3- Temnykh *et al.*

4- McCouch *et al.*

5- Manly & Olson

6- Kosambi

7- Basten *et al.*

جدول ۱- میانگین و واریانس هفت نسل پایه برای جمعیت غریب × خزر

صفات	وزن	تعداد	تعداد خوشه	ارتفاع	روز تا ۵۰ درصد گل دهی	خروج خوشه	طول خوشه	طول برگ پرچم	عرض برگ پرچم	تعداد خوشه	زیست توده
\bar{P}_1	۵۷/۵۴ ± ۴/۳۷	۸۸/۱۱ ± ۱/۵۳	۱۱۱/۴۰ ± ۰/۲۷	۱۵۱/۰۵ ± ۰/۸۷	۸۴/۶۰ ± ۰/۴۰	۱۱۱/۳۰ ± ۰/۶۱	۲۹/۶۹ ± ۰/۶۳	۳۷/۵۱ ± ۱/۷۲	۱/۳۵ ± ۰/۰۲	۸۲/۰ ± ۰/۲۵	۱۱۶/۳۷ ± ۳/۸۰
\bar{P}_2	۷۷/۹۱ ± ۱/۳۰	۱۳۱/۲۱ ± ۴/۹۳	۲۰/۲۰ ± ۱/۱۶	۱۱۷/۰۰ ± ۰/۳۶	۹۶/۰۰ ± ۰/۲۱	۸۳/۳۰ ± ۰/۸۱	۳۰/۰۶ ± ۰/۴۱	۳۷/۵۹ ± ۰/۸۶	۱/۳۷ ± ۰/۰۱	۱۰/۴۵ ± ۰/۲۷	۱۳۷/۰۰ ± ۰/۸۲
\bar{F}_1	۲۱/۵۹ ± ۱/۲۹	۹۹/۲۳ ± ۳/۶۰	۱۲/۹۳ ± ۰/۶۵	۲۴/۱۴۲ ± ۰/۸۱	۱۰۸/۷۳ ± ۰/۸۵	۰/۳۳ ± ۰/۸۲	۳۵/۲۴ ± ۰/۳۷	۳۲/۹۶ ± ۱/۲۲	۱/۴۱ ± ۰/۰۲	۱۰/۰۱ ± ۰/۲۰	۹۲/۵۶ ± ۵/۸۸
\bar{F}_2	۲۹/۲۱ ± ۱/۶۳	۶۹/۸۳ ± ۳/۸۰	۱۱/۸۸ ± ۰/۲۵	۱۴۲/۳۳ ± ۱/۳۸	۱۰۹/۸۷ ± ۰/۶۴	۵/۹۶ ± ۰/۳۳	۳۳/۱۱ ± ۰/۳۹	۳۷/۶۸ ± ۰/۸۹	۱/۴۴ ± ۰/۰۲	۹/۸۳ ± ۱/۲۵	۷۸/۷۷ ± ۳/۴۰
\bar{F}_3	۲۹/۴۴ ± ۱/۵۸	۶۹/۸۲ ± ۳/۹۲	۱۰/۸۴ ± ۰/۳۸	۱۴۲/۰۲ ± ۱/۳۷	۱۰۷/۵۵ ± ۰/۶۸	۶/۷۶ ± ۰/۳۷	۲۳/۱۷ ± ۰/۴۱	۳۵/۰۲ ± ۰/۶۹	۱/۳۳ ± ۰/۰۱	۹/۸۳ ± ۰/۳۷	۷۳/۱۹ ± ۳/۳۵
\bar{BC}_1	۲۹/۱۵ ± ۱/۵۷	۷۲/۱۲ ± ۴/۵۰	۱۵/۹۱ ± ۰/۶۷	۱۴۳/۱۷ ± ۱/۵۹	۱۰۶/۷۱ ± ۰/۵۹	۵/۴۶ ± ۱/۴۷	۳۱/۹۸ ± ۳/۷۹	۳۳/۵۴ ± ۰/۸۵	۱/۶۶ ± ۰/۰۲	۹/۸۲ ± ۱/۰۲	۱۱۵/۸۳ ± ۶/۶۹
\bar{BC}_2	۲۲/۳۴ ± ۱/۴۶	۶۲/۱۷ ± ۴/۵۰	۱۰/۱۳ ± ۰/۳۵	۱۳۳/۸۵ ± ۱/۳۵	۱۰۶/۰۹ ± ۰/۶۰	۵/۹۶ ± ۰/۴۲	۳۱/۸۲ ± ۰/۴۴	۳۶/۵۶ ± ۰/۶۹	۱/۳۰ ± ۰/۰۱	۹/۱۲ ± ۰/۹۳	۷۲/۷۶ ± ۳/۱۳
$\sigma_{P_1}^2$	۱۹/۱۳۳	۰/۵۵	۰/۷۱	۷/۶۳	۱/۶۰	۲/۷۳	۴/۰۵	۲۹/۵۶	۰/۰۱۷	۰/۰۵	۱۴۴/۳۲
$\sigma_{P_2}^2$	۱۶/۹۶	۱/۰۰	۱۳/۵۱	۱/۳۳	۰/۴۴	۰/۱۴	۱/۷۱	۰/۲۶	۰/۰۱۸	۰/۰۸۰	۶/۶۷
$\sigma_{F_{12}}^2$	۲۵/۰۹	۱/۵۰	۶/۳۵	۱۲/۵۵	۱۰/۸۲	۰/۲۳	۲/۰۷	۲۲/۵۰	۰/۰۱۸	۰/۴۰	۴۰/۷۵۸
$\sigma_{F_2}^2$	۲۴۶/۸۷	۱۶/۵۷	۱۸۸۳	۱۶۸/۶۵	۳۶/۳۹	۲۰/۲۱	۱۳/۵۶	۵۵/۶۲	۰/۰۱۹	۲/۸۰	۱۰۳۲/۵۲
$\sigma_{F_3}^2$	۲۲۵/۵۸	۱۱/۳۳	۱۶۲۵	۱۶۷/۵۰	۲۵/۷۳	۱۲/۶۹	۱۵/۷۱	۴۲/۷۱	۰/۰۱۷	۱/۹۳	۱۰۱۵/۵۸
$\sigma_{BC_1}^2$	۱۵۲/۱۳	۹/۱۰	۱۸۱۴	۱۵۶/۴۱	۲۱/۸۴	۱۳/۴۱	۸/۶۲	۴۴/۸۲	۰/۰۳	۱/۸۲	۹۰۰/۰۰
$\sigma_{BC_2}^2$	۱۵۸/۶۳	۱۲/۷۲	۹/۱۰	۱۳۵/۳۸	۲۷/۱۰	۱۳/۱۳	۱۴/۴۸	۳۵/۵۹	۰/۰۲	۱/۹۱	۷۲۶/۶۵

جدول ۲- برآورد اجزاء واریانس، نسبت غالبیت، پیشرفت ژنتیکی، وراثت پذیری های عمومی و خصوصی، تعداد زن و آزمون های مقیاس برای صفات مورد مطالعه در تلاقی غریب × خزر

پارامتر	صفات										
	وزن دانه	تعداد دانه	تعداد خوشه	ارتفاع	روز تا ۵۰ درصد گل دهی	خروج خوشه	طول خوشه	طول برگ پرچم	عرض برگ پرچم	تعداد خوشه چه	زیست توده
D	۳۶۵/۸۴	۲۲/۶۴	۱۹/۶۴	۹۱/۰۴	۴۷/۶۳	۲۷/۷۶	۸/۰۳	۶۱/۶۷	۰/۰۸	۳/۸۴	۸۶/۷۸
H	-۲/۸۹	۱۶/۰۸	-۶۵۶/۸۴	۴۵۸/۴۷	۲۶/۳۷	۲۱/۰۰	۲۸/۲۷	۲۴/۳۳	-۰/۰۰	۱/۹۶	۱۴۲/۲۸
F	-۹/۵۰	-۳/۶۲	۹/۰۴	۲۱/۰۲	-۵/۲۵	۰/۲۸	-۵/۸۶	۹/۲۲	-۰/۰۱	-۰/۰۹	۱۷۳/۳۵
EW	۶۴/۶۲	۱/۱۴	۱۷۲/۸۴	۸/۵۲	۵/۹۷	۱/۰۸	۲/۶۸	۱۸۷/۱	۰/۰۱	۰/۵۸	۲۳۹/۰۶
$\frac{H}{\sqrt{D}}$	۰/۰۰	۰/۸۴	۰/۰۰	۲/۲۴	۰/۸۴	۰/۸۷	۱/۸۷	۰/۶۳	۰/۰۰	۰/۸۲	۱/۲۷
$\frac{F}{\sqrt{DH}}$	۰/۰۰	-۰/۱۹	۰/۰۰	۰/۰۰	-۰/۱۴	۰/۰۱	-۰/۳۸	۰/۲۴	۰/۰۰	-۰/۰۳	۰/۱۵
$h_{80\%}^y$	۰/۸۹ ± ۰/۰۷	۰/۸۳ ± ۰/۲۱	۰/۶۵ ± ۰/۰۷	۰/۸۲ ± ۰/۰۸	۰/۶۹ ± ۰/۰۲	۰/۹۹ ± ۰/۰۱	۰/۸۴ ± ۰/۰۱	۰/۵۹ ± ۰/۰۲	۰/۸۱ ± ۰/۰۵	۰/۸۴ ± ۰/۱۲	۰/۶۰ ± ۰/۰۷
$h_{15\%}^y$	۰/۸۴ ± ۵۲/۶۴	۰/۶۸ ± ۰/۱۸	۰/۵۳ ± ۶/۶۹	۰/۸۶ ± ۵/۴۹	۰/۶۵ ± ۸/۶۵	۰/۶۸ ± ۰/۰۱	۰/۸۹ ± ۴/۰۰	۰/۵۵ ± ۱۳/۹۴	۰/۶۲ ± ۰/۰۱	۰/۶۶ ± ۰/۲۲	۰/۴۲ ± ۶۳۵/۳
GA	۲۳/۹۹	۲۷/۰۹	۴/۷۰	۷/۲۲	۸/۱۳	۶/۳۶	۲/۸۴	۸/۵۱	۰/۳۹	۳/۴۳	۲۸/۱۰
N	۱۵/۶۴	۱۱/۱۲	۳/۹۱	۴/۸۶	۴/۱۲	۶/۲۲	۴/۶۳	۱۰/۴۷	۳/۶۴	۲/۹۶	۶/۳۷
A	-۲۰/۸۲ ± ۷۸/۷۲	-۳۳/۱۰ ± ۱۲/۱۱	۷/۵۰ ± ۸/۹۲	-۶/۹۵ ± ۲۵/۴۱	۲۰/۰۸ ± ۹/۹۹	-۰/۷۰ ± ۷/۵۸	-۰/۹۷ ± ۶/۳۷	-۳/۳۹ ± ۱۵/۲۱	-۰/۲۴ ± ۰/۸۶	۱/۲۳ ± ۰/۰۲	۲۲/۵۴ ± ۶۴/۳۹
B	-۵۴/۸۱ ± ۲۶/۰۱	-۱۰/۶/۱۰ ± ۲۱/۰۷	-۱۲/۸۶ ± ۷/۵۰	۸/۴۵ ± ۳۳/۵۶	۷/۴۶ ± ۱۰/۹۴	۴/۵۲ ± ۷/۲۷	-۱/۶۵ ± ۷/۸۵	۲/۵۷ ± ۱۲/۸۴	-۰/۱۷ ± ۰/۳۰	-۲/۲۲ ± ۰/۳۱	-۷۹/۰۳ ± ۳۷/۵۸
C	-۶۱/۸۷ ± ۶۵/۲۵	-۱۲/۸/۶ ± ۵/۷/۹۳	-۹/۸۱ ± ۱۸/۳۳	۳۲/۸۵ ± ۵۲/۵۱	۴۱/۴۳ ± ۲۵/۰۵	۳/۵۵ ± ۱۸/۱۱	۲/۳۵ ± ۱۵/۱۹	۹/۸۲ ± ۳/۷۷	۰/۱۹ ± ۰/۸۳	۰/۶۵ ± ۰/۰۳	-۱۱/۸۳۸۹ ± ۱۳۵/۲۰

