مجله علوم گياهان زراعي ايران
دوره ۴۰، شماره ۴، ۱۳۸۸ (۴۵-۳۵)

نقشه‌يابي نواحي ژنومي مرتبط با کيفيت علوفة جو تحت شرايط تنش خشکي

براتعلي سياه سر[1]*، عليرضا طالعي[2]، سيد علي پيغمبري[3] و محمدرضا نقوي[4]
۱، ۲، ۳، ۴، دانشجوي دکتري، استاد و دانشياران، پرديس کشاورزي و منابع طبيعي، دانشگاه تهران
(تاريخ دريافت: ۸۷/۵/۱۵- تاريخ تصويب: ۸۷/۱۲/۱۱)

چکيده

علي رغم اهميت کيفيت علوفه در نمود حيوان، در برنامه‌هاي اصلاحي جو کيفيت علوفة آن به عنوان معيار انتخاب مورد استفاده قرار نگرفته است. به منظور نقشه‌يابي نواحي ژنومي مؤثر در کيفيت علوفة جو، دو آزمايش در سال ۱۳۸٦ با ۷۲ لاين هاپلوئيد مضاعف جو به همراه والدين آنها (استپتو و مورکس)، در مزارع تحقيقاتي دانشکدة علوم زراعي و دامي پرديس کشاورزي و منابع طبيعي دانشگاه تهران و مرکز تحقيقات کشاورزي و منابع طبيعي سيستان، در طرح بلوکهاي کامل تصادفي با دو تکرار اجرا گرديد. هر پلات آزمايش شامل چهار رديف به طول ۳ متر و فاصله ۲۵ سانتيمتر بود. بر اساس نتايج تجزيه مرکب، اثر اصلي رقم براي کلية صفات مورد مطالعه بسيار معني‌دار بود. براي کلية صفات مورد بررسي، تفرق برتر از والدين در دو جهت مثبت و منفي مشاهده شد. براي صفات مورد مطالعه، در مجموع ۲۸ عدد **QTL** شناسايي گرديد. واريانس فنوتيپي توجيه شده بوسيلة اين **QTL** ها از ٤/۱۸ تا ۳۸/۹۲ درصد متغير بود. بيشترين مقدار **LOD** براي الياف شوينده اسيدي و روي کروموزوم **۲H** بدست آمد. **QTL**هاي شاخص‌هاي کيفيت علوفه روي کروموزوم‌هاي **۱H**، **۲H**، **۵H** و **٦H** نقشه‌يابي گرديدند. اکثر **QTL**هاي نقشه‌يابي شده، از پايداري بين دو محيط برخوردار بودند. در نتيجه، استفاده از گزينش به کمک نشانگر در اين جامعه از کارايي لازم برخوردار مي باشد.

واژه هاي کليدي: **QTL**، استپتو، مورکس، کيفيت علوفه، جو.

مقدمه

جو پس از گندم، ذرت و برنج، چهارمين غلّه مهم دنيا است که عمدتاً براي تعليف دام، تغذية انسان و مالت سازي استفاده مي‌گردد (Smith, 1995). بيش از نيمي از جـو کشت شـده در جهان براي تعليف احشام استفاده مي‌شود. جو به عنوان علوفه خشک نيز استفاده مي‌گردد (Garcia et al., 2003). علاوه بر اين، جو زمستانه قبل از آغاز طويل شدن ساقه براي چراي دام‌ها استفاده مي‌شود (Smith, 1995).

بر اساس پارامترهاي خوراکي، علوفه بايد داراي غلظت مادة خشک مطلوب براي تخمير مناسب پس از تغذيه، قابليت هضم بالا براي حداکثر جذب، بازده تبديل بوسيله حيوان و محتواي پروتئين بالا براي کاهش نيازهاي پروتئيني دام باشد (McDonald et al., 1995). افزايش کيفيت علوفه، يکي از بهترين روش‌هاي افزايش راندمان تغذيه است. عوامل متفاوتي منجمله قابليت هضم مادة خشک (DMD)[1]، پروتئين خام (CP)[2]، هيدرات‌هاي کربن محلول در آب (WSC)[3]، الياف شوينده اسيدي (ADF)[4]، فيبر خام (CF)[5]، الياف شوينده خنثي (NDF)[6]، ليگنين شوينده اسيدي (ADL)[7] و درصد خاکستر[8] در کيفيت

1. Dry matter digestibility
2. Crude protein
3. Water-soluble carbohydrate
4. Acid detergent fiber
5. Crude fiber
6. Neutral detergent fiber
7. Acid detergent lignin
8. Ash

* نويسنده مسئول: براتعلي سياه سر
تلفن: ۰۹۱۱-۲۵۲۵۰۰۸
E-mail: ba_siahsar@yahoo.com

علوفه جو دخیل مي‌باشند (Buxton, 1996; Casler, 2001; McDonald et al., 1995).

روش‌هاي کلاسیک اصلاح براي بهبود صفات مربوط به کیفیت علوفه در جو، دستاوردهاي بسیار مفیدي داشته اند (Casler, 2001). انتخاب بر اساس فنوتیپ براي قابلیت هضم بالا در گونه‌هاي زراعي علوفه‌اي مفید بوده است (Casler, 2001)، ولي اندازه‌گیري صفات فنوتیپي مثل قابلیت هضم، هنوز زمان بر و گران است. با رشد سریع تعداد نقشه‌هاي لینکاژي متراکم بر اساس نشانگرهاي مولـکولي، یافتن جایگاه صفت کمي (QTL)[1] مسئول تنوع کمي و استفاده از آن براي گزینش به کمک نشانگر (MAS)[2] امکان‌پذیر گردید و کارایي انتخاب بهبود یافت (Ayoub et al., 2003). امروزه تجزیه QTL در بسیاري از گونه‌هاي گیاهي با کمک نقشه‌هاي لینکاژي نشانگرهاي مولکولي انجام مي‌گیرد. توسعه تکنیک‌هاي نشانگرهاي مولکولي، استخراج و ساخت نقشه‌هاي لینکاژي ژنومي با چگالي بالا را براي بسیاري از گیاهان از جمله جو امکان‌پذیر نموده است (Kleinhofs et al., 2001; Kleinhofs et al., 1993).

اگرچه تحقیقات زیادي در زمینه تجزیه QTL روي جو انجام شده است، ولي در مورد صفات مربوط به کیفیت علوفه، تعداد مطالعات انجام شده اندک و محدود به صفات کیفیت دانه بوده است (Abdel-Haleem et al., 2005; Gibson et al., 1994; Han et al., 2003). Han et al. (2003)، در تجزیة ژنتیک کمي محتواي الیاف شویندة اسیدي (ADF) دانه جو بیان نمودند که ADF موجود در دانة جو زراعي توسط پنج QTL کنترل مي‌شود که سه QTL، اثرات نسبتاً بزرگي روي این صفت داشته و در مجاورت هم روي کروموزوم 2H واقع شده‌اند. این سه QTL (ADF_1، ADF_2 و ADF_3) به ترتیب در جایگاه‌هاي ۱۱/۵، ۶/۶ و ۱۱/۹ سانتي مورگان در مجاورت نشانگرهاي ABG002، ABG019 و ksuF15 واقع شده‌اند. این سه QTL به ترتیب ۲۸/۰، ۲۸/۴ و ۲۴/۷ درصد از تغییرات این صفت را توجیه نمودند. دو QTL دیگر روي کروموزوم هاي 4H و 1H به ترتیب در فواصل نشانگرهاي WG622 و ABG313B (ADF_4) و نشانگرهاي AGA006 و Hor2 (ADF_5) قرار داشتند و به ترتیب ۹/۳ و ۲۳/۶ درصد از تنوع این صفت را توجیه نمودند. Abdel-Haleem et al. (1995)، در نقشه‌یابي QTL هاي مربوط به کیفیت دانه (تعلیف) جو بیان نمودند که چهار QTL تنوع ADF دانه را کنترل مي نمایند که روي کروموزوم هاي 2H، 3H، 4H و 6H به ترتیب در جایگاه هاي ۸۸/۱۱، ۳۰/۰۱، ۷۹/۹۱ و ۷۶/۰۰ سانتي مورگان در مجاورت نشانگرهاي CD0474C، ABG460، bBE54A و Nar7 نقشه‌یابي گردیدند. این QTL ها به ترتیب ۴/۷، ۳/۸، ۶/۰ و ۸/۹ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه نمودند. شش عدد QTL براي توجیه تنوع پروتئین دانه مکان یابي گردیدند. این QTLها روي کروموزوم‌هاي 2H، 2H، 3H، 4H، 5H و 5H در موقعیت‌هاي ۳۸/۶۱، ۶۶/۸۱، ۶/۱۱، ۱۱۵/۰۱، ۴۶/۲۱ و ۵۱/۶۱ سانتي‌مورگان در مجاورت نشانگرهاي ABG156A، MWG557، ABG316A، ABG319A، Adh6 و WG541 قرار داشتند و به ترتیب ۹/۲، ۱۸/۸، ۴/۵، ۱۴/۰، ۱۳/۲ و ۲۰/۶ درصد از تنوع این صفت را توجیه نمودند. QTLهاي DMD جو پوست کني شده روي کروموزوم‌هاي 1H، 2H، 3H، 3H و 6H به ترتیب در جایگاه‌هاي ۱/۴۱، ۴۹/۴۱، ۱۹۰/۰۰، ۱۹۶/۲۱ و ۶۱/۲۱ سانتي‌مورگان در مجاورت نشانگرهاي Hor5، ABG005، ABG495B، ABG319B و BCD340E نقشه‌یابي گردیدند. این QTLها به ترتیب ۱۲/۱، ۷/۲، ۶/۶، ۷/۰ و ۹/۲ درصد از تنوع این صفت را توجیه نمودند.

