دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی

"مقاله پژوهشی"

شناسایی QTLها و برهمکنش آن‌ها با محیط برای صفات کیفیت ظاهری برنج با استفاده از دو جمعیت لاین خالص نوترکیب برنج

حسین رحیم سروش[۱]، مریم حسینی چالشتری[۲]، فرهاد نظریان فیروزابادی[۳]، احمد اسماعیلی[۴] و علی‌اکبر عبادی[۵]

۱- دانشجوی دکتری، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم آباد، ایران، گروه زراعت و اصلاح نباتات
۲- استادیار پژوهش، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران، موسسه تحقیقات برنج کشور، (نویسنده مسوول: mhkhossieni@gmail.com)
۳ و ۴- استاد و دانشیار، دانشگاه لرستان، خرم آباد، ایران، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی
۵- استادیار پژوهش، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران، موسسه تحقیقات برنج کشور
تاریخ دریافت: ۹۸/۱۱/۱۱ تاریخ پذیرش: ۹۹/۵/۱۱
صفحه: ۱۶۱ تا ۱۷۶

چکیده

صفات ظاهری دانه برنج بر ترجیح مصرف‌کنندگان و پذیرش بازار تاثیر می‌گذارند و برنج‌های دانه بلند در بازارهای بین‌المللی دارای مشتری زیادی هستند. به‌منظور تعیین مکان‌های ژنی کنترل‌کننده طول، عرض و نسبت طول به عرض (شکل) دانه برنج و برهمکنش آن‌ها با محیط، آزمایشی بر روی دو مجموعه لاین خالص نوترکیب از دو جمعیت برنج حاصل از تلاقی IR/ علی‌کاظمی (ALIR) و صالح/ علی‌کاظمی (ALSA) انجام شد. تیمارهای هر جمعیت RIL به‌همراه پنج رقم شاهد در قالب طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۵ تکرار در دو منطقه رشت و تنکابن در شمال ایران ارزیابی شدند. نقشه پیوستگی هر دو جمعیت با استفاده از ۸۷ نشانگر ریزماهواره (SSR) چندشکل، ۱۳۵۶ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را با فاصله متوسط ۱۵/۵۸ سانتی‌مورگان بین نشانگرها پوشش داد. در این تحقیق در مجموع ۱۳ QTL اصلی و ده جفت QTL اپیستاتیک برای سه صفت مذکور شناسایی گردید که شامل هفت QTL اصلی و پنج جفت QTL اپیستاتیک برای جمعیت ALIR و شش QTL اصلی و پنج جفت QTL اپیستاتیک برای جمعیت ALSA بودند. دو مکان ژنی qRGL4 (1.1) و qSGL5 (1.01) با اثر افزایشی مثبت و بیشترین واریانس فنوتیپی توجیه‌شده به‌ترتیب به‌مقدار ۲۵/۲ و ۱۸/٤ درصد، باعث افزایش طول دانه شدند. دو خوشه QTL روی کروموزوم سه شناسایی شدند که با دارابودن آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی در کنترل هر سه صفت ارزیابی‌شده در دو جمعیت موثر بودند. سومین خوشه QTL روی کروموزوم هفت (qGW7 و qGSh7) برای عرض دانه و شکل دانه در جمعیت ALIR مشخص گردید. بنابراین می‌توان گفت که QTLهای هر خوشه یا به‌شدت پیوسته بوده و یا دارای اثرات پلیوتروپیک با تأثیر قابل توجه در کنترل صفات APQ برنج بودند. در این تحقیق در مجموع ده جفت QTL اپیستاتیک شامل پنج جفت برای هر جمعیت برای سه صفت شناسایی گردید. اثرات اپیستاتیک در جمعیت ALIR عمدتا تحت تاثیر QTLهای اصلی معنی‌دار (۸۰ درصد) بیان شدند. در حالی‌که اثرات اپیستازی در جمعیت ALSA بیشتر توسط QTLهای غیرمعنی‌دار (٦۰ درصد) بروز یافتند. سهم واریانس فنوتیپی توجیه‌شده QTLهای اصلی در کنترل ژنتیکی صفات کیفیت ظاهری دانه بیشتر از QTLهای اپیستاتیک بود. بررسی برهمکنش QTL با محیط نشان داد که فقط یک QTL اصلی دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط بود، درحالی‌که هیچ‌یک از جفت QTLهای اپیستازی دارای برهمکنش افزایشی× افزایشی معنی‌دار با محیط نبودند. مکان‌های ژنی مطلوب و نشانگرهای پیوسته این تحقیق می‌توانند بعد از ریز نقشه‌یابی و اعتبارسنجی، در برنامه به‌نژادی برای بهبود کیفیت ظاهری دانه برنج استفاده شوند.

واژه‌های کلیدی: برنج، اپیستازی،محیط، شکل دانه، QTL

مقدمه

برنج (*Oryza sativa* L.) یک محصول زراعی بسیار مهم در جهان است که غذای اصلی۶۰٪ مردم جهان را تامین می‌کند (۳۰،۸). در دهه‌های گذشته تمرکز برای افزایش عملکرد برنج در جهان بسیار مورد توجه قرار گرفته است. در سال‌های اخیر نیز توجه به کیفیت پخت در کنار عملکرد مدنظر قرار گرفته است (۲۸). علاوه‌براین، با بهبود سطح استاندارد زندگی، بهبود کیفیت دانه برنج[۱] به‌طور فزاینده‌ای از طرف مصرف‌کنندگان تقاضا شده است و به یکی از اولویت‌های اصلی مورد توجه اصلاح‌گران و ژنتیک‌دانان واقع شده است (۱۵).

کیفیت برنج شامل کیفیت ظاهری، کیفیت تبدیل، کیفیت غذایی و کیفیت پخت و خوراک است (۹). کیفیت ظاهری و کیفیت پخت و خوراک بیشتر مورد توجه مصرف‌کنندگان قرار گرفتند. کیفیت ظاهری دانه برنج سفید یا کیفیت بازارپسندی عمدتاً شامل طول دانه، عرض دانه، شکل دانه، شفافیت دانه و گچی‌بودن دانه می‌باشد. دانه‌های برنج از نظر طول (میلی‌متر) به دانه‌های خیلی‌بلند (بیش از ۷/۵)، بلند (۷/۵-۶/۶۱)، متوسط (۶/۶-۵/۵۱) و کوتاه (۵/۵ میلی‌متر و کمتر) تقسیم می‌شوند. شکل دانه از طریق نسبت طول به عرض دانه تعیین می‌شود. چنانچه این نسبت بیش از ۳ باشد، شکل دانه قلمی نامیده می‌شود. اگر نسبت طول به عرض دانه بین ۲ تا ۳ باشد، شکل دانه متوسط و در صورتی‌که ۲ یا کمتر از ۲ باشد، شکل دانه گرد نامیده می‌شود. اهمیت اندازه و شکل دانه در نزد مصرف‌کنندگان مختلف، متفاوت است. به‌طور کلی مصرف‌کنندگان شبه قاره هند، برنج‌های دانه بلند را ترجیح

1- Rice seed quality

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]
[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

می‌دهند ولی در جنوب شرقی آسیا تقاضا برای برنج‌های دانه متوسط و نسبتاً بلند زیاد است. در مناطق گرم نیز مصرف ارقام برنج دانه کوتاه متداول است. بااین‌حال در بازارهای بین‌المللی تقاضای زیادی برای برنج‌های دانه بلند وجود دارد (۱۷).

در برنامه‌های به‌نژادی برنج، خصوصیات کیفیت ظاهری برنج ازجمله طول دانه، عرض دانه و شکل دانه در ارزیابی وزن دانه و عملکرد دانه قابل توجه و حائز اهمیت می‌باشند. بنابراین، تعیین ساختار ژنتیکی این صفات، برای اصلاح ارقام با عملکرد و کیفیت بالا، بسیار مهم است (۳۱). در ایران برنج دومین محصول راهبردی بعد از گندم است و مصرف‌کنندگان و کشاورزان به‌خاطر سلیقه و قیمت بازار، برنج دانه بلند با شکل یکنواخت و اندوسپرم شفاف را ترجیح می‌دهند. بنابراین صفات کیفی ظاهری در برنامه اصلاح برنج برای بهبود ارقام با عملکرد بالا و کیفیت دانه مطلوب مورد توجه هستند.

اکثر خصوصیات کیفیت دانه به‌صورت کمی به ارث می‌رسند و برای اصلاح گران نبات مشکل است که با استفاده از روش‌های به‌نژادی متداول به‌دلیل هزینه زیاد و زمان‌بربودن، انتخاب صفات کیفی را انجام دهند (۲۹). با توسعه ژنومیکس کاربردی و فناوری نشانگرهای مولکولی، QTL[1]های زیادی برای صفات کیفیت برنج با استفاده از راهبردهای مختلف نقشه‌یابی و جمعیت‌های متفاوت مکان‌یابی شده‌اند (۴،۱). صبوری و همکاران (۱۸) به‌منظور بررسی ساختار ژنتیکی و مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده خصوصیات ظاهری دانه برنج، از ۹۶ لاین اینبرد نوترکیب (نسل هشتم) حاصل از تلاقی ارقام عنبربو × سپیدرود به‌روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب استفاده کردند. نقشه ژنتیکی حاصل با تعداد کل ۳۸۷ نشانگر، ۱۹۵۰سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را پوشش داد. برای طول دانه سه QTL روی کروموزوم‌های یک و دو (دوQTL)، برای عرض دانه تنها یک QTL روی کروموزوم یک و برای شکل دانه برنج سفید دو QTL روی کروموزوم‌های دو و ده شناسایی شدند که در مجموع بیش از ۴۷/۱۴، ۱۰/۱۰ و ۳۶/۳ درصد از واریانس فنوتیپی را به‌ترتیب برای طول، عرض و شکل دانه توجیه کردند. آلل‌های والد عنبربو باعث کاهش طول دانه و افزایش عرض دانه و آلل‌های والد سپیدرود سبب افزایش شکل دانه شدند.

یان و همکاران (۲۴) تجزیه QTL را به‌روش مکان‌یابی فاصله‌ای برای خصوصیات کیفیت ظاهری دانه برنج در تعداد ۲۳۷ لاین از یک جمعیت RIL حاصل از تلاقی ژوگوکیاندائو (ZGX) و هیاهی ۳ (HH3) انجام دادند و برای طول دانه چهار QTL روی کروموزوم‌های یک، هشت، نه و ده، برای عرض دانه شش QTL روی کروموزوم‌های دو، سه، چهار، ده و یازده (دو مورد) و برای شکل دانه نیز تعداد شش QTL روی کروموزوم‌های دو، سه، پنج، ده (دو مورد) و یازده مکان‌یابی کردند. دامنه تغییرات واریانس فنوتیپی توجیه‌شده برای QTLهای این صفات در سال ۲۰۰۹ از ۳/۸۸ درصد (qGL8) تا ۱۷/۶۵درصد (qGL10) برای طول دانه و در سال ۲۰۱۰ از ۳/۴۷ درصد برای نسبت طول به عرض دانه (qLWR5) تا ۲۷/۹۹ درصد برای طول دانه (qGL10) متغیر بود.

