

نقش کروموزوم‌های ۱ و ۶ در کنترل ژنتیکی صفات زراعی برنج

حسین صبوری^۱، مهناز کاتوزی^۲، رسول خاتمی نژاد^۳

چکیده

به منظور مکان‌یابی QTL های مرتبط با صفات زراعی در برنج، یک جمعیت $F_{2:3}$ حاصل از تلاقی دو رقم ایندیکا شاه‌پسند و IR28 برای مکان‌یابی صفات زراعی در برنج استفاده شد. نقشه پیوستگی حاصل از ۳۳ نشانگر ریز ماهواره حدود ۳۳۶ سانتی مورگان از نقشه برنج را روی کروموزوم‌های یک و شش پوشش داد. جمعیت نقشه‌یابی در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کاووس پرورش داده شد. پنج QTL، برای بیوماس (دو QTL) و شاخص برداشت (سه QTL) تشخیص داده شد. آلل‌های افزایش دهنده صفات برای کلیه QTL های ردیابی شده جز *qHI-1a* شناسایی شد. QTL های مرتبط با شاخص برداشت با اثر افزایشی از والد IR28 روی کروموزوم‌های ۱ (*qHI-1b*) و ۶ (*qHI-6*) تشخیص داده شد. تعداد دانه پر، ارتفاع گیاه، طول خوشه، تعداد خوشه، وزن دانه و وزن خوشه مکان‌یابی شد. سه QTL برای تعداد دانه پر روی کروموزوم ۱ (دو QTL) و کروموزوم ۶ (یک QTL) ردیابی شد. هم‌چنین سه QTL روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ برای تعداد خوشه، یک QTL برای ارتفاع گیاه، وزن خوشه و طول خوشه روی کروموزوم ۶ و برای وزن دانه روی کروموزوم ۱ ردیابی شدند. آلل‌های IR28 در *qFG-1a* *qFG-1b* و *qFG-6* تعداد دانه پر را افزایش داد. از بین QTL های ردیابی شده، سه QTL به ترتیب برای تعداد دانه پر (*qFG-1a*)، طول خوشه (*qLP-6*) و وزن دانه (*qWG-1*) بزرگ اثر تشخیص داده شدند و به ترتیب ۱۴/۳۳، ۱۲/۴۵ و ۱۱/۹۹ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه نمودند. نتایج نشان داد که QTL های جدید ردیابی شده نقش مهمی در رشد جمعیت برنج داشتند و ابزار مهمی برای اصلاح صفات زراعی محسوب می‌شوند.

واژه‌های کلیدی: مکان‌یابی، صفات زراعی، برنج، QTL، نقشه‌یابی.

تاریخ دریافت مقاله: ۹۰/۲/۲۰ تاریخ پذیرش: ۹۰/۸/۱۸

۱- استادیار گروه تولیدات گیاهی دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه گنبد کاووس hos.sabouri@gmail.com

۲- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد زراعت، دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد تبریز.

۳- کارشناس ارشد ژنتیک حیوانی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه گنبد کاووس

مقدمه

برنج پس از گندم دومین محصول عمده زراعی از نظر سطح زیر کشت و اولین محصول از نظر میزان تولید در سطح جهان می‌باشد و در ایران نیز بعد از گندم در درجه دوم اهمیت قرار دارد (Kazemi, 2006). بسیاری از صفات مهم زراعی نظیر عملکرد، صفات کمی بوده و به‌وسیله چند ژن کنترل می‌شوند و هر یک از آن‌ها در تظاهر فنوتیپ نهایی صفت مؤثرند. تأثیر ژن‌های تغییر دهنده و عوامل محیطی بر بروز صفات کمی، باعث کاهش وراثت‌پذیری آن‌ها شده و اصلاح این‌گونه صفات را مشکل می‌کنند. استفاده از نشانگرهای مولکولی مدل‌های پیچیده ژنتیکی کمی را به اجزای ژنتیکی منفرد تجزیه کرده و با اینکار صفات کمی نیز با کارایی صفات تک ژنی مطالعه می‌شود (Paterson, 1996).