از مهمترین اهداف اصلاحگران نبات، اصلاح ژنوتیپ‌هاي با عملکرد بالا و کیفیت برتر است که در محیط‌هاي متفاوت از پایداري لازم برخوردار باشند (Buxton, 1996). این مسأله بویژه براي اصلاحگران جو نیز صدق مي‌نماید. چرا که، این محصول چند منظوره در اقصي نقاط جهان با شرایط اقلیمي متفاوت کشت مي‌شود. براي دست یافتن به پایداري لازم یک رقم، مي‌توان QTLهاي محیط غیراختصاصي (پایدار) یا QTLهاي با حداقل اثر متقابل Q×E که در گزینش به کمک نشانگر براي دست ورزي کیفیت علوفه مفید باشند را به رقم منتقل نمود. بنابراین، براي مقاصد اصلاحي اولین مسأله پایداري در ظهور QTLهاي نقشه‌یابي شده‌اي است که ممکن است کاندیداي گزینش به کمک نشانگر باشند.

موارد استفادة متفاوت جو، نیاز به برنامه‌هاي اصلاحي براي فراهم نمودن واریته‌هاي با عملکرد بالا، خصوصیات

1. Quantitative trait loci
2. Marker- assisted selection

فــرآوري و کیفیت خوب را مشهودتر ساخته است. تا به امروز، مهمترین اهداف برنامه‌هاي اصلاحي جو، اصلاح ارقام با عملکرد دانه و کیفیت مالت بالا بوده است و علیرغم نقش انکار ناپذیر کیفیت علوفه در رشد و نمو حیوان، خصوصیات مربوط به کیفیت علوفه، در برنامه‌هاي اصلاحي جو، به عنوان معیار انتخاب مورد استفاده قرار نگرفته است.

هدف از این تحقیق، تعیین مکان QTLهاي کنترل‌کنندهٔ صفات مربوط به کیفیت علوفه جو، برآورد میزان تأثیر هر یک از آنها روي صفت کمي و تعیین نشانگرهاي مولکولي پیوسته با آنها براي استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسلهاي اولیه برنامه‌هاي اصلاحي بوده است.

مواد و روش

تعداد ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقي استپتو[1] و مورکس[2] به همراه والدین آنها براي تعیین کیفیت علوفه مورد استفاده قرار گرفتند. بطور خلاصه، جامعه هاپلوئیدهاي مضاعف مورد مطالعه از هیبریدهاي F_1 تلاقي استپتو×مورکس به وسیلهٔ روش تغییر یافته هوردئوم بالبوزوم[3]، که بوسیلهٔ Hayes & Chen (1989) تشریح گردیده است، بوسیله برنامه اصلاحي جو دانشگاه ایالت اورگون[4] بوسیلهٔ هایز (Hayes, 1992) تهیه شده است. این لاین‌ها به همراه والدین در مزارع تحقیقاتي دانشکدهٔ علوم زراعي و دامي، پردیس کشاورزي و منابع طبیعي، دانشگاه تهران در کرج و ایستگاه تحقیقات کشاورزي مرکز تحقیقات کشاورزي و منابع طبیعي سیستان در زهک، در سال زراعي ۸۶-۱۳۸۵ کشت شدند. در هر محل، آزمایش در قالب طرح بلوک‌هاي کامل تصادفي با دو تکرار پیاده گشت. هر لاین هاپلوئید مضاعف یا والدیني در پلات‌هاي چهار ردیفي به طول ۳ متر و فاصله بین خطوط ۲۵ سانتیمتر کشت گردید. براي نمونه‌برداري در مرحله خمیري، یک متر از دو خط وسط هر پلات از سطح زمین برش داده شد و به مدت ۴۸ ساعت با آون تهویه‌دار در دماي ۷۰ درجه سانتي‌گراد خشک گردید. نمونه‌هاي خشک شده بوسیلهٔ آسیاب پودر (۰/۱ میلي متر) شدند. ۱۰۰ گرم از نمونه‌هاي پودر شده با دستگاه NIRS[5] اسکن گردید (Roberts, 2004) و صفات قابلیت هضم مادهٔ خشک، پروتئین خام، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، الیاف شوینده اسیدي، الیاف شوینده خنثي، لیگنین شوینده اسیدي، فیبر خام و درصد خاکستر اندازه‌گیري شدند. سیستم NIRS مورد استفاده سري اینفراماتیک ۸۶۰۰[6] شرکت پرتن[7] با ۲۰-۶ طول موج در دامنه ۵۰۰ تا ۲۴۰۰ نانومتر بود. معادلات کالیبراسیون براي این صفات با اندازه‌گیري‌هاي آزمایشگاهي ۳۰ نمونه بدست آمد (Roberts et al., 2004).

تجزیه واریانس مرکب، با داده‌هاي دو مکان (کرج و زابل) انجام شد. آماره‌هاي آماري ساده، وراثت‌پذیري خصوصي، پیشرفت ژنتیکي، ضرایب تنوع فنوتیپي و ژنوتیپي و بازده ژنتیکي براي ۵ درصد گزینش براي ترکیب مکان‌ها محاسبه شد. وراثت‌پذیري خصوصي با استفاده از فرمول $h^2=[\sigma_g^2/(\sigma_g^2+\sigma_{ge}^2/e+\sigma_e^2/re)]/2$ یا فرمول $h^2=[1-(MS_{G\times E}/MS_G)]/2$ محاسبه شد (Knapp et al., 1985; Therrien, 2003) که در آنها σ_g^2، σ_{ge}^2 و σ_e^2 به ترتیب اجزاي واریانس ژنتیکي، ژنتیکي×محیطي و محیطي، r تعداد تکرار، e تعداد مکان و MS_G و $MS_{G\times E}$ واریانس ژنتیکي و ژنتیکي×محیطي مي‌باشد. پیشرفت ژنتیکي صفات در جهت مثبت و منفي براي ترکیب مکان‌ها به ترتیب با استفاده از فرمول‌هاي $GG_P=B_{DH}-B_P$ و $GG_N=W_{DH}-W_P$ محاسبه گردید که در آن B_{DH} و W_{DH} بهترین و بدترین لاین دابل هاپلوئید و B_P و W_P بهترین و بدترین والد است. ضرایب تنوع فنوتیپي و ژنوتیپي با استفاده از فرمول‌هاي $PCV=(\sigma_p/\bar{x})\times ۱۰۰$ و $GCV=(\sigma_g/\bar{x})\times ۱۰۰$ محاسبه گردیدند (Johnson et al., 1955)، که در آنها σ_p و σ_g انحراف معیار فنوتیپي و ژنوتیپي و $\bar{x}$ میانگین کل جامعه مي‌باشد. بازده ژنتیکي براي ۵ درصد گزینش با استفاده از رابطه $G_C=kh^2\sigma_p$ محاسبه شد (Johnson et al., 1955)، که در آن k دیفرانسیل گزینش استاندارد شده (براي ۵ درصد گزینش برابر ۲/۰۶۵)، σ_p

1. Steptoe (CI15229)
2. Morex (CI15773)
3. *Hordeum bulbosum*
4. Oregon State University Barley Breeding Programe

5. Near infrared reflectance spectroscopy
6. Inframatic 8600
7. Perten

انحراف معیار فنوتیپي و h^2 توارث پذیري صفت مي باشد. همبستگي هاي ساده فنوتیپي با استفاده از میانگین تکرارهاي متفاوت براي ترکیب مکان‌ها محاسبه گشت. به منظور تعیین صفات تـوجیه کنندة بیشترین تنوع قابلیت هضم مادة خشک، از رگرسیون مرحله‌اي[1] استفاده گردید.