برهمکنش QTL × محیط نقش مهمی در سازگاری با محیط‌های در حال تغییر و حفظ تنوع ژنتیکی در جمعیت دارد. این برهمکنش به‌ویژه درگیاهان خودگشن به‌طور قابل توجهی بالا است (۲۳). در اصلاح‌نبات، تعیین QTLهای پایدار که در محیط‌های مختلف بیان شوند، مهم است و مطالعات گسترده و قوی در مورد اثرات متقابل QTL × محیط همچنان مورد نیاز است (۲۳). به‌علاوه مطالعه و ارزیابی کیفیت دانه بخاطر اثرات اپیستازی، اثرات محیطی و ماهیت تریپلوئید آندوسپرم، پیچیده‌تر و حائز اهمیت است (۲۹).

حسینی و همکاران (۶) QTLهای اصلی و اپیستاتیک و برهمکنش آن‌ها را با محیط برای خصوصیات کیفیت ظاهری دانه برنج در جمعیت Neda × هاشمی در طی دو سال به‌روش مشابه تحقیق حاضر مطالعه کردند. آن‌ها برای طول، عرض و شکل دانه به‌ترتیب دو، سه و سه QTL توضیح تنوع فنوتیپی ۱۰/۳، ۱۵/۶ و ۱۲/۸ درصد روی کروموزوم‌های یک تا پنج شناسایی کردند. برهمکنش QTL در محیط فقط برای عرض دانه (qGW5-2) با واریانس فنوتیپی تبیین‌شده ۱/۷۲ معنی‌دار شد. در این جمعیت هیچ QTL اپیستاتیکی برای طول دانه معنی‌دار نشد. ولی دو جفت QTL اپیستاتیک برای عرض دانه شناسایی شدند که یک جفت از آن (qGW6/qGW10) با واریانس۱/۲۴ درصد باعث کاهش عرض دانه (۰/۰۳۴- میلی‌متر) و یک جفت دیگر با واریانس۱/۲۴ درصد و انتقال آلل‌های والد هاشمی سبب افزایش این صفت (۰/۰۲۴ میلی‌متر) شدند. برای شکل دانه نیز دو جفت QTL اپیستاتیک شناسایی شد که یک جفت آن (qLWR5/qLWR12) باعث کاهش این صفت (۰/۸۵۴-) و یک جفت دیگر (qLWR2/qLWR3) باعث افزایش آن (۱/۴۳) شدند. در این مطالعه، فقط دو اثر اپیستازی در محیط برای صفات عرض دانه (qGW5-2/qGW3) و شکل دانه (qLWR2/qLWR3) معنی‌دار شدند که به‌ترتیب با تبیین ۰/۴۱ و ۰/۲ درصد از واریانس فنوتیپی و انتقال آلل‌های هاشمی موجب افزایش این صفات شدند.

اگرچه مطالعات فراوانی در این خصوص انجام شده است، ولی به‌دلیل اهمیت کیفیت ظاهری دانه در پذیرش یک رقم جدید توسط مصرف‌کنندگان ایرانی از دو جمعیت حاصل از تلاقی ارقام محلی و اصلاح‌شده و محلی و رقم خارجی برای شناسایی QTLهای کنترل‌کننده این صفات استفاده شد. به‌همین منظور، در این تحقیق دو جمعیت لاین خالص نوترکیب برنج حاصل از تلاقی بین رقم محلی علی‌کاظمی دانه بلند با لاین خارجی IR67017-180-2-1-2 از IRRI با طول دانه خیلی‌بلند (جمعیت IR/علی‌کاظمی) و تلاقی رقم علی‌کاظمی با رقم اصلاح‌شده صالح با طول دانه خیلی بلند (جمعیت صالح/علی‌کاظمی)، در دو محیط رشت و چپرسر (تنکابن) در شمال ایران ارزیابی شدند. هدف از این مطالعه شناسایی QTLهای اصلی و اپیستاتیک و بررسی برهمکنش آن‌ها با محیط برای طول دانه، عرض دانه و نسبت طول به عرض دانه (شکل دانه) بود.

1- Quantitative Trait Loci

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

مواد و روش‌ها

در این تحقیق سه ژنوتیپ برنج شامل لاین IR67017-180-2-1-2 (IR) و رقم صالح (والد SA) به‌عنوان والد پدری با طول دانه خیلی بلند (بیش از ۷/۵ میلی‌متر) و رقم علی‌کاظمی (AL) به‌عنوان والد مادری مشترک با طول دانه بلند (۷/۵-۶/۶۱ میلی‌متر) در موسسه تحقیقات برنج کشور در رشت در سال۱۳۹۱ با هم تلاقی داده شدند و لاین‌های حاصل تا نسل F_6 به‌صورت بالک تک‌بذری و از طریق تولید سریع نسل‌های پیشرفته (RGA) درگلخانه توسعه یافتند. تلاقی IR/علی‌کاظمی به جمعیت ALIR با ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب (RIL) و تلاقی صالح / علی‌کاظمی به جمعیت ALSA با ۱۱۳ لاین منتج شد. تعداد ۲۴۲ ژنوتیپ این دو جمعیت RIL به‌همراه پنج ژنوتیپ شاهد (والد IR، خزر، صالح، والد علی‌کاظمی و هاشمی) در قالب طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۵ تکرار در دو منطقه رشت و تنکابن (ایستگاه تحقیقات برنج چپرسر) به‌صورت تک‌بوته کشت شد. ابعاد هر واحد آزمایشی ۲× ۱ مترمربع و فاصله نشاها از یکدیگر ۲۵ ×۲۵ سانتی‌متر بود.

پس از برداشت و خرمنکوبی بوته‌ها، شلتوک حاصل با رطوبت ۱۴ درصد توسط دستگاه ساتاکه پوست‌کنی و برنج قهوه‌ای به‌دست‌آمده با دستگاه سفیدکن آزمایشگاهی به برنج سفید تبدیل شد. برای اندازه‌گیری خصوصیات کیفیت ظاهری دانه از سه نمونه تصادفی ۲۰ دانه‌ای برنج سفید برای هر واحد آزمایشی استفاده شد. طول و عرض دانه (از پهن‌ترین قسمت دانه) برنج سفید با استفاده از دستگاه فتوانلارجر (Photo Enlarger)، که دانه را با بزرگنمایی ۱۰ برابر نشان می‌دهد، بر حسب میلی‌متر اندازه‌گیری شد و از تقسیم طول دانه به عرض دانه، نسبت طول به عرض یا شکل دانه سفید ثبت گردید. سپس از میانگین داده‌های هر صفت برای محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزارهای EXCEL و SAS استفاده شد.

استخراج DNA از نمونه‌های ده برگی از هر کرت در مرحله پنجه به‌روش CTAB انجام گرفت (۱۴). کمیت و کیفیت DNA استخراج‌شده روی ژل آگارز یک درصد و با استفاده از دستگاه الکتروفورز افقی تعیین گردید. تعداد ۳۰۰ جفت آغازگر ریزماهواره[1] (خریداری‌شده از شرکت ایزوژن هلند) با توزیع مناسب روی دوازده کروموزوم برنج روی والدین دو جمعیت آزمون شدند که انتخاب آن‌ها براساس نقشه فیزیکی محققین قبلی انجام شد (۱۳). پس از واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز با استفاده از دستگاه Biometra، نقشه پیوستگی نشانگرهای ریزماهواره برای لاین‌های دو جمعیت با استفاده از داده‌های ژنوتیپی ۸۷ نشانگر چندشکل و نرم‌افزار Map Manager مانلی و همکاران (۱۲) تهیه گردید. فواصل نشانگری در این نقشه بر اساس تابع کوزمبای محاسبه گردید. به‌دلیل این‌که نسل ششم تقریباً نسل خالصی است، قبل از تهیه نقشه پیوستگی به‌منظور بررسی وجود یا عدم وجود انحراف فراوانی‌های آللی و ژنوتیپی مشاهده‌شده نشانگرهای ریزماهواره از فراوانی مورد انتظار مندلی (نسبت۱:۱)، از آزمون کای‌اسکور χ^2 استفاده شد.

تجزیه همزمان داده‌های فنوتیپی دو محیط و داده‌های ژنوتیپی برای هر جمعیت، به‌منظور شناسایی QTLهای پایدار به‌روش الگوریتم MCMC و مدل Beysian و با استفاده از نرم‌افزار QTLNETWORK v.2 یانگ و ژو (۲۶) انجام شد (۱۹). در این نرم‌افزار با استفاده از مدل ترکیبی مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و آزمونF، نزدیکترین نقطه به QTL واقعی به‌عنوان مکان ژنی با اثرات معنی‌دار شناسایی شده و همزمان اثرات متقابل بین مکان‌های ژنی یا اپیستازی (AA) و اثرات متقابل اپیستازی با محیط (AAE) برآورد شد (۲۵).

نتایج و بحث

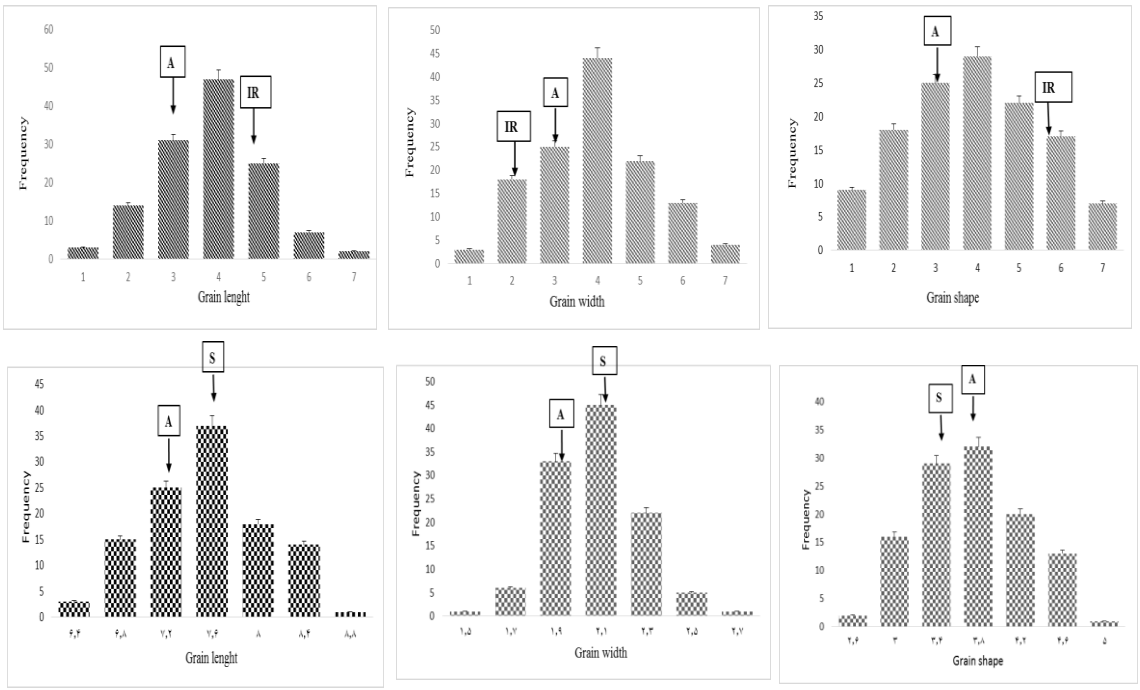
نتایج تجزیه واریانس ساده برای دو جمعیت و دو محیط رشت و تنکابن (جدول ۱) نشان داد که لاین‌های هر یک از جمعیت‌ها و شاهدهای مشمول والدین از نظر صفات کیفیت ظاهری دانه، اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال پنج و یک درصد داشتند که بیانگر وجود تنوع قابل توجه در بین لاین‌ها و والدین مورد مطالعه بود. میانگین و دامنه تغییرات صفات کیفیت ظاهری دانه برای والدین و لاین‌های دو جمعیت در جدول ۲ نشان داده شد. نتایج میانگین والدین حاکی از این بود که والدین پدری IR و صالح با طول دانه بیشتر از ۷/۵۰ میلی‌متر از گروه برنج‌های خیلی دانه بلند بودند، در حالی که والد مادر علی کاظمی با طول دانه ۷/۱۸ میلی‌متر از برنج‌های دانه بلند محسوب شد. بدین ترتیب طول دانه علی‌کاظمی کمتر از دو والد دیگر، عرض دانه آن بیشتر از IR و کمتر از صالح و برعکس شکل دانه آن کمتر از IR ولی بیشتر از صالح بود. نتایج میانگین لاین‌ها نشان داد که طول دانه و شکل دانه لاین‌ها در جمعیت ALIR، در بین دو والد و در جمعیت ALSA، بیشتر از دو والد بود. برعکس، میانگین عرض دانه در جمعیت ALIR، بیشتر از دو والد و در جمعیت ALSA، در بین دو والد قرار داشت. مقایسه میانگین صفات مابین لاین‌های دو جمعیت حاکی از آن بود که میانگین طول، عرض و شکل دانه در جمعیت ALIR تقریبا نزدیک به جمعیت ALSA بود.