جدول ۳- برآورد پارامترهای مختلف در برازش مدل سه پارامتری برای صفات مورد مطالعه در تلاقی
غریب × خزر

صفات	m	a	d	χ^2
زیست توده	۱۲۴/۳۸ ** ± ۴/۳۶	-۷/۵۰ ns ± ۴/۳۷	-۵۰/۷۴ ** ± ۱۳/۷۱	۱۱/۷۷ **
تعداد روز تا گل‌دهی	۸۷/۳۹ ** ± ۱/۰۱	-۶/۱۲ ** ± ۱/۰۲	۲۲/۷۱ ** ± ۳/۵۹	۱/۲۱ ns
تعداد دانه پر	۹۳/۷۱ ** ± ۲/۸۱	۱۲/۷۳ ** ± ۱/۱۲	۳/۹۲ ± ۴/۳۲	۹/۷۳ **
طول برگ پرچم	۳۷/۴۱ ** ± ۰/۶۶	-۰/۱۷ ns ± ۰/۶۶	-۴/۰۷ * ± ۱/۳۵	۰/۲۷ ns
ارتفاع	۱۳۴/۰۴ ** ± ۰/۶۶	۱۷/۰۱ ** ± ۰/۶۶	۸/۵۳ * ± ۱/۶۷	۰/۶۸ ns
تعداد خوشه	۱۵/۱۲ ** ± ۱/۶۴	-۲/۱۳ ns ± ۱/۴۲	-۳/۷۹ ns ± ۳/۲۱	۲/۷۷ ns
طول خروج خوشه	۹/۸۳ ** ± ۰/۳۷	۱/۴۹ * ± ۰/۳۷	-۹/۴۸ ** ± ۰/۴۲	۱/۳۲ ns
طول خوشه	۲۸/۶۹ ** ± ۰/۱۷	-۰/۱۸ ns ± ۰/۱۹	۴/۹۸ ** ± ۰/۳۱	۰/۳۶ ns
تعداد خوشچه	۱۰/۳۲ ** ± ۰/۱۱	۱۲/۷۳ ** ± ۰/۱۲	۰/۱۲ ns ± ۰/۷۸	۲/۳۲۷ ns
عرض برگ پرچم	۱/۳۴ ** ± ۰/۰۱	-۰/۰۱ ns ± ۰/۰۱	۰/۰۲ ns ± ۰/۴۶	۰/۰۱۴ ns
عملکرد بوته	۶۳/۹۴ ** ± ۸/۵۱	-۱۲/۴۲ ns ± ۸/۵۵	-۴۵/۴۳ ** ± ۱۱/۳۴	۱۹/۰۱ **

جدول ۴- برآورد پارامترهای مختلف در برازش مدل شش پارامتری برای صفات مورد مطالعه در تلاقی
غریب × خزر

صفات	m	a	d	aa	dd	ad	χ^2
زیست توده	۶۵/۱۳ ** ± ۱/۱۹	-۸/۰۱ ** ± ۰/۴۱	۳۲/۶۶ ** ± ۳/۶۳	۵۹/۰۳ ** ± ۱/۲۰	۱۰۵/۴۱ ** ± ۱/۸۶	-۵/۲۷ ** ± ۲/۸۰	۱۲/۳۲ **
تعداد دانه پر	۹۲/۸۰ ** ± ۴/۷۳	۱۲/۸۰ ** ± ۰/۹۷	۱۲/۳۲ ** ± ۲/۰۸	۰/۹۱ ± ۴/۲۱	۱۴/۸۷ ** ± ۲/۹۳	۴۵/۸۶ ** ± ۷/۹۱	۱/۴۳ ns
عملکرد بوته	۴۷/۶۵ ** ± ۱۶/۲۸	-۹/۹۶ ** ± ۵/۷۰	-۷۲/۷۹ ** ± ۴۹/۷۱	۱۹/۹۴ ** ± ۱۶/۵۳	۳۳/۷۱ ** ± ۲۵/۵۰	۴۷/۱۰ ** ± ۳۸/۲۹	۳/۷۱ ns

آنها وجود نداشته و گزینش موفقیت آمیزی را نمی توان برای آنها انجام داد. با توجه به نتایج آزمون کای اسکوتر ملاحظه شد که مدل سه پارامتری برای تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، طول برگ پرچم، ارتفاع بوته، تعداد خوشه، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه و عرض برگ پرچم کفایت دارد. این نتیجه به وسیله آزمون های مقیاس A، B و C نیز تأیید شد (جدول ۲). برای زیست توده و وزن دانه در بوته مدل سه پارامتری کفایت نداشت و حداقل یکی از آزمون های A، B و C معنی دار شدند که حاکی از عدم کفایت مدل و لزوم افزودن اثر اپیستازی و بررسی مدل شش پارامتری بود. به وجود اثر متقابل غیر آلی در رابطه با وزن دانه در بوته محققان دیگری مانند ورما و همکاران^۲ (۱۹۹۴) نیز اشاره کرده اند. طبق نتایج حاصل از مدل شش پارامتری، m برای هر دو صفت معنی دار بود. اثرات اپیستازی افزایشی × افزایشی و غالبیت × غالبیت برای زیست توده معنی دار گردید در حالی که اثر اپیستازی افزایشی × غالبیت معنی دار نبود. برای زیست توده، تعداد روز تا گل دهی، طول برگ پرچم، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه و وزن دانه در بوته ژن هایی که باعث افزایش این صفات می گردند، نسبت به ژن هایی که باعث کاهش آنها می گردند، غالب هستند زیرا مقدار d معنی دار و بزرگتر از a می باشد در حالی که این موضوع برای ارتفاع بوته، تعداد دانه پر و تعداد خوشه برعکس بود. از آنجا که علامت غالبیت و اپیستازی غالبیت × غالبیت برای وزن دانه در بوته علامت مختلف داشتند، می توان نتیجه گیری کرد که اپیستازی از نوع مضاعف می باشد. با وجود آن که این که آزمون کفایت مدل صفات تعداد دانه پر و وزن دانه در بوته برای مدل شش پارامتری معنی دار نبود، اما بهتر است که با مطالعه نسل های بیشتر و محاسبه پارامترها از وجود یا عدم وجود اپیستازی سه ژنی نیز اطمینان حاصل نمود.

صفر) باشد، بیانگر این است که ژن های کنترل کننده صفت اندازه گیری شده از لحاظ علامت و بزرگی متفاوت می باشند، در این حالت $\sqrt{\frac{H}{D}}$ ، متوسط غالبیت را نشان می دهد (متر و جینکز، ۱۹۸۵؛ هیمن^۱، ۱۹۶۰).

در این آزمایش قدر مطلق و مقدار پارامتر $\frac{F}{\sqrt{DH}}$ برای کلیه صفات کوچک تر از یک بود، بنابراین اثر ژن های مسئول این صفت از نظر علامت و بزرگی در مکان های مختلف متفاوت می باشد که برای صفات ارتفاع بوته، طول خوشه و زیست توده حاکی از عمل فوق غالبیت (با $\sqrt{\frac{H}{D}}$ بیشتر از یک) و برای صفات تعداد دانه، تعداد خوشچه، تعداد روز تا ۵۰ درصد گل دهی، خروج خوشه از غلاف و طول برگ پرچم حاکی از غالبیت ناقص (با $\sqrt{\frac{H}{D}}$ کمتر از یک) و برای صفات وزن دانه، تعداد خوشه و عرض برگ پرچم نشان از خنثی شدن غالبیت های مثبت و منفی غیر هم علامت دارد (با $\sqrt{\frac{H}{D}}$ برابر با صفر). وجود تفاوت زیاد بین برآوردهای وراثت پذیری عمومی و خصوصی برای صفات مذکور نیز بیانگر سهم بیشتر اثر غالبیت بود.