نقشه لینکاژي نشانگرهاي مولکولي جو از سایت http://barleygenomics.wsu.edu بازیابي و براي نقشه‌یابي صفات مربوط به کیفیت علوفه جو مورد استفاده قرار گرفت. این نقشة نسبتاً اشباع، مرکب از ۳۲۷ نشانگر با طول ۱۲۲۶/۳ و متوسط فاصله ۳/۷۵ سانتي‌مورگان مي‌باشد و توسط پروژه نقشه‌یابي ژنوم جو امریکاي شمالي (NABGMP)[2] تهیه گردیده است (Kleinhofs et al., 2001; Kleinhofs et al., 1993). این نقشه براي شناسایي و برآورد اثرات فنوتیپي QTLهایي که صفات مهم اقتصادي منجمله عملکرد دانه (Hayes, 1992; Hayes & Iyambo, 1994; Peighambari et al., 2005)، کیفیت مالت (Han & Ullrich, 1994)، بیماري‌هاي گیاهي (Chen et al., 1994) و سازگاري‌هاي محیطي (Buxton, 1996) را کنترل مي‌نمایند، بکار گرفته شده است.

تجزیه QTL بطور مجزّا براي هر صفت در هر محیط (زابل و کرج) انجام گرفت. براي تعیین QTLها و برآورد اندازة اثرات آنها، از مدل ۶ برنامه Zmapqtl روش نقشه‌یابي فاصله اي مرکب (CIM)[3] استفاده گردید (Jansen & Stam, 1994; Zeng, 1994). حداقل مقدار LOD براي شناسایي QTLها برابر ۲/۵، حداقل فاصلة پویش۲ و اندازة پنجره ۱۰ سانتي‌مورگان در نظر گرفته شـد (Churchill & Doerage, 1994). نشانگرهاي پس زمینه[4] با رگرسیون پیشرو-پسرو[5] تعیین گردیدند. قُلّه‌هاي مقادیر LOD به عنوان محتمل‌ترین موقعیت QTL در نظر گرفته شدند و اثرات QTL در آن نقطه بدست آمد. براي تعیین اینکه آیا دو پیک مجاور هم نمایندة QTL واحد هستند یا اینکه هر یک به QTL جداگانه‌اي مربوط مي‌شوند، از اُفت مقدار LOD بین دو پیک استفاده شد (اگر بین دو پیک مجاور افتي به اندازة LOD≥۲ یا LRS≥ ۹/۲۱ وجود داشت، آنرا باید دو QTL جداگانه در نظر گرفت). درصد واریانس فنوتیپي توجیه شده بوسیلة هر QTL، در قُلّة موقعیت QTL تعیین گردید. تجزیه‌هاي آماري با نرم‌افزار SAS[6] نسخة ۹/۲(SAS Institute, 2008) و تجزیه QTL با نرم افزار WinQTL کارتوگرافر نسخه ۲/۵ (Wang et al., 2007) انجام گرفت و موقعیت QTLها با برنامه کُرل دراو[7] (X_4, Corel Draw Graphics Suite 2008) رسم شدند.

نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) در جدول ۱ نشان داده شده است. اثر رقم براي کلیه صفات مورد مطالعه بسیار معني‌دار (P≤۰/۰۱) بود. اثر محیط براي لیگنین شویندة اسیدي و درصد خاکستر بسیار معني‌دار (P≤۰/۰۱)، براي پروتئین خام، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، فیبر خام و الیاف شویندة خنثي معني‌دار (P≤۰/۰۵) و براي قابلیت هضم مادة خشک و الیاف شویندة اسیدي غیرمعني‌دار (P>۰/۰۵) بود. اثر متقابل رقم×محیط براي پروتئین خام و درصد خاکستر در سطح احتمال ۱ درصد و براي الیاف شویندة اسیدي، فیبر خام و لیگنین شویندة اسیدي در سطح احتمال ۵ درصد معني‌دار بود. صفات قابلیت هضم مادة خشک، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب و الیاف شویندة خنثي متأثر از اثر متقابل رقم×محیط نبودند. مطالعات قبلي نیز براي صفات متفاوت این جامعه، اثر رقم و اثر متقابل رقم×محیط معني‌دار گزارش نموده‌اند (Abdel-Haleem et al., 2005; Bregitzer & Campbell, 2001; Peighambari et al., 2005). Hayes & Iyambo (1994)، Gibson et al.(1994) و Abdel-Haleem et al. (2005) تنوع مشابهي را براي جامعه هاپلوئیدهاي مضاعف استپتو×مورکس براي صفات مربوط به کیفیت دانه گزارش نموده‌اند.

آماره‌هاي آماري ساده، ضرایب تنوع ژنوتیپي و فنوتیپي، وراثت‌پذیري خصوصي، پیشرفت ژنتیکي و بازده ژنتیکي حاصل از ۵ درصد گزینش براي ۸ صفت مربوط به کیفیت علوفه ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین شان

1. Stepwise
2. North American Barley Genome Mapping Project
3. Composite interval mapping
4. Cofactor
5. Forward-backward
6. Statistical Analysis System
7. Corel draw

در جدول۲ نشان داده شده است. مورکس نسبت به استپتو، براي صفاتي چون قابلیت هضم مادة خشک، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب و درصد خاکستر مقادیر بیشتر و براي صفاتي چون پروتئین خام، الیاف شوینده اسیدي، فیبر خام، الیاف شوینده خنثي و لیگنین شوینده اسیدي مقادیر کمتري را نشان داد. تنوع بین والدین براي کلیه صفات مورد بررسي بجز الیاف شوینده خنثي و لیگنین شوینده اسیدي در سطح احتمال۱ درصد معني‌دار بود. در نتیجه، مورکس در مقایسه با استپتو داراي کیفیت علوفة بهتري بود. Han et al. (2003)، نیز گزارش نموده‌اند که استپتو و مورکس به ترتیب داراي کیفیت دانه (تعلیف) کم و زیاد مي باشند.

اختلاف بین میانگین هاپلوئیدهاي مضاعف و میانگین والدین براي کلیه صفات مورد بررسي غیرمعني‌دار (P>۰/۰۵) بود. در نتیجه، هاپلوئیدهاي مضاعف مورد مطالعه نمایندة کل هاپلوئیدهاي مضاعف ممکن حاصل از تلاقي استپتو×مورکس بوده و صفات مورد مطالعه عمدتاً با اثرات جمع پذیر ژن‌ها کنترل مي شوند. میانگین فنوتیپي والدین براي کلیه صفات مورد بررسي تنوع نشان داد و در دامنه تغییرات نتاج قرار گرفته بود و ژنوتیپ هاي برتر از هر والد طیف وسیعي از تنوع صفات مورد مطالعه در نتاج را نشان داد. این مسأله دالّ بر وجود تفکیک متجاوز از والدین[1] بود. براي کلیه صفات مورد بررسي، بدترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بدترین والد، مقادیر کمتري را نشان داد و این مقادیر براي هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، الیاف شوینده اسیدي، الیاف شوینده خنثي، لیگنین شوینده اسیدي و درصد خاکستر بسیار معني‌دار (P≤۰/۰۱) و براي قابلیت هضم مادة خشک، پروتئین خام، فیبر خام معني‌دار (P≤۰/۰۵) بود. براي کلیه صفات مورد بررسي به جز الیاف شوینده اسیدي، بهترین لاین هاپلوئید مضاعف در مقایسه با بهترین والد، مقادیر بیشتري را نشان داد و این مقادیر براي پروتئین خام، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، فیبر خام، الیاف شوینده خنثي، لیگنین شوینده اسیدي و درصد خاکستر در سطح احتمال ۱ درصد و براي قابلیت هضم مادة خشک در سطح احتمال ۵ درصد معني‌دار بود، لذا براي این صفات تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت وجود داشت.

1. Transgressive segregation

Bregitzer & Campbell (2001)، در مطالعه تعیین QTLهاي مربوط به باززایي گیاه در این جامعه، تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده‌اند. Abdel-Haleem et al. (2005)، در نقشه‌یابي QTLهاي کنترل‌کنندة صفات مربوط به کیفیت دانه در این جامعه براي صفاتي چون پروتئین دانه، نشاسته دانه، ADF دانه، قابلیت هضم دانه‌هاي پوست کني شده، اندازة ذرات دانه و قابلیت هضم نشاسته تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده‌اند. پدیدة تفکیک متجاوز از والدین نشان‌دهندة این است که آلل‌هاي مثبت و منفي افزایش‌دهنده و کاهش‌دهنده زیادي بین دو لاین والدیني براي صفت پراکنده شده‌اند. به عبارتي، بین نتاج حاصل از تلاقي استپتو×مورکس براي صفات مورد بررسي تنوع با طیف گسترده اي وجود دارد.