بررسی دامنه تغییرات صفات در بین لاین‌های خالص نوترکیب در هر جمعیت (جدول ۲) بر وجود تنوع فنوتیپی وسیع داده‌ها، تفکیک متجاوز و کنترل چندژنی صفات مورد مطالعه دلالت داشت. همچنین توزیع فراوانی لاین‌های دو جمعیت RIL برای همه صفات مورد مطالعه به‌صورت پیوسته و نسبتا نرمال بود (شکل ۱) که همانند گزارش‌های بسیاری از محققین، بر کمی‌بودن این صفات و دخالت چندین ژن در کنترل آنها دلالت داشت (۳۱،۲۴،۲۰،۱۰،۹،۷).

1- Simple Sequence Repeat (SSR) Primers

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]



شکل ۱- توزیع فراوانی صفات کیفیت ظاهری دانه برنج برای لاین‌های خالص نوترکیب در دو جمعیت IR×علی‌کاظمی (ALIR) (بالا) و صالح×علی‌کاظمی (ALSA) (پایین). میانگین والدها با فلش نشان داده شد.

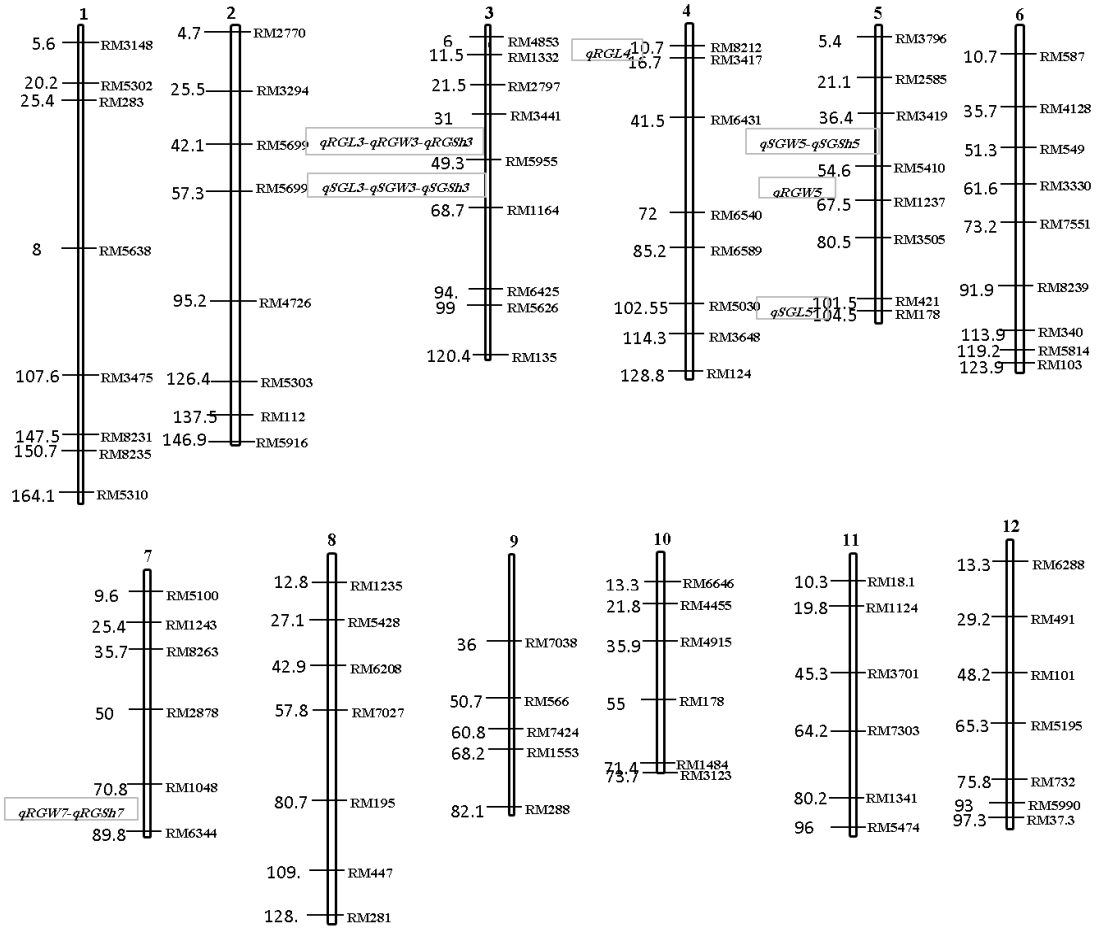
Figure 1. Frequently distribution of grain appearance quality traits in Rice for recombinant inbred lines from two population IR × Ali kazemi (ALIR)(up) and Saleh × Ali kazemi (ALSA)(down). A, Ali kazemi; S, Saleh; IR, IR67017-180-2-1-2. The average of parental lines are indicated by arrows.

ضرایب همبستگی ساده بین صفات با یکدیگر در جدول ۳ ارائه شده است. همبستگی طول دانه با عرض دانه در هر دو جمعیت (۰/۲۵**-) و ALSA (۰/۴۵**-) منفی و معنی‌دار بود. درحالی‌که همبستگی طول دانه با شکل دانه در هر دو جمعیت ALIR (۰/۶۷**) و ALSA (۰/۸۳**) مثبت و معنی‌دار بود. به‌علاوه، همبستگی بین عرض دانه و شکل دانه در هر دو جمعیت ALIR (۰/۷۸**-) و ALSA (۰/۸۳**-) منفی و معنی‌دار بود که با نتایج نقشه‌یابی QTL در این تحقیق برای این صفات موافقت داشت. ژائو و همکاران (۳۱) همبستگی بین طول دانه با عرض دانه را در سال اول و دوم غیرمعنی‌دار و همبستگی بین طول دانه با نسبت شکل دانه را در سال اول (۰/۸۶**) و دوم (۰/۸۳**) مثبت و معنی‌دار گزارش‌کردند.

به‌علاوه همبستگی بین عرض دانه و نسبت شکل دانه در گزارش آن‌ها در سال اول (۰/۴۵**-) و دوم (۰/۵۹**-) منفی و معنی‌دار اعلام گردید که با نتایج این تحقیق مطابقت دارد. نتایج آزمون کای‌اسکور (χ^2) به‌منظور بررسی نسبت‌های ژنوتیپی ۱:۱ نشانگرهای ریزماهواره برای لاین‌های خالص نوترکیب (F_6) دو جمعیت نشان‌داد که فراوانی ژنوتیپی مشاهده‌شده نشانگرهای مورد استفاده، مطابقت خوبی با فراوانی مورد انتظار مندلی داشتند. بنابراین از همه نشانگرهای چندشکل (۸۷ نشانگر SSR) جهت تهیه نقشه پیوستگی استفاده شد. نقشه پیوستگی هر جمعیت ۱۳۵۶ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را با فاصله متوسط ۱۵/۵۸ سانتی‌مورگان بین نشانگرهای ریزماهواره پوشش داد (شکل ۲). معمولا نقشه پیوستگی در مطالعات مختلف، به‌دلیل نوع، میزان خلوص، و انداز جمعیت‌ها و همچنین نوع و تعداد نشانگرها، متفاوت می‌باشد. در یک تحقیق، که از ۳۵۰ نشانگر ریزماهواره SSR برای تعیین چندشکلی والدین استفاده شد. تعداد ۷۱ و ۷۵ نشانگر چند شکل به‌ترتیب برای دو جمعیت IR/ هاشمی و ندا/هاشمی استفاده شد و طول کل نقشه پیوستگی برای این دو جمعیت ۱۱۰۳/۴۵ و ۱۲۶۰/۵۳ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را پوشش داد (۶).

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]



شکل ۲- نقشه پیوستگی نشانگرهای چندشکل ریزماهواره و موقعیت مکان‌های ژنی سه صفت کیفیت ظاهری برنج در دو جمعیت لاین خالص نوترکیب. R و S بعد از q به‌ترتیب نشان‌دهنده QTL مرتبط با جمعیت ALIR و ALSA هستند.

Figure 2. Molecular linkage map of SSR markers and position of the QTLs of three trait of rice appearance quality in two RIL populations. R and S after q indicate the QTL of IRA and SA populations, respectively

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات کیفیت ظاهری دانه برنج در دو جمعیت لاین خالص نوترکیب در مناطق تنکابن و رشت

Table 1. Analysis of variance for grain appearance quality traits in two RIL populations in Tonkabon and Rasht regions

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات (در جمعیت IR/ علی‌کاظمی)						درجه آزادی	میانگین مربعات (در جمعیت صالح/ علی‌کاظمی)					
		منطقه تنکابن			منطقه رشت				منطقه تنکابن			منطقه رشت		
		طول دانه (میلی‌متر)	عرض دانه (میلی‌متر)	شکل دانه	طول دانه (میلی‌متر)	عرض دانه (میلی‌متر)	شکل دانه		طول دانه (میلی‌متر)	عرض دانه (میلی‌متر)	شکل دانه	طول دانه (میلی‌متر)	عرض دانه (میلی‌متر)	شکل دانه
ژنوتیپ	۱۳۳	۰/۳۴۱**	۰/۰۲۴**	۰/۱۷۲**	۰/۲۱۲**	۰/۰۴۷**	۰/۲۱۹**	۱۱۷	۰/۲۶۸**	۰/۰۴۱**	۰/۲۶۳**	۰/۳۱۳**	۰/۰۵۳**	۰/۲۸۸**
لاین	۱۲۸	۰/۳۲۶**	۰/۰۲۲**	۰/۱۶۰**	۰/۲۰۲**	۰/۰۴۵**	۰/۲۰۷**	۱۱۲	۰/۲۴۵**	۰/۰۳۸**	۰/۲۵۱**	۰/۲۹۹**	۰/۰۵۰**	۰/۲۷۷**
شاهد	۴	۰/۵۵۱**	۰/۰۵۸**	۰/۵۴۹**	۰/۵۰۱**	۰/۰۵۱**	۰/۳۹۸**	۴	۰/۵۵۱**	۰/۰۵۸**	۰/۵۵۰**	۰/۵۰۱**	۰/۰۵۱**	۰/۳۹۸**
شاهد در مقابل لاین	۱	۰/۲۲۰**	۰/۰۰۲ns	۰/۱۳۶*	۰/۲۱۳**	۰/۱۳۳**	۰/۰۰۳ ns	۱	۱/۲۹**	۰/۱۴۶**	۰/۰۰۵ ns	۰/۲۱۳**	۰/۲۱۹**	۰/۰۹۶*
بلوک	۴	۰/۰۱۴ns	۰/۰۰۹ns	۰/۰۲۸ns	۰/۰۰۷ns	۰/۰۰۰۷ns	۰/۰۰۷ns	۴	۰/۰۱۴ns	۰/۰۰۹ns	۰/۰۲۸ns	۰/۰۰۷ns	۰/۰۰۰۶ns	۰/۰۰۷ns
خطای آزمایشی	۱۶	۰/۰۱۳	۰/۰۰۷	۰/۰۱۹	۰/۰۲۷	۰/۰۰۳	۰/۰۲۱	۱۶	۰/۰۱۳	۰/۰۰۷	۰/۰۱۹	۰/۰۲۷	۰/۰۰۳	۰/۰۲۱
ضریب تغییرات		۱/۵۰	۴/۱۴	۳/۶۳	۲/۱۹	۲/۹۲	۳/۷۹	–	۱/۴۸	۴/۰۲	۳/۶۹	۲/۱۹	۲/۸۹	۳/۸۴

