



دانشگاه گنبد کاووس

نشریه "تحقیقات کاربردی اکوفیزیولوژی گیاهی"

دوره دهم، شماره ۱۸، بهار و تابستان ۱۴۰۴

<http://arpe.gonbad.ac.ir>

شناسایی نشانگرهای مولکولی مرتبط با تحمل خشکی و بهبود نقشه ژنتیکی در جمعیت جو حاصل از تلاقی بادیا × کویر در مرحله زایشی

مجتبی صادقی^۱، لیلا آهنگر^{۲*}، حسین صبوری^۳

^۱ دانش آموخته کارشناسی ارشد بیوتکنولوژی، گروه تولیدات گیاهی، دانشکده علوم کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

^۲ دانشیار گروه تولیدات گیاهی، دانشکده علوم کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

^۳ استاد گروه تولیدات گیاهی، دانشکده علوم کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۵/۱۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۰/۱۷

چکیده

مقدمه: غلات به عنوان ستون اصلی امنیت غذایی، جایگاه ویژه‌ای در کشاورزی جهان دارند و جو (*Hordeum vulgare*) به دلیل سازگاری اکولوژیکی بالا و تنوع ژنتیکی مطلوب، پس از گندم، دومین محصول استراتژیک در ایران محسوب می‌شود. با این حال، تنش‌های محیطی به‌ویژه خشکی در مرحله زایشی، از مهم‌ترین عوامل محدودکننده عملکرد و کیفیت این محصول به شمار می‌روند. شناسایی کنترل ژنتیکی صفات مربوط به تحمل خشکی و تعیین جایگاه ژن‌های مسئول، گامی اساسی برای ارتقای پایداری عملکرد در شرایط تنش است. در این راستا، بهره‌گیری از مکان‌یابی مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (QTL) و نشانگرهای مولکولی، ابزاری قدرتمند برای غلبه بر پیچیدگی توارث صفات پلی‌ژنی فراهم می‌آورد. هدف از این پژوهش، شناسایی نشانگرهای مولکولی مرتبط با تحمل خشکی در مرحله زایشی و بهبود نقشه ژنتیکی موجود با استفاده از جمعیت تلاقی‌یافته بادیا × کویر است تا از این طریق، با تعیین جایگاه‌های ژنی مؤثر و ارزیابی آثار فنوتیپی آن‌ها، زمینه لازم برای اجرای موفقیت‌آمیز برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر (MAS) و توسعه ارقام متحمل به خشکی فراهم گردد.

مواد و روش‌ها: به منظور مکان‌یابی QTL‌های مرتبط با صفات مرتبط با تحمل به خشکی، آزمایشی با ۱۰۳ خانواده F3 جو حاصل از تلاقی بادیا × کویر در مرحله زایشی، در شهرستان کردکوی با ارتفاع ۱ متر از سطح دریا در قالب طرح کاملاً تصادفی در ۲ تکرار انجام شد. بدین ترتیب که خانواده‌های مورد نظر در شرایط نرمال (بدون تنش) و تنش خشکی (۷۰ درصد ظرفیت زراعی) در مراحل زایشی مورد بررسی قرار گرفتند. از هر رقم در هر تکرار سه بوته به صورت تصادفی انتخاب و صفات ارتفاع گیاه، طول ساقه، طول سنبله، طول پدانکل، طول ریشک، طول برگ، پرچم، طول میانگره، قطر پدانکل، قطر دانه، قطر ریشک، قطر ساقه، وزن کل گیاه، وزن ساقه، وزن سنبله، وزن دانه در سنبله، وزن پدانکل، وزن ریشک، وزن برگ، پرچم، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله‌چ، تعداد گره، تعداد برگ، عرض برگ، پرچم، تعداد کل پنجه‌ها، تعداد پنجه بارور، عملکرد اندازه‌گیری شد. همچنین برای تجزیه ژنتیکی نمونه برگ از گیاهان

*نویسنده مسئول: l.ahangar63@gmail.com

تهیه و استخراج DNA به روش CTAB انجام شد. برای تهیه نقشه ژنتیکی از ۲۹ نشانگر SSR و ۱۰ نشانگر ISSR استفاده گردید. به منظور شناسایی QTL‌های کنترل کننده صفات مورد مطالعه از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و نرم‌افزار Qgene استفاده شد.

نتایج: در پژوهش حاضر در گیاه جو تعداد ۳۶ QTL برای ۲۰ صفت در شرایط نرمال ردیابی شدند. که ۲ QTL برای ارتفاع بوته، یک QTL برای طول ساقه، ۲ QTL برای طول پدانکل، ۲ QTL برای قطر ساقه، ۲ QTL برای وزن کل بوته، ۲ QTL برای کل پنجه‌ها و ۲ QTL برای عملکرد بوته بود. همچنین تعداد ۲۵ QTL برای ۱۵ صفت در شرایط تنش خشکی ردیابی شدند که یک QTL برای صفت ارتفاع بوته، یک QTL برای صفت طول ساقه، دو QTL برای صفت طول سنبله، دو QTL برای صفت طول پدانکل، یک QTL برای صفت طول ریشک، یک QTL برای صفت طول میانگره اول، یک QTL برای صفت قطر پدانکل، یک QTL برای صفت قطر دانه، یک QTL برای صفت قطر ساقه، یک QTL برای صفت وزن کل گیاه، یک QTL برای صفت وزن برگها، یک QTL برای صفت تعداد گره، یک QTL برای صفت تعداد برگ، یک QTL برای صفت کل پنجه‌ها، یک QTL برای صفت عملکرد بوته بود.

نتیجه‌گیری کلی: نتایج این پژوهش نشان دهنده وجود تعداد ۳۶ QTL برای ۲۰ صفت مورد مطالعه بود که بیانگر کنترل چندژنی صفات مورد بررسی است. علاوه بر این، مطالعات نشان داد که QTL‌های شناسایی‌شده می‌توانند به‌عنوان ابزارهای مؤثر در انتخاب به کمک نشانگر و اصلاح ارقام متحمل به خشکی در جو مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: تنش غیرزیستی، جو، نشانگر مولکولی، نقشه پیوستگی

مقدمه

غلات به عنوان اصلی‌ترین منبع کالری و پروتئین برای جمعیت رو به رشد جهان، نقشی حیاتی در امنیت غذایی و پایداری اقتصادی ایفا می‌کنند. در میان این محصولات، جو (*Hordeum vulgare*) به دلیل تنوع ژنتیکی بالا، سازگاری اکولوژیکی گسترده در طیف وسیعی از اقلیم‌ها و کاربردهای چندجانبه از جمله مصارف خوراکی، علوفه‌ای و دارویی، از اهمیت استراتژیک برخوردار است (Dai and Zhang, 2016). در ایران نیز، با توجه به بافت اقلیمی خشک و نیمه‌خشک، جو پس از گندم، دومین محصول زراعی مهم محسوب می‌شود که نقش کلیدی در اقتصاد کشاورزی کشور دارد (Sharifi and Mohammadi, 2022).

با این وجود، تغییرات اقلیمی و افزایش شدت تنش‌های محیطی، به‌ویژه تنش خشکی، یکی از جدی‌ترین تهدیدها برای تولید پایدار این محصول است (Patade et al., 2011). خشکی می‌تواند از طریق اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیک و متابولیک، منجر به کاهش شدید نرخ فتوسنتز، اختلال در جذب آب و در نهایت کاهش چشمگیر عملکرد شود (Gua et al., 2009). از میان مراحل مختلف چرخه رشد گیاه، مرحله زایشی (Reproductive stage) حساس‌ترین بازه زمانی نسبت به کمبود آب است، زیرا تنش در این مرحله مستقیماً با کاهش تعداد دانه، کاهش وزن دانه‌ها و در نتیجه افت شدید عملکرد نهایی پیوند می‌خورد (George et al., 2025).