هنر نژاد و ترنگ (۱۳۸۰) نشان دادند که کنترل ژنتیکی تعداد دانه پر و پوک تحت تاثیر اثرات غالبیت و فوق غالبیت ژن ها است. نتایج مربوط به برآورد پارامترها در مدل سه پارامتری به روش وزنی در جدول ۳ آمده است. پارامتر m برای کلیه صفات معنی دار بود. پارامتر a برای صفات تعداد دانه پر، تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف معنی دار گردید. بنابراین شرایط برای گزینش لاین های با صفات مطلوب در نسل های در حال تفکیک با تکیه بر اثر افزایشی ژن ها فراهم خواهد بود. پارامتر d برای کلیه صفات بجز تعداد دانه پر، تعداد خوشچه، تعداد خوشه و عرض برگ پرچم معنی دار شد، بدین ترتیب با توجه به نقش غالبیت در شکل گیری صفات مذکور امکان تثبیت

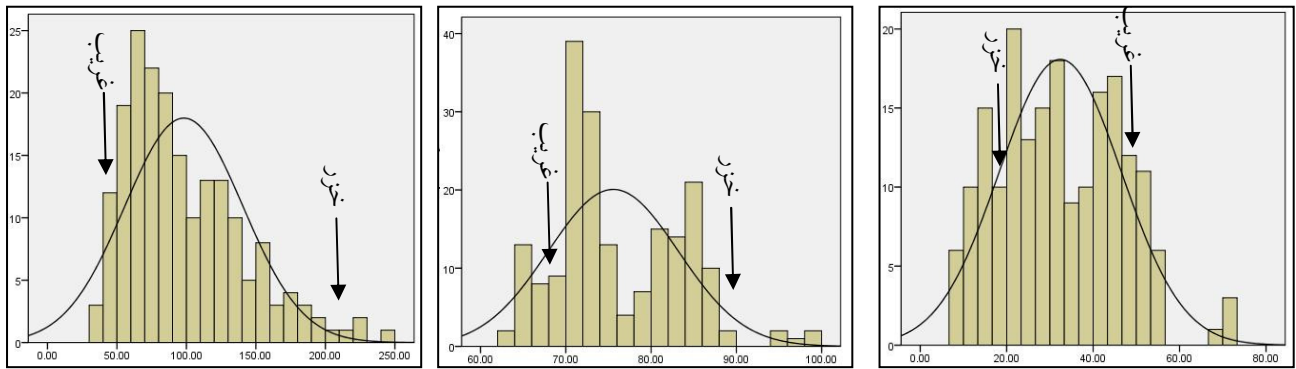
همچنین توارث پذیری آن زیر ۰/۵۰ می باشد. وزن دانه در بوته، ارتفاع بوته، طول خروج خوشه از غلاف، تعداد دانه پر و تعداد خوشچه، طول خوشه و عرض برگ پرچم وراثت پذیری عمومی معنی دار و بالاتر از ۰/۸ داشتند. در بین صفات مورد بررسی وزن دانه، تعداد خوشه، تعداد دانه پر و تعداد خوشچه، تعداد روز تا گل دهی، طول خروج خوشه از غلاف، طول برگ پرچم و عرض برگ پرچم وراثت پذیری خصوصی بالاتر از ۰/۵ داشتند که از بین آنها تنها وراثت پذیری وزن دانه در بوته معنی دار نشد. پیشرفت ژنتیکی برای کلیه صفات دیده شد؛ که این امر مفید بودن انتخاب را در برنامه های انتخاب به منظور بهبود صفات تداعی می کند. ولی این پیشرفت به دلیل وجود اثرات غالبیت نمی تواند زیاد باشد. هنر نژاد و ترنگ (۱۳۸۰) وجود اثرات افزایشی و غالبیت ژن ها را به طور مشترک در توارث عملکرد دانه، ارتفاع بوته، تعداد پنجه و طول خوشه گزارش نمودند. برآورد تعداد ژن ها برای صفات مختلف نشان داد که ظاهراً بیشترین تعداد ژن های کنترل کننده به وزن دانه مرتبط بود با توجه به بالا بودن وراثت پذیری این صفت می رسد این ژن ها به صورت بلوک ژنی پیوسته باشند. پس از وزن دانه، طول برگ پرچم دارای بالاترین تعداد ژن های کنترل کننده بود، این صفت دارای وراثت پذیری پایین تری نسبت به سایر صفات مورد ارزیابی بود.

مکان یابی صفات زراعی

توزیع فراوانی ارزش های فنوتیپی صفات مورد مطالعه در فامیل های F_3 در شکل ۱ نشان داده شده است. توزیع فنوتیپی صفات با استفاده از آزمون های چولگی و کشیدگی بررسی شد و توزیع کلیه صفات بجز ارتفاع بوته و تعداد روز تا گل دهی به صورت پیوسته و نرمال بود که دلیلی بر وجود وراثت کمی برای صفات مورد بررسی است. برای این صفات نیز تعدادی از نتایج F_3 ، ارزش های فنوتیپی خارج از محدوده والدینی را نشان دادند. به عبارت دیگر ارزش مشاهده شد که صفت در

در مورد زیست توده باید برآزش داده ها را با مدل های ژنتیکی متضمن اثر اپیستازی بین بیشتر از دو ژن آزمون نمود که مستلزم نسل های تلاقی برگشتی بیشتری بوده (متر و جینکز، ۱۹۸۵) که در این بررسی منظور نگردید. با توجه به وجود اثر افزایشی معنی دار ژن ها به نظر می رسد در شکل گیری صفات روز تا گل دهی، ارتفاع بوته و طول خروج خوشه از غلاف اثر افزایشی نقش دارد؛ بنابراین امید می رود با بهره گیری از این اثر زمینه را برای اصلاح این صفات با استفاده از گزینش فراهم نمود؛ ضمن این که برای این صفات وراثت پذیری بالایی نیز گزارش شد. از آنجا که اثر افزایشی برای تعداد روز تا گل دهی دارای علامت جبری منفی بود، احتمال می رود بتوان در این نتایج این فامیل ها، لاین های زودرسی را در نسل های اولیه در حال تفکیک یافت و امیدوار بود از بین نتایج تلاقی غریب \times خزر در نسل های پیشرفته در حال تفکیک به ارقام زودرس رسید. برای زیست توده، طول برگ پرچم، طول خوشه و وزن دانه در بوته اثر غالبیت از مقدار اثر افزایشی به مراتب بیشتر بوده و معنی دار نیز می باشند، بویژه برای زیست توده که اثر اپیستازی غالبیت \times غالبیت نیز بیشتر می باشد. ضمن این که اثر افزایشی برای صفات مذکور معنی دار نمی باشد؛ بنابراین روشن است که آثار غالبیت در توارث کلیه صفات مورد بررسی در تلاقی غریب \times خزر نقش تعیین کننده ای دارند و طبیعتاً برای صفات مذکور، گزینش تحت شرایط خود گشنی قابل تثبیت نیست و برای اصلاح این صفات توصیه می شود که از روش هیبریداسیون و انتخاب در نسل های در حال تفرق بهره گرفت. اثر غالبیت برای کلیه صفات جز تعداد خوشه و عرض برگ پرچم معنی دار بود. با توجه به این که ارتفاع بوته، طول خوشه و زیست توده دارای درجه غالبیت بیش از یک نیز بودند، برای بهبود این صفات می توان از پدیده هتروزیس سود جست. شانس انتخاب برای زیست توده وجود ندارد، زیرا از یک سو اجزای اثرات اپیستازی دوتایی در توارث این صفت زیاد است، و

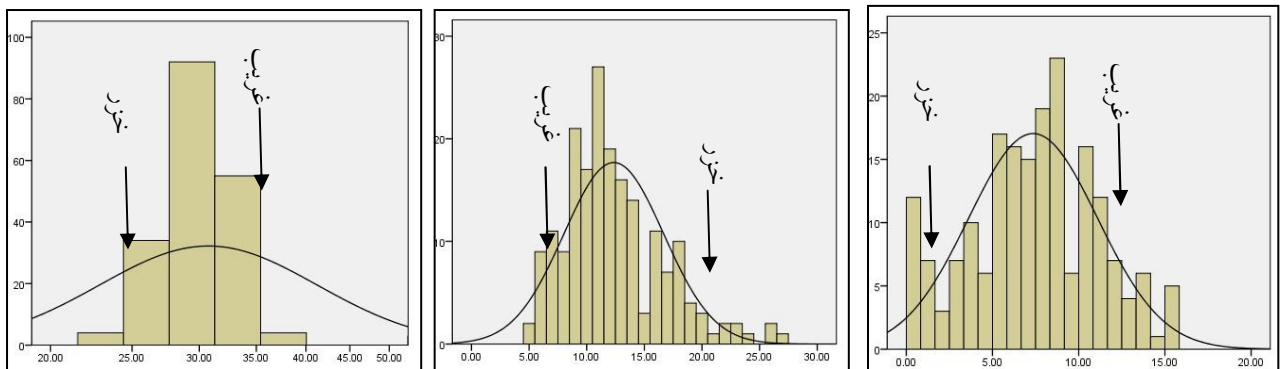
صبوری و همکاران: بررسی اثر ژن ها و تهیه نقشه پیوستگی در ...