* و **: به‌ترتیب معنی دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪، ns، بدون اختلاف معنی‌دار

جدول ۲- میانگین، انحراف معیار و دامنه تغییرات صفات کیفیت ظاهری دانه برای والدین و دو جمعیت برنج در دو محیط

Table 2. Means ± standard deviation (SD) and range of grain appearance quality traits in parents and two rice populations in two studied regions

صفت	والدین			جمعیت صالح / علی‌کاظمی		جمعیت IR / علی‌کاظمی	
	IR	صالح	علی‌کاظمی	محدوده	انحراف معیار ± میانگین	محدوده	انحراف معیار ± میانگین
طول دانه (میلی‌متر)	۷/۸۵	۷/۵۱	۷/۱۸	۶/۳۷–۸/۰۵	۷/۵۴±۰/۵۲	۶/۲۰–۸/۷۵	۷/۴۶±۰/۴۷
عرض دانه (میلی‌متر)	۱/۸۳	۲/۱۰	۱/۹۷	۱/۵۸–۲/۶۳	۲/۰۵±۰/۲۱	۱/۶۵–۲/۵۵	۱/۹۹±۰/۱۸
شکل دانه	۴/۲۹	۳/۵۸	۳/۶۵	۲/۷۲–۴/۸۱	۳/۷۴±۰/۵۱	۳/۰۸–۴/۷۲	۳/۸۰±۰/۴۱

جدول ۳- ضرایب همبستگی فنوتیپی بین صفات کیفیت ظاهری دانه در جمعیت/ علی‌کاظمی (بالای قطر) و صالح / علی‌کاظمی (پائین قطر) در دو مکان

Table 3. Phenotypic correlation coefficients between grain appearance quality traits in population IR/Ali Kazemi (top of diameter) and Saleh/Ali Kazemi (down of diameter) in two studied regions

	طول دانه (میلی‌متر)	عرض دانه (میلی‌متر)	شکل دانه
طول دانه (میلی‌متر)	۱/۰۰	−۰/۲۵**	۰/۶۷**
عرض دانه (میلی‌متر)	−۰/۴۷**	۱/۰۰	−۰/۷۸**
شکل دانه	۰/۶۵**	−۰/۷۵**	۱/۰۰

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

QTLهای اصلی با اثرات افزایشی

در این تحقیق برای سه صفت کیفیت ظاهری برنج در مجموع ۱۳ QTL اصلی شامل هفت QTL برای جمعیت ALIR و شش QTL برای جمعیت ALSA شناسایی شدند (جدول ۳). این QTLها بر روی کروموزوم‌های سه، چهار، پنج و هفت با دامنه تنوع فنوتیپی از ۸/۵ تا ۲۵/۲ درصد قرار داشتند.

طول دانه

برای طول دانه در جمعیت ALIR دو QTL اصلی بزرگ اثر (qGL3 و qGL4) روی کروموزم‌های سه و چهار به‌ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM3441-RM5955 و RM8212-RM3417 به‌روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب شناسایی شدند. اثر افزایشی اصلی در مکان ژنی qGL3 منفی بود و آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی، طول دانه را ۰/۲ میلی‌متر کاهش دادند. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط qGL3، ۲۰/۴ درصد بود. مکان ژنیqGL4 روی کروموزوم چهار به فاصله ۳/۹ سانتی‌مورگان از نشانگر RM8212 قرار دارد و ۲۵/۲ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را تبیین کرد و با آلل‌هایی از والد IR، طول دانه را به‌مقدار ۱/۱ میلی‌متر افزایش داد. در جمعیت ALSA نیز برای طول دانه، دو QTL اصلی بزرگ اثر (qGL3 و qGL5) روی کروموزم‌های سه و پنج به‌ترتیب در حدفاصل نشانگرهای RM5955-RM1164 (به‌فاصله ۲/۵ سانتی‌مورگان از RM1164) و RM421-RM178 (به‌فاصله ۱/۳ سانتی‌مورگان از RM178) شناسایی شدند (جدول ۳). مکان‌ژنی، qGL3 روی کروموزوم سه با انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی موجب کاهش ۰/۹۰ میلی‌متر از طول دانه شد که ۲۰/۱ درصد ازتنوع فنوتیپی را توجیه کرد. درحالی‌که مکان‌ژنی qGL5 روی کروموزوم پنج با انتقال آلل‌هایی از والد صالح با اثر افزایشی مثبت طول دانه را به‌مقدار ۱/۰۱ میلی‌متر افزایش داد و ۱۸/۴ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را تبیین کرد. ژائو و همکاران (۳۱) نیز از بین ۱۷ QTL شناسایی‌شده در یک جمعیت RIL با تعداد ۱۹۰ لاین در دو سال، چهار QTL روی کروموزوم سه و دو QTL روی کروموزوم پنج شناسایی‌کردند، به‌طوری‌که مکان ژنی qGL3.1 در هر دو سال آزمایش در فاصله نشانگری RM517-RM473D با واریانس فنوتیپی توجیه‌شده بین ۸/۵۵ تا ۱۱/۲۴ درصد همانند تحقیق حاضر باعث کاهش طول دانه بین ۰/۳۱ تا ۰/۳۴ میلی‌متر شد.

برای طول دانه، دو QTL (qGL3) روی کروموزم سه با یک نشانگر مشابه RM5955 با آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی سبب کاهش طول دانه شدند. نشانگر RM5955 که فاصله ژنتیکی ۳/۷ سانتی مورگان با qGL3 در جمعیت ALIR داشت، به‌عنوان نشانگر پیوسته با آن شناسایی شد. در یک مطالعه، دو QTL برای طول دانه روی کروموزوم سه مکان‌یابی شد. یکی (qGL3.2) بزرگ اثر بوده و بین دو نشانگر RM282 و PSM127 شناسایی شد (۲۲) که مشابه QTL گزارش‌شده قبلی (qGS3) توسط فان و همکاران (۳) بود. مکان ژنی qGL3 روی کروموزوم سه قبلاً نیز توسط محققین دیگر شناسایی شد (۲۰). به‌علاوه مکان ژنی (qGL4) بیشترین اثر افزایشی (۱/۱+ میلی‌متر) و واریانس فنوتیپی توجیه‌شده (۲۵/۲٪) را در بین دو جمعیت داشت و سهم آن در کنترل صفت طول دانه بیشتر از سایر مکان‌های ژنی شناسایی‌شده در این تحقیق بود. مکان ژنی روی کروموزوم چهار برای طول دانه (qGL4) قبلا نیز (۷) گزارش گردید.

عرض دانه

برای عرض دانه در جمعیت ALIR، سه QTL (qGW7، qGW5 و qGW3-2) روی کروموزم‌های سه، پنج و هفت به‌روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب شناسایی شد که به‌ترتیب ۱۱/۸، ۹/۵ و ۱۰/۸ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کردند (جدول ۳). مکان ژنی qGW7 بین دو نشانگر RM1048-RM6344 روی کروموزوم هفت آلل‌هایی از والد IR برای کاهش عرض دانه به‌مقدار ۰/۲۰ میلی‌متر داشت. در حالی که دو مکان ژنی qGW5 روی کروموزوم پنج بین دو نشانگر RM5410-RM1237 (چسبیده به نشانگر RM1237) و qGW3-2 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM3441-RM5955 (به‌فاصله ۰/۲ سانتی‌مورگان از نشانگر RM3441)، آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی برای افزایش عرض دانه به‌ترتیب به‌میزان ۰/۱۰ و ۰/۲۵ میلی‌متر داشتند. در جمعیت ALSA برای عرض دانه، دو QTL روی کروموزم-های سه و پنج (qGW3 و qGW5) شناسایی شدند که به-ترتیب ۸/۶ و ۹/۷ درصد از تنوع فنوتیپی را توضیح دادند (جدول ۳). مکان ژنی qGW3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM5955-RM1164 قرار داشت و آلل‌های والد علی‌کاظمی، عرض دانه را به‌مقدار ۰/۱۵ میلی‌متر افزایش دادند. در حالی که مکان ژنی qGW5 روی کروموزوم پنج بین دو نشانگر RM3419-RM5410 قرارداشت و آلل‌هایی از والد صالح باعث کاهش عرض دانه به‌مقدار ۰/۲ میلی‌متر شدند. جی و همکاران (۸) با مطالعه نسل یازدهم یک جمعیت شامل ۲۴۱ لاین خالص نوترکیب (RILS) حاصل از تلاقی دو واریته برنج هندی Zhenshan 97 و Minghui 63، با استفاده از ۲۲۱ نشانگر مولکولی، برای عرض دانه برنج یک QTL روی کروموزوم شماره ۵ دربین نشانگرهای RG360-C734b شناسایی کردند که۵۵/۹۳ درصد از واریانس فنوتیپی را تبیین کرد و با اثر افزایشی منفی موجب کاهش ۰/۱۲۹ میلی‌متر از عرض دانه شد. وان و همکاران (۲۰) یک QTL (qGW-5) و یک ژن مغلوب مسوول کنترل عرض دانه (gw5) را بر روی کروموزم شماره ۵ شناسایی کردند. از نتایج این بررسی برای انتخاب بر اساس نشانگرها و هرمی‌کردن ژن‌های مطلوب در اصلاح برنج می‌توان استفاده کرد.