بهبود عملکرد در شرایط تنش، مستلزم درک دقیق مکانیسم‌های ژنتیکی کنترل‌کننده صفات تحمل به خشکی است. از آنجایی که صفات مرتبط با تحمل به تنش‌های غیرزیستی معمولاً دارای توارث کمی و پلی‌ژنی هستند، شناسایی مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (QTL) از طریق نقشه‌برداری ژنتیکی، گامی حیاتی در اصلاح نباتات محسوب می‌شود (Baidyussen et al., 2024). استفاده از نشانگرهای مولکولی در کنار ارزیابی‌های فنوتیپی دقیق، امکان مکان‌یابی نواحی ژنومی مرتبط با صفات مطلوب را فراهم آورده و با کاهش اثرات محیطی، دقت برآورد ژنتیکی را افزایش می‌دهد (Seyed et al., 2024). این رویکرد، زیربنای اصلی برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر (Marker-Assisted Selection - MAS) را تشکیل می‌دهد که می‌تواند سرعت و دقت فرآیند به‌نژادی را به‌طور قابل توجهی ارتقا بخشد (Baidyussen et al., 2024).

مطالعات پیشین نشان دهنده تنوع ژنتیکی بالا در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی در جو و شناسایی گسترده مکان‌های ژنی کنترل کننده این پاسخ‌ها است. به عنوان مثال، موری و همکاران (Moursi *et al.*, 2020) با بررسی ۶۰ لاین جو در مراحل جوانه‌زنی و گیاهچه‌ای تحت تنش خشکی، موفق به شناسایی ۷۱ QTL در هر ۷ کروموزوم شدند که بخش قابل توجهی از آن‌ها (۳۳ مورد) با صفات مربوط به طول ریشه مرتبط بود. همچنین، این مطالعه نشان داد که برخی نشانگرها دارای اثرات پلیوتروپیک گسترده بر صفات مختلف هستند. در زمینه مکان‌یابی ژنتیکی در جمعیت‌های مشابه، تقی‌زاده و همکاران (Taghizadeh *et al.*, 2019) با استفاده از نسل سوم تلاقی «بادیا × کویر» در مرحله جوانه‌زنی، ۲۷ QTL مرتبط با تحمل خشکی را ردیابی کردند که میزان واریانس تبیین شده توسط آن‌ها بین ۳۷/۳ تا ۸/۶ درصد متغیر بود. علاوه بر تنش خشکی، مطالعات بر روی تنش‌های دیگر نظیر شوری نیز نتایج مشابهی را در شناسایی QTL های مرحله گیاهچه‌ای نشان داده‌اند؛ چنان‌که احمدی اوج‌تپه و همکاران (Ahmadi-Ochtapeh *et al.*, 2015) با استفاده از نشانگرهای AFLP و SSR در تلاقی Arigashar × Igri، موفق به شناسایی ۲۶ QTL شدند که ۱۷ مورد از آن‌ها بر تحمل به شوری (در غلظت‌های ۲۵۰ و ۳۵۰ میلی‌مولار) در کروموزوم‌های ۲، ۳، ۴، ۶ و ۷ اثر داشتند. یافته‌های آن‌ها نشان داد که کروموزوم‌های ۲، ۴ و ۶ نقش کلیدی در تحمل به شوری ایفا می‌کنند و برخی QTL ها، مانند Hc4QTWg بر روی کروموزوم ۴، دارای اثرات گسترده بر صفات رشدی مانند طول ساقه و کولتوپتیل هستند. علاوه بر این، خلیلی و محمدیان (Khalili and Mohammadian, 2016) با بررسی ۷۲ لاین دابل هاپلوئید در جو، موفق به ردیابی ۴۷ QTL مرتبط با پاسخ به تنش شوری شدند. یافته‌های آن‌ها نشان داد که صفات مربوط به جوانه زنی، از جمله ضریب سرعت جوانه زنی، تحت تأثیر شدید این تنش قرار دارند و برخی از این مکان‌های ژنی، بخش قابل توجهی از واریانس فنوتیپی صفات را در شرایط مختلف شوری تبیین می‌کنند.

علیرغم مطالعات انجام شده، شناخت کامل نقشه‌ای از ژن‌های مرتبط با تحمل خشکی در جمعیت‌های خاص جو همچنان یک چالش است. از این رو، پژوهش حاضر با هدف شناسایی نشانگرهای مولکولی مرتبط با ویژگی‌های تحمل خشکی در مرحله زایشی و بهبود نقشه‌های ژنتیکی موجود، طراحی شده است. در این راستا، از جمعیت حاصل از تلاقی «بادیا × کویر» استفاده شد تا با بررسی اثرات ژنتیکی و شناسایی QTL های مؤثر بر صفات مرتبط با خشکی، بستری علمی برای شناسایی ژن‌های هدف و فراهم‌سازی زمینه جهت استفاده در برنامه‌های اصلاحی برای توسعه ارقام مقاوم در شرایط تنش فراهم گردد.

مواد و روش‌ها

به منظور اعمال تنش خشکی در شرایط گلخانه، تعداد ۱۰۳ لاین از خانواده نسل F3 حاصل از تلاقی دو رقم جو زراعی بادیا × کویر، مورد مطالعه قرار گرفتند. عملکرد بالاتر و حساس به ورس و تنش از صفات برتر والد بادیا و عملکرد پایین تر و تحمل به ورس و تنش از صفات برتر والد کویر بشمار می‌رود. پژوهش حاضر در در شهرستان کردکوی با اختلاف ۱ متر ارتفاع از سطح دریا اجرا شد. میزان ۵ کیلو خاک لومی-رسی-سیلتی (Si-C-L) با مشخصات جدول ۱، در هر گلدان ریخته و سپس در هر گلدان ۶ بذر جوانه دار شده کاشته شد.

جدول ۱- مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد مطالعه

Table 1- Chemical and physical properties of the studied soil

ماسه Sand (%)	سیلت Silt (%)	رس Clay (%)	پتاسیم K (ppm)	فسفر P (ppm)	ازت N (%)	مواد خنثی TNV (%)	کربن آلی Organic matter (%)	EC (ds/m)	PH
۸	۶۲	۳۰	۳۶۲	۱۱/۵	۰/۸۰	۹/۳	۹۲	۱/۲۳	۷/۴

تا انتهای مرحله رویشی میزان رطوبت ۰/۷ ظرفیت زراعی (۲۰ درصد رطوبت وزنی) برای تمامی لاین ها ثابت نگه داشته شد. سپس برای اعمال تنش خشکی در مرحله زایشی (شروع مرحله آبستنی)، آبیاری با فاصله یک هفته انجام شد. میزان رطوبت وزنی بعد از انتهای هر هفته حدود ۸ درصد رطوبت وزنی برآورد شد. با محاسبه میزان کاهش رطوبت در گلدان، کمبود آب تا رسیدن به میزان مطلوب و نرمال (۲۰ درصد رطوبت وزنی) جبران شد. در انتهای برداشت جو از گلدان ها نمونه خاک تهیه شد و رطوبت وزنی آن محاسبه شد که برابر با ۴ درصد بود.

سپس طبقه بندی بوته ها از نظر تحمل به خشکی جهت مقایسه ژنوتیپ ها بر اساس روش (Loresto and Chang., 1981) انجام گرفت و اسکووردهی ژنوتیپ ها هر چهار روز یک بار تا انتهای فصل رشد صورت گرفت. کد صفر، بسیار متحمل (بدون نشانه های سوختگی)، کد ۱، متحمل (خشک شدن جزئی نوک برگها)، کد ۳، نسبتاً متحمل (گسترش یافتن خشکی نوک برگها به اندازه یک چهارم در سه برگ گیاه)، کد ۵، نسبتاً حساس (خشک شدن نصف برگهای جوان و تمام برگهای پایین)، کد ۷، حساس (گسترش یافتن خشکی برگها به اندازه سه چهارم برگ) کد ۹، بسیار حساس (گسترش یافتن خشکی به تمام برگها)، دسته بندی شدند. در شرایط نرمال در آزمایش مذکور خاک همیشه در حالت ظرفیت مزرعه نگهداری شدند. آبیاری گلدان ها به طور یکنواخت انجام گرفت. برای یادداشت برداری ها از هر رقم در هر تکرار سه بوته به صورت تصادفی انتخاب و صفات ارتفاع گیاه، طول سنبله، طول پدانکل، طول برگ پرچم، تعداد گره، قطر دانه و تعداد برگ اندازه گیری شد. سپس داده ها در قالب طرح کامل تصادفی مورد ارزیابی قرار گرفتند.