ضرایب تنوع فنوتیپي کلیه صفات مورد بررسي بیشتر از ضرایب تنوع ژنتیکي بودند، ولي تفاوت آنها ناچیز بود. این مسأله، نشان دهندة اثرات کم عوامل محیطي در برآورد آنهاست. در شدت انتخاب ۵ درصد، میزان بازده ژنتیکي مورد انتظار که به صورت درصدي از میانگین بیان شده است از ۴/۲۲ براي قابلیت هضم مادة خشک تا ۱۷/۵۴ براي هیدرات‌هاي کربن محلول در آب متغیر بود. توارث پذیري خصوصي صفات در دامنه ۴۳/۰۹-۳۴/۳۵ درصد قرار داشت. بیشترین توارث‌پذیري مربوط به هیدرات‌هاي کربن محلول در آب و کمترین آن مربوط به پروتئین خام بود. با توجه به تنوع موجود براي اکثر صفات، استنباط گردید که انتخاب براي بهبود آنها مؤثر خواهد بود. با این حال، کارایي انتخاب بستگي به مقدار وراثت پذیري و پیشرفت ژنتیکي مورد انتظار دارد. صفاتي که داراي وراثت پذیري و پیشرفت ژنتیکي بالا هستند، ممکن است تحت کنترل عمل جمع‌پذیر ژن‌ها باشند. علاوه بر این، برآورد بالاي قابلیت توارث و بازده ژنتیکي ممکن است به دلیل واریانس محیطي پائین صفات باشد (Panes, 1957).

همبستگي‌هاي ساده فنوتیپي ۸ صفت مربوط به کیفیت علوفة ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) براي میانگین آزمایش کرج و زابل در جدول۳ نشان داده شده است. همبستگي فنوتیپي بسیار بالایي بین اجزاي دیوارة سلولي (ADF، NDF، CF و ADL) مشاهده گشت. بنابراین، در برنامه هاي اصلاح کیفیت علوفه جو ممکن است انتخاب یک جزء دیوارة

سلولي كافي باشد. اين نتايج با نتايج گزارش شده توسط Cardinal et al. (2003) در ذرت علوفه‌اي مطابقت داشت. همبستگي اكثر صفات مربوط به كيفيت علوفه بالا بود. در اين جامعه، انتخاب براي يک صفت، موجب پاسخ هاي همبسته صفات ديگر شده است. بنابراين، در برنامه اصلاح كيفيت علوفه جو ممكن است انتخاب يک يا چند صفت كافي باشد. همبستگي بالاي بين صفات مربوط به كيفيت علوفه ممكن است ناشي از مكان يكسان QTL هاي كنترل كننده (پليوتروپي) يا پيوستگي بين آنها باشد. علاوه بر اين، ممكن است تنوع يک صفت، تنوع صفات ديگر را تشريح نمايد. همبستگي منفي بسيار معني‌دار بين پروتئين خام و قابليت هضم مادة خشک، ناشي از همبستگي منفي و بسيار معني‌دار بين پروتئين خام و هيدرات هاي كربن محلول در آب بود. هر چه گياه به مرحلة رسيدگي نزديكتر مي‌شود، از پروتئين دانه آن كاسته مي‌شود و بر نشاسته و هيدرات‌هاي كربن آن اضافه مي‌گردد، لذا همبستگي قابليت هضم و پروتئين منفي مي‌شود.

جدول۱- تجزيه واريانس مركب ۷۲ لاين هاپلوئيد مضاعف جو و والدين آنها (استپتو و مورکس) براي ۸ صفت مربوط به كيفيت علوفه

منابع تغيير	درجه آزادي	ميانگين مربعات							
		DMD	CP	WSC	ADF	CF	NDF	ADL	ASH
مكان(محيط)	۱	۸۴/۶۰^{ns}	۴۱۱/۴۷*	۱۸۵/۶۷*	۳۷/۹۶^{ns}	۹۸/۹۱*	۵۰۱/۹۷*	۲۶/۱۲**	۸۲/۱۵**
بلوک داخل مكان	۲	۱۰/۰۲۰	۵/۶۴	۳/۰۵	۱۱/۰۷	۴/۶۷	۱۲/۴۹	۰/۰۶	۰/۳۱۰۱
رقم	۷۳	۸/۷۵**	۳/۱۰**	۷/۴۶**	۱۵/۷۷**	۱۰/۴۰**	۲۹/۸۱**	۰/۱۷**	۲/۲۸**
رقم×مكان	۷۳	۱/۴۸^{ns}	۰/۹۷**	۱/۰۳^{ns}	۳/۳۰*	۱/۷۰*	۴/۷۷^{ns}	۰/۰۳*	۰/۳۶**
خطا	۱۴۶	۱/۳۱	۰/۴۰	۰/۸۴	۲/۱۷	۱/۲۱	۳/۵۳	۰/۰۲	۰/۰۳
ضريب تغييرات (%)		۱/۹۰	۵/۷۳	۶/۶۳	۴/۱۶	۳/۶۳	۳/۱۹	۳/۲۰	۲/۴۱
ضريب تبيين (%)		۸۷/۰۸	۹۳/۴۵	۹۳/۲۳	۸۷/۳۱	۸۹/۰۰	۹۳/۲۷	۹۴/۰۹	۹۵/۸۰

* و ** به ترتيب معني‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns غير معني‌دار.

DMD، قابليت هضم ماده خشک؛ CP، پروتئين خام؛ WSC، هيدرات‌هاي كربن محلول در آب؛ ADF، الياف شوينده اسيدي؛ CF، فيبر خام؛ NDF، الياف شوينده خنثي؛ ADL، ليگنين شوينده اسيدي؛ Ash، درصد خاكستر.

جدول ۲- آماره هاي آماري ساده، ضرايب تنوع فنوتيپي و ژنتيكي، وراثت پذيري، پيشرفت ژنتيكي و بازده ژنتيكي ۵ درصد گزينش براي ۸ صفت مربوط به كيفيت علوفه ۷۲ لاين هاپلوئيد مضاعف جو و والدين آنها (استپتو و مورکس) براي ميانگين آزمايش كرج و زابل

آماره	DMD	CP	WSC	ADF	CF	NDF	ADL	ASH
Steptoe(P_1)	۵۹/۴۷	۱۲/۸۵	۱۴/۲۷	۳۷/۶۵	۳۰/۴۳	۵۳/۲۸	۴/۰۳	۷/۹۹
Morex(P_2)	۶۳/۴۹	۱۰/۸۷	۱۶/۵۷	۳۱/۹۹	۲۶/۱۳	۵۱/۹۹	۳/۹۷	۸/۴۳
P_1P_2	-۴/۰۲**	۱/۹۸**	-۲/۳۰**	۵/۶۶**	۴/۳۰**	۱/۲۹^{ns}	-۰/۰۶^{ns}	-۰/۴۴**
$\bar{x}_P = (P_1 + P_2)/2$	۶۱/۴۸	۱۱/۸۶	۱۵/۴۲	۳۴/۸۲	۲۸/۲۸	۵۲/۶۳	۴/۰۰	۸/۲۱
WorstDHs	۵۷/۸۴	۹/۴۶	۱۰/۸۳	۲۶/۹۸	۲۴/۵۲	۴۶/۱۱	۳/۴۳	۷/۵۲
BestDHs	۶۵/۵۳	۱۴/۷۹	۲۱/۰۲	۳۹/۵۹	۳۲/۹۳	۶۰/۹۸	۴/۹۲	۹/۰۵
Range	۷/۶۹	۵/۳۳	۱۰/۱۹	۱۲/۶۱	۸/۴۱	۱۴/۸۷	۱/۴۹	۱/۵۳
$\bar{x}_{DHs}$	۶۰/۹۸	۱۲/۲۲	۱۵/۳۶	۳۴/۹۸	۲۹/۵۱	۵۴/۷۸	۴/۱۴	۸/۲۱
SD_{DHs}	۲/۰۳	۱/۲۵	۲/۰۱	۲/۹۱	۲/۱۰	۲/۹۶	۰/۲۶	۰/۳۰
CV_{DHs}	۳/۳۴	۱۰/۲۴	۱۳/۱۱	۸/۳۲	۷/۱۳	۵/۴۱	۶/۳۳	۳/۶۱
$\bar{x}_{DHs} - \bar{x}_P$	-۰/۵۰^{ns}	۰/۳۶^{ns}	-۰/۰۶^{ns}	۰/۱۶^{ns}	۱/۲۳^{ns}	۲/۱۵^{ns}	۰/۱۳^{ns}	۰/۰۱^{ns}
GG_N=W_{DH}-W_P	-۱/۶۳*	-۱/۴۱*	-۳/۴۴**	-۵/۰۱**	-۱/۶۱*	-۵/۸۸**	-۰/۵۴**	-۰/۴۷**
GG_P=B_{DH}-B_P	۲/۰۴*	۱/۹۴**	۴/۴۵**	۱/۹۴^{ns}	۲/۵۰**	۷/۷۰**	۰/۸۹**	۰/۶۲**
GCV	۲/۲۴	۶/۶۲	۹/۱۵	۴/۹۸	۴/۸۷	۴/۲۵	۴/۲۵	۸/۹۹
PCV	۲/۴۶	۷/۹۹	۹/۸۵	۵/۶۱	۵/۳۳	۴/۶۴	۴/۶۷	۹/۷۹
$GC_{5\%}$	۴/۲۲	۱۱/۳۳	۱۷/۵۴	۹/۱۵	۹/۲۰	۸/۰۴	۷/۹۹	۱۷/۰۶
H^2	۴۱/۵۴	۳۴/۳۵	۴۳/۰۹	۳۹/۵۳	۴۱/۸۲	۴۲/۰۰	۴۱/۳۸	۴۲/۱۷