تعیین ساختار ژنتیکی یک جمعیت از اولین اصول حاکم بر تعیین راهکار مناسب برای اصلاح صفات می‌باشد. با توسعه نشانگرهای مولکولی، پیشرفت‌های چشمگیری در این زمینه حاکم شده است (Paterson, 1996). ژو و همکاران (Zhu et al., 1996) با مکان‌یابی QTL های کنترل‌کننده شش صفت کمی در برنج در سه محیط نشان دادند که هشت مکان ژنی کمی از بین مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده در هر سه محیط بروز می‌کنند. برای صفات وزن هزار دانه، تعداد کل دانه‌ها و تعداد دانه های پر در خوشه، دو مکان ژنی کمی شناسایی گردید که در هر سه محیط وجود داشتند. تامسون و همکاران (Thomson et al., 2003) مکان‌های ژنی کمی وزن دانه و یون و همکاران (Yoon et al., 2006) مکان‌های ژنی کمی تعداد خوشه را روی کروموزوم ۱ برنج ردیابی نمودند. صبوری و همکاران (Sabouri et al., 2009) نشان دادند که مکان‌های ژنی کمی کنترل‌کننده وزن دانه (qGWP-3a و qGWP-3b) و مکان‌های ژنی کمی کنترل‌کننده تعداد سنبلچه (qSNP-3a و qSNP-3b) و شاخص برداشت روی کروموزوم ۳ همپوشانی دارند که چنین همپوشانی روی کروموزوم‌های ۲، ۷ و ۱۲ نیز دیده شد. ربیعی و همکاران (Rabiei et al., 2004) و صبوری (Sabouri, 2009) به ترتیب در جمعیت‌های ایرانی گرده × دم‌سپید و غریب × سپیدرود مکان‌های کنترل‌کننده کیفیت دانه برنج را مورد تجزیه و تحلیل قرار دادند. بروندانی و همکاران (Brondani et al., 2002) نشان دادند که برای ارتفاع بوته تنها یک QTL بزرگ اثر روی کروموزوم ۱ قرار دارد.

هیتالمانی و همکاران (Hittalmani et al., 2002) به ترتیب هفت و شش QTL برای صفات طول خوشه و ارتفاع بوته ردیابی نمودند، در حالی‌که برای صفاتی نظیر عملکرد دانه در بوته، بیوماس و شاخص برداشت، تنها یک QTL شناسایی گردید. از شش QTL ارتفاع بوته، یک QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۱، به تنهایی ۵۶ درصد از تنوع فنوتیپی مشاهده شده را کنترل می‌کرد. یو و همکاران (Yu et al., 2002) QTL های کنترل‌کننده تاریخ گل‌دهی و ارتفاع بوته در برنج را با استفاده از ۱۵۱ نشانگر چند شکل RFLP و SSR در یک جمعیت F_۳ طی دو سال مورد مطالعه قرار دادند. برای تاریخ گل‌دهی در مجموع شش QTL شناسایی شد که از این تعداد، پنج QTL در هر دو سال ردیابی شدند و لذا این QTL ها تحت تأثیر عوامل محیطی (سال) قرار نگرفتند. تنها یک QTL مکان‌یابی شده روی کروموزوم ۱۱، تحت تأثیر عوامل محیطی قرار گرفت و فقط در یک سال شناسایی شد.

اگرچه چند مطالعه در زمینه تجزیه کلاسیک صفات زراعی برنج در ایران انجام شده است، اما اطلاعات بسیار اندکی از تجزیه ساختار ژنتیکی صفات زراعی برنج ایرانی به‌وسیله روش‌های مولکولی وجود دارد. برای نیل به این هدف، این پژوهش به‌منظور بررسی ساختار ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی پایه ریزی و اجرا شد.