ارزیابی ژنتیکی: از برگ های سالم هر ژنوتیپ بعد از رسیدن به مرحله ۳ برگی نمونه گیری انجام شد. سپس استخراج DNA ژنومی، به کمک روش CTAB (Saghi-Maroo et al., 1990) انجام شد. برای PCR دنا تورا سیون در ۹۴ درجه سلسیوس به مدت ۵ دقیقه و به دنبال آن ۳۰ سیکل دنا تورا سیون در ۹۴ درجه سلسیوس به مدت ۱ دقیقه، اتصال در ۵۵ درجه سلسیوس برای ۱ دقیقه، بسط در ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۱۵ دقیقه، تکثیر نهایی در ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۵ دقیقه انجام شد. واکنش زنجیرهای پلیمرز توسط ترموسایکلر (iCyclerBIORAD, USA) انجام شد. برای تجزیه QTL از نقشه پیوستگی موجود جمعیت متشکل بر ۱۰ نشانگر ISSR و ۲۹ نشانگر SSR استفاده شد. اطلاعات مربوط به نشانگرها در جدول ۲ و ۳ آورده شده است. برای تهیه نقشه ژنتیکی از نرم افزار MapManager QTX17 استفاده شد. در نهایت برای پیدا کردن QTL ها از QGEN استفاده شد. برای یافتن رابطه بین داده های فنوتیپی و ژنوتیپی و انجام تجزیه QTL، از روش مکان یابی فاصله ای مرکب استفاده شد.

جدول ۲- نشانگرهای ISSR چند شکل مورد استفاده در تهیه نقشه پیوستگی جمعیت F3 جو حاصل از تلاقی بادیا × کویر

Table 2- Polymorphic ISSR markers used for constructing a linkage map of an F3 barley population derived from the Badiya × Kavir.

marker	Tm	Sequence	Polymorphic
ISSR131	50-55	GAGAGAGAGAGAGAGAA	6
ISSR16	50-55	CTCTCTCTCTCTCTG	8
ISSR20	54-59	CTCTCTCTCTCTCTCT	4
ISSR22	50-55	CTCTCTCTCTCTCTCTT	7
ISSR29	54-59	TCTCTCTCTCTCTCTCA	7
ISSR30	59-64	GAGGAGAGAGAGAGAG	7
ISSR31	50-55	GAGAGAGAGAGAGAGA	5
ISSR38	52-57	GGAAGGAAGGAAGGAAT	7
ISSR47	55-60	CTCCTCCTCCTCCTCG	8
ISSR48	50-55	ACACACACACACACACTA	6

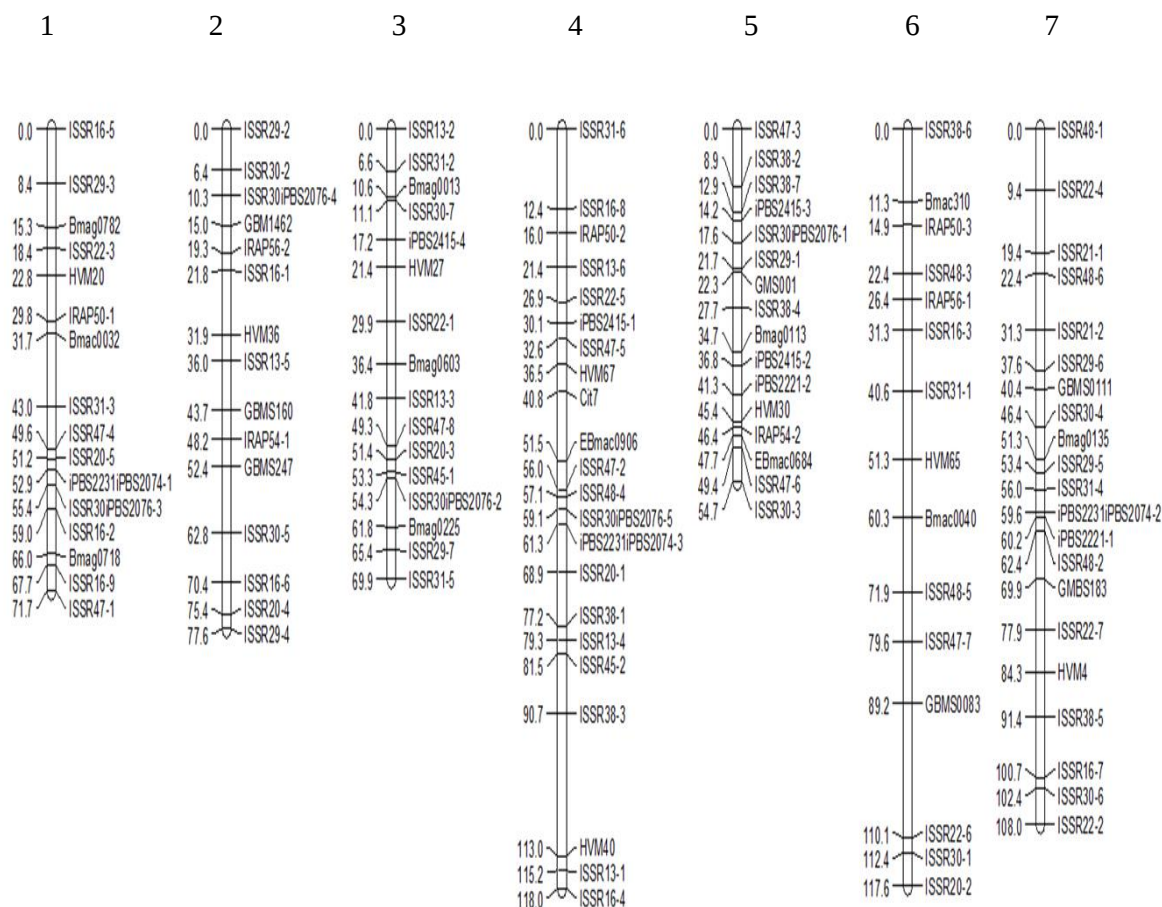
جدول ۳- نشانگرهای SSR چند شکل مورد استفاده در تهیه نقشه پیوستگی جمعیت F3 جو حاصل از تلاقی بادیا × کویر
Table 3- Polymorphic SSR markers used for constructing a linkage map of an F3 barley population derived from the Badiya × Kavir.

marker	Choromosome	Sequence	Polymorphic
HVM20	1	CTCCACGAATCTCTGCACAA/CACCGCCTCCTCTTTCAC	poly
HVM36	2	TCCAGCCGAACAATTTCTTG/AGTACTCCCACACCACGTCC	poly
HVM27	3	GGTCGGTTCCCGGTAGTG/TCCTGATCCAGAGCCACC	poly
HVM67	4	GTCGGGCTCCATTGCTCT/CCGGTACCCAGTGACGAC	poly
HVM30	5	AGTGGGGAATGAGAGAATGG/TGCTTGTTGGGGCATCACAC	poly
HVM65	6	AGACATCCAAAAAATGAACCA/TGGTAACTTGTCCTCCCAAG	poly
HVM4	7	AGAGCAACTACCAGTCCAATGGCA/GTCGAAGGAGAAGCGGC CCTGGTA	poly
HVM49	7	CTCTATAGGCACGAAAAATTCC/TTGCACATATCTCTCTGTCA CA	poly
HVM33	3	ATATTAAAAAAGGTGGAAAGCC/CACGCCCTCTCCCTAGAT	mono
HVBKA SI	2	ATTGGCGTGACCGATATTTATGTTCA/CAAACTGCAGCTAAG CAGGGGAACA	mono
HVM68	4	AGGACCGGATGTTTCATAACG/CAAACTTCCAGCGAGGCT	mono
HVDH N7	5	TTAGGGCTATGGTTCAGATGTT/ACGTTGTTCTTCGCTGCTG	mono
HVM5	7	AACGACGTCGCCACACAC/AGGAACGAAGGGAGTATTAAGCA G	mono
HVM60	3	CAATGATGCGGTGAACCTTG/CCTCGGATCTATGGGTCCTT	mono
HVM70	1	CCGCCGATGACCTTCTC/ACCCACACGACCTATGGCAC	mono
HVM74	6	AGGAAGTCATTGCGTGAG/TGATCAAGAATGATAACATGG	mono
HVLEU	5	TTGGAAGTGACAGCAATGGAG/TGAAAGGCCCCACAAGATA G	mono
HVM51	7	TCTAAATTACCTTCCCAGCCA/AAAGCAGACATGTAGGAGGTC A	mono
HVM43	1	GGATTTTCTCAAGAACTT/GCGTGAGTGATAACATT	mono
HVM31	6	CGGTTTCTGGTTGCTTGG/CGAAGGTCTCAGGCTTCATG	mono
HVM9	3	CTTCGACACCATCTCCCAG/ACCAAAATCGCATCGAACAT	mono
HVDH N9	5	CATGGACAAGATCAAGGAGAAG/CCCATTATTTATCTGTAGGA ACGC	mono
HVM6	5	CATGAATGAATGATTGGTTTTG/CGCATCCGTATGTATGAGTA A	mono
HVM13	6	AGTAGCTATGTGTTTGGATCGC/CATCAAGGGCATCCTCATG	mono
HVM7	7	ATGTAGCGGAAAAAATACCATCAT/CCTAGCTAGTTCGTGAGC TACCTC	mono
HVM63	1	CGCGCAAGCATGAATACTC/ACTCACAAGTGCGCGCTAC	mono
HVM64	1	GATGTGAAGGCTGCCCTG/ACACGCCCTATTACCCAGTG	mono
HVM14	6	CGATCAAGGACATTTGGGTAAT/AACTCTTCGGGTTCAACCAA TA	mono
HVM54	2	AACCCAGTAACACCGTCCTG/AGTCCCTGACCCGATGTC	mono