برای عرض دانه در دو جمعیت ALIR و ALSA، دو QTL روی کروموزم سه و دو QTL روی کروموزوم پنج در بین جفت نشانگرهای مختلف و با موقعیت QTLی متفاوت ولی با یک نشانگر مشابه به‌ترتیب RM5955 و RM5410 مکان‌یابی شدند. QTLهای روی کروموزوم سه در هر دو جمعیت و QTL روی کروموزوم پنج در جمعیت ALIR با آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی سبب افزایش عرض دانه شدند، درحالی‌که QTL روی کروموزوم پنج در جمعیت ALSA با آلل‌هایی از والد صالح باعث کاهش عرض دانه شد. نشانگر RM5955 با فاصله ژنتیکی ۳/۸ سانتی‌مورگان، نزدیک به مکان ژنی qGW3 در جمعیت ALIR و نشانگر

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

RM5410 با فاصله ژنتیکی ۴/۱ سانتی مورگان، نزدیک به مکان ژنی qGW5 در جمعیت ALSA قرارداشتند و بنابراین احتمالاً می‌توانند به‌عنوان نشانگر پیوسته با این QTLها در برنامه انتخاب به کمک نشانگر (MAS) برای بهبود عرض دانه مورد توجه به‌نژادگران قرار گیرند. وانگ و همکاران (۲۱) QTLهایی را برای عرض دانه روی کروموزوم‌های ۲ (دو مورد)، ۳، ۵ و ۶ شناسایی کردند.

شکل دانه

در جمعیت ALIR برای شکل دانه، دو QTL (qGSh3 و qGSh7) به‌روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب روی کروموزم‌های سه و هفت شناسایی شد که به‌ترتیب ۱۰/۸ و ۱۱/۲ درصد از تنوع فنوتیپی را پوشش دادند (جدول ۳). مکان ژنیqGSh3 روی کروموزوم سه بین نشانگرهای RM3441-RM5955 قرارداشت و آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی برای کاهش شکل دانه به‌مقدار ۰/۷ واحد داشت. در حالی‌که مکان ژنی qGSh7 روی کروموزوم هفت بین دو نشانگر RM1048-RM6344 قرارداشت و آلل‌های والد IR باعث افزایش شکل دانه به‌مقدار ۰/۸ واحد شدند.

در جمعیت ALSA برای شکل دانه، دو QTL روی کروموزم‌های سه و پنج (qGSh3 و qGSh5) شناسایی شد که به‌ترتیب ۱۰/۵ و ۱۲/۸ درصد از تنوع فنوتیپی را تبیین کردند (جدول ۳). مکان ژنی qGSh3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM5955-RM1164 قرار داشت و آلل‌های والد علی‌کاظمی، شکل دانه را به‌مقدار ۰/۶۵ واحد کاهش دادند. در حالی‌که مکان ژنی qGSh5 روی کروموزوم پنج بین دو نشانگر RM3419-RM5410 قرارداشت و آلل‌های والد صالح باعث افزایش شکل دانه به‌مقدار ۰/۲ واحد شدند. در یک تحقیق، از پنج QTL مکان‌یابی‌شده برای نسبت طول به عرض دانه سه QTL مشابه این تحقیق بر روی کروموزوم‌های ۳ (دو مورد) و ۵ شناسایی شدند (۱).

برای شکل دانه در هر دو جمعیت، یک QTL (qGSh3) روی کروموزم سه شناسایی شد. ولی جایگاه ژنی، نشانگرهای مجاور، مقدار تبیین تنوع فنوتیپی و اثر افزایشی آن در هر جمعیت متفاوت بود. به‌طوری‌که مثلا qGSh3 در جمعیت ALIR بین نشانگرهای RM3441-RM5955 و در موقعیت ۴۵/۵ سانتی‌مورگان قرار داشت، درحالی‌که در جمعیت ALSA بین نشانگرهای RM5955-RM1164 و در موقعیت ۶۵/۴ سانتی‌مورگان قرارداشت. این qGSh3 در دو جمعیت دارای یک نشانگر مشابه (RM5955) بود. نقطه اشتراک دیگر مکان ژنی qGSh3 در دو جمعیت ALIR و ALSA در انتقال آلل‌های والد مشترک مادری (علی‌کاظمی) به نتاج بود که باعث کاهش شکل دانه در هر دو جمعیت گردید. وان و همکاران (۲۰) یک QTL مرتبط با نسبت طول به عرض دانه را در هشت محیط روی کروموزوم سه در بین نشانگرهای C1677 و R19 شناسایی نموده و به‌عنوان QTL پایدار معرفی‌کردند. نشانگر RM5955 که فاصله ژنتیکی ۳/۸ سانتی‌مورگان با qGSh3 در جمعیت ALIR داشت، به‌عنوان نشانگر پیوسته با آن شناسایی شد.

برهمکنش افزایشی در محیط (AE) در این مطالعه فقط برای مکان ژنی طول دانه (qGL5) در جمعیت ALSA معنی‌دار بود که با انتقال آلل‌هایی از والد صالح با پوشش تنوع فنوتیپی ۲/۵ درصد در محیط یک (تنکابن) باعث افزایش و در محیط دو (رشت) باعث کاهش طول دانه شد (جدول ۳). برهمکنش AE برای سایر QTLهای شناسایی‌شده هر سه صفت کیفیت ظاهری دانه معنی‌دار نبود که احتمالا حاکی از پایداری این مکان‌های ژنی و استقلال آن‌ها از تاثیر محیط می‌باشد. لویو و همکاران (۱۰) QTLهای صفات کیفی دانه در برنج را با استفاده از ۱۸۵ نشانگر ریزماهواره در ۲۸۶ لاین F_8 برنج در سه محیط مکان‌یابی کردند و هیچ QTL دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط برای طول، عرض و شکل دانه شناسایی نکردند که مشابه نتایج تحقیق حاضر در جمعیت ALSA می‌باشد.

مقایسه QTLهای اصلی شناسایی‌شده برای صفات مورد ارزیابی در دو جمعیت (جدول ۴) نشان داد که تمام QTLهای روی کروموزوم سه برای هر سه صفت کیفیت ظاهری دانه در یک ناحیه یا بلوک کروموزومی بین نشانگرهای RM3441-RM5955 و نشانگرهای RM5955-RM1164 و در موقعیت QTLی بین ۳۱ تا ۶۸/۷ سانتی‌مورگان قرار داشتند. شناسایی QTLهایی روی کروموزوم سه برای هر سه صفت طول، عرض و شکل دانه قبلا نیز توسط بای و همکاران (۱) در یک جمعیت RIL حاصل از دو رقم ایندیکا و ژاپونیکا گزارش گردید. تمام شش QTL شناسایی‌شده بر روی کروموزوم سه در دو جمعیت این تحقیق، با یک نشانگر مشترک RM5955 مرتبط بودند و با آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی در کنترل هر سه صفت طول دانه، عرض دانه و شکل دانه تاثیر داشتند. بنابراین زمینه ژنتیکی مشترک والد مادری در دو جمعیت برای صفات کیفیت ظاهری دانه نقش داشته و موجب ثبات و پایداری این QTLها شده است. چنین نتیجه‌ای برای برخی صفات از جمله عرض دانه و نسبت طول به عرض دانه در بین دو جمعیت لاین‌های اینتروگرسیونی (MH6-ILs و 02428-ILs) روی کروموزوم پنج توسط محققین دیگر گزارش گردید (۱۵). به هرحال سه QTL روی کروموزوم سه شامل qRGW3، qSGW3 و qSGSh3 به‌ترتیب ۱۰/۸، ۸/۵ و ۱۰/۸ درصد از تنوع فنوتیپی را تبیین کردند و به‌ترتیب با اثر افزایشی مطلوب و مثبت ۰/۲۵، ۰/۱۵ و ۰/۷۰ باعث افزایش عرض دانه و شکل دانه شدند.

نشانگر مشترک RM5955 در جمعیت ALIR با QTLهای مرتبط با هر سه صفت طول دانه، عرض دانه و شکل دانه دارای فاصله ژنتیکی به‌ترتیب ۳/۷، ۳/۸ و ۳/۸ سانتی‌مورگان بود و در نتیجه می‌تواند به‌عنوان نشانگر پیوسته با این سه صفت مورد توجه به‌نژادگران قرار بگیرد. در این تحقیق هیچ‌یک از QTLهای مکان‌یابی‌شده برای هر صفت در بین دو جمعیت دارای جفت نشانگر مشابه نبودند که ناشی از تفاوت در زمینه ژنتیکی بین دو جمعیت ناشی از دو والد پدری IR از موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج و صالح از ارقام اصلاح‌شده ایرانی می‌باشد. بعلاوه برای عرض دانه یک نشانگر مشترک RM5410 برای مکان‌ژنی qGW5 روی کروموزوم پنج بین دو جمعیت مشخص گردید که فاصله ژنتیکی این نشانگر با مکان‌ژنی qGW5 در جمعیت ALIR صفر و در جمعیت ALSA، ۴/۱ سانتی‌مورگان بود.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

جدول ۴- اثرات افزایشی و برهمکنش افزایشی در محیط در مکان‌های ژنی شناسایی‌شده کیفیت ظاهری دانه برنج اندازه‌گیری‌شده در دو محیط برای دوجمعیت لاین‌های خالص نوترکیب

Table 4. Additive (A) and additive × environment (AE) interaction effects of QTLs detected for rice grain appearance quality traits measured in two RIL populations under two regions

صفتTrait	QTL	Marker interval	QTL Position (cM)	Parent	A_i	R^2_a	AE_1	AE_2	R^2_{ae}
			Alikazemi/IR RIL population						
طول دانه (میلی‌متر)	qGL3	RM3441-RM5955	45.6	AL	-0.20	20.4			
	qGL4	RM8218-RM3417	15.8	IR	1.10	25.2			
عرض دانه (میلی‌متر)	qGW7	RM1048-RM6344	85.5	IR	-0.20	11.8			
	qGW5	RM5410-RM1237	67.5	AL	0.10	9.5			
	qGW3	RM3441-RM5955	49.5	AL	0.25	10.8			
شکل دانه	qGSh3	RM3441-RM5955	45.5	AL	-0.70	10.8			
	qGSh7	RM1048-RM6344	85.5	IR	0.85	11.2			
			Alikazemi/Saleh RIL population						
طول دانه (میلی‌متر)	qGL3	RM5955-RM1164	65.3	AL	-0.90	20.1			
	qGL5	RM421-RM178	103.2	SA	1.01	18.4	0.3	-0.2	2.5
عرض دانه (میلی‌متر)	qGW3	RM5955-RM1164	64.9	AL	0.15	8.5			
	qGW5	RM3419-RM5410	50.5	SA	-0.20	9.7			
شکل دانه	qGSh3	RM5955-RM1164	65.4	AL	-0.65	10.5			
	qGSh5	RM3419-RM5410	50.4	SA	0.80	12.8			

QTL: مکان ژنی، Marker interval: نشانگرهای مجاور، QTL position: موقعیت مکان ژنی (سانتی‌مورگان) ، Ai: اثر افزایشی، R2a: تنوع پوشش داده شده توسط اثر افزایشی، AE1: برهمکنش افزایشی با محیط ۱، AE2: اثرمتقابل افزایشی با محیط ۲، R2ae: تنوع پوشش داده شده توسط برهمکنش افزایشی با محیط، Parent: والد توزیع‌کننده آلل‌ها در مکان ژنی

جدول ۵- مقایسه QTLهای اصلی برای صفات کیفیت ظاهری برنج بین دو جمعیت RIL در دو محیط

Table 5. Comparison of M-QTLs for rice appearance quality traits between two RIL populations in two environments