مواد و روش‌ها

شاه‌پسند از ارقام بومی با کیفیت بالا اما پتانسیل عملکرد پایین و IR28 از ارقام خارجی با کیفیت متوسط ولی پر محصول می‌باشد. برای مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات زراعی در جمعیت F₂:3 شاه‌پسند × IR28، استخراج DNA از نمونه های F_۲ به روش CTAB (Saghi Maroof et al., 1994) در آزمایشگاه ژنتیک دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه گنبد کاووس انجام شد. آغازگرهای مورد استفاده برای مکان‌یابی صفات از نقشه های ریزماهوره ارائه شده به وسیله چن و همکاران (Chen et al., 1997)، تمنیخ و همکاران (Temnykh et al., 2000)، مک کوچ و همکاران (McCouch et al., 2002) و مک کوچ و تانکسلی (McCouch and Tanksley, 1994) طوری انتخاب شدند که اولاً توزیع یکنواختی روی ۲ کروموزوم ۱ و ۶ برنج داشته باشند و ثانیاً فاصله بین هر دو نشانگر مجاور بیشتر از ۵

کروموزوم‌های ۱ و ۶ قرار گرفتند (شکل ۱). فاصله بین هیچکدام از دو نشانگر از ۵۰ سانتی‌مورگان بیشتر نشد. نقشه پیوستگی بدست آمده از نظر ترتیب نشانگرهای مورد بررسی با سایر نقشه‌های پیوستگی ریزماهواره در برنج (Chen *et al.*, 1997, Temnykh *et al.*, 2000, McCouch *et al.*, 2002 و McCouch and Tanksley, 1994) مطابقت داشت اما از نظر فاصله بین نشانگرها تفاوت‌هایی مشاهده شد و این نتیجه به دلیل زمینه ژنتیکی متفاوت (جمعیت‌های مکان‌یابی) قابل انتظار بود.

در مجموع ۱۵ فاصله واجد QTL شناسایی شد که کنترل ۷ صفت را بر عهده داشتند. از این تعداد دو QTL بیوماس و سه QTL شاخص برداشت را کنترل کردند (جدول ۱).

دو QTL کنترل‌کننده بیوماس روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ قرار داشتند. QTL های qBI-1 و qBI-6 به ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۲۸۹ و ۳/۱۴۸ اثر نسبتاً بزرگی بر بیوماس داشتند و به ترتیب ۵/۳۳ تا ۱۰/۸۷ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه کردند. در QTL qBI-1 آلل IR28 به‌طور متوسط ۱۲/۴۴۱ گرم بیوماس را افزایش داد. هیتالمانی و همکاران (Hittalmani *et al.*, 2002) نیز دو QTL برای بیوماس روی کروموزوم ۱ ردیابی نمودند. QTL های شناسایی شده برای شاخص برداشت روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ قرار داشتند. در QTL های، qHI1 و qHI6 آلل‌های شاه‌پسند باعث کاهش شاخص برداشت شدند. QTL های qHI1 و qHI6 به ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۲۳۹، ۱/۹۲۶ هر کدام بیش از ۶ درصد از تنوع فنوتیپی موجود در صفت را توجیه کردند. با انتخاب برای QTL های ردیابی شده فوق می‌توان به لاین‌های با شاخص برداشت بالا در نسل‌های پیشرفته دست یافت.

صفات همبسته اغلب به‌وسیله QTL هایی کنترل می‌شوند که در نواحی مشابهی روی کروموزوم‌ها قرار دارند. از بین QTL های شناسایی شده برای بیوماس، یک QTL در فاصله RM8068-RM3740 شاخص برداشت را نیز کنترل نمود.

سه QTL تعداد دانه پر، یک QTL ارتفاع بوته، سه QTL تعداد خوشه، یک QTL وزن دانه، یک QTL وزن خوشه را کنترل کردند. سه QTL کنترل کننده تعداد دانه روی کروموزوم‌های ۱ (دو QTL) و ۶ قرار داشتند. QTL های