* و ** به ترتيب معني‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns غيرمعني‌دار.

DMD، قابليت هضم ماده خشک؛ CP، پروتئين خام؛ WSC، هيدرات‌هاي كربن محلول در آب؛ ADF، الياف شوينده اسيدي؛ CF، فيبر خام؛ NDF، الياف شوينده خنثي؛ ADL، ليگنين شوينده اسيدي؛ Ash، درصد خاكستر.

GG_N، پيشرفت ژنتيكي در جهت منفي؛ GG_P، پيشرفت ژنتيكي در جهت مثبت؛ B_{DH}، بهترين لاين دابل هاپلوئيد؛ B_p، بهترين والد؛ PCV، ضريب تنوع فنوتيپي؛ GCV، ضريب تنوع ژنتيكي؛ $GC_{5\%}$، بازده ژنتيكي براي ۵% گزينش؛ h^2، توارث‌پذيري خصوصي { $h^2 = [1-(MS_{G\times E}/MS_G)]/2$ يا $h^2 = [\sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2/e + \sigma_e^2/re)]/2$ } (Knapp et al., 1985; Therrien, 2003).

نتایج حاصل از رگرسیون مرحله‌اي نشان داد که الیاف شوینده اسیدي به تنهایي بیشترین سهم را (R^2=۹۷/۷۱ :$DMD = ۸۷/۹۶ - ۰/۷۸ADF$) در توجیه تغییرات قابلیت هضم مادة خشک دارد. این نتیجه در توافق با یافته هاي Reid et al. (1988) بود. بر طبق معادلة Reid et al. (1988)، در گراس‌ها ($\%DigDM = ۸۸/۹ - ۰/۷۷۹ ADF$)، مادة خشک قابل هضم عمدتاً بوسیلة الیاف شوینده اسیدي توجیه مي‌گردد.

QTLهاي ۸ صفت مربوط به کیفیت علوفة ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقي استپتو×مورکس در جدول ۴ و شکل ۱ نشان داده شده است. براي کلیه صفات مورد بررسي سه تا شش و در مجموع ۲۸ عدد QTL شناسایي گردید. واریانس فنوتیپي توجیه شده بوسیلة این QTLها از ۴/۱۸ تا ۳۸/۹۲ درصد متغیر بود. بیشترین و کمترین واریانس فنوتیپي براي الیاف شوینده اسیدي و هیدرات‌هاي کربن محلول در آب در زابل بدست آمد. مقدار LOD در دامنه ۹/۶۴-۲/۵۰ قرار داشت. کمترین و بیشترین مقدار LOD به ترتیب براي QTLهاي کنترل‌کنندة هیدرات‌هاي کربن محلول در آب (Qwsc2Hsa) و الیاف شوینده اسیدي (Qadf2Hs) بدست آمد.

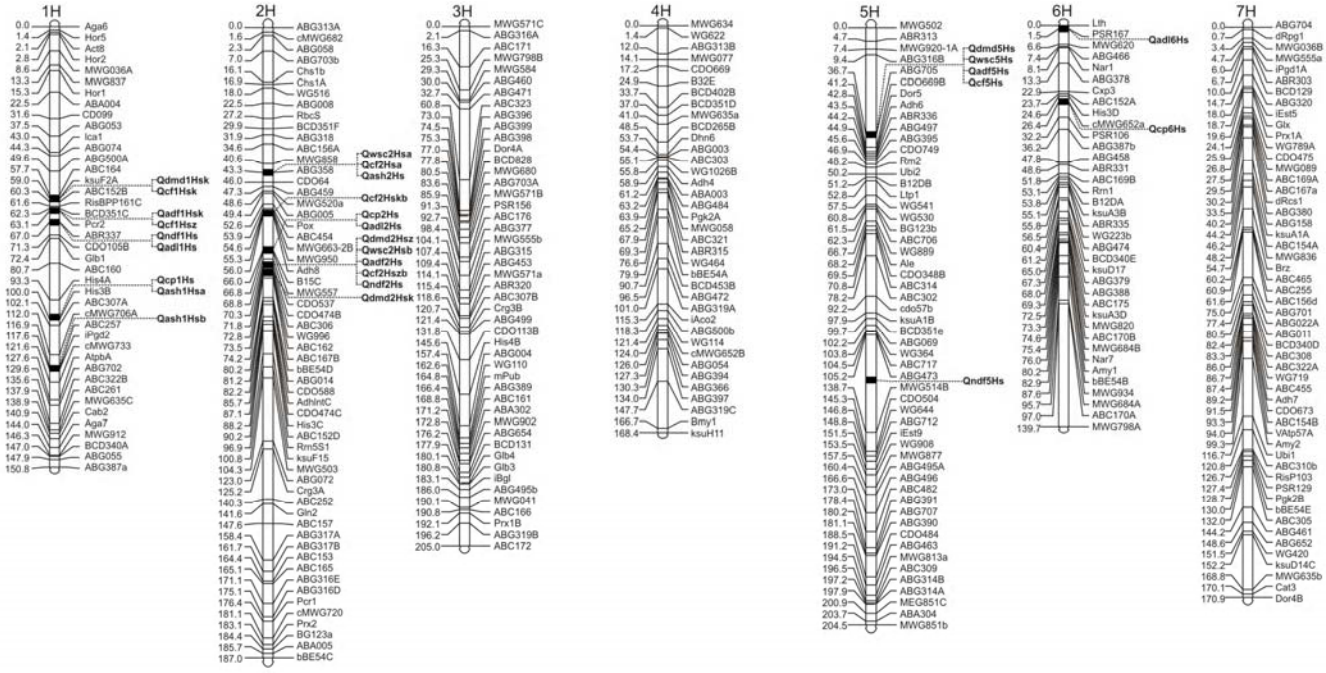
مدل‌هاي QTL، حدود ۳۶/۲۴ و ۴۴/۸۸ درصد از تنوع کل قابلیت هضم مادة خشک را به ترتیب در کرج و زابل تشریح نمودند. چهار عدد QTL براي قابلیت هضم مادة خشک شناسایي شد. QTLهاي *Qdmd1Hsk*، *Qdmd2Hsz*، *Qdmd2Hsk* و *Qdmd5Hs* به ترتیب روي کروموزوم هاي ۱H، ۲H، ۲H و ۵H در مکان‌هاي ۵۹/۰، ۷۰/۳، ۷۲/۸ و ۳۶/۷ سانتي‌مورگان نزدیک نشانگرهاي KsuF2A، CDO474B، WG996 و ABG705 قرار داشتند. براي پروتئین خام سه QTL، *Qcp1Hs*، *Qcp2Hs* و *Qcp6Hs* به ترتیب روي کروموزوم‌هاي ۱H، ۲H و ۶H نقشه‌یابي گردید که روي هم رفته حدود ۳۷/۲۳ و ۳۵/۴۴ درصد از تنوع فنوتیپي کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. این سه QTL، به ترتیب در جایگاه هاي ۹۹/۳، ۶۶/۰ و ۲۶/۴ سانتي‌مورگان در مجاورت نشانگرهاي His4A، B15C و cMWG652A قرار داشتند. سه QTL روي کروموزوم هاي ۲H، ۲H و ۵H براي هیدرات‌هاي کربن محلول در آب تعیین مکان گردیدند که در مجموع حدود ۲۸/۴۴ و ۲۴/۶۷ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل کنترل نمودند. QTLهاي *Qwsc2Hsa*، *Qwsc2Hsb* و *Qwsc5Hs* به ترتیب در موقعیت‌هاي ۴۳/۳، ۷۰/۳ و ۳۶/۷ سانتي‌مورگان نزدیک نشانگرهاي ABG358، CDO474B و ABG705 قرار داشتند. سه QTL روي کروموزوم‌هاي ۱H، ۲H و ۵H براي توجیه تنوع الیاف شوینده اسیدي یافت گردید که روي هم رفته حدود ۴۸/۶۷ و ۴۶/۹۳ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. این QTLها (*Qadf1Hsk*، *Qadf2Hs* و *Qadf5Hs*) به ترتیب در مکان‌هاي ۶۳/۱، ۷۰/۳ و ۳۶/۷ سانتي‌مورگان در مجاورت نشانگرهاي Pcr2، CDO474B و ABG705 قرار داشتند. *Qadf2Hs* یک QTL بزرگ اثر بود که در کرج و زابل به ترتیب ۲۸/۹۶ و ۳۸/۹۲ درصد از تنوع الیاف شوینده اسیدي را توجیه نمود. شش QTL، *Qcf1Hsk*، *Qcf1Hsz*، *Qcf2Hsa*، *Qcf2Hskb*، *Qcf2Hszb* و *Qcf5Hs* کنترل‌کنندة فیبر خام، به ترتیب روي کروموزوم‌هاي