بیوماس

گلدهی

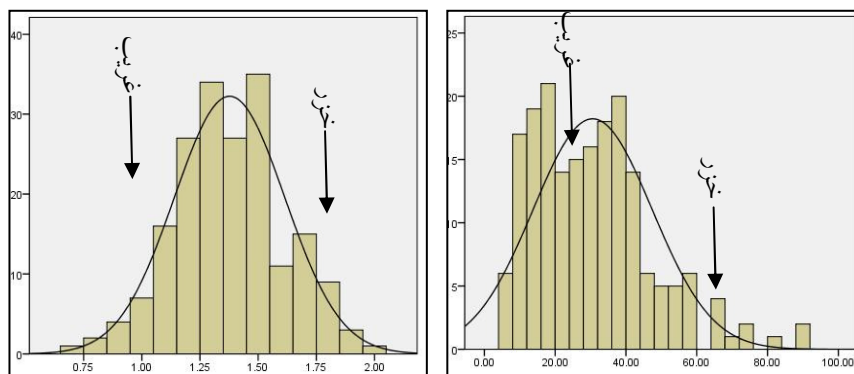
ارتفاع



طول خوشه

تعداد خوشه

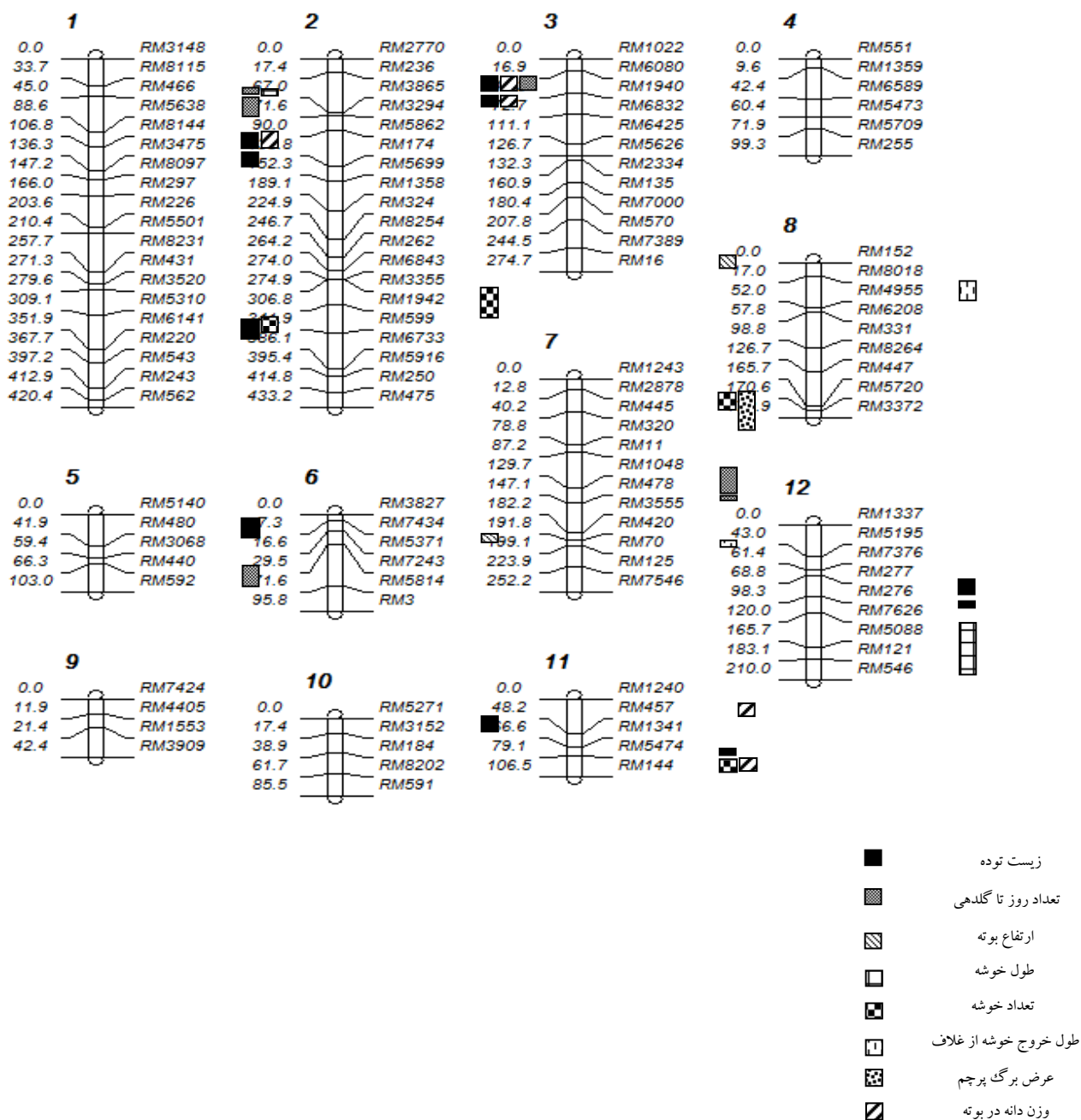
خروج خوشه



عرض برگ پرچم

وزن دانه در بوته

شکل ۱- توزیع فنوتیپی صفات زراعی مورد بررسی در جمعیت غریب × خزر F2:3



شکل ۲- نقشه پیوستگی ۱۱۱ نشانگر ریزوماهواره در جمعیت F₂ بونج ایرانی حاصل از تلاقی غریب × خزر

صبوری و همکاران: بررسی اثر ژن ها و تهیه نقشه پیوستگی در ...

جدول ۵- مکان‌های ردیابی شده برای صفات زراعی در جمعیت $F_{2:3}$ غریب × خزر

صفات	QTL	کروموزوم	نشاتگرهای مجاور	فاصله	فاصله	نسبت درست‌نمایی	اثر افزایشی	اثر غالبیت	درجه تیین	جهت آل
				بین دو نشاتگر	از QTL نشاتگر نزدیکتر					
زیست توده	<i>qB11a</i>	۱	RM8144- RM3475	۳۰/۰	۳/۵	۲۱/۳۸	-۷/۰۲	-۶/۴۵	۱۵/۸۸	غریب
	<i>qB11b</i>	۱	RM3475- RM8097	۱۰/۹	۴/۴	۲۷/۲۶	-۱۴/۲۴	۱۷/۵۲	۱۵/۳۴	غریب
	<i>qB11c</i>	۱	RM6141- RM220	۱۵/۸	۳/۴	۱۵/۰۷	۱۶/۹۲	-۳۶/۰۲	۱۳/۱۵	خزر
	<i>qB12a</i>	۲	RM236- RM3865	۴۹/۶	۳/۷	۲۲/۱۸	-۳/۳۹	-۳/۶۶	۱۷/۵۵	غریب
	<i>qB12b</i>	۲	RM236- RM3865	۴۹/۶	۳/۶	۱۶/۹۹	-۴/۵۹	۱/۵۶	۱۳/۱۱	غریب
	<i>qB15</i>	۵	RM5140- RM480	۴۱/۹	۷/۲	۲۸/۸۳	-۹/۳۲	-۳۶/۴۳	۴/۰۲	غریب
	<i>qB110</i>	۱۰	RM5271- RM3152	۱۷/۴	۳/۳	۱۲/۹۶	-۱۰/۴۵	۲/۷۸	۱۴/۸۸	غریب
	<i>qB111</i>	۱۱	RM5475- RM144	۲۷/۴	۲/۸	۱۲/۵۷	۲/۷۵	۳۰/۹۱	۱۷/۷۷	خزر
	<i>qB112a</i>	۱۲	RM276- RM7626	۴۵/۷	۳/۹	۱۵/۰۷	۶۰/۵۷	۱۶/۱۶	۱۲/۱۳	خزر
	<i>qB112b</i>	۱۲	RM7626- RM5088	۲۱/۷	۴/۲	۲۱/۶۴	۴۶/۶۶	۱۹/۳۴	۹/۷۱	خزر
روز تا گل‌دهی	<i>qHD1a</i>	۱	RM8115- RM5638	۵۴/۹	۱۵/۳	۱۹/۰۱	-۳/۳۰	-۲/۵۵	۱۷/۶۶	غریب
	<i>qHD1b</i>	۱	RM466- RM5638	۴۳/۶	۲/۱	۱۴/۵۶	-۲/۴	-۲/۴۱	۲۶/۱۴	غریب
	<i>qHD2</i>	۲	RM236- RM3865	۴۹/۶	۴/۲	۱۶/۲۱	۹/۳۷	-۹/۵۲	۷/۱۲	خزر
	<i>qHD5</i>	۵	RM440- RM592	۳۷/۰	۷/۴	۱۳/۷۵	-۲/۰۶	۱۱/۷۷	۱۱/۲۱	غریب
	<i>qHD7a</i>	۷	RM1048- RM3555	۴۴/۷	۳/۵	۱۱/۷۶	۴/۸۵	۱/۴۴	۶/۱۷	خزر
	<i>qHD7b</i>	۷	RM478- RM3555	۳۵/۱	۲/۸	۱۴/۰۳	۷/۴۱	۰/۶۵	۸/۰۱	خزر
ارتفاع بوته	<i>qPH3</i>	۳	RM7389- RM16	۳۰/۲	۶/۶	۱۲/۸۳	۸/۸۳	-۱۰/۲۴	۳/۸۸	غریب
	<i>qPH6</i>	۶	RM5371- RM5814	۵۵/۰	۳/۷	۱۳/۶۰	-۱۰/۸۰	۴/۱۵	۱۷/۲۳	خزر
طول خوشه	<i>qPL12</i>	۱۲	RM5088- RM546	۴۴/۳	۴/۶	۱۳/۹۴	-۳/۰۱	-۹/۲۸	۲۲/۱۳	خزر
	<i>qNP1a</i>	۱	RM8115- RM466	۱۱/۳	۲/۳	۱۲/۷۳	۶/۶۶	-۱/۸۷	۵/۲۱	غریب
تعداد خوشه	<i>qNP1b</i>	۱	RM6141- RM220	۱۵/۸	۴/۶	۱۷/۸۱	۱/۰۶	-۳/۵۰	۱۲/۱۱	خزر
	<i>qNP2</i>	۲	RM1942- RM6733	۷۹/۳	۸/۵	۱۲/۱۳	-۱/۳۵	-۰/۷۳	۲۱/۱۶	غریب
	<i>qNP7</i>	۷	RM2878- RM445	۳۸/۶	۲/۴	۱۶/۰۱	۱۹/۱۹	۲/۹۹	۱۷/۸۸	خزر
	<i>qNP11</i>	۱۱	RM5474- RM144	۲۷/۴	۴/۶	۱۵/۰۴	۴/۵۹	۱/۲۶	۱۶/۵۴	خزر
طول خروج	<i>qEP7</i>	۷	RM420- RM70	۷/۳	۳/۴	۱۱/۶۱	۱/۵۲	-۴/۴۸	۹/۱۶	غریب
	<i>qEP8</i>	۸	RM8018- RM4955	۳۵/۰	۷/۷	۱۳/۰۸	-۵/۴۸	۴/۳۶	۱۷/۸۷	خزر
عرض برگ پرچم	<i>qWFL7</i>	۷	RM2878- RM320	۶۶/۰	۸/۵	۱۱/۵۳	۰/۱۴	-۰/۰۲	۲۰/۳۲	خزر
وزن دانه در بوته	<i>qWP1</i>	۱	RM8144- RM3475	۳۰/۰	۲/۲	۱۵/۶۶	-۲/۹۰	-۲/۶۰	۲۱/۲۲	غریب
	<i>qWP2a</i>	۲	RM236- RM3865	۴۹/۶	۲/۴	۲۰/۱۲	۱/۱۵	-۵/۲۶	۱۹/۶۵	خزر
	<i>qWP2b</i>	۲	RM236- RM3865	۴۹/۶	۶/۴	۱۸/۸۳	-۰/۹۱	-۷/۴۹	۱۷/۸۳	غریب
	<i>qWP11a</i>	۱۱	RM1240- RM457	۴۸/۲	۲/۵	۱۱/۶۰	-۳/۵۵	۱/۷۰	۲۱/۲۲	غریب
	<i>qWP11b</i>	۱۱	RM5475- RM144	۲۷/۴	۴/۴	۱۲/۵۷	۲۵/۳۲	۱/۳۲	۲۱/۷۶	خزر