Trait	Chr	ALIR population			ALSA population		
		QTL	Marker interval	Positive allele[a]	QTL	Marker interval	Positive allele[a]
طول دانه	3	qGL3	RM3441-RM5955	AL	qGL3	RM5955-RM1164	AL
عرض دانه	3	qGW3	RM3441-RM5955	AL	qGW3	RM5955-RM1164	AL
عرض دانه	5	qGW5	RM5410-RM1237	AL	qGW5	RM3419-RM5410	SA
شکل دانه	3	qGSh3	RM3441-RM5955	AL	qGSh3	RM5955-RM1164	AL

a، آلل‌هایی که برای صفات خوشه از والد علی‌کاظمی، IR و صالح ناشی می‌شوند.، GL: طول دانه، GW: عرض دانه، GSh: شکل دانه،Chr: کرو موزوم

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

خوشه‌های QTL

نتایج حاصل از مقایسه QTLهای اصلی برای هر یک از صفات کیفیت ظاهری دانه برنج در داخل هر جمعیت نشان داد که در این مطالعه در مجموع سه خوشه QTL شامل دو خوشه برای جمعیت ALIR روی کروموزوم‌های سه و هفت و یک خوشه برای جمعیت ALSA روی کروموزوم سه شناسایی گردید (جدول ۵). دو خوشه QTL روی کروموزوم سه در کنترل هر سه صفت طول دانه، عرض دانه و شکل دانه با دارابودن آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی در هر دو جمعیت موثر بودند. همانطوری‌که در نتایج همبستگی بین این صفات نیز اشاره شد، وجود همبستگی شدید بین این سه صفت مؤید پیوستگی بین QTLهای کنترل‌کننده آن‌ها در خوشه QTLهای مرتبط بوده است. یک خوشه در جمعیت ALIR (qGL3، qGW3-2 و qGSh3) روی کروموزوم سه به‌ترتیب با واریانس توجیه‌شده ۲۰/۴، ۱۰/۸ و ۱۰/۸ درصد بین دو نشانگر RM3441-RM5955 و یک خوشه در جمعیت ALSA (qGL3، qGW3 و qGSh3) با واریانس ۲۰/۱، ۸/۵ و ۱۰/۵ درصد بین دو نشانگر RM5955-RM1164 شناسایی گردید. سومین خوشه QTL روی کروموزوم هفت (qGW7 و qGSh7) در بین دو نشانگر RM1048-RM6344 در جمعیت ALIR برای دو صفت عرض دانه و شکل دانه مشخص گردید که با آلل‌هایی از والد پدری IR به‌ترتیب ۱۱/۸ درصد و ۱۱/۲ درصد از واریانس فنوتیپی صفات مرتبط را تبیین کردند (جدول ۵). بنابراین می‌توان گفت که این دو صفت نیز تحت تاثیر پلیوتروپی یا چند اثری ژنی این خوشه QTL بر روی کروموزوم هفت کنترل شده‌اند. ربیعی و قره‌یاضی (۱۶) دو QTL (gl5 و gb5) روی کروموزوم پنج در بین نشانگرهای RM437-RM289 و دو QTL (gl7 و gb7) روی کروموزوم هفت در بین نشانگرهای RM481-RM12 مکان‌یابی کردند که هر دو صفت طول و عرض دانه را با اثرات آللی متفاوت تحت تاثیر قرار دادند. فهلیانی و همکاران (۲) سه QTL (qBRL-4، qBRW-4 و qBRSH-4) روی کروموزوم چهار نزدیک به آغازگر RM16937 گزارش کردند که در کنترل سه صفت طول، عرض و شکل دانه قهوه‌ای برنج نقش داشتند. در مطالعه‌ای روی یک جمعیت RIL (نسل هشتم) شامل ۲۸ لاین حاصل از تلاقی یک واریته ایندیکا (Chuan7) و یک واریته ژاپونیکا (Nanyangzhan)، گزارش گردید که یک QTLبا اثر اصلی پلیوتروپی بین نشانگرهای RM16 و RM3204 روی کروموزوم سه بر روی سه صفت طول دانه، نسبت طول به عرض دانه و نسبت برنج سالم اثیر داشت و به‌ترتیب ۴۶، ۳۶/۱ و ۲۹/۷ درصد از واریانس فنوتیپی این صفات را توجیه نمود (۱۰).

جدول ۶- خوشه‌های QTL برای صفات کیفیت ظاهری دانه برنج شناسایی‌شده در دو جمعیت لاین خالص نوترکیب

Table 6. Clusters of QTL for rice grain appearance quality traits detected in two RIL populations

Trait	QTL	Chr	Marker interval	population	Positive allele[a]	Range of variance explained
GL+GW+GSh	qGL3+qGW3-2+qGSh3	3	RM3441-RM5955	ALIR	AL + AL + AL	10.8-20.4
GW+GSh	qGW7+qGSh7	7	RM1048-RM6344	ALIR	IR+IR	10.5-11.8
GL+GW+GSh	qGL3+qGW3+qGSh3	3	RM5955-RM1164	ALSA	AL + AL + AL	8.5-20.1

a: آلل‌هایی که برای صفات خوشه از والد علی‌کاظمی، IR و صالح ناشی می‌شوند، GL: طول دانه، GW: عرض دانه، GSh: شکل دانه، Chr: کروموزوم

QTLهای اپیستاتیک با اثرات افزایشی× افزایشی

در این تحقیق ده جفت QTL اپیستاتیک افزایشی× افزایشی (AA) شامل پنج جفت QTL اپیستاتیک برای جمعیت ALIR و پنج جفت QTL اپیستاتیک برای جمعیت ALSA برای صفات کیفیت ظاهری دانه شناسایی گردید. به‌طوری‌که در هر جمعیت دو جفت QTL اپیستاتیک برای طول دانه، دو جفت برای عرض دانه و یک جفت برای شکل دانه مکان‌یابی شدند (جدول ۶). دو اثر اپیستازی معنی‌دار برای طول دانه در هر دو جمعیت وجود داشت که نتیجه برهمکنش بین چهار QTL روی کروموزوم‌های سه، چهار و پنج بود. به هرحال در هر یک از دو جمعیت یک اثر اپیستازی بین QTLهای روی دو کروموزوم سه و پنج واقع شده است که دارای یک نشانگر مشترک RM5955 روی کروموزوم سه بود.

در جمعیت ALIR، برهمکنش اپیستازی بین مکان‌های ژنی qGL3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM3441-RM5955 با qGL4 روی کروموزوم چهار بین دو نشانگر RM8212-RM3417 منفی بود. این برهمکنش اپیستازی، ۱۰/۳ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را توجیه نمود و با آلل‌هایی از دو والد علی‌کاظمی و IR، ۰/۷ میلی‌متر از طول دانه را کاهش داد. همچنین برهمکنش بین دو مکان ژنی qGL3 با qGL5 سبب بروز یک اثر اپیستازی مثبت و معنی‌دار شد که ۸/۱ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کرد و آلل‌های والد علی‌کاظمی طول دانه را به مقدار ۰/۴۵ میلی‌متر افزایش دادند.

در جمعیت ALSA نیز دو برهمکنش اپیستازی برای طول دانه وجود داشت (جدول ۶). مکان ژنی qGL3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM5955-RM1164 با qGL5 روی کروموزوم پنج بین دو نشانگر RM421-RM178 دارای اثر اپیستازی منفی بود که با انتقال آلل‌های دو والد صالح و علی‌کاظمی، طول دانه را ۰/۸۰ میلی‌متر کاهش داد و با تبیین ۱۱/۵ درصد از واریانس فنوتیپی، بیشترین مقدار تنوع را در بین سه صفت کیفیت ظاهری در این جمعیت به‌خود اختصاص داد. همچنین تعامل بین دو مکان ژنی qGL4-1 و qGL4-2 روی کروموزوم چهار، به‌ترتیب در بین نشانگرهای RM8212-RM3417 و RM3648-RM124 منجر به بیان یک اثر اپیستازی مثبت و معنی‌دار شد که ۱۰/۸ درصد از واریانس فنوتیپی را پوشش داد که با انتقال آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی باعث افزایش ۰/۵۰ میلی‌متر از طول دانه شد. در یک تحقیق یک

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

جفت QTL اپیستاتیک (qGL3/qGL4) با اثر افزایشی× افزایشی ۰/۸۹ و واریانس فنوتیپی توجیه‌شده ۲/۸ درصد برای طول دانه در جمعیت Ha/IR شانسایی شد، در حالی‌که در جمعیت Ha/Neda هیچ اثر اپیستازی معنی‌داری مشاهده نگردید (۶).

برای صفت عرض دانه، دو اثر اپیستازی منفی و معنی‌دار براساس تعامل بین چهار QTL روی کروموزوم‌های سه، پنج و هفت در جمعیت ALIR شناسایی شد (جدول ۶). یک اثر اپیستازی مابین مکان ژنی qGW7 روی کروموزوم هفت بین دو نشانگر RM1048-RM6344 و مکان ژنی qGW5 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM5410-RM1237 شناسایی شد که با انتقال آلل‌هایی از دو والد علی‌کاظمی و IR، عرض دانه را به‌مقدار ۰/۹ میلی‌متر کاهش داد. این اثر اپیستازی، ۳/۴۰ درصد از تنوع فنوتیپی عرض دانه را توجیه کرد. به‌علاوه یک اثر اپیستازی دیگر ناشی از آلل‌های هر دو والد بین دو مکان ژنی qGW7 و qGW3-2 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM3441-RM5955 اتفاق افتاد که ۴/۲۰ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را توجیه نمود و عرض دانه را به‌مقدار ۰/۰۸ میلی‌متر کاهش داد.

در جمعیت ALSA برای صفت عرض دانه، دو اثر اپیستازی معنی‌دار با تعامل دو به دوی چهار QTL روی کروموزوم‌های سه، هشت و ۱۱ شناسایی شد (جدول ۶). از این چهار QTL به‌جز qGW3، بقیه فاقد اثرات اصلی افزایشی معنی‌دار بودند. یک اثر اپیستازی افزایشی× افزایشی مابین مکان ژنی qGW3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM5955-RM1164و مکان ژنی qGW11 روی کروموزوم ۱۱ بین دو نشانگر RM1812-RM1124 مشخص گردید. این اثر اپیستازی با پوشش تنوع فنوتیپی ۴/۱۰ درصد و آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی، عرض دانه را به‌مقدار ۰/۰۷ میلی‌متر افزایش داد. همچنین تعامل بین دو مکان ژنی فاقد اثر افزایشی اصلی یعنی qGW8 و qGW11، منتج به بروز یک اثر اپیستازی منفی شد که ۳/۳۰ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را توجیه نمود و با انتقال آلل‌هایی از هر دو والد، عرض دانه را به‌مقدار ۰/۰۶ میلی‌متر کاهش داد. گائو و همکاران (۴)، دو اثر اپیستازی برای عرض دانه یکی بین دو مکان ژنی qGW5.1 و qGW5.2 و دیگری بین qGW2 و qGW8 گزارش کردند که به‌ترتیب با ۴/۶ و ۴/۴۸ درصد از واریانس، باعث ۰/۱۰ و ۰/۰۲ میلی‌متر افزایش در این صفت شدند.

برای صفت شکل دانه در دو جمعیت مورد مطالعه، دو اثر اپیستازی منفی و معنی‌دار بین چهار QTL روی کروموزوم‌های ۳ و ۱۱ شناسایی شد (جدول ۶). در جمعیت ALIR، یک اثر اپیستازی بین مکان ژنی qGW3 روی کروموزوم سه بین دو نشانگر RM3441-RM5955 و مکان ژنی qGW11 روی کروموزوم ۱۱ بین دو نشانگر RM1341-RM5474 مشخص گردید که دارای پوشش تنوع فنوتیپی ۱۱/۵ درصد بود و با آلل‌های هر دو والد علی‌کاظمی و IR، عرض دانه را به‌مقدار ۰/۲ میلی‌متر کاهش داد. این اثر اپیستازی، بیشترین مقدار واریانس تبیین‌شده را در بین سه صفت کیفیت ظاهری در جمعیت ALIR به‌خود اختصاص داد.