جدول ۳- همبستگي‌هاي ساده فنوتیپي ۸ صفت مربوط به کیفیت علوفة ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو و والدین آنها (استپتو و مورکس) براي میانگین آزمایش کرج و زابل

صفت	DMD	CP	WSC	ADF	CF	NDF	ADL	ASH
CP	-۰/۶۷**							
WSC	۰/۸۸**	-۰/۷۵**						
ADF	-۰/۹۸**	۰/۷۳**	-۰/۹۲**					
CF	-۰/۹۶**	۰/۶۹**	-۰/۸۴**	۰/۹۱**				
NDF	-۰/۸۲**	۰/۶۶**	-۰/۷۸**	۰/۷۷**	۰/۸۵**			
ADL	-۰/۶۸**	۰/۷۰**	-۰/۸۱**	۰/۷۲**	۰/۶۷**	۰/۸۴**		
ASH	۰/۳۴**	-۰/۲۳ns	۰/۳۶**	-۰/۸*	-۰/۴۴**	-۰/۸*	-۰/۱۸ns	

* و ** به ترتیب معني‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد؛ ns غیر معني‌دار.

DMD، قابلیت هضم ماده خشک؛ CP، پروتئین خام؛ WSC، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب؛ ADF، الیاف شوینده اسیدي؛ CF، فیبر خام؛ NDF، الیاف شوینده خنثي؛ ADL، لیگنین شوینده اسیدي؛ Ash، درصد خاکستر.



شکل۱- نقشه QTL هاي ۸ صفت مربوط به کیفیت علوفة ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقي استپتوئه×مورکس در کرج و زابل: DMD، قابلیت هضم ماده خشک؛ CP، پروتئین خام؛ WSC، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب؛ ADF، الیاف شوینده اسیدي؛ CF، فیبر خام؛ NDF، الیاف شوینده خنثي؛ ADL، لیگنین شوینده اسیدي؛ Ash، درصد خاکستر.

۱H، ۱H، ۲H، ۲H، ۲H و ۵H در جایگاه‌هاي ۵۹/۰، ۶۳/۱، ۴۳/۳، ۵۵/۳، ۷۰/۳ و ۳۶/۷ سانتي‌مورگان نزدیک نشانگرهاي ksuF2A، Pcr2، ABG358، MWG950، CDO474B و ABG705 تعیین مکان گردیدند و در مجموع حدود ۶۳/۵۱ و ۳۶/۰۱ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. سه QTL (*Qndf1Hs*، *Qndf2Hs* و *Qndf5Hs*) به ترتیب روي کروموزوم‌هاي ۱H، ۲H و ۵H در موقعیت‌هاي ۶۷/۰، ۷۰/۳ و ۱۲۱/۲ سانتي مورگان نزدیک نشانگرهاي ABR337، CDO474B و ABG473 براي توجیه تنوع الیاف شوینده خنثي نقشه‌یابي گردیدند و در مجموع حدود ۴۷/۵۷ و ۴۷/۶۵ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. سه QTL کنترل‌کنندة لیگنین شوینده اسیدي، به ترتیب روي کروموزوم‌هاي ۱H، ۲H و ۶H در موقعیت‌هاي ۶۷/۰، ۶۶/۰ و ۱/۵ سانتي‌مورگان، نزدیک نشانگرهاي ABR337، BI5C و PSR167 تعیین مکان گردیدند. این سه QTL (*Qadl1Hs*، *Qadl2Hs* و *Qadl6Hs*) در مجموع حدود ۳۵/۸ و ۳۹/۰۳ درصد از تنوع کل این صفت را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. مدل‌هاي QTL روي هم رفته ۲۸/۷۵ و ۵۲/۵۲ درصد از تنوع کل درصد خاکستر را به ترتیب در کرج و زابل توجیه نمودند. QTLهاي *Qash1Hsa*، *Qash1Hsb* و *Qash2Hs* به ترتیب روي کروموزوم‌هاي ۱H، ۱H و ۲H در جایگاه‌هاي ۹۹/۳، ۱۱۶/۹ و ۴۳/۳ سانتي‌مورگان نزدیک نشانگرهاي His4A، ABG257 و ABG358 قرار داشتند.

هم مکاني QTLها، همبستگي بین صفات را توجیه نمود. براي مثال، QTLهاي *Qdmd1Hsk* با *Qcf1Hsk*؛ *Qadf1Hsk* با *Qcf1Hsz*؛ *Qndf1Hs* با *Qadl1Hs*؛ *Qcp1Hs* با *Qash1Hsa*؛ *Qwsc2Hsa*، *Qcf2Hsa* با *Qash2Hs*؛ *Qcp2Hs* با *Qadl2Hs*؛ *Qdmd2Hsz*، *Qwsc2Hsb*، *Qadf2Hs*، *Qcf2Hszb* با *Qndf2Hs*؛ *Qdmd5Hs*، *Qwsc5Hs*، *Qadf5Hs* با *Qcf5Hs* از موقعیت یکساني روي نقشه برخوردار بودند. Han & Ullrich (1994)، چندین QTL هم مکان براي صفات متفاوت گزارش نمودند، براي مثال QTLهاي وزن و پروتئین دانه در یک ناحیه روي کروموزوم ۲H واقع شده‌اند. هم مکاني QTLها بواسطة لینکاژ بین دو ژن یا اثر پلیوتروپي یک ژن است. در حالت پلیوتروپي، همبستگي بین صفات هرگز شکسته نمي‌شود. پلیوتروپي اجزاي فـرعي صفات را کنترل مي‌نماید و وقتي یک صـفت انتخاب مي‌شود، موجب کاهش یا افزایش همزمان صفات همبسته مي‌گردد.