از غلاف، یک QTL عرض برگ پرچم و پنج QTL وزن دانه در بوته را کنترل کردند (جدول ۵).
 ده QTL کنترل کننده زیست توده بر روی کروموزوم‌های ۱ (سه مورد)، ۲ (دو مورد)، ۵، ۱۰، ۱۱ و ۱۲ (دو مورد) قرار داشتند. QTL های qBI1a ، qBI1b ، qBI2a ، qBI10 ، qBI11 و qBI11 به ترتیب با LR^1 برابر با ۲۱/۳۸، ۲۷/۲۶، ۲۲/۱۸، ۱۲/۹۶ و ۱۲/۵۷، اثر نسبتاً بزرگی بر زیست توده داشتند و به ترتیب ۱۵/۸۸، ۱۵/۳۴، ۱۷/۵۵، ۱۴/۸۸ و ۱۷/۷۷ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه نمودند. اثر افزایشی هر QTL منفرد از ۱۰/۴۵- تا ۶۰/۵۷ متغیر بود و در QTL های شناسایی شده qBI1c ، qBI11 ، qBI12a و qBI1 اثر ۱۲b آل‌های خزر به طور متوسط ۳۱/۷۴ گرم زیست توده را افزایش دادند. اثر غالبیت در QTL های qBI1c ، qBI2a ، qBI5 در جهت کاهش زیست توده برآورد گردید. نتایج نشان داد که qBI1a ، qBI1b ، qBI5 و qBI11 دارای عمل فوق غالبیت برای زیست توده بودند؛ در حالی که عمل سایر QTL ها به صورت غالبیت جزئی بود. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) نیز دو QTL برای زیست توده روی کروموزوم ۱ ردیابی نمودند.

QTL های شناسایی شده برای روز تا گل‌دهی بر روی کروموزوم‌های ۱ (دو مورد)، ۲، ۵ و ۷ (دو مورد) قرار داشتند. در QTL های qHD1a ، qHD1b و qHD5 آل‌های غریب باعث کاهش روز تا گل‌دهی شدند. QTL های qHD1a و qHD1b به ترتیب با نسبت درستمناثی برابر با ۱۷/۶۶ ، ۲۶/۱۴ هر کدام بیش از ۱۷ درصد از تنوع فنوتیپی موجود در صفت را توجیه نمودند. با انتخاب برای QTL های ردیابی شده فوق می-توان به لاین‌های زودرس در نسل‌های پیشرفته دست یافت. عمل این QTL ها به صورت غالبیت جزئی بود. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) و تامسون و همکاران^۲ (۲۰۰۳) نیز QTL های مرتبط با روز تا گل‌دهی را روی

آنها بیشتر از والد دارای حداکثر مقدار صفت و کمتر از والد دارای حداقل مقدار صفت بود که خود این موضوع مبین وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نتاج می‌باشد. برای جلوگیری از هرگونه تخمین اریب در پارامترهای ژنتیکی برای صفاتی که نرمال نبودند، از روش حداکثر درسنمایی برای تجزیه و تحلیل صفات استفاده شد (لی و همکاران، ۱۹۹۵). والدین مورد استفاده در این مطالعه (غریب و خزر) نیز از نظر اکثر صفات زراعی در دو نقطه مقابل هم بودند. از ۳۶۵ جفت آغازگر SSR مورد مطالعه، ۱۱۱ جفت آغازگر (۳۰/۴۱ درصد) الگوی نواربندی متفاوتی را برای والدین به نمایش گذاشتند. نتایج نشان داد که از ۱۱۱ نشانگر موجود در نقشه ژنتیکی، ۱۰ نشانگر (۲/۲۷ درصد) دارای فراوانی‌های اللی و ژنوتیپی متفاوت و معنی‌داری ($p < 0.05$) با فراوانی‌های مورد انتظار ۱:۲:۱ بودند. همه این نشانگرها در سه ناحیه ژنومی پیوسته بر روی دو کروموزوم متفاوت برنج قرار داشتند.

نقشه پیوستگی به دست آمده از نظر ترتیب نشانگرهای مورد بررسی با سایر نقشه‌های پیوستگی SSR در برنج مطابقت داشت؛ اما از نظر فاصله بین نشانگرها تفاوت‌هایی مشاهده شد و این نتیجه به دلیل زمینه ژنتیکی متفاوت (جمعیت‌های مکان‌یابی) قابل انتظار بود. نقشه پیوستگی ۲۳۱۳ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را پوشش داد که متوسط فاصله بین نشانگرها ۲۱/۰۲ سانتی‌مورگان به دست آمد (شکل ۲). فاصله بین نشانگرها در جدول ۵ آمده است. فاصله بین هیچ کدام از دو نشانگر از ۵۰ سانتی‌مورگان بیشتر نشد. در مواردی که فاصله های بیش از ۵۰ سانتی‌مورگان در جدول مشاهده می‌شود، حالتی است که QTL روی نشانگری بین دو نشانگر احاطه کننده قرار دارد. در مجموع ۳۲ فاصله واجد QTL شناسایی شد که کنترل ۸ صفت را بر عهده داشتند. از این تعداد ده QTL زیست توده، شش QTL روز تا گل‌دهی، دو QTL ارتفاع بوته، یک QTL طول خوشه، پنج QTL تعداد خوشه، دو QTL خروج خوشه

1- Likelihood Ratio

2- Thomson *et al.*

بود. QTLهای، qNP7 و qNP11 روی کروموزوم های ۷ و ۱۱ توانستند به ترتیب ۱۷/۸۸ و ۱۶/۵۴ درصد از تغییرات فنوتیپی مربوط به تعداد خوشه را کنترل کند. گزارش‌هایی مبتنی بر QTL های کنترل کننده تعداد خوشه روی کروموزوم‌های مشخص شده در این مطالعه وجود دارد. به عنوان مثال ماری و همکاران^۲ (۲۰۰۵)، ژوانگ و همکاران^۳ (۱۹۹۷)، زیائو و همکاران (۱۹۹۶) و کویایاشی و همکاران^۴ (۲۰۰۳) نیز QTLهای تعداد خوشه را روی کروموزوم ۲ ردیابی نمودند. در حالی که تامسون و همکاران (۲۰۰۳) روی کروموزوم ۷ (Ppl7.1) و هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) روی کروموزوم ۱ (qNop1-1) برای تعداد خوشه QTL ردیابی نمودند وجود تفاوت در نتایج به دست آمده در مطالعات مختلف بدلیل استفاده از نشانگرها و منابع ژنتیکی مختلفی است که در هر کدام از آنها برای مکان-یابی صفات استفاده شده است. همچنین مشابه QTL ردیابی شده روی کروموزوم ۱۱ در این مطالعه، یون و همکاران (۲۰۰۶) و برونرانی و همکاران (۲۰۰۲)، QTL هایی را ردیابی نمودند.