در جمعیت ALSA، یک اثر اپیستازی منفی و معنی‌دار بین مکان ژنی qGSh3 روی کروموزوم سه بین نشانگرهای RM5955-RM1164 و مکان ژنی qGSh11 بین نشانگرهای RM1812-RM1124 شناسایی شد که با توجیه تنوع فنوتیپی ۳/۷ درصد و انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی باعث کاهش شکل دانه به‌ترتیب به‌مقدار ۰/۵ میلی‌متر شد. در یک مطالعه بر روی جمعیت لاین‌های اینتروگرسیونی (MH63) دو اثر اپیستازی برای نسبت طول به عرض دانه در منطقه SZ گزارش شد که یکی از آن‌ها بین دو مکان ژنی qLWR3.1 و qLWR5 و دیگری بین qLWR8 و qLWR3 به‌ترتیب با ۹/۹ و ۱/۱۰ درصد از واریانس باعث افزایش این صفت شدند (۱۵).

در مطالعه حاضر برای سه صفت طول، عرض و شکل دانه هیچ یک از اثرات اپیستازی افزایشی× افزایشی دارای تعامل معنی‌دار با محیط (AAE) نبودند (جدول ۶). همچنین در یک مطالعه قبلی برای سه صفت متناظر در جمعیت Ha/IR، اثرات متقابل AAE برای دو صفت طول و عرض دانه مشابه تحقیق حاضر معنی‌دار نشد (۶). در مطالعه‌ای دیگر، از بین هفت اثر اپیستازی گزارش‌شده برای سه صفت ظاهری دانه برنج تنها یک اثر اپیستازی با ۴/۶۰ درصد واریانس تحت تاثیر محیط قرار گرفت (۴).

مقایسه QTLهای اپیستاتیک در بین دو جمعیت نشان داد که هیچ‌کدام از جفت QTLهای اپیستازی برای سه صفت ارزیابی‌شده مشابه نبودند.

مقایسه QTLهای اصلی با اپیستاتیک نشان داد که از مجموع پنج جفت QTL اپیستاتیک در جمعیت ALIR، تعداد هشت QTL اصلی با اثر افزایشی (۸۰٪) در بیان برهمکنش اپیستازی صفات نقش داشتند. به‌علاوه نقش QTLهای اصلی در بروز اثرات اپیستازی برای عرض دانه بیشتر و برای شکل دانه کمتر بوده است. در جمعیت ALSA، از مجموع پنج جفت QTL اپیستاتیک، تعداد چهار QTL (۴۰٪)، اصلی بودند. این موضوع نشان می‌دهد که سهم QTLهای اصلی و QTLهای غیرمعنی‌دار در اثرات اپیستازی برای بیان صفات، در جمعیت‌های مختلف متفاوت است و یا به‌عبارت دیگر به نوع جمعیت و صفت مورد مطالعه بستگی دارد. مثلا اثرات اپیستازی در برخی جمعیت‌ها مانند ALSA بیشتر با القای QTLهای با اثر افزایشی غیرقابل شناسایی یا غیرمعنی‌داری بیان می‌شوند که ممکن است به‌عنوان عوامل تعدیل‌کننده، عمل کنند (۳). در حالی که اثرات اپیستازی در جمعیت ALIR بیشتر تحت تاثیر QTLهای با اثرات اصلی بروز یافته است. در این مطالعه، بعضی از QTLهای اصلی مانند qGL3 و qGW7 در جمعیت ALIR در بیش از یک برهمکنش اپیستازی نقش آفرینی کردند که نشان‌دهنده امکان ارتباط و تعامل بین چند مکان ژنی در پردازش ژنتیکی یک صفت می‌باشد که با نتایج یی و همکاران (۲۷) مطابقت دارد. به‌علاوه QTLهای روی کروموزوم سه در هر دو جمعیت در بروز و بیان هر سه صفت طول، عرض و شکل دانه موثر بوده‌اند.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

در این مطالعه دامنه تغییرات واریانس فنوتیپی توجیه‌شده صفات کیفیت ظاهری دانه برای QTLهای اصلی ۲۵/۲–۸/۵ درصد و برای QTLهای اپیستاتیک ۱۱/۵–۳/۳ درصد بود که نشان داد سهم QTLهای اصلی در کنترل ژنتیکی صفات مورد مطالعه بیشتر از اپیستاتیک بوده است. در مطالعات دیگران نیز سهم اثرات QTLهای اصلی غالبا بیشتر از اپیستاتیک گزارش شد (۶،۴). برهمکنش افزایشی در محیط (AE) به‌جز برای مکان ژنی طول دانه (qGL5) در جمعیت ALSA، برای سایر QTLهای شناسایی‌شده برای صفات کیفیت ظاهری دانه معنی‌دار نبود. همچنین هیچ یک از اثرات متقابل اپیستازی افزایشی×افزایشی با محیط (AAE) معنی‌دار نبودند که احتمالاًحاکی از پایداری این مکان‌های ژنی و استقلال آن‌ها از تاثیر محیط می‌باشد. در مطالعات قبلی نیز برهمکنش اپیستازی و محیط برای شکل دانه (۱۵) و برای طول و عرض دانه (۱۰) معنی‌دار نگردید.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

جدول ۷- اثرات متقابل اپیستازی و اپیستازی در محیط در مکان‌های ژنی شناسایی‌شده صفات کیفیت ظاهری دانه برنج در دو محیط برای دوجمعیت لاین خالص نوترکیب

Table 7. Interaction effect Epistasis (AA) and epistasis × environment (AAE) of detected QTLs of grain appearance quality traits in two regions for two RIL populations

Trait	QTL_i	Marker interval	QTL position (cM)	Parent	QTL_j	Marker interval	QTL position	Parent	AA	R^2_{aa}
				Alikazemi/IR RIL population						
طول دانه	qGL3	RM3441-RM5955	45.7	AL	qGL4	RM8212-RM3417	15.7	IR	-0.7	10.3
(میلی‌متر)	qGL3	RM3441-RM5955	45.7	AL	qGL5	RM5410-RM1237	60.7	AL	0.45	8.1
عرض دانه	qGW7	RM1048-RM6344	85.5	IR	qGW5	RM5410-RM1237	67.5	AL	-0.09	3.4
(میلی‌متر)	qGW7	RM1048-RM6344	85.5	IR	qGW3-2	RM3441-RM5955	45.5	AL	-0.08	4.2
شکل دانه	qGSh3	RM3441-RM5955	45.5	AL	qGSh11	RM1341-RM5474	95.5	IR	-0.2	11.5
				Alikazemi/Saleh RIL population						
طول دانه	qGL3	RM5955-RM1164	65.3	AL	qGL5	RM421-RM178	102.8	SA	-0.8	11.5
(میلی‌متر)	qGL4-1	RM8212-RM3417	15.5	AL	qGL4-2	RM3648-RM124	110.5	AL	0.5	10.8
عرض دانه	qGW3	RM5955-RM1164	64.9	AL	qGW11	RM1812-RM1124	17.5	AL	0.07	4.1
	qGW8	RM447-RM281	120.6	SA	qGW11	RM1812-RM1124	17.5	AL	0.06–	3.3
شکل دانه	qGSh3	RM5955-RM1164	65.5	AL	qGSh11	RM1812-RM1124	18.2	AL	-0.5	3.7

QTL_i: مکان ژنی در جایگاه i، Marker interval: نشانگرهای مجاور، QTL position: موقعیت مکان ژنی (سانتی‌مورگان)، Parent: والد توزیع‌کننده آلل‌ها در مکان ژنی، QTL_j: مکان ژنی در جایگاه j، AA: اثرات متقابل اپیستازی (افزایشی در افزایشی)، R^2_{aa}: تنوع پوشش داده شده توسط اثرات اپیستازی.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

سه صفت طول دانه، عرض دانه و شکل دانه در این تحقیق توسط ۱۳ QTL اصلی در دو جمعیت کنترل شدند که روی کروموزوم‌های سه، چهار، پنج و هفت قرارداشتند. این QTLها شامل دو QTL برای هر صفت در هر جمعیت به‌جز صفت عرض دانه در جمعیت ALIR با سه QTL بود. دو مکان ژنی qRGL4 و qSGL5 به‌ترتیب با بیشترین واریانس فنوتیپی توجیه‌شده (۲۵/۲ و ۱۸/۴ درصد) و اثر افزایشی مثبت باعث افزایش طول دانه شدند. در مجموع سه خوشه QTL شامل دو خوشه برای جمعیت ALIR روی کروموزوم‌های سه و هفت و یک خوشه برای جمعیت ALSA روی کروموزوم سه شناسایی گردید. دو خوشه QTL روی کروموزوم سه با دارابودن آلل‌هایی از والد مشترک علی‌کاظمی در کنترل هر سه صفت ارزیابی‌شده در دو جمعیت موثر بودند. سومین خوشه QTL روی کروموزوم هفت (qGW7 و qGSh7) برای دو صفت عرض دانه و شکل دانه در جمعیت ALIR مشخص گردید. بنابراین می‌توان گفت که این دو صفت نیز تحت تاثیر پلیوتروپی یا چند اثری ژنی این خوشهQTL بر روی کروموزوم هفت کنترل شده‌اند. یک نشانگر مشترک RM5955 در جمعیت ALIR با QTLهای مرتبط با هر سه صفت طول دانه، عرض دانه و شکل دانه دارای فاصله ژنتیکی به‌ترتیب ۳/۷، ۳/۸ و ۳/۸ سانتی‌مورگان بود و در نتیجه می‌تواند به‌عنوان نشانگر پیوسته با این سه صفت مورد توجه به‌نژادگران قرار بگیرد.

در این تحقیق در مجموع ده جفت QTL اپیستاتیک شامل پنج جفت برای هر جمعیت با اثرات مثبت و منفی برای سه صفت کیفیت ظاهری دانه شناسایی گردید. اثرات اپیستاتیک در جمعیت ALIR عمدتا تحت تاثیر QTLهای اصلی معنی‌دار (۸۰ درصد) بیان شدند، در حالی‌که در جمعیت ALSA بیشتر توسط QTLهای غیرمعنی‌دار (۶۰ درصد) بروز یافتند. نتایج نشان داد که تاثیرQTLهای اصلی و QTLهای غیرمعنی‌دار در بیان اثرات اپیستازی صفات کیفیت ظاهری دانه به نوع جمعیت و صفت مورد مطالعه بستگی دارد. در این مطالعه سهم واریانس فنوتیپی توجیه‌شده QTLهای اصلی در کنترل ژنتیکی صفات کیفیت ظاهری دانه بیشتر از QTLهای اپیستاتیک بوده است. بررسی برهمکنش QTL با محیط نشان داد که فقط یک QTL اصلی دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط بود، درحالی‌که هیچ‌یک از جفت QTLهای اپیستازی دارای برهمکنش افزایشی× افزایشی معنی‌دار با محیط نبودند. مکان‌های ژنی مطلوب و نشانگرهای پیوسته این تحقیق می‌توانند بعد از ریز نقشه‌یابی و اعتبارسنجی، در برنامه به‌نژادی به‌ویژه انتخاب به‌کمک نشانگرها و تلاقی‌های برگشتی هدفمند جهت بهبود کیفیت ظاهری دانه برنج استفاده شوند.