نتایج و بحث

نشانگرها به ۷ گروه پیوستگی متعلق به ۷ کروموزوم جو با طول نقشه بر اساس تابع کوزامبی (Kosambi., 1943) برابر ۶۹۸ سانتی مورگان و فاصله در بین دو نشانگر مجاور برابر با ۱۰/۲۶ سانتی مورگان منتسب گردید (شکل ۱). کروموزوم شماره ۴ با بالاترین تعداد نشانگر (۲۲) با طول کروموزومی ۱۱۸ سانتی مورگان ترسیم شد. کروموزوم‌های ۱، ۲، ۳، ۵، ۶ و ۷ نیز به

ترتیب دارای ۱۶، ۱۵، ۱۶، ۱۵ و ۲۱ نشانگر منتسب شدند که به ترتیب دارای طول های ۷۱/۷، ۷۷/۶، ۶۹/۹، ۵۴/۷، ۱۱۷/۶ و ۱۰۸/۰ سانتی مورگان بودند.



شکل ۱- نقشه پیوستگی ۲۹ نشانگر SSR و ۱۰ نشانگر ISSR در جمعیت F3 جو حاصل از تلاقی بادیا × کویر
 (اسامی نشانگرها در سمت راست، گروه های پیوستگی و فاصله ژنتیکی بین نشانگرها بر اساس تابع کوزامبی (۱۹۴۴) در سمت چپ
 آنها نشان داده شده است. اعداد بالای گروه ها شماره گروه های پیوستگی هستند که معادل کروموزوم های جو می باشند)
 Figure 1- Linkage map of 29 SSR and 10 ISSR markers in an F3 barley population derived from the Badia ×
 Kavar cross (Marker names are shown on the right, while linkage groups and genetic distances between
 markers—calculated using the Kosambi (1944)—are indicated on the left. The numbers above the groups
 denote the linkage group numbers, which correspond to barley chromosomes)

مکان یابی QTL های کنترل کننده صفات مورد بررسی در شرایط نرمال: تعداد ۳۶ QTL برای ۲۰ صفت در شرایط نرمال ردیابی شدند که ۲ QTL برای ارتفاع بوته، یک QTL برای طول ساقه، ۲ QTL برای طول پدانکل، یک QTL برای طول ریشک، یک QTL برای طول برگ پرچم، یک QTL برای طول اولین میانگه، ۳ QTL برای قطر پدانکل، ۳ QTL برای قطر دانه، ۲ QTL برای قطر ساقه، ۲ QTL برای وزن کل بوته، ۲ QTL برای وزن ساقه، ۲ QTL برای وزن سنبله، ۲

QTL برای وزن دانه در سنبله، ۳ QTL برای وزن برگها، ۲ QTL برای تعداد دانه در سنبله، یک QTL برای تعداد گره، یک QTL برای تعداد برگ، یک QTL برای عرض برگ پرچم، ۲ QTL برای کل پنجه ها و ۲ QTL برای عملکرد بوته (جدول ۴).

برای صفت ارتفاع بوته، دو QTL (qHELN-5 و qHELN-6) که به ترتیب روی کروموزوم های ۵ و ۶ قرار داشتند، شناسایی شدند که به ترتیب در موقعیت های ۲۶/۶۹ و ۱۳/۱۰۵ سانتی مورگان و $LOD=3/05$ و $LOD=2/54$ در فاصله نشانگرهای ISSR38-4 و Bmac310-Bmag0113 و IRAP50-3 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۹۶/۹۲۶ و ۹۹/۸۴ سانتی متر بود که به ترتیب ۱۸/۴۳ و ۱۹/۵۶ درصد از تغییرات ارتفاع بوته را در شرایط نرمال توجیه کردند. هو و همکاران (Hu et al., 2012) در پژوهشی سه QTL برای صفت ارتفاع بوته شناسایی نمودند که بر روی کروموزوم 5A و 6A قرار داشتند که با نتایج این پژوهش مبنی بر وجود نواحی ژنومی مؤثر بر کنترل این صفت در این کروموزوم ها همخوانی داشت. همچنین این محققین همپوشانی QTL ارتفاع بوته با QTL های صفات مرتبط با سنبله را گزارش کردند که برای پشتیبانی از نقش نواحی ژنومی در کنترل ارتفاع بوته میتواند بسیار مناسب باشد.

برای صفت طول ساقه یک QTL (qSHLN-5) بر روی کروموزوم شماره ۵ شناسایی گردید که در موقعیت ۲۹،۶۹ سانتی مورگان و در $LOD=3,864$ و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL برابر با ۷۵،۶۰۹۳ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۲۷/۴۳ درصد از تغییرات طول ساقه را در شرایط نرمال توجیه کند. دو پژوهش در صفت طول ساقه مورد ارزیابی قرار گرفته که هر دو با نتیجه این پژوهش همخوانی ندارند. خلیلی و همکاران (Khalili and Mohammadian, 2016) برای صفت طول ساقه سه QTL بر روی کروموزوم های 4B، 4B و 2D شناسایی نمودند و فاخری و بابکی (Fakheri and Khalegh Babaki, 2014) بر روی گندم نان یک QTL بر روی کروموزوم 7A شناسایی نمودند که ۱۸/۴۱ درصد از واریانس فنوتیپی ای صفات را توجیه کردند.

برای صفت طول پدانکل ۲ QTL (qPDLN-1 و qPDLN-6) بر روی کروموزوم های ۱ و ۶ که به ترتیب در موقعیت های ۷۱،۶۵ و ۱۳،۱۰۵ سانتی مورگان و $LOD=2.6932$ و $LOD=3,5502$ شناسایی شد که در فاصله بین نشانگرهای ISSR47-1 و Bmac310 - ISSR47-1 و RAP50-3 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۱۴،۸۹۰۲ و ۲۴،۰۷۸۵ سانتی متر بوده و این QTL ها توانستند به ترتیب ۱۱/۰۱ و ۲۸/۷۹ درصد از تغییرات طول پدانکل را در شرایط نرمال توجیه کنند. برای صفت طول ریشک یک QTL (qAWLN-5) در موقعیت ۲۹،۶۹ سانتی مورگان و $LOD=2.5667$ و در فاصله نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 بر روی کروموزوم شماره ۵ شناسایی شد. اثر افزایشی این QTL ۱۴،۸۹۳۱ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۹/۶۰ درصد از تغییرات طول ریشک را در شرایط نرمال توجیه کند. مطالعات قبلی نشان داده اند که طول ریشک صفتی کمی و تحت کنترل چندین ناحیه ژنومی است و QTL های مرتبط با آن در کروموزوم های مختلف جو، از جمله H۱، H۳، H۶ و H۷، شناسایی شده اند. (Wang et al., 2010; Liller et al., 2017). برای صفت طول برگ پرچم یک QTL (qFLLN-5) در فاصله نشانگرهای ISSR38-4 و ISSR38-4 بر روی کروموزوم شماره ۵ در موقعیت ۲۷،۶۹ سانتی مورگان و $LOD=2.6296$ شناسایی شد. اثر افزایشی این QTL ۷،۹۰۴۲ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۳/۰۱ درصد از تغییرات طول برگ پرچم را در شرایط نرمال توجیه کند. رحیمی و همکاران (Rahimi et al., 2013) برای صفت طول برگ پرچم یک QTL بزرگ اثر شناسایی نمودند که ۳۴ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه نمودند.