جدول ۴- QTLهاي ۸ صفت مربوط به کیفیت و کمیت علوفة ۷۲ لاین هاپلوئید مضاعف جو در کرج و زابل

صفت	نام QTL	گروه لینکاژي	نزدیک‌ترین نشانگر	موقعیت QTL[a]	LOD		اثرافزایشي		R^2	
					کرج	زابل	کرج	زابل	کرج	زابل
DMD	*Qdmd1Hsk*	۱H(۵)	ksuF2A	۵۹/۰	۳/۸۴	-	۰/۶۸	-	۱۰/۷۵	-
	Qdmd2Hsz	۲H(۲)	CDO474B	۷۰/۳	-	۹/۴۰	-	۱/۳۷	-	۳۷/۲۱
	Qdmd2Hsk	۲H(۲)	WG996	۷۲/۸	۳/۱۵	-	۰/۶۷	-	۸/۸۶	-
	Qdmd5Hs	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۵/۴۹	۲/۸۳	۰/۸۵	۰/۶۳	۱۶/۶۳	۷/۶۷
CP	*Qcp1Hs*	۱H(۵)	His4A	۹۹/۳	۴/۹۶	۴/۶۱	-۰/۶۳	-۰/۶۵	۱۷/۸۱	۱۶/۳۵
	Qcp2Hs	۲H(۲)	B15C	۶۶/۰	۴/۱۸	۴/۰۰	-۰/۵۶	-۰/۵۹	۱۳/۵۸	۱۳/۱۴
	Qcp6Hs	۶H(۶)	cMWG652a	۲۶/۴	۲/۵۲	۲/۵۲	-۰/۳۱	-۰/۳۳	۵/۸۴	۵/۹۵
WSC	*Qwsc2Hsa*	۲H(۲)	ABG358	۴۳/۳	۲/۵۰	۲/۵۳	۰/۶۴	۰/۶۵	۶/۷۳	۷/۰۶
	Qwsc2Hsb	۲H(۲)	CDO474B	۷۰/۳	۴/۱۹	۳/۹۹	۰/۸۳	۰/۸۹	۱۴/۰۶	۱۳/۴۳
	Qwsc5Hs	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۲/۵۷	۲/۵۳	۰/۵۳	۰/۴۳	۷/۶۵	۴/۱۸
ADF	*Qadf1Hsk*	۱H(۵)	Pcr2	۶۳/۱	۳/۴۵	-	-۰/۹۲	-	۹/۱۰	-
	Qadf2Hs	۲H(۲)	CDO474B	۷۰/۳	۸/۷۹	۹/۶۴	-۱/۵۹	-۱/۸۸	۲۸/۹۶	۳۸/۹۲
	Qadf5Hs	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۳/۷۷	۲/۸۷	-۰/۹۶	-۰/۸۷	۱۰/۶۱	۸/۰۱
CF	*Qcf1Hsk*	۱H(۵)	ksuF2A	۵۹/۰	۴/۹۵	-	-۰/۸۰	-	۱۳/۶۷	-
	Qcf1Hsz	۱H(۵)	Pcr2	۶۳/۱	-	۴/۵۱	-	-۰/۷۸	-	۱۲/۳۷
	Qcf2Hsa	۲H(۲)	ABG358	۴۳/۳	۲/۹۳	۳/۰۹	-۰/۷۱	-۰/۷۴	۷/۸۵	۸/۲۰
	Qcf2Hskb	۲H(۲)	MWG950	۵۵/۳	۷/۹۹	-	-۱/۱۲	-	۲۸/۲۹	-
	Qcf2Hszb	۲H(۲)	CDO474B	۷۰/۳	-	۳/۰۲	-	-۰/۷۱	-	۷/۹۲
	Qcf5Hs	۵H(۷)	ABG705	۳۶/۷	۴/۸۷	۲/۷۷	-۰/۸۰	-۰/۶۰	۱۳/۷۰	۷/۵۲
NDF	*Qndf1Hs*	۱H(۵)	ABR337	۶۷/۰	۴/۲۴	۴/۵۷	-۱/۲۱	-۱/۲۹	۱۵/۴۰	۱۶/۳۹
	Qndf2Hs	۲H(۲)	CDO474B	۷۰/۳	۳/۵۸	۴/۹۷	-۱/۱۰	-۱/۳۲	۱۲/۶۰	۱۷/۸۲
	Qndf5Hs	۵H(۷)	ABG473	۱۲۱/۲	۳/۷۰	۲/۶۰	-۱/۳۴	-۱/۱۳	۱۹/۵۷	۱۳/۴۴
ADL	*Qadl1Hs*	۱H(۵)	ABR337	۶۷/۰	۲/۶۲	۲/۶۰	-۰/۳۸	-۰/۴۰	۹/۷۱	۹/۹۱
	Qadl2Hs	۲H(۲)	B15C	۶۶/۰	۴/۲۲	۴/۹۷	-۰/۲۱	-۰/۴۳	۱۶/۵۳	۲۰/۵۴
	Qadl6Hs	۶H(۶)	PSR167	۱/۵	۲/۵۷	۲/۵۴	-۰/۳۹	-۰/۳۸	۹/۵۶	۸/۵۸
ASH	*Qash1Hsa*	۱H(۵)	His4A	۹۹/۳	۲/۵۲	۵/۲۴	۰/۳۷	۰/۸۵	۹/۱۳	۲۸/۷۷
	Qash1Hsb	۱H(۵)	ABC257	۱۱۶/۹	۲/۹۲	۳/۶۸	-۰/۳۲	-۰/۳۶	۱۰/۱۹	۱۴/۰۱
	Qash2Hs	۲H(۲)	ABG358	۴۳/۳	۲/۷۲	۲/۷۱	۰/۲۹	۰/۳۰	۹/۴۳	۹/۷۴

a موقعیت QTL به سانتي مورگان از انتهاي بازوي کوچک کروموزوم.

DMD، قابلیت هضم ماده خشک؛ CP، پروتئین خام؛ WSC، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب؛ ADF، الیاف شوینده اسیدي؛ CF، فیبر خام؛ NDF، الیاف شوینده خنثي؛ ADL، لیگنین شوینده اسیدي؛ Ash، درصد خاکستر.

اثر بزرگ QTLهاي جایگاه ۳۶/۷ سانتي‌مورگان واقع در محل نشانگر ABG705 روي کروموزوم 5H بر قابلیت هضم مادة خشک، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، الیاف شویندة خنثي و فیبر خام یا اثر بزرگ QTLهاي جایگاه ۷۰/۳ سانتي‌مورگان واقع در موقعیت نشانگر CDO474B روي کروموزوم 2H بر قابلیت هضم مادة خشک، هیدرات‌هاي کربن محلول در آب، الیاف شویندة اسیدي، فیبر خام و الیاف شویندة خنثي نشانگر این است که احتمالاً ژن‌هاي خوشه‌اي[1] کنترل‌کنندة کیفیت علوفه در این نواحي از کروموزوم‌ها جاي گرفته‌اند. ژن‌هاي خوشه‌اي صفات متفاوت، ممکن است موجب همپوشاني QTLها گردند. براي مثال، Mansur et al. (1993) و Orf et al. (1999)، QTLهاي خوشه اي با اثرات شدید بر گلدهي، رسیدگي، ارتفاع بوته و ورس را گزارش نموده‌اند. با این وجود، براي فهم اینکه ماهیت نواحي کنترل‌کنندة بیشتر از یک صفت، ناشي از پلیوتروپي، لینکاژ ژني یا ژن‌هاي خوشه‌اي است، نقشه با چگالي بسیار بالا براي نقشه‌یابي مورد نیاز مي‌باشد. اثرات آللي QTLهاي هم مکان، توجیه‌کنندة همبستگي‌هاي مثبت و منفي موجود بین صفات بود. هم مکاني چند QTL موجب همبستگي بالاي صفات شده بود. براي مثال، همبستگي بالاي بین قابلیت هضم مادة خشک و الیاف شویندة اسیدي ناشي از هم مکاني *Qdmd2Hsz* با *Qadf2Hs* و *Qdmd5Hs* با *Qadf5Hs* مي باشد. در این مطالعه، QTLهاي صفت اختصاصي نیز نقشه‌یابي گردید. براي مثال، QTLهاي، *Qadl6Hs*، *Qcp6Hs*، *Qndf5Hs* و *Qash1Hsb* به

1. Cluster gene

ترتيب فقط براي كنترل صفات ليگنين شوينده اسيدي، پروتئين خام، الياف شوينده خنثي و درصد خاكستر نقشه‌يابي شدند.

اجزاي ديوارة سلولي (ADF، NDF، ADL و CF) داراي QTLهاي هم مكان بودند. بطور مثال، QTLهاي *Qadf2Hs*، *Qcf2Hszb* با *Qndf2Hs*؛ *Qadf1Hsk* با *Qcf1Hsz*؛ *Qndf1Hs* با *Qadl1Hs*؛ *Qadf5Hs* با *Qcf5Hs* از موقعيت‌هاي يكساني روي نقشه برخوردار بودند، لذا اين QTLها از تئوري Cardinal et al. (2003)، كه فقط ADF يا NDF براي نقشه‌يابي اجزاء فيبر ذرت علوفه‌اي نياز است، تبعيت مي‌كنند، ولي از آنجايي كه NDF بطور منفي با پتانسيل دريافت علوفه[1] (Mertens, 1987) و ADF بطور منفي با پتانسيل قابليت هضم علوفه (Reid et al., 1988)، همبسته است. بنابراين، اين دو صفت براي نقشه‌يابي اجزاي فيبر جو علوفه‌اي ضروري به نظر مي‌رسند. علاوه بر اين، ليگنيني شدن اغلب به عنوان مهمترين عامل كاهش قابليت هضم ديوارة سلولي ذكر شده است(Casler, 2001)، لذا اين صفت نيز در نقشه‌يابي اجزاي فيبر جو علوفه‌اي ضروري مي باشد.