سانتی‌مورگان نباشد. واکنش PCR در حجم ۱۰ میکرولیتر شامل ۲ نانوگرم از DNA الگو، ۰/۴ میکرومول بر لیتر برای هر آغازگر، ۱/۲ میلی مول بر لیتر برای dNTP، ۱/۶ میلی مول بر لیتر برای MgCl₂، ۰/۲ واحد از آنزیم Taq polymerase و ۱ میکرولیت از بافر 10xPCR برای یک واکنش انجام شد. واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) در ابتدا تنها برای نمونه‌های DNA والدینی (شاه‌پسند و IR28) با استفاده از کلیه ۱۰۶ جفت آغازگر ریزماهواره انجام شد. از ۱۰۶ آغازگر مورد آزمون، ۳۳ آغازگر چند شکل بین والدین برای تعیین ژنوتیپ ۱۹۲ فرد جامعه F_۲ استفاده شدند. تجزیه پیوستگی با استفاده از نرم افزار Map Manager QTX17 (Manly and Olson, 1999) انجام شد. برای تبدیل نسبت های نوترکیبی بین نشانگرها به واحد نقشه (سانتی مورگان) از تابع تهیه نقشه کوزامبی (Kosambi, 1944) استفاده گردید. اندازه‌گیری های فنوتیپی روی گیاهان خانواده F₃ انجام گرفت، بدین ترتیب که از هر ۱۹۲ خانواده F₃ (حاصل از ۱۹۲ بوته F₂)، ۲۰ بذر انتخاب گردید و در ردیف‌های مجزا در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کاووس کشت گردید و بیوماس، شاخص برداشت، وزن خوشه، تعداد خوشه‌های اولیه، تعداد دانه‌های پر و پوک، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه و عملکرد دانه و ارتفاع بوته ثبت شدند. به‌منظور مکان‌یابی QTL های کنترل‌کننده صفات از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و نرم‌افزار QGENE (Nelson, 1997) استفاده شد.

نتایج و بحث

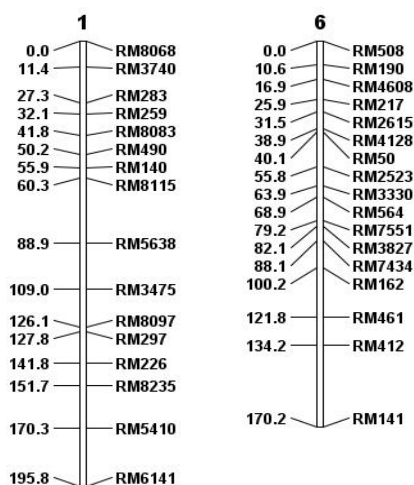
توزیع فنوتیپی صفات با استفاده از آزمون‌های چولگی و کشیدگی بررسی شد و نتایج حاکی از پیوسته و نرمال بودن صفات بود که دلیلی بر وجود وراثت کمی برای صفات مورد بررسی است. برای این صفات تعدادی از نتایج F₃، ارزش‌های فنوتیپی خارج از محدوده والدینی را نشان دادند. به عبارت دیگر ارزش مشاهده شده صفت در آن‌ها بیشتر از والد دارای حداکثر مقدار صفت و کمتر از والد دارای حداقل مقدار صفت بود که مبین وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نتایج می‌باشد. والدین مورد استفاده در این مطالعه (شاه‌پسند و IR28) نیز از نظر صفات مورد بررسی در دو نقطه مقابل هم بودند. نشانگرهای چند شکل در دو گروه پیوستگی منطبق با

را کنترل می‌نمایند. با توجه به درصد توجیه بالای QTL های qFG-1a و qNP-6a می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر در برنامه های بهنژادی استفاده نمود.

در مجموع تعداد ۱۵ QTL کنترل‌کننده بیوماس، شاخص برداشت، تعداد دانه پر، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه، وزن دانه و وزن خوشه مورد شناسایی قرار گرفتند (جدول ۱). لین و همکاران (Lin et al., 2004) معتقدند که اگر یک QTL بتواند تنوع بیشتری را نسبت به سایر QTL های مکان‌یابی شده برای یک صفت نشان دهد و مقیاس لود بیشتری از سایر QTL ها داشته باشد، بهتر است آن را به عنوان یک مکان ژنی اصلی یا یک ژن بزرگ اثر کنترل‌کننده صفت تلقی کرد. QTL های qFG-1a و qNP-6a به ترتیب با تبیین ۱۵/۱۶ و ۱۶/۹۹ درصد از تنوع فنوتیپی چنین ویژگی را داشتند. با توجه این‌که QTL های qFG-1a و qNP-6a توانستند درصد قابل توجهی از تغییرات تعداد دانه و تعداد خوشه را توجیه نمایند، می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر در پروژه‌های اصلاحی استفاده نمود.