برای صفت طول میانگره اول یک QTL (qINON-5) بر روی کروموزوم شماره ۵ در موقعیت ۲۶،۷۹۵ سانتی مورگان و $LOD=2.7159$ و در فاصله نشانگرهای GMS001 و ISSR38-4 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL ۶،۶۸۴۳ سانتی متر

بوده و این QTL توانست ۱۷/۶۵ درصد از تغییرات طول میانگرمه اول را در شرایط نرمال توجیه کند. برای صفت قطر پدانکل ۳ QTL (qTPDN-1 و qTPDN-6 و qTPDN-7) بر روی کروموزوم های ۱ و ۶ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۶۶,۸۳۵ و ۱۳,۱۰۵ و ۳۹,۴۴۳۳ سانتی مورگان و LOD=3.1905 و LOD=4.1476 و LOD=3.3097 در فاصله بین نشانگرهای Bmag0718 و ISSR16-9 - Bmac310 و IRAP50-3 - ISSR29-6 و GBMS0111 قرار داشتند. اثر افزایشی این سه QTL به ترتیب ۰,۲۶۸۵- و ۰,۳۷۶۷ و ۰,۲۳۰۲ میلیمتر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۳/۳۱ و ۲۶/۲۱ و ۹/۷۹ درصد از تغییرات قطر پدانکل را در شرایط نرمال توجیه کردند. در پژوهش ناصری و همکاران (Naseri et al., 2023) روی ۱۱۸ لاین نوترکیب (RIL) حاصل از تلاقی Iran-249 × Zardak در سه محیط دیم در مجموع ۳۳ QTL برای صفات برگ پرچم و پدانکل شناسایی شد. برای صفات طول و قطر پدانکل، QTL های مشترک و پایدار در حداقل دو محیط روی کروموزوم های A۱، B.1۱، B.1۲ و A۵ شناسایی شد.

برای صفت قطر دانه، سه QTL (qTGRN-1a و qTGRN-1b و qTGRN-6) بر روی کروموزوم های ۱ و ۱۰ و ۶ که به ترتیب در موقعیت های ۲۸,۹۳۱۲، ۶۵,۹۷ و ۷,۵۲۶۷ سانتی مورگان و LOD=3.0996، LOD=3.2605 و LOD=7.5934 شناسایی شد. این QTL ها در فاصله بین نشانگرهای HVM20 - IRAP50-1، Bmac310 و Bmag0718 - ISSR38-6 قرار داشتند. اثر افزایشی این سه QTL به ترتیب ۰,۱۹۹۲- و ۰,۱۳۷۳- و ۰,۲۸۰۳ میلیمتر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۵/۶۶ و ۷/۴۴ و ۳۱/۰۰ درصد از تغییرات قطر دانه را در شرایط نرمال توجیه کردند. در پژوهشی با استفاده از جمعیت لاین های اینبرد نوترکیب برنج حاصل از تلاقی ارقام Pusa 1121 × Pusa 1342، برای طول دانه سه QTL، برای عرض دانه دو QTL و برای نسبت طول به عرض نیز دو QTL شناسایی شد. همچنین نواحی از کروموزوم ۷ به عنوان بهترین مکان کنترل کننده طول، عرض و شکل دانه شناسایی شد (Amarawathi et al., 2008).

برای صفت قطر ساقه حدود دو QTL (qTSHN-5 و qTSHN-7) بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۲۸,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.0863 و LOD=3.0963 شناسایی شد که در فاصله بین نشانگرهای HVM4 - Bmag0113، ISSR38-4 و HVM4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۳۷۴۷ و ۰,۳۸۰۵ میلی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۵/۹۰ و ۱۶/۴۰ درصد از تغییرات قطر ساقه را در شرایط نرمال توجیه کردند.

برای صفت وزن کل گیاه، دو QTL (qPLWN-5 و qPLWN-7) بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ به ترتیب در موقعیت های ۲۹,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.2958 و LOD=3.7751 و در فاصله بین نشانگرهای HVM4 - Bmag0113 و ISSR38-4 شناسایی شد. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۵۸۰۴ و ۰,۴۴۰۶ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۱/۳۶ و ۱۲/۳۱ درصد از تغییرات وزن کل گیاه را در شرایط نرمال توجیه کردند.

برای صفت وزن ساقه، دو QTL (qWSHN-5 و qWSHN-7) شناسایی شدند که بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ که به ترتیب در فاصله بین نشانگرهای HVM4 - Bmag0113 و ISSR38-4 و HVM4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۲۴۵۱ و ۰,۱۸۷ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۷/۷۰ و ۱۰/۳۱ درصد از تغییرات وزن ساقه را در شرایط نرمال توجیه کردند. برای صفت وزن سنبله نیز دو QTL (qSPWN-5 و qSPWN-7) بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۲۹,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.4997 و LOD=3.3614 و در فاصله بین نشانگرهای HVM4 - Bmag0113 و ISSR38-4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۲۰۷۶ و ۰,۱۴۳۳ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۲/۷۹ و ۱۰/۸۶ درصد از تغییرات وزن سنبله را در شرایط نرمال توجیه کردند.

برای صفت وزن دانه در سنبله نیز دو QTL (qWGSN-5 و qWGSN-7) بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۲۹,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.7205 و LOD=4.1348 و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 - HVM4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۱۷۸۵ و ۰,۱۳۳۴ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۳/۳۵ و ۱۳/۰۴ درصد از تغییرات وزن دانه در سنبله را در شرایط نرمال توجیه کردند. کاویانی چراتی و همکاران (kaviani charati et al., 2019) در پژوهشی یک QTL بر روی کروموزوم شماره ۳ برای صفت وزن سنبله در جو شناسایی نمودند. این QTL (qSW-3) در فاصله نشانگری iPBS2221-7 و iPBS2274 با LOD=2/3 توانست حدود ۱۰ درصد از واریانس فنوتیپی برای این صفت را توجیه نماید.

برای صفت وزن برگها، سه QTL (qTLAN-2a و qTLAN-2b و qTLAN-7) بر روی کروموزوم های ۲ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۵۲,۳۹ و ۶۲,۸۱ و ۳۷,۶۱ سانتی مورگان و LOD= 4.738 ، LOD=3.2281 و LOD=3.4231 در فاصله بین نشانگرهای GBMS247، GBMS247 - ISSR30-5، ISSR30-5 - ISSR29-6 و ISSR29-6 شناسایی شد. اثر افزایشی این سه QTL به ترتیب ۰,۱۰۱۲ و ۰,۱۱۴۸ و ۰,۰۸۵ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۳/۹۹ و ۱۷/۹۹ و ۹/۸۶ درصد از تغییرات وزن برگها را در شرایط نرمال توجیه کردند. مختوم و همکاران (Makhtoum et al., 2022) برای صفت وزن برگ، تعداد هفت QTL بر روی کروموزوم های ۲, ۳, ۴, ۵, ۶ و ۷ شناسایی نمودند. در میان آنها، یک QTL روی کروموزوم ۲ حدود ۲/۱۱ درصد و یک QTL بزرگ اثر روی کروموزوم ۴ حدود ۸/۲۰ درصد از واریانس فنوتیپی وزن برگ را توجیه کردند.

برای صفت تعداد دانه در سنبله، دو QTL (qGNSN-5 و qGNSN-7) بر روی کروموزوم های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۳۰,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.9325 و LOD=5.0306 و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 - HVM4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۶,۲۷۶۲ و ۴,۸۱۲۵ عدد بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۵/۸۲ و ۱۵/۱۸ درصد از تغییرات تعداد دانه در سنبله را در شرایط نرمال توجیه کردند. نتایج حاصل با مطالعات پیشین در زمینه کنترل ژنتیکی تعداد دانه در سنبله همخوانی دارد. در یک مطالعه ژنتیکی در جو، ۲۰ QTL مرتبط با تعداد دانه در سنبله در سراسر ژنوم شناسایی شد و این QTL ها به صورت انفرادی بین ۷۴/۱ تا ۵۰/۷۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه کردند. همچنین دو QTL پایدار روی کروموزوم ۲ H در بیش از یک محیط شناسایی شدند که بیانگر اهمیت این ناحیه ژنومی در کنترل تعداد دانه در سنبله است (Ren et al., 2016) این نتایج نشان می دهد که تعداد دانه در سنبله یک صفت کمی با کنترل ژنتیکی پیچیده است و QTL های متعددی در کنترل تغییرات آن نقش دارند.