برای طول خروج خوشه از غلاف، دو QTL شناسایی شد که بر روی کروموزوم‌های ۷ و ۸ قرار داشتند. اثر افزایشی این QTL به ترتیب ۱/۵۲ و ۵/۴۸- سانتی متر بود. در مورد qEP8 آلل خزر باعث کاهش طول خروج خوشه از غلاف شد، در حالی که در خصوص qEP7 آلل غریب باعث افزایش طول خروج خوشه از غلاف شد. نوع عملکرد ژن در QTLهای qEP7 و qEP8 برای طول خروج خوشه از غلاف به ترتیب به صورت فوق غالبیت و غالبیت جزئی بود. برای طول خروج خوشه از غلاف نیز تنها یک QTL توسط هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) روی کروموزوم ۸ گزارش شد.

کروموزوم ۱ ردیابی نمودند. QTL ردیابی شده برای روز تا گل‌دهی روی کروموزوم ۲ در این مطالعه با QTL ردیابی شده در مطالعه تامسون و همکاران (۲۰۰۳)، Dth2.1، و مطالعه ایشیمارو و همکاران^۱ (۲۰۰۱ و ۲۰۰۳)، heading 2، مطابقت داشتند. همچنین QTLهای پیدا شده روی کروموزوم ۷ با QTLهای گزارش شده توسط ایشیمارو و همکاران (۲۰۰۱)، هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) مطابقت داشت (جدول ۶).

برای ارتفاع بوته دو QTL بر روی کروموزوم های ۳ و ۶ شناسایی شد که در آنها qPH3، غریب باعث افزایش و qPH7 باعث کاهش ارتفاع بوته شد. عمل qNA6 و qNA3 به ترتیب به صورت فوق غالبیت و غالبیت جزئی بود. این QTL ها مجموعاً ۲۱/۱۱ درصد از تغییرات فنوتیپی ارتفاع بوته را توجیه نمودند. هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲) و ایشیمارو و همکاران (۲۰۰۱) روی کروموزوم ۳ و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) روی کروموزوم ۶، مکان‌هایی را برای ارتفاع بوته گزارش نمودند.

برای طول خوشه تنها یک QTL روی کروموزوم ۱۲ و در جهت کاهش آن به اندازه ۳/۰۱ سانتی متر ردیابی شد. این QTL بزرگ اثر توانست به تنهایی ۲۲/۱۳ درصد از تغییرات طول خوشه را توجیه نماید. تنها QTL ردیابی شده برای طول خوشه در این مطالعه با QTL ردیابی شده در گزارش تامسون و همکاران (۵۲) مطابقت داشت.

پنج QTL کنترل کننده تعداد خوشه بر روی کروموزوم‌های ۱ (دو QTL)، ۲، ۷ و ۱۱ قرار داشتند و اثر افزایشی آنها از ۱/۳۵- تا ۱۹/۱۹ متغیر بود. به جز در مورد qNP2 که الل غریب باعث کاهش تعداد خوشه شد، در سایر QTLهای ردیابی شده الل‌های خزر باعث افزایش آن گردید. تنها عمل qNP1a به صورت فوق غالبیت بود و غالبیت در سایر QTLها به صورت جزئی

2- Marri *et al.*3- Zhuang *et al.*4- Kobayashi *et al.*1- Ishimaru *et al.*

از تنوع فنوتیپی بزرگ اثر برخوردار بودند. علاوه بر این QTL های $qBI1a$ ، $qBI1b$ ، $qBI2a$ ، $qBI10$ و $qBI11$ مربوط به زیست توده به ترتیب با LR برابر با ۲۱/۳۸، ۲۷/۲۶، ۲۲/۱۸، ۱۲/۹۶ و ۱۲/۵۷، اثر نسبتاً بزرگی داشتند و به ترتیب ۱۵/۸۸، ۱۵/۳۴، ۱۷/۵۵، ۱۴/۸۸ و ۱۷/۷۷ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه نمودند. سایر QTL های شناسایی شده کوچک اثر بوده و اثرات فنوتیپی کمتری را توجیه نمودند. تفاوت های معنی دار بین والدین از نظر صفات مورد مطالعه، تقریباً توانست تمامی QTL های بزرگ اثر و کوچک اثر را شناسایی نماید.

پاترسون و همکاران^۲ (۱۹۸۸)، زیانو و همکاران (۱۹۹۶) نشان دادند که صفات همبسته اغلب به وسیله QTL هایی کنترل می شوند که در نواحی مشابهی بر روی کروموزومها قرار دارند. چنین نتایجی برای زیست توده در این مطالعه نیز مشاهده شد. تعداد روز تا گل دهی، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه، عرض برگ پرچم و وزن دانه در بوته دارای همبستگی های معنی دار بودند. از بین QTL های شناسایی شده برای زیست توده، یک QTL روز تا گل دهی، دو QTL تعداد خوشه و چهار QTL وزن دانه در بوته را نیز کنترل نمودند. زیست توده همبستگی مثبت و معنی داری با تعداد روز تا گل دهی، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه، عرض برگ پرچم و وزن دانه در بوته داشت (جدول ۷). از آنجا که ژنوتیپ های دارای زیست توده بالا، تعداد روز تا گل دهی، تعداد خوشه، عرض برگ پرچم و وزن دانه در بوته بالاتری داشتند، همبستگی های فوق منطقی به نظر می رسد. زیست توده صفت بسیار پیچیده ای می باشد و صفات متعددی آنرا تحت تاثیر قرار می دهد. در اکثر موارد مورد بررسی جهت همبستگی ها با جهت اثر QTL های ردیابی شده مطابقت داشت. نتایج به دست آمده در این بررسی اثرات پلیوتروپی یا پیوستگی بین ژن های کنترل کننده صفات مورد بررسی

تنها یک QTL برای عرض برگ پرچم روی کروموزوم ۷ و در جهت کاهش آن به اندازه ۰/۱۴ سانتی متر ردیابی شد. این QTL بزرگ اثر توانست به تنهایی ۲۰/۳۲ درصد از تغییرات عرض برگ پرچم را توجیه نماید. نوع عملکرد ژن در $qWLF7$ به صورت غالبیت جزئی بود. مطالعات زیادی از مطابقت QTL های ردیابی شده برای وزن دانه در این مطالعه با سایر محققان وجود دارد به طوری که هیتالمانی و همکاران (۲۰۰۲)، لی و همکاران (۱۹۹۵ و ۱۹۹۶)، ماری و همکاران (۲۰۰۵) و تامسون و همکاران (۲۰۰۳) روی کروموزوم ۳، یون و همکاران (۲۰۰۲)، ماری و همکاران (۲۰۰۵)، لی و همکاران (۱۹۹۵)، ژوانگ و همکاران (۱۹۹۷)، زیانو و همکاران (۱۹۹۶) روی کروموزوم ۲، یون و همکاران (۲۰۰۶) روی کروموزوم ۱۱، QTL های مشابه را ردیابی نمودند.

برای وزن دانه در بوته، پنج QTL ردیابی شد که بر روی کروموزوم های ۱ (دو مورد)، ۲ (دو مورد) و ۱۱ قرار داشتند. اثر افزایشی این QTL ها از ۳/۵۵- تا ۲۵/۳۲ گرم بود. دو QTL از پنج QTL شناسایی شده ($qWP11b$ و $qWP2a$) آلل های خزر باعث افزایش وزن دانه در بوته شدند، در حالی که در خصوص سایر QTL های ردیابی شده آلل های غریب باعث کاهش وزن دانه در بوته شدند. در مورد QTL های کروموزوم دو عمل ژن به صورت فوق غالبیت بود.

لین و همکاران (۱۹۹۶) نشان دادند که اگر یک QTL بتواند تنوع بیشتری را نسبت به سایر QTL های مکان یابی شده برای یک صفت نشان دهد و مقیاس لود^۱ بیشتری از سایر QTL ها داشته باشد، بهتر است آن را به عنوان یک مکان ژنی اصلی یا یک ژن بزرگ اثر کنترل کننده صفت تلقی کرد و QTL های $qHD1b$ ، $qWP1$ ، $qWFL7$ ، $qDWS-8$ ، $qNP2$ ، $qPL12$ ، $qWP11a$ و $qWP11b$ به ترتیب با تبیین ۲۶/۱۴، ۲۲/۱۳، ۲۰/۳۲، ۲۱/۲۲، ۲۱/۲۲ و ۲۱/۷۶ درصد

جدول ۶-مقایسه QTL های شناسایی شده در این مطالعه با مطالعات پیشین

زیست توده		
کروموزوم	QTL شناسایی شده در این مطالعه	QTL شناسایی شده در مطالعات پیشین
۱	<i>qB11a, qB11b, qB11c</i>	qBMC1-1 and qBMC1-2 (Hittalmani et al. 2003)
عملکرد بوته		
۱	<i>qWP1</i>	qTGW1-1, qTGW1-2 and aTGW1-3 (Hittalmani et al. 2003); GRYLD (Li et al. 1997); <i>yl1.1</i> (Marri et al. 2005 and Xiao et al. 1998); <i>gw1.1</i> (Thomsom et al. 2003)
۲	<i>qWP2a, qWP2b</i>	<i>tgw2</i> (Yoon et al. 2006); <i>gw2.1, gw2.2 and gw2.3</i> (Marri et al. 2005); GW (Li et al. 1998); <i>gw2.1</i> (Yu et al. 1997); <i>tgwt</i> (Zhuang et al. 1997); GW (Yoshida et al. 2002); <i>kw2-2</i> (Gao et al. 2002); <i>gw2.1</i>
۱۱	<i>qWP11a, qWP11b</i>	<i>yl1.1</i> (Marri et al. 2005); (GRYLDPPL (Zauang et al. 1997; Li et al. 1997 and Xiao et al. 1996); <i>yd2</i> (Yoon et al. 2006)
تعداد روز تا گل دهی		
۱	<i>qHD1a, qHD1a</i>	qHDD1-1 (Hittalmani et al. 2003); <i>dth1.1</i> and <i>dth1.2</i> (Thomsom et al. 2003)
۲	<i>qHD2</i>	<i>Dth2.1</i> (Thomsom et al. 2003); heading1 (Ishimaru et al. 2001)
۷	<i>qHD7a, qHD7b</i>	qHDD7-1 (Hittalmani et al. 2003); <i>dth7.1</i> (Thomsom et al. 2003); heading7 (Ishimaru et al. 2001)
ارتفاع بوته		
۳	<i>qPH3</i>	qPHT3-1 and qPHT3-2 (Hittalmani et al. 2003); height (Ishimaru et al. 2001)
۶	<i>qPH3</i>	<i>Ph6.1</i> (Thomsom et al. 2003)
طول خوشه		
۱۲	<i>qPL12</i>	<i>Pl12.1</i> (Thomsom et al. 2003)
تعداد خوشه		
۱	<i>qNP1a, qNP1b</i>	qNOP1-1 (Hittalmani et al. 2003)
۲	<i>qNP2</i>	<i>np2.1</i> and <i>np2.2</i> (Marri et al. 2005); <i>tns2</i> Zhaung wt al. 1997); PNNB (Zhaung wt al. 1997, Xiao et al. 1996. and Kobayashi et al. 2003)
۷	<i>qNP7</i>	<i>Pp17.1</i> (Thomsom et al. 2003)
۱۱	<i>qNP11</i>	<i>pn11</i> (Yoon et al. 2006); PNR11-1 and PNR11-2 (Brondani et al. 2002)
طول خروج خوشه از غلاف		
۸	<i>qEP7</i>	qPEN8-1 (Hittalmani et al. 2003)