وجود همبستگی‌های منفی و معنی دار بین صفات می‌تواند به وسیله اثرات پلیوتروپی یا پیوستگی شدید بین ژن‌های کنترل‌کننده آن‌ها توصیف شود. پاترسون (Paterson, 1996) و زبی‌یو و واس (Zebeau and Vos, 1993) نشان دادند که صفات همبسته اغلب به وسیله QTL هایی کنترل می‌شوند که در نواحی مشابهی روی کروموزوم‌ها قرار دارند. چنین نتایجی برای بیوماس، شاخص برداشت، تعداد دانه پر و وزن دانه در این مطالعه نیز مشاهده شد. بیوماس، شاخص برداشت، تعداد دانه پر و وزن دانه دارای همبستگی‌های معنی‌دار و مثبت بودند که ضرایب همبستگی بین صفات مورد بررسی در جدول ۲ آمده است.

qFG-6 و qFG-1b، qFG-1a به ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۳۹، ۲/۰۴ و ۱/۹۳ بیشترین اثر را بر تعداد دانه در خوشه داشتند و به ترتیب ۱۵/۱۶، ۵/۷۳، ۲/۹۹ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه کردند. اثر افزایشی هر QTL منفرد بین ۲/۸۶۷ تا ۶۶/۸۱۲ متغیر بود و در کلیه QTL های شناسایی شده آلل‌های IR28 تعداد دانه را افزایش دادند. تنها یک QTL برای طول خوشه روی کروموزوم ۶ و در جهت کاهش آن به اندازه ۰/۱۷۹ سانتی‌متر ردیابی شد. این QTL توانست به تنهایی ۹/۱۸ درصد از تغییرات طول خوشه را توجیه نماید. برای تعداد خوشه سه QTL ردیابی شد که روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ (دو QTL) قرار داشتند. اثر افزایشی این QTL ها بین -۷/۳۸۹ تا ۰/۲۵۵ گرم متغیر بود. یک QTL از سه QTL شناسایی شده (qNP-6b) آلل‌های IR28 باعث افزایش تعداد خوشه شدند، درحالی‌که در خصوص سایر QTL های ردیابی شده آلل‌های بیگانه باعث کاهش تعداد خوشه شدند. برای ارتفاع بوته یک QTL روی کروموزوم ۶ ردیابی شد. این QTL با نسبت درست‌نمایی ۲/۲۶۶ توانست ۸/۳۲ درصد از تغییرات ارتفاع بوته را به خود اختصاص دهد. آلل‌های کاهش دهنده ارتفاع بوته از والد IR28 این امکان را به بهنژاد گران برنج خواهد داد که بتوانند ژن‌های مرتبط با کاهش ارتفاع بوته را به همراه ژن‌های کیفیت دانه برنج در یک گیاه در نسل‌های پیشرفته این تلاقی انتقال دهند. برای وزن دانه در بوته و وزن خوشه یک QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ تشخیص داده شد. آلل‌های افزایش‌دهنده وزن دانه و وزن خوشه از والد شاه‌پسند به ترتیب باعث افزایش وزن دانه و خوشه به اندازه ۰/۰۶۰ گرم و ۱/۱۳۸ دانه شدند. مقایسه بین QTL های ردیابی شده نشان داد که ناحیه RM8068- RM3740 که دو صفت وزن دانه در بوته و تعداد دانه در بوته



شکل ۱- نقشه پیوستگی کروموزوم‌های ۱ و ۶ در جمعیت شاه‌پسند × IR28 برنج

Figure 1. Linkage map of chromosomes 1 and 6 in a Shahpasand × IR28 rice population

جدول ۱- مکان، نسبت درستمایی، اثر افزایشی، اثر غالبیت و جهت اثر QTL های ردیابی شده برای صفات مورد ارزیابی