برای صفت تعداد گره، یک QTL (qNNON-1) بر روی کروموزوم شماره ۱ در موقعیت ۷۱,۶۵ سانتی مورگان و LOD=3.0142 و در فاصله نشانگرهای ISSR47-1 و ISSR47-1 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL ۰,۴۱۵۱ عدد بوده و این QTL توانست ۱۳/۹۰ درصد از تغییرات تعداد گره را در شرایط نرمال توجیه کند. برای صفت تعداد برگ یک QTL (qNLAN-1) بر روی کروموزوم شماره ۱ در موقعیت ۷۱,۶۵ سانتی مورگان و LOD=3.4161 و در فاصله نشانگرهای ISSR47-1 و ISSR47-1 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL ۰,۴۱۱۵ عدد بوده و این QTL توانست ۱۵/۸۰ درصد از تغییرات تعداد برگ را در شرایط نرمال توجیه کند.

برای صفت عرض برگ پرچم یک QTL (qTFLN-7) بر روی کروموزوم شماره ۷ در موقعیت ۶۰,۲۳ سانتی مورگان و LOD=2.9759 و در فاصله نشانگرهای iPBS2221-1 و iPBS2221-1 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL ۰,۴۹۵۵ عدد بوده و این QTL توانست ۱۴/۳۱ درصد از تغییرات عرض برگ را در شرایط نرمال توجیه کند. رحیمی و همکاران (Rahimi

et al., 2013) دو مکان ژنی qFW-2 و qFW-7 را برای این صفت بر روی کروموزوم‌های ۲ و ۷ شناسایی کردند. همچنین زو و همکاران (Xu et al., 2008) نیز دو QTL مرتبط با عرض برگ پرچم را روی کروموزوم H5 گزارش کردند. این نتایج نشان می‌دهد که عرض برگ پرچم یک صفت کمی بوده و تحت کنترل چندین ناحیه ژنومی قرار دارد و مشاهده QTL در کروموزوم ۷ در پژوهش حاضر با بخشی از گزارش‌های پیشین همخوانی دارد.

برای صفت کل پنجه‌ها، نیز تعداد دو QTL (qTTHN-5 و qTTHN-7) بر روی کروموزوم‌های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت‌های ۲۸,۶۹ و ۶۷,۰۵۲۵ سانتی مورگان و LOD=5.0499 و LOD=3.3715 و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 - ISSR48-2 و GMB5183 شناسایی شد. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۲۹۸۱ و ۰,۲۹۲ عدد بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۲/۶۳ و ۲۱/۷۱ درصد از تغییرات کل پنجه‌ها را در شرایط نرمال توجیه کردند. برای صفت عملکرد بوته، دو QTL (qYIDN-5 و qYIDN-7) بر روی کروموزوم‌های ۵ و ۷ که به ترتیب در موقعیت‌های ۲۹,۶۹ و ۸۴,۲۶ سانتی مورگان و LOD=4.8468 و LOD=4.0143 و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-4 و Bmag0113 - HVM4 شناسایی شد. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۵۰۴۳ و ۰,۳۲۰۷ گرم بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۹/۰۵ و ۱۱/۷۵ درصد از تغییرات عملکرد بوته را در شرایط نرمال توجیه کردند.

مکان یابی QTL های کنترل کننده صفات مورد بررسی در شرایط تنش خشکی: تعداد ۲۵ QTL برای ۱۵ صفت در شرایط تنش خشکی ردیابی شدند که یک QTL برای صفت ارتفاع بوته (HELD)، یک QTL برای صفت طول ساقه (SHLD)، دو QTL برای صفت طول سنبله (SPLD)، دو QTL برای صفت طول پدانکل (PDLD)، یک QTL برای صفت طول ریشک (AWLD)، یک QTL برای صفت طول میانگره اول (INOD)، یک QTL برای صفت قطر پدانکل (TPDD)، یک QTL برای صفت قطر دانه (TGRD)، یک QTL برای صفت قطر ساقه (TSHD)، یک QTL برای صفت وزن کل گیاه (PLWD)، یک QTL برای صفت وزن برگها (TLAD)، یک QTL برای صفت تعداد گره (NNOD)، یک QTL برای صفت تعداد برگ (NLAD)، یک QTL برای صفت کل پنجه‌ها (TTID)، یک QTL برای صفت عملکرد بوته (YIDD) (جدول ۵).

برای صفت ارتفاع بوته، یک QTL (qHELD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۶,۴۵ سانتی مورگان و LOD=2.8836 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و HVM67 قرار داشت. اثر افزایشی ۴۸,۳۶۱۴ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۲/۲۸ درصد از تغییرات ارتفاع گیاه را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. برای صفت طول ساقه یک QTL (qSHLD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۷,۳۲۴ سانتی مورگان و LOD=2.6561 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و Cit7 قرار داشت. اثر افزایشی ۳۶,۴۰۲۶ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۵/۵۳ درصد از تغییرات طول ساقه را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. سید و همکاران (Sayed et al., 2024) در پژوهشی بر روی یک جمعیت RIL جو، ۷۶ QTL برای صفات زراعی و مورفوفیزیولوژیک در محیط‌های خشک و نیمه‌خشک طی سه سال شناسایی نمودند. برای ارتفاع بوته QTL هایی روی H1، H5، H6 و H7 گزارش شدند و LOD آنها حدود ۲,۶ تا ۶,۱ بود. به طوری که QTL واقع بر روی کروموزوم H1 با مقدار LOD برابر ۱/۴، حدود ۹/۱ درصد از واریانس فنوتیپی ارتفاع بوته را توجیه نمود.

برای صفت طول پدانکل، دو QTL (qSPLd-1 و qSPLd-6) بر روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ که به ترتیب در موقعیت‌های ۶۵,۹۷ و ۴,۷۰۴۲ سانتی مورگان و LOD=3.6266 و LOD=3.5953 و در فاصله بین نشانگرهای Bmag0718 و Bmac310 - ISSR38-6 شناسایی شد. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۸,۹۱۴۴ و ۱۳,۲۰۷۸ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۱/۰۶ و ۲۴/۲۸ درصد از تغییرات طول سنبله را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند.

جدول ۴- QTL های مورد مطالعه در جمعیت F3 حاصل از تلاقی بادیا×کویر در مرحله زایشی و در شرایط نرمال

Table 4- QTLs studied in the F3 population derived from the Badia × Kavir cross at the reproductive stage under normal conditions

صفت Trait	QTL	نشانه‌گرهای مجاور Flanking markers	کروموزوم Chromosome	LOD	موقعیت Position (cM)	اثرات افزایشی Additive effect	ضریب تبیین Coefficient of determination (%)	جهت الی Allele direction
ارتفاع بوته Plant height	qHELN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.0535	29.69	96.926	18.436	Badia
	qHELN-6	Bmac310 and IRAP50-3	6	2.5433	13.105	99.8478	19.5643	Badia
طول ساقه Stem length	qSHLN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.864	29.69	75.6093	27.4356	Kavir
طول پدیکل Peduncle length	qPDLN-1	ISSR47-1 and ISSR47-1	1	2.6932	71.65	-14.8902	11.0131	Kavir
	qPDLN-6	Bmac310 and RAP50-3	6	3.5502	13.105	24.0785	28.7985	Badia
طول ریشک Awn length	qAWLN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	2.5667	29.69	14.8931	19.6009	Kavir
طول برگ پرچم Flag leaf length	qFLLN-5	ISSR38-4 and ISSR38-4	5	2.6296	27.69	7.9042	13.0151	Badia
طول میانگره First internode length	qINON-5	GMS001 and ISSR38-4	5	2.7159	26.795	6.6843	17.6547	Badia
قطر پدانکل Peduncle diameter	qTPDN-1	Bmag0718 and ISSR16-9	1	3.1905	66.835	-0.2685	13.3163	Kavir
	qTPDN-6	Bmac310 and IRAP50-3	6	4.1476	13.105	0.3767	26.2184	Badia
	qTPDN-7	ISSR29-6 and GBMS0111	7	3.3097	39.4433	0.2302	9.7932	Badia
قطر دانه Grain diameter	qTGRN-1a	HVM20 and IRAP50-1	1	3.0996	28.9312	-0.1992	15.661	Kavir
	qTGRN-1b	Bmag0718 and Bmag0718	1	3.2605	65.97	-0.1373	7.4443	Kavir
	qTGRN-6	ISSR38-6 and Bmac310	6	7.5934	7.5267	0.2803	31.0053	Badia
قطر ساقه Stem diameter	qTSHN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.0863	28.69	0.3747	15.9089	Badia
	qTSHN-7	HVM4 and HVM4	7	3.0963	84.26	0.3805	16.4058	Badia
وزن کل گیاه Total plant weight	qPLWN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.2958	29.69	0.5804	21.3617	Badia
	qPLWN-7	HVM4 and HVM4	7	3.7751	84.26	0.4406	12.3132	Badia
	qWSHN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	2.56	29.69	0.2451	17.7068	Badia