تشکر و قدردانی

نگارندگان از همکاران محترم موسسه تحقیقات برنج کشور به‌ویژه بخش تحقیقات اصلاح و تهیه بذر و ایستگاه تحقیقات برنج چپرس تشکر و قدردانی می‌نمایند.

منابع

1. Bai, X., L. Luo, W. Yan, M.R. Kovi, W. Zhan and Y. Xing. 2010. Genetic dissection of rice grain shape using a recombinant inbred line population derived from two contrasting parents and fine mapping a pleiotropic quantitative trait locus qGL7. BMC genetics, 11: 16.
2. Fahliani, R., M. Khoddambashi, S. Houshmand and A. Asl. 2014. Heritability of some morphological and qualitative traits of rice and identification of their related quantitative trait loci (QTLs) using microsatellite marker. Seed and Plant Improvement Journal, 30 (In persian).
3. Fan, C., Y. Xing, H. Mao, T. Lu, B. Han, C. Xu, X. Li and Q. Zhang. 2006. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. Theoretical and Applied Genetics, 112: 1164-1171.
4. Gao, F.Y., L.H. Zeng, Q. Ling, X.J. Lu, J.S. Ren, X.T. Wu, X.W. Su, Y.M. Gao and G.J. Ren. 2016. QTL mapping of grain appearance quality traits and grain weight using a recombinant inbred population in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of integrative agriculture, 15: 1693-1702.
5. Ge, X., Y.Z. Xing, C. Xu and Y. He. 2005. QTL analysis of cooked rice grain elongation, volume expansion, and water absorption using a recombinant inbred population. Plant Breeding, 124: 121-126.
6. Hosseini, M., S. Houshmand, S. Mohamadi, A. Tarang, M. Khodambashi and H. Rahimsoroush. 2012. Detection of QTLs with main, epistatic and QTL× environment interaction effects for rice grain appearance quality traits using two populations of backcross inbred lines (BILs). Field crops research, 135: 97-106 (In persian).
7. Kepiro, J., A. McClung, M. Chen, K. Yeater and R. Fjellstrom. 2008. Mapping QTLs for milling yield and grain characteristics in a tropical japonica long grain cross. Journal of Cereal Science, 48: 477-485.
8. Kumar, K., M. Kumar, S.R. Kim, H. Ryu and Y.G. Cho. 2013. Insights into genomics of salt stress response in rice. Rice, 6: 27.
9. LI, S.Q., G.K. CUI, C.R. GUAN, W. Jun and G.H. LIANG. 2011. QTL detection for rice grain shape using chromosome single segment substitution lines. Rice Science, 18: 273-278.
10. Lou, J., L. Chen, G. Yue, Q. Lou, H. Mei, L. Xiong and L. Luo. 2009. QTL mapping of grain quality traits in rice. Journal of cereal science, 50: 145-151.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

11. Luo, Y., Z. Zhu, N. Chen, B. Duan and L. Zhang. 2004. Grain types and related quality characteristics of rice in China. Zhongguo shuidao kexue, 18: 135-139.
12. Manly, K.F., R.H. Cudmore Jr and J.M. Meer. 2001. Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping. Mammalian Genome, 12: 930-932.
13. McCouch, S.R., L. Teytelman, Y. Xu, K.B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. Li and Y. Xing. 2002. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). DNA research, 9: 199-207.
14. Murray, M. and W.F. Thompson. 1980. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. Nucleic acids research, 8: 4321-4326.
15. Qiu, X., K. Chen, W. Lv, X. Ou, Y. Zhu, D. Xing, L. Yang, F. Fan, J. Yang and J. Xu. 2017. Examining two sets of introgression lines reveals background-independent and stably expressed QTL that improve grain appearance quality in rice (*Oryza sativa* L.). Theoretical and applied genetics, 130: 951-967.
16. Rabiei, B. and B. Ghareyazi. 2005. Linkage map construction of SSR markers and QTL mapping of days to maturity in an F2 rice population. Proceeding of the 4th National Conference of Biotechnology, Tehran, Iran, pp: 15-17.
17. Rahimsouroush, H., B. Rabiei, M. Nahvi and M. Ghodsi. 2007. Study Of Some Morphological, Qualitative Traits And Yield Stability Of Rice Genotypes (*Oryza Sativa* L). Pajouhesh and Sazandegi, 75, 25-32 (In persian).
18. Sabouri, H., A. Dadras, A. Sabouri and M. Katouzi. 2015. Molecular-genetic analysis of rice grain dimension in recombinant inbreed lines of cross of Anbarbu× Sepidroud. Agricultural Biotechnology, 2: 67-85 (In persian).
19. Satagopan, J.M., B.S. Yandell, M.A. Newton and T.C., Osborn. 1996. A Bayesian approach to detect quantitative trait loci using Markov chain Monte Carlo. Genetics, 144: 805-816.
20. Wan, X., J. Wan, J. Weng, L. Jiang, J. Bi, C. Wang and H. Zhai. 2005. Stability of QTLs for rice grain dimension and endosperm chalkiness characteristics across eight environments. Theoretical and Applied Genetics, 110: 1334-1346.
21. Wang, L., A. Wang, X. Huang, Q. Zhao, G. Dong, Q. Qian, T. Sang and B. Han. 2011. Mapping 49 quantitative trait loci at high resolution through sequencing-based genotyping of rice recombinant inbred lines. Theoretical and Applied Genetics, 122: 327-340.
22. Wang, S., K. Wu, Q. Yuan, X. Liu, Z. Liu, X. Lin, R. Zeng, H. Zhu, G. Dong and Q. Qian. 2012. Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice. Nature genetics, 44: 950.
23. Wang, X., Y. Pang, J. Zhang, Q. Zhang, Y. Tao, B. Feng, T. Zheng, J. Xu and Z. Li. 2014. Genetic background effects on QTL and QTL× environment interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. The Crop Journal, 2: 345-357.
24. Yan, B., R. Liu, Y. Li, Y. Wang, G. Gao, Q. Zhang, X. Liu, G. Jiang and Y. He. 2014. QTL analysis on rice grain appearance quality, as exemplifying the typical events of transgenic or backcrossing breeding. Breeding science, 64: 231-239.
25. Yang, J., C. Hu, H. Hu, R. Yu, Z. Xia, X. Ye and J. Zhu. 2008. QTLNetwork: mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. Bioinformatics, 24: 721-723.
26. Yang, J. and J. Zhu. 2005. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. Theoretical and Applied Genetics, 110: 1268-1274.
27. Ye, Z., J. Wang, Q. Liu, M. Zhang, K. Zou and X. Fu. 2009. Genetic relationships among panicle characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) using unconditional and conditional QTL analyses. Journal of Plant Biology, 52: 259-267.
28. Yu, Y., R.A. Wing and J. Li. 2013. Grain quality. Genetics and genomics of rice. Springer, pp. 237-254.
29. Yun, Y.T., C.T. Chung, Y.J. Lee, H.J. Na, J.C. Lee, S.G. Lee, K.W. Lee, Y.H. Yoon, J.W. Kang and H.S. Lee. 2016. QTL mapping of grain quality traits using introgression lines carrying Oryza rufipogon chromosome segments in japonica rice. Rice, 9: 62.
30. Zhang, J., X. Ou, H. Hu, B. Du, W. Lv, L. Yang, D. Xing, J. Xu, X. Qiu and T. Zheng. 2018. Identification of QTLs for yield-related traits using two sets of introgression lines with a common donor parent in rice. Int J Agric Biol, 20: 15-24.
31. Zhao, D., P. Li, L. Wang, L. Sun, D. Xia, L. Luo, G. Gao, Q. Zhang and Y. He. 2017. Genetic dissection of large grain shape in rice cultivar ‘Nanyangzhan’and validation of a grain thickness QTL (qGT3. 1) and a grain length QTL (qGL3. 4). Molecular breeding, 37: 42.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]

Detection of QTLs and Their Environmental Interactions for Appearance Quality Traits using two RIL Populations in Rice

Hossein Rahim-Soroush[1], Maryam Hosseini Chaleshtori[2], Farad Nazarian Firouzabadi[3], Ahmad Esmaeili[4] and Ali Akbar Ebadi[5]

1- Ph. D. Student, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran, Department of Agronomy and Plant Breeding
2- Research Assistant, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran, Rice Research Institute of Iran, (Corresponding author: mhkhossieni@gmail.com)
3 and 4- Professor and Associate Professor, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran, Department of Agronomy and Plant Breeding
5- Research Assistant, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Rasht, Iran, Rice Research Institute of Iran
Received: January 31, 2020 August: November 1, 2020

Abstract

Rice grain appearance quality traits (APQ) affect consumer preference and marketing acceptance and long grain rice has many customers on the international markets.In order to identify QTLs controlling grain length, width and length to width ratio (shape) and QTL by environment interactions a study was conducted on two set of recombinant inbred lines (RILs) of two rice populations derived from crosses of Alikazemi / IR67017-180-2-1-2 (ALIR population) and Alikazemi / Saleh (ALSA) cultivars.The treatments of each RIL population with five check varieties were evaluated in augmented based on randomized complete block design with 5 replications in two regions of Rasht and Tonekabon in northern of Iran. Linkage map of the two populations using 87 polymorph microsatellite markers (SSR) covered 1356.0 cM of rice genome with an average distance of 15.58 cM between two markers. In this study, a total of 13 main QTLs (M-QTLs) and 10 pairs of epistatic QTLs (E-QTLs) were identified for three above mentioned traits, including seven M-QTLs and five pairs of E-QTLs for the ALIR population and six M-QTLs and five pairs of E-QTLs for the ALSA population. Two QTLs, qRGL4 (1.1) and qSGL5 (1.01), were increased the grain length with positive additive effect and the highest justified phenotypic variance of 25.2 and 18.4%, respectively. In this study, three QTL clusters were identified for APQ traits. Of these, two clusters were identified on chromosome 3 that was effective in controlling all APQ traits in two populations with alleles from a common Alikazemi parent. The third QTL cluster was determined on chromosome 7 consisting of qGW7 and qGSh7 for grain width and shape in the ALIR population. Therefore it could be stated that the QTLs on each cluster were either tightly linked or had pleiotropic effects with considerable influences in controlling rice APQ traits. A common marker of RM5955 was found in the ALIR population with a genetic distance of about 3.7 centimeters with QTLs of all three traits, and could be considered as a linked marker in breeding program. In this study, ten pairs of E-QTL were identified for three traits including five pairs per population. The epistatic effects in the ALIR population were mostly expressed by significant main QTLs (80%), while they were expressed in the ALSA population more by non-detected main QTLs (60%).The contribution of explained phenotypic variances of M-QTLs in controlling APQ traits were more than epistatic QTLs. QTL by environment interactions revealed that only one main QTL had significant interaction with environment, while no epistatic QTLs with additive × additive effect were found to be interacted with environment. The appropriate QTLs and linked markers in this study can be used in the breeding program to improve the appearance quality of rice grains after fine-mapping and validation.

Keywords: Epistasis, Environment, Grain Shape, QTL, Rice

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2025-11-07]

[DOI: 10.52547/jcb.12.35.161]