Table 1. Position, likelihood ratio, additive effect, dominance effect and direction of detected QTLs for evaluated traits

| Traits | QTL | QTL position | Chromosome | Flanking markers | Likelihood ratio | Additive effects | Dominance effect | Explained variation | Allele direction |
|---------------------|---------------|--------------|------------|------------------|------------------|------------------|------------------|---------------------|------------------|
| biomass | <i>qBI-1</i> | 4 | 1 | RM8068-RM3740 | 2.282 | 12.441 | -8.364 | 5.33 | IR28 |
| | <i>qBI-6</i> | 70 | 6 | RM564-RM7551 | 3.148 | 2.001 | 16.941 | 10.87 | IR28 |
| Harvest index | <i>qHI-1a</i> | 0 | 1 | RM8068-RM3740 | 2.825 | -0.796 | 6.215 | 5.66 | Shahpasand |
| | <i>qHI-1b</i> | 28 | 1 | RM283-RM259 | 2.239 | 4.740 | 1.165 | 12.56 | IR28 |
| | <i>qHI-6</i> | 82 | 6 | RM7551-RM3827 | 1.926 | 0.126 | 5.329 | 7.77 | IR28 |
| Filled grain number | <i>qFG-1a</i> | 0 | 1 | RM8068-RM3740 | 2.390 | 2.867 | 18.951 | 15.16 | IR28 |
| | <i>qFG-1b</i> | 90 | 1 | RM5638-RM3475 | 2.041 | 46.812 | -63.359 | 5.73 | IR28 |
| | <i>qFG-6</i> | 82 | 6 | RM7551-RM3827 | 1.924 | 7.031 | 17.249 | 2.99 | IR28 |
| Plant height | <i>qHE-6</i> | 60 | 6 | RM2523-RM3330 | 2.264 | -0.89 | -10.648 | 8.32 | IR28 |
| Panicle length | <i>qLP-6</i> | 94 | 6 | RM7434-RM162 | 2.173 | 0.179 | -2.411 | 9.18 | Shahpasand |
| Panicle number | <i>qNP-1</i> | 152 | 1 | RM8235-RM5410 | 2.078 | -0.426 | -1.658 | 2.23 | Shahpasand |
| | <i>qNP-6a</i> | 10 | 6 | RM508-RM190 | 2.423 | -7.389 | 5.463 | 16.99 | Shahpasand |
| | <i>qNP-6b</i> | 70 | 6 | RM564-RM7551 | 3.018 | 0.255 | ۲/۰۶۰ | 9.21 | IR28 |
| Grain weight | <i>qWG-1</i> | 0 | 1 | RM8068-RM3740 | 1.917 | 0.060 | 0.429 | 6.98 | IR28 |
| Panicle weight | <i>qWP-6</i> | 70 | 6 | RM564-RM7551 | 2.464 | 1.138 | 6.666 | 7.73 | Shahpasand |

جدول ۲- ضرایب همبستگی بین صفات مورد بررسی

Table 1. Correlation coefficients between the evaluated traits

| | Biomass | Harvest index | Filled grain number | Plant height | Panicle length | Panicle number | Grain weight | Panicle weight |
|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------|----------------|
| Biomass | 1 | | | | | | | |
| Harvest index | 0.28 ^{ns} | 1 | | | | | | |
| Filled grain number | 0.33 ^{ns} | 0.13 ^{ns} | 1 | | | | | |
| Plant height | 0.61 ^{**} | 0.10 ^{ns} | 0.21 ^{ns} | 1 | | | | |
| Panicle length | 0.36 [*] | -0.17 ^{ns} | -0.14 ^{ns} | 0.68 ^{**} | 1 | | | |
| Panicle number | 0.45 [*] | 0.35 [*] | -0.10 ^{ns} | 0.59 [*] | -0.37 [*] | 1 | | |
| Grain weight | 0.75 ^{**} | 0.67 ^{**} | -0.33 | -0.21 ^{ns} | -0.32 [*] | 0.11 ^{ns} | 1 | |
| Panicle weight | 0.68 ^{**} | 0.61 ^{**} | 0.47 [*] | -0.19 ^{ns} | -0.12 ^{ns} | -0.13 ^{ns} | -0.11 | 1 |

ns: غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns: non-significant, * and ** are significant at 5 and 1 % of probability levels, respectively.