صفت Trait	QTL	نشانگرهای مجاور Flanking markers	کروموزوم Chromosome	LOD	موقعیت Position (cM)	اثرات افزایشی Additive effect	ضریب تبیین Coefficient of determination (%)	جهت الی Allele direction
وزن ساقه Stem weight	qWSHN-7	HVM4 and HVM4	7	2.9684	84.26	0.187	10.3149	Badia
وزن سنبله Spike weight	qSPWN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.4997	29.69	0.2076	22.7954	Badia
	qSPWN-7	HVM4 and HVM4	7	3.3614	84.26	0.1433	10.863	Badia
وزن دانه در سنبله Grain weight per spike	qWGSN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.7205	29.69	0.1785	23.3523	Badia
	qWGSN-7	HVM4 and HVM4	7	4.1348	84.26	0.1334	13.0414	Badia
	qTLAN-2a	GBMS247 and GBMS247	2	4.738	52.39	0.1012	13.9954	Badia
وزن برگ Leaf weight	qTLAN-2b	ISSR30-5 and ISSR30-5	2	3.2281	62.81	-0.1148	17.9956	Kavir
	qTLAN-7	ISSR29-6 and ISSR29-6	7	3.4231	37.61	0.085	9.8624	Badia
تعداد دانه در سنبله Number of grains per spike	qGNSN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	3.9325	30.69	6.2762	25.8273	Badia
	qGNSN-7	HVM4 and HVM4	7	5.0306	84.26	4.8125	15.1855	Badia
تعداد گره Number of nodes	qNNON-1	ISSR47-1 and ISSR47-1	1	3.0142	71.65	-0.4151	13.9058	Kavir
تعداد برگ Number of leaves	qNLAN-1	ISSR47-1 and ISSR47-1	1	3.4161	71.65	-0.4115	15.804	Kavir
عرض برگ Flag leaf width	qTFLN-7	iPBS2221-1 and iPBS2221-1	7	2.9759	60.23	0.4955	14.312	Badia
تعداد پنجه Total tiller number	qTTHN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	5.0499	28.69	0.2981	22.6303	Badia
	qTTHN-7	ISSR48-2 and GMBS183	7	3.3715	67.0525	0.292	21.7198	Badia
عملکرد Grain yield per plant	qYIDN-5	ISSR38-4 and Bmag0113	5	4.8468	29.69	0.5043	29.0562	Badia
	qYIDN-7	HVM4 and HVM4	7	4.0143	84.26	0.3207	11.7501	Badia

برای صفت طول ریشک یک QTL (qAWLD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۶،۴۵ سانتی مورگان و LOD=2.5059 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و HVM67 قرار داشت. اثر افزایشی ۶،۸۷۰۹- سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۰/۷۶ درصد از تغییرات طول ریشک را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. سامری و همکاران (Sameri et al., 2006) در مکان یابی صفات زراعی جمعیت اینبرد جو، سه QTL برای صفت طول ریشک شناسایی نمودند که یکی از آنها بر روی کروموزوم 3H با ۷۶ درصد از واریانس فنوتیپی صفت مربوطه را توجیه نمود. وانگ و همکاران (Wang et al., 2010) در ۹۲ لاین دابل هاپلوئید جو یک QTL برای صفت طول ریشک در کروموزوم شماره 3H که ۷۰ تا ۸۱ درصد از واریانس فنوتیپی صفت مورد بحث را کنترل می کرد را شناسایی نمودند.

برای صفت طول میانگره اول یک QTL (qINOD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۷،۳۲۴ سانتی مورگان و LOD=2.611 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و Cit7 قرار داشت. اثر افزایشی ۴،۰۱۹۳- سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۵/۲۹ درصد از تغییرات طول میانگره اول را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. امانی داز و همکاران (Amani et al., 2019) در پژوهشی دو QTL برای صفت طول ساقه، یک QTL برای صفت تعداد ریشه، سه QTL برای صفت عرض برگ، یک QTL برای صفت وزن ساقه، سه QTL برای صفت سطح برگ، یک برای صفت QTL تراکم روزنه قبل تنش و یک QTL برای تراکم روزنه بعد تنش خشکی شناسایی نمودند.

برای صفت قطر پدانکل یک QTL (qTPDD-3) بر روی کروموزوم شماره ۳ در موقعیت ۵۳،۲۶ سانتی مورگان و LOD=3.9171 و در فاصله نشانگرهای ISSR45-1 و ISSR45-1 قرار داشت. اثر افزایشی ۰،۱۷۵۶- سانتی متر بوده و این QTL توانست ۲۰/۰۷ درصد از تغییرات قطر پدانکل را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. مختوم و همکاران (Makhtoum et al., 2022) در پژوهشی در گیاه جو بیشترین QTL ها در شرایط نرمال را بر روی کروموزوم های ۱، ۵ و ۶ شناسایی نمودند. در حالیکه در شرایط تنش خشکی، چهار QTL اصلی را برای صفات قطر سنبله، وزن ریشک و وزن برگ پرچم (شامل 7-qPPT، 7-qAWW، 4a-qFLW و 5-qFLW) شناسایی نمودند. مختوم و همکاران (Makhtoum et al., 2022) در پژوهشی در جو، سه ناحیه اصلی QTL برای صفات مورفولوژی پدانکل روی کروموزوم های 2H و 3H شناسایی کردند. یکی از این نواحی روی 3H اثر معنی داری بر ضخامت بافت های پدانکل و سطح مقطع آن داشت.

برای صفت قطر دانه، نیز سه QTL (qTGRD-2a و qTGRD-2b و qTGRD-4) بر روی کروموزوم های ۲ و ۲ و ۴ که به ترتیب در موقعیت های ۳۹،۸۴۵ و ۴۸،۱۹ و ۳۶،۴۵ سانتی مورگان و LOD= 3.2852 و LOD=2.7773 و LOD=2.9192 در فاصله بین نشانگرهای ISSR13-5 و IRAP54-1 و IRAP54-1 و HVM67 و HVM67 شناسایی شد. اثر افزایشی این سه QTL به ترتیب ۰،۱۹۷- و ۰،۱۰۶۲ و ۰،۱۰۶۹- سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۸/۸۲ و ۸/۳۷ و ۸/۴۸ درصد از تغییرات قطر دانه را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند. در یک مطالعه جامع روی اندازه و وزن دانه جو، QTL های متعددی برای صفات مرتبط با اندازه دانه گزارش شد؛ برای مثال qG12-1 (LOD=9.36-59.59) و qG13-2 (LOD=5.54-10.08) برای طول دانه و qTgw3-2 (LOD=3.22-5.45) برای وزن هزار دانه شناسایی شدند. این QTL ها با qTGRD-2a، qTGRD-2b و qTGRD-4 شما متفاوت اند و بیشتر نشان دهنده وجود کنترل ژنتیکی گسترده برای اندازه و وزن دانه هستند (Wang et al., 2019).

برای صفت قطر ساقه، سه QTL (qTSHD-1 و qTSHD-2 و qTSHD-3) بر روی کروموزوم های ۱ و ۲ و ۳ که به ترتیب در موقعیت های ۶۵/۹۷ و ۴۳/۷۱ و ۵۳/۲۶ سانتی مورگان و LOD= 3.206 و LOD=3.213 و LOD=2.715 در فاصله بین نشانگرهای Bmag0718 و Bmag0718 - GBMS160 و GBMS160 و ISSR45-1 و ISSR45-1 قرار

داشتند. اثر افزایشی این سه QTL به ترتیب ۰/۱۸۴ و ۰/۱۸۳ و ۰/۱۹۳ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۰/۶۹ و ۱۰/۵۷ و ۱۱/۷۳ درصد از تغییرات قطر ساقه را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند.