جدول ۷- ماتریس ضرایب همبستگی بین صفات زراعی مورد مطالعه در جمعیت غریب × خزر

خروج خوشه از غلاف	طول خوشه	تعداد روز تا گل‌دهی	عرض برگ پرچم	ارتفاع بوته	تعداد خوشه	وزن دانه بوته	زیست توده	
							۱	زیست توده
						۱	۰/۵۶۷**	وزن دانه بوته
					۱	۰/۷۵۰**	۰/۶۵۵**	تعداد خوشه
				۱	۰/۲۰۵**	۰/۲۹۵**	۰/۲۹۳**	ارتفاع بوته
			۱	-۰/۰۳۸ ^{ns}	۰/۰۴۹ ^{ns}	۰/۰۹۹ ^{ns}	۰/۱۵۳*	عرض برگ پرچم
		۱	۰/۰۲۱ ^{ns}	-۰/۰۶۴ ^{ns}	-۰/۱۰۲ ^{ns}	-۰/۰۸۰ ^{ns}	۰/۲۹۹**	تعداد روز تا گل‌دهی
	۱	۰/۱۷۳*	۰/۱۱۱ ^{ns}	۰/۲۰۶**	۰/۲۵۳**	۰/۳۲۶**	۰/۲۳۸**	طول خوشه
۱	۰/۰۹۹ ^{ns}	-۰/۲۷۸**	-۰/۰۶۷	۰/۲۹۵**	۰/۱۸۵*	۰/۳۸۳**	۰/۰۸۱ ^{ns}	خروج خوشه از غلاف

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱٪ و ^{ns} غیر معنی‌دار

مکان یابی صفات زراعی، نشان داد که QTLهای qWFL7، qDWS-8، qNP2، qPL12، qHD1b و qWP1، qWP11a و qWP11b بزرگ اثر بوده و به ترتیب با تبیین ۲۶/۱۴، ۲۲/۱۳، ۲۱/۱۶، ۲۰/۳۲، ۲۱/۲۲، ۲۱/۲۲ و ۲۱/۷۶ درصد از تنوع فنوتیپی اثر بزرگی روی توجیه صفات مرتبط داشتند. بنابراین می‌توان از نشانگرهای مرتبط با آن‌ها برای انتخاب بهترین افراد برای رسیدن به لاین‌های مطلوب و پرمحصول استفاده نمود.

مقایسه نتایج روش‌های مورد بررسی نشان داد که انتخاب برای برخی از QTLهای ردیابی شده مانند qHD1b می‌تواند به دستیابی به ارقام زودرس کمک کند. از طرفی معنی‌دار نبودن اثرات افزایشی برای برخی از صفاتی که برای آنها QTLهای بزرگ اثر با اثرات افزایشی زیاد شناسایی شد، نشان داد که با تجزیه بلوک‌های ژنی با استفاده از نشانگرهای مولکولی و مکان‌یابی صفات کمی می‌توان به برخی از اطلاعاتی که از روش‌های کلاسیک قادر به یافتن آنها نبوده، امکان پذیر می‌گردد.

را مورد تأیید قرار داد. نتایج مشابهی برای وزن دانه در بوته نیز مشاهده شد. وزن دانه در بوته و ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه و طول خروج خوشه از غلاف دارای همبستگی‌های مثبت و معنی‌دار بودند. از بین QTLهای شناسایی شده برای وزن دانه در بوته، چهار QTL زیست توده، یک QTL روز تا گل‌دهی و یک QTL تعداد خوشه را نیز کنترل نمودند.

به نظر می‌رسد با توجه به این که تعداد ژن‌های محاسبه شده از روش تجزیه میانگین نسل‌ها برای زیست توده و تعداد خوشه با تعداد QTLهای بزرگ و نسبتاً بزرگ اثر ردیابی شده برابر است، به توان از روی تعداد QTLهای بزرگ و نسبتاً بزرگ اثر تعداد ژن‌های کنترل‌کننده صفات را تخمین زد. با این حال این مورد برای برخی از صفات صادق نبود یکی از دلایل آن می‌تواند نداشتن تعداد افراد و نشانگرهای زیاد در این مطالعه باشد. تعداد QTLهای ردیابی شده برای تعداد روز تا گل‌دهی بیشتر از تعداد ژن‌های ردیابی شده در روش تجزیه میانگین نسل‌ها بود که دلیل آن ردیابی تعداد زیاد QTLهای کوچک اثر پیدا شده می‌باشد که روش‌های کلاسیک قادر به شناسایی آنها نبودند.

سپاس‌گزاری
 بدین وسیله از همکاران بخش اصلاح و تهیه بذر
 موسسه تحقیقات برنج کشور، کارشناسان گروه تولیدات
 گیاهی دانشگاه گنبد و سرکار خانم دکتر عاطفه صبوری
 استادیار دانشگاه گیلان به خاطر همکاری های بسیار
 خوب آنها در جهت اجرای این پژوهش قدردانی می-
 گردد.

منابع

۱. احمدی، م. ر. ۱۳۷۱. ارزیابی صفات کمی در اصلاح نباتات (ترجمه). وزارت کشاورزی، سازمان تحقیقات کشاورزی، نشریه (۵): ۷۴.
۲. باقی زاده، ا.، طالعی، ع. ر.، نقوی، م. ر. و حاجی رضایی، م. ۱۳۸۷. برآورد وراثت پذیری و ژن های کنترل کننده عملکرد دانه و برخی از صفات مرتبط با آن در تلاقی ارقام افضل با رادیکال جو. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، ۴۳: ۵۷-۶۳.
۳. حسینی، م.، هنرنژاد، ر. و ترنگ، ع. ر. ۱۳۸۴. برآورد اثر ژن ها و ترکیب پذیری برخی از صفات کمی برنج به روش دای آلل. ۱۳۸۴، ۲: ۳۶-۳۲.
۴. رحیم سروش، ح. و مومنی، ع. ۱۳۸۵. تجزیه ساختار ژنتیکی برخی صفات مهم زراعی در برنج با استفاده از تجزیه لاین × تستر. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، ۱۰: ۱۷۷-۱۸۶.
۵. شوشی دزفولی، آ. ع. و هنرنژاد، ر. ۱۳۸۴. تعیین عمل ژن ها و وراثت پذیری بعضی از صفات مرتبط با کیفیت برنج با استفاده از تجزیه و تحلیل گرافیکی دای آلل. مجله علوم کشاورزی ایران، ۳۶: ۸۱۳-۸۱۸.
۶. صبوری، ح. ۱۳۸۸. مکان‌یابی QTLهای خصوصیات جوانه‌زنی در برنج با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره تحت شرایط شور. مجله زیست‌شناسی، در دست چاپ.
۷. صبوری، ح. صبوری، ع. نحوی، م. دادرس، ا. و کاتوزی، م. ۱۳۸۷. مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده محتوای کلروفیل برگ در مراحل گیاهچه و زایشی تحت تنش شوری در برنج. مجله ژنتیک نوین، ۳: ۲۱-۳۰.
۸. قنادها، م. ۱۳۷۷. مطالعه نحوه توارث طول دوره کمون در چهار رقم گندم نسبت به زنگ زرد. مجله علوم کشاورزی ایران، ۱: ۵۳-۷۱.
۹. مومنی، ع. ۱۳۷۴. بررسی قابلیت ترکیب پذیری، نوع عمل ژن و بررسی هم‌بستگی‌ها برای صفات مهم زراعی در ارقام مختلف برنج. پایان‌نامه کارشناسی ارشد اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران، ۱۶۵ ص.
۱۰. هنرنژاد، ر. ۱۳۸۶. برآورد پارامترهای ژنتیکی در برنج با استفاده از روش‌های مختلف دای آلل گریفینگ. علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، ۴۱: ۲۴۷-۲۵۷.

۱۱. هنرنژاد، ر. ۱۳۷۵. برآورد اثر ژن ها و ترکیب پذیری برخی از صفات برنج به روش دای آلل، مجله علوم کشاورزی ایران، ۲۷: ۴۵-۵۷.

۱۲. هنرنژاد، ر. و ترنگ، ع. ل. ۱۳۸۰. بررسی اثر ژن ها در کنترل صفات کمی برنج، ۳۲: ۲۶۳-۲۷۳.