References

- Brondani, C, Rangel, PHN, Brondani, RPV, Ferreira, ME (2002) QTL mapping and introgression of yield-related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa* L.) using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 1192-1203.
- Chen X, Temnykh S, Xu Y, Cho YG, McCouch SR (1997) Development of a microsatellite framework map providing genome-wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 95: 553-567.
- Hittalmani S, Shashidhar HE, Bagali PG, Huang N, Sidhu JS, Singh VP, Khush GS (2002) Molecular mapping of quantitative trait loci for plant growth, yield and yield related traits across three diverse locations in a doubled haploid rice population. *Euphytica* 125: 207-214.
- Kazemi H (2006) Morphology and anatomy of cereal crops. Tabriz University Press, 588 pp. [In Persian with English Abstract].
- Kosambi DD (1944) The estimation of map distances from recombination values. *Annual Eugen*, 12: 172-175.
- Lin HX, Zhu MZ, Yano M, Gao JP, Liang ZW, Su WA, Hu XH, Ren ZH, Chao DY (2004) QTLs for Na and K uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance. *Theoretical and Applied. Genetics* 108: 253-260.
- Manly KF, Olson JM (1999) Overview of QTL mapping software and introduction to Map Manager QTX. *Mammalian Genome* 10: 327-334.
- McCouch SR, Teytelman L, Xu Y, Lobos K, Clare K, Walton M (2002) Development of 2243 new SSR markers for rice by the international rice microsatellite initiative. *Proceeding of the First International Rice Congress*. Shanghai. China. pp.150-152.
- McCouch SR, Tanksley SD (1994) Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics* 138: 1251-1274
- Nelson JC (1997) QGENE: software for marker-based genomic analysis and breeding. *Molecular Breeding*. 3: 239-245.
- Paterson AH (1996) Making genetic maps. pp. 23-39. In: Paterson AH (Ed.), *Genome mapping in plants*. Academic Press, Austin, Texas.
- Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, Moghaddam M, Ali J (2004) Identification of QTLs for rice grain size and shape of iranian cultivars using SSR markers. *Euphytica* 137: 322-325.
- Sabouri H, Sabouri A, Dadras AR (2009) Genetic dissection of biomass production and partitioning with grain yield and yield traits in indica-indica crosses of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Australian Journal of Crop Science* 3: 155-166.
- Sabouri A (2010) Mapping QTLs related to grain quality traits in rice. Ph.D. Thesis. Tabriz University. 123 pp. [In Persian with English Abstract].
- Saghi Maroof MA, Biyashev RM, Yang GP, Zhang Q, Allard RW (1994) Extraordinarily polymorphic microsatellites DNA in barely species diversity, chromosomal location, and population dynamics. *Proceeding of the Academy of Sciences, USA*. 91: 5466-5570.

- Temnykh S, Park WD, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho YG, Ishii T, McCouch SR (2000) Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 100: 697-712.
- Thomson MJ, Tai TH, McClung AM, Lai XH, Hinga ME, Lobo KB, Xu Y, Martínez R, McCouch SR (2003) Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theoretical and Applied Genetics* 107: 479-493.
- Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, Moghaddam M, Ali J (2004) Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. *Euphytica* 137: 325-332.
- Yoon DB, Kang KH, Kim HJ, Ju HG, Kwon SJ, Suh JP, Jeong OY, Ahn SN (2006) Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and *O. sativa* Japonica cultivar Hwaseongbyeo. *Theoretical and Applied Genetics* 112: 1052-1062
- Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YF, Li XH, Zhang Q (2002) Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theoretical and Applied Genetics* 104: 619-625.
- Zebeau M, Vos P (1993) *Selective restriction fragment amplification: a general method for DNA fingerprinting*. Word Intellectual property organization Press. Geneva, Suuatzerland.
- Zhu L, Lu C, Li P, Shen L, Xu Y, He P, Chen Y (1996) Using doubled haploid populations of rice for quantitative trait locus mapping. In: Khush, GS (Ed.). *Rice genetic III*. IRRI, Manila, Philippines.