در اين مطالعه در مجموع ۲۸ عدد QTL براي صفات مربوط به كيفيت علوفه شناسايي گرديد كه تعداد، نوع و اثر ۲۰ QTL در مكان‌هاي متفاوت پايدار بود، لذا از آنها مي‌توان در گزينش به كمک نشانگر استفاده نمود. QTLهاي پايدار، موجب پايداري نسبي كنترل ژنتيكي مي‌شوند و بر اثر متقابل Q×E فائق مي‌آيند. پايداري QTLها در محيط‌هاي متفاوت ناشي از كنترل صفات به وسيله تعداد اندكي لوساي با اثرات زياد است. Peighambari et al. (2005) گزارش نمودند كه در اين جامعه QTLهاي كنترل‌كنندة روز تا گلدهي، روز تا خوشه‌دهي، روز تا رسيدگي، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه، وزن هزار دانه، پروتئين و عملكرد دانه در سال‌هاي متفاوت پايدار هستند و مي‌توان از آنها در گزينش به كمک نشانگر استفاده نمود. كاربرد گزينش به كمک نشانگر براي صفاتي چون عملكرد و كيفيت مالت سازي در اين جامعه نشان داده شده است (Ayoub et al., 2003; Zhu et al., 1999)، بنابراين بازده گزينش به كمک نشانگر در اين جامعه از كارايي لازم برخوردار مي باشد.

1. Intake

سپاسگزاري

از همكاري آقاي دكتر علي اشرف جعفري و سازمان جنگل‌ها و مراتع در انجام تجزيه نمونه‌ها تشكر و قدرداني صميمانه مي‌نمايد.

REFERENCES

1. Abdel-Haleem, H., Surber, L. M. M., Bowman, J. G. P. & Blake, T. K. (2005). Mapping the genes controlling variation for feed quality in the Steptoe×Morex barley population. *Crop Sci*, (*In press*).
2. Ayoub, M., Armstrong, E., Bridger, G., Fortin, M. G. & Mather, D. E. (2003). Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. *Crop Sci*, 43, 556-561.
3. Bregitzer, P. & Campbell, R. D. (2001). Genetic markers associated with green and albino plant regeneration from embryogenic barley callus. *Crop Sci*, 41, 173-179.
4. Buxton, D. R. (1996). Quality-related characteristics of forage as influenced by plant environment and agronomic factors. *Anim Feed Sci Tech*, 59, 37-49.
5. Cardinal, A. J., Lee, M. & Moore, K. J. (2003). Genetic mapping and analysis of quantitative trait loci affecting fiber and lignin content in maize. *Theor Appl Genet*, 106, 866-874.
6. Casler, M. D. (2001). Breeding forage crops for increased nutritional value. *Adv Agron*, 71, 51-107.
7. Chen, F., Prehn, D., Hayes, P. M., Mulrooney, D., Corey, A. & Vivar, H. (1994). Mapping genes for resistance to barley stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *horde*.). *Theor Appl Genet*, 88, 215-219.
8. Chen, F. & Hayes, P. M. (1989). A comparison of *Hordeum bulbosum*-mediated haploid production efficiency in barley using *in vitro* floret and tiller culture. *Theor Appl Genet*, 77, 701-704.
9. Churchill, G. A. & Doerage, R. W. (1994). Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 138, 963-971.
10. Corel Draw Graphics Suite X_4. (2008). *Corel Corp*. (available at www.corel.com)
11. Garcia, A., Thiex, N. & Tjardes, K. (2003). *Interpreting hay and haylage analysis*. Ex. Ex. 4002 (rev). Collage of Agriculture and Biological Sciences. South Dakota State University, USDA.
12. Gibson, L. A., Bowman, J. G. P., Oberthur, L. E. & Blake, T. K. (1994). Determination of genetic marker associated with ruminant digestion of barley. *Proc West Sect Am Soc Anim Sci*, 45, 317-320.

13. Han, F. & Ullrich, S. E. (1994). Mapping of quantitative trait loci for malting quality traits in barley. *Barley Genet Newsl*, 23, 84-97.
14. Han, F., Ullrich, S. E., Romagosa, I., Clancy, J. A., Froseth, J. A. & Wesenberg, D. M. (2003). Quantitative genetic analysis of acid detergent fiber content in barley grain. *J Cereal Sci*, 38, 167-172.
15. Hayes, P. M. (1992). Economic trait loci (quantitative trait loci- QTL) analysis progress report. North American Barley Genome Mapping Project (NABGMP). *Barley Genet Newsl*, 21, 30-31.
16. Hayes, P. M. & Iyambo, O. E. (1994). Summary of QTL effects in the Steptoe×Morex population. *Barley Genet Newsl*, 23, 98-143.
17. Jansen, R. C. & Stam, P. (1994). High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics*, 136, 1447-1455.
18. Johnson, H. W., Robinson, H. F. & Comestock, R. E. (1955). Estimation of genetic and environmental variability in soybean. *Agron J*, 47, 314-318.
19. Kleinhofs, A. & Graner, A. (2001). An integrated map of the barley genome. p: 187-199. In: Philips, R.L. and I.K. Vasil (eds.). *DNA-Based Markers in Plants*. 2nd ed. Kluwer Academic Publications.
20. Kleinhofs, A., Kilian, A., Saghai Maroof, M. A., Biyashev, R. M., Hayes, P., Chen, F. Q., Lspitan, N., Fenwick, A., Blake, T. K., Kanazin, V., Ananiev, E., Dahleen, L., Kurdna, D., Bollinger, J., Knapp, S. J., Liu, B., Sorrells, M., Heun, M., Franckowiak, J. D., Hoffman, D., Skadsen, R. & Stefffenson, B. J. (1993). A molecular, isozymes, and morphological map of the barley (*Hordeum vulgare*) genome. *Theor Appl Genet*, 86, 705-712.
21. Knapp, S. J., Stroup, W. W. & Ross, W. M. (1985). Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci*, 25, 192-194.
22. Mansur, L. M., Lark, K. G., Kross, H. & Oliveira, A. (1993). Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). *Theor Appl Genet*, 86, 907-913.
23. McDonald, P., Edwards, R. A., Greenhalgh, J. F. D. & Morgan, C. A. (1995). *Animal Nutrition*. 5th ed. Longman Scientific and Technical, New York.
24. Mertens, D. R. (1987). Predicting intake and digestibility using mathematical models of ruminal function. *J Anim Sci*, 64, 1548-1558.
25. Orf, J. H., Chase, K., Jarvik, T., Mansur, L. M., Cregan, P. B., Adler, F. R. & Lark, K. G. (1999). Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci*, 39, 1642-1651.
26. Panes, V. G. (1957). Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian J Genet*, 17, 317-328.
27. Peighambari, S. A., Yazdi samadi, B., Nabipour, A., Charmet, G. & Sarrafi, A. (2005). QTL analysis for agronomic traits in barley doubled haploids population grown in Iran. *Plant Sci*, 169, 1008-1013.
28. Reid, R. L., Jung, G. A. & Thayne, W. V. (1988). Relationships between nutritive quality and fiber components of cool season and warm season forages: A retrospective study. *J Anim Sci*, 66, 1275-1291.
29. Roberts, C. A., Workman, J. & Reeves, J. B. (2004). *Near-infrared spectroscopy in agriculture*. ASA-CSSA-SSSA, Inc., Madison WI.
30. SAS Institute. (2008). *SAS State user's guide 9.2: Statistics*. SAS Inst., Cary, NC.
31. Smith, W. C. (1995). Barley. In: *Crop Production, Evolution, History and Technology*. J. Wiley, New York. pp: 174-291.
32. Therrien, M. C. (2003). Heritability estimates for forage quality in barley. *Barley Genet Newsl*, 33, 16-17.
33. Wang, S., Basten, C. J. & Zeng, Z. B. (2007). *Windows QTL cartographer 2.5. Department of Statistics*, North Carolina State University, Raleigh, NC. (Available at http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/wQTLcart.htm/).
34. Zeng, Z. B. (1994). Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 136, 1457-1468.
35. Zhu, H., Briceno, G., Dovel, R., Hayes, P. M., Liu, B. H., Liu, C. T. & Ullrich, S. E. (1999). Molecular breeding for grain yield in barley: an evaluation of QTL effects in a spring barley cross. *Theor Appl Genet*, 98, 772-779.