13. Basten, C.J., Weir, B.S., and Zeng, Z.B. 2001. QTL Cartographer: A reference manual and tutorial for QTL mapping. North Carolina State University. USA.
14. Bjarko, M.E., and Line, R.F. 1988. Heritability and number of genes controlling leaf rust resistance of four cultivar of wheat. *Phytopathology*, 78: 457-461.
15. Brondani, C., Rangel, P.H.N., Brondani, R.P.V., and Ferreira, M.E. 2002. QTL mapping and introgression of yield-related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa*) using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 1192-1203.
16. Chen, X., Temnykh, Xu, S.Y., Cho, Y.G., and McCouch, S.R. 1997. Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 553-567.
17. Dhaliwal, T.S., and Sharma, H.L. 1990. Combining ability and maternal effects for agronomic and grain characters of rice. *Rice Abstracts*, 27: 122-128.
18. Ehdaie, B., and Weines, J.G. 1994. Genetic analysis of carbon isotope discrimination and agronomic characters in a bread wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 88: 1023-1028.
19. Falconer, D.S., and Mackay, F.C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, England, 438 p.
20. Hittalmani, S., Shashidhar, H.E., Bagali, P.G., Huang, N., Sidhu, J.S., Singh, V.P., and Khush, G.S. 2002. Molecular mapping of quantitative trait loci for plant growth, yield and yield related traits across three diverse locations in a doubled haploid rice population. *Euphytica*, 125: 207-214.
21. Hayman, B.L. 1960. Maximum likelihood estimation of genetic components of variation. *Biometrics*, 16: 369-381.
22. International Rice Research Institute. 1997. *Rice Facts*. IRRI, Los Banos, Laguna, Manila, Philippines, 229 p.
23. Ishimaru, K., Yano, M., Aoki, N., Ono, K., Hirose, T., Lin, S.Y., Monna, L., Sasaki, T., and Ohsugi, R. 2001. Toward the mapping of physiological and agronomic characters on rice function map: QTL analysis and comparison between QTLs and expressed sequence tags. *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 793-800.
24. Ishimaru, K., 2003. Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function. *Plant Physiology*, 133: 1083-1090.

25. Kaushik, R.P., and Sharma, K.D. 1988. Gene action and combining ability for yield and its component characters in rice under cold stress conditions. *Oryza*, 25: 1-9.
26. Kearsy, M.J. and Pooni. H.S. 1996. *The Genetical Analysis of Quantitative Trait*. Chapman and Hall, Inc., London, 400 p.
27. Ketata, H., Edwards, L.H. and Smith, E.L. 1976. Inheritance of eight agronomic characters in a winter wheat crosses. *Crop Science*, 16: 19-22.
28. Kang, M.S. 1994. *Applied Quantitative Genetics*. Baton Rouge, USA. 267 p.
29. Kobayashi S, Fukuta, Y. Morita, S. Sato, T. Osaki, and M. Khush. G.S. 2003. Quantitative trait loci affecting flag leaf development in rice (*Oryza sativa* L.). *Breeding Science*, 53: 255-262
30. Kosambi, D.D. 1944. The estimation of map distances from recombination values. *Annals Eugen*, 12: 172-175.
31. Lander, E.S., and Botstein, D. 1989. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121: 185-199.
32. Li, Z., Pinson, S.R.M., Stansel, J.W., and Park, W.D. 1995. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 91: 374-381.
33. Li, Z., Pinson, S.R.M., Park, W.D., Paterson, A.H., and Stansel, J.W. 1996. Mapping of quantitative trait loci and quantitative-trait-modifying factors affecting three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). In: Khush, G.S. (ed.). *Rice Genetic III*. IRRI, Manila, Philippines.
34. Lin, H.X., Qian, H.R., Zhuang, J.Y., Lu, J., Min, S.K., Xiong, Z.M., Huang N., and Zheng K.L. 1996. RFLP mapping of QTLs for yield and related characters in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 920-927.
35. Marri, P. R., Sarla, N., Reddy, L. V., and Siddiq, E.A. 2005. Identification and mapping of yield and yield related QTLs from an Indian accession of *Oryza rufipogon*. *BMC Genetic*, 6: 33-47.
36. McCouch, S.R., Teytelman, L., Xu, Y., Lobos, K., Clare, K., and Walton, M. 2002. Development of 2243 new SSR markers for rice by the international rice icosatellite initiative. *Proceeding, First International Rice Congress*. China, pp: 150-152.
37. Manly, K.F., and Olson, J.M. 1999. Overview of QTL mapping software and introduction to map manager QTX. *Mammalian Genome*, 10: 327-334.
38. Maclean, G.L., Dawe, D.C., Hardy, B., and Hettel, G.P. 2002. *Rice Almanac*. Source Book for the Most Important Economic Activity on Earth. International Rice Research Institute Publishing., Metro Manila, Philippines, 181 p.
39. Mather, K., and Jinks, J.L. 1982. *Biometrical Genetics: The Study of Continuous Variation*. Chapman and Hall publishing, London, 161 p.

40. Mather, K., and Jinks, J.L. 1985. Biometrical Genetics. Chapman and Hall. London, P. 125-133
41. Narayana, K.K., and Rangasamy, S.R. 1991. Genetic Analysis for Salt Tolerance in Rice. Rice genetics II. IRRI. Manila. Philippines. 173-176.
42. Paterson, A.H., Lander, E.S., Hewitt, J.D., Paterson, S., Lincoln S.E., and Tanksley, S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete RFLP linkage map. Nature, 335: 721-726.
43. Sabouri, H., Rezai, A., Moumeni, A., Kavousi, M., Katouzi M., and Sabouri, A. 2009a QTLs mapping of physiological traits related to salt tolerance at young seedling rice (*Oryza sativa* L.); *Biologia Plantarum*, 53(4): 657-662
44. Sabouri, H., and Biabani, A. 2009b. Toward the mapping of agronomic characters on a rice genetic map: Quantitative Trait Loci analysis under saline condition. *Biotechnology*, 8: 144-149.
45. Sabouri, H., Sabouri, A., and Dadras, A.R. 2009c. Genetic dissection of biomass production and partitioning with grain yield and yield traits in *indica-indica* crosses of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Australian Journal of crop Science*, 3:155-166.
46. Sabouri, H. 2009d. QTL detection on rice grain quality Traits by microsatellite markers using an *indica* rice (*Oryza Sativa* L.) combination. *Journal of Genetics*, 88(1): 81-88.
47. Sabouri, H. and Sabouri, A. 2009e. New evidence of QTLs attributed to salinity tolerance in rice. *African Journal of Biotechnology*, 7: 4376-4383.
48. Sabouri, H., and M. Nahvi. 2009f. Identification of major and minor genes for heading date in *indica* × *indica* crosses of rice (*Oryza Sativa* L.). *International Journal of Plant Production*, 3: 1735-1745.
49. SAS Institute Inc. 2009. SAS/STAT® 9.2. User's Guide, Second Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. Cary, NC. USA. 785 p.
50. Saghai Maroof, M.A., Biyashev, R.M., Yang, G.P., Zhang Q., and Allard, R.W. 1994. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barely species diversity, chromosomal location, and population dynamics. *Proc. Nati. Acad. Of Sci, USA*. 91: 5466-5570
51. Temnykh, S., Park, W.D., Ayres, N., Cartinhour, S., Hauck, N., Lipovich, L., Cho, Y.G., Ishii, T., and McCouch, S.R. 2000. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 100: 697-712.
52. Thomson M.J., Tai, T.H., McClung, A.M., Lai, X.H., Hinga, M.E., Lobo, K.B., Xu, Y. Martínez, R., and McCouch, S.R. 2003. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theoretical and Applied Genetics*, 107: 479-493.

53. Vijayakumar, S.B., Kulkarni, R.S., Niranjana, M., and Nurthy, N. 1996. Triple test cross analysis in rice. *Indian J. Genetic and Plant Breeding*, 56: 119-122.
54. Verma, P.K., Katoch, P.C., and Kaushik, R.P. 1994. Genetics of harvest index and grain characters liminating and allowing the inadequacy of testers using selfing generation of triple test cross in rice. *Annals of Biology*, 10: 216-222.
55. Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *Agronomy Journal*, 44: 427-430.
56. Wu, S.T., Hsu, T.H., Sung, H., and Theeng, F.S. 1986. Effect of selection on hybrid rice populations in the first crop season and at different locations. II. Correlations and heritability values for agronomic characters in the F₂. *Journal of Agriculture and Forestry*, 34:77-88.
57. Wu, P., Zhang, G., and Huang, N. 1996. Identification of QTLs controlling quantitative characters in rice using RFLP markers. *Euphytica*, 89: 349-354.
58. Xiao, J., Li, J., Yuan, L., and Tanksley, S.D. 1996. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 230-244.
59. Yoon, D.B., Kang, K.H., Kim, H.J., Ju, H.G., Kwon, S.J., Suh, J.P., Jeong, O.Y., and Ahn, S.N. 2006. Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and the *O. sativa* japonica cultivar Hwaseongbyeo. *Theoretical and Applied Genetics*, 112: 1052-1062.
60. Yu, S.B., Li, J.X., Xu, C.G., Tan, Y.F., Li, X.H., and Zhang, Q. 2002. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 619-625.
61. Zhu, L., Lu, C., Li, P., Shen, L., Xu, Y., He, P., and Chen, Y. 1996. Using doubled haploid populations of rice for quantitative trait locus mapping. In: Khush, G.S. (ed.). *Rice Genetic III*. IRRI, Manila, Philippines, 1028 p.
62. Zhuang, J.Y., Lin, H.X., Lu, J., Qian, H.R., Hittalmani, S., Huang N., and Zheng. K.L. 1997. Analysis of QTL×environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 799-808.