برای صفت وزن کل گیاه یک QTL (qPLWD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۷,۳۲۴ سانتی مورگان و LOD=2.7375 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و Cit7 قرار داشت. اثر افزایشی ۰,۲۹۰۵ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۵,۹۶۰۵ درصد از تغییرات وزن کل گیاه را در شرایط تنش خشکی توجیه کند.

برای صفت وزن برگها، دو QTL (qTLAD-1 و qTLAD-6) بر روی کروموزوم های ۱ و ۶ که به ترتیب در موقعیت های ۶۵,۹۷ و ۵,۶۴۵ سانتی مورگان و LOD=2.7287 و LOD=4.507 و در فاصله بین نشانگرهای Bmag0718 و Bmag0718 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۰۴ و ۰,۰۶۹۴ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۸,۶۲ و ۲۵,۸۸ درصد از تغییرات وزن برگها را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند. در مطالعه مختوم و همکاران (Makhtoum et al., 2022)، هفت QTL شامل qLWS-2، qLWS-3، qLWS-4a، qLWS-، qLWS-4b، qLWS-5، qLWS-6 و qLWS-7 برای صفت وزن برگ شناسایی شد. در میان آن ها، qLWS-4a و qLWS-4b به ترتیب دارای مقادیر LOD برابر با 5/21 و ۶۲/۳ بودند که بیانگر اثرات ژنتیکی قابل توجه این نواحی در کنترل وزن برگ است.

برای صفت تعداد گره، دو QTL (qNLAD-2 و qNLAD-4) بر روی کروموزوم های ۲ و ۴ که به ترتیب در موقعیت های ۴۸,۱۹ و ۳۷,۳۲۴ سانتی مورگان و LOD=3.1859 و LOD=5.016 و در فاصله بین نشانگرهای IRAP54-1 و IRAP54-1 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۳۳۶۱ و ۰,۴۸۳۹ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۱,۴۶ و ۲۳/۷۶ درصد از تغییرات تعداد گره را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند.

برای صفت تعداد برگ نیز دو QTL (qNLAD-2 و qNLAD-4) بر روی کروموزوم های ۲ و ۴ که به ترتیب در موقعیت های ۴۸,۱۹ و ۳۷,۳۲۴ سانتی مورگان و LOD=3.1607 و LOD=5.1957 و در فاصله بین نشانگرهای IRAP54-1 و IRAP54-1 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۳۱۳۶ و ۰,۴۶۲۳ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۱۱,۲۷ و ۲۴/۵۰ درصد از تغییرات تعداد برگ را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند.

برای صفت کل پنجه ها ۲ QTL (qTTID-6 و qTTID-7) بر روی کروموزوم های ۶ و ۷ که به ترتیب در موقعیت های ۵/۶۴ و ۴۸/۳۳ سانتی مورگان و LOD=3.7723 و LOD=2.6951 و در فاصله بین نشانگرهای ISSR38-6، Bmac310، -، Bmac310 و ISSR30-4 قرار داشتند. اثر افزایشی این دو QTL به ترتیب ۰,۱۶۱۶ و ۰,۱۳۹ سانتی متر بوده و این QTL ها به ترتیب ۲۰/۸۸ و ۱۵/۴۴ درصد از تغییرات کل پنجه ها را در شرایط تنش خشکی توجیه کردند.

برای صفت عملکرد بوته یک QTL (qYIDD-4) بر روی کروموزوم شماره ۴ در موقعیت ۳۷/۳۳ سانتی مورگان و LOD=2.555 و در فاصله نشانگرهای HVM67 و Cit7 قرار داشت. اثر افزایشی ۰,۱۴۰ سانتی متر بوده و این QTL توانست ۱۵/۰۰ درصد از تغییرات عملکرد را در شرایط تنش خشکی توجیه کند. صوری و همکاران (Sabouri et al., 2022) طی بررسی صفات مورفو-فیزیولوژیک در دو جمعیت RIL گندم ایرانی در مجموع، ۲۱ و ۱۳ جایگاه QTL به ترتیب برای ۱۱ و ۱۳ صفت در سال های ۲۰۲۰ و ۲۰۲۱ شناسایی شدند. در سال ۲۰۲۰، جایگاه های qGL-3D و qHI-1A به ترتیب برای صفات طول دانه و شاخص برداشت بر روی کروموزوم های D۳ و A۱ شناسایی شدند که هر یک بیش از ۲۰ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه می کردند.

جدول ۵- QTL های مورد مطالعه در جمعیت F3 حاصل از تلاقی بادیا×کویر در مرحله زایشی و در شرایط خشکی

Table 5- QTLs studied in the F3 population derived from the Badia × Kavir cross at the reproductive stage under drought conditions

صفت Trait	QTL	نشانهگرهای مجاور Flanking markers	کروموزوم Chromosome	LOD	موقعیت Position (cM)	اثرات افزایشی Additive effect	ضریب تبیین Coefficient of determination (%)	جهت الی Allele direction
ارتفاع بونه Plant height	qHELD-4	HVM67 and HVM67	4	2.8836	36.45	-48.3614	12.2873	Kavir
طول ساقه Stem length	qSHLD-4	HVM67 and Cit7	4	2.6561	37.324	-36.4026	15.5353	Kavir
طول سنبله Spike length	qSPLd-1	Bmag0718 and Bmag0718	1	3.6266	65.97	8.9144	11.0615	Badia
	qSPLd-6	ISSR38-6 and Bmac310	6	3.5953	4.7042	-13.2078	24.2824	Badia
طول پدانکل Peduncle length	qPDLD-3	ISSR45-1 and ISSR45-1	3	3.4920	53.26	-11.1207	14.6774	Kavir
	qPDLD-6	ISSR38-6 and Bmac310	6	3.5093	4.7042	-12.6991	19.1396	Kavir
طول ریشک Awn length	qAWLD-4	HVM67 and HVM67	4	2.5059	36.45	-6.8709	10.7697	Badia
طول میانگره First internode length	qINOD-4	HVM67 and Cit7	4	2.6110	37.324	-4.0193	15.2985	Kavir
قطر پدانکل Peduncle diameter	qTPDD-3	ISSR45-1 and ISSR45-1	3	3.9171	53.26	-0.1756	20.0711	Kavir
	qTGRD-2a	ISSR13-5 and GBMS160	2	3.2852	39.845	-0.1970	28.8236	Kavir
قطر دانه Grain diameter	qTGRD-2b	IRAP54-1 and IRAP54-1	2	2.7773	48.19	0.1062	8.3732	Badia
	qTGRD-4	HVM67 and HVM67	4	2.9192	36.45	-0.1069	8.4810	Kavir
قطر ساقه qTSHD-1		Bmag0718 and Bmag0718	1	3.2061	65.97	0.1845	10.6919	Badia

صفت Trait	QTL	نشانگرهای مجاور Flanking markers	کروموزوم Chromosome	LOD	موقعیت Position (cM)	اثرات افزایشی Additive effect	ضریب تبیین Coefficient of determination (%)	جهت الی Allele direction
Stem diameter	qTSHD-2	GBMS160 and GBMS160	2	3.2138	43.71	-0.1835	10.5750	Kavir
	qTSHD-3	ISSR45-1 and ISSR45-1	3	2.7156	53.26	-0.1934	11.7396	Kavir
وزن کل گیاه Total plant weight	qPLWD-4	HVM67 and Cit7	4	2.7375	37.324	-0.2905	15.9605	Badia
وزن برگ Leaf weight	qTLAD-1	Bmag0718 and Bmag0718	1	2.7287	65.97	0.0400	8.6225	Badia
	qTLAD-6	ISSR38-6 and Bmac310	6	4.5070	5.645	-0.0694	25.8807	Kavir
تعداد گره Number of nodes	qNNOD-2	IRAP54-1 and IRAP54-1	2	3.1859	48.19	0.3361	11.4678	Badia
	qNNOD-4	HVM67 and Cit7	4	5.0160	37.324	-0.4839	23.7631	Kavir
تعداد برگ Number of leaves	qNLAD-2	IRAP54-1 and IRAP54-1	2	3.1607	48.19	0.3136	11.2742	Badia
	qNLAD-4	HVM67 and Cit7	4	5.1957	37.324	-0.4623	24.5074	Kavir
تعداد پنجه Total tillers	qTTID-6	ISSR38-6 and Bmac310	6	3.7733	5.645	-0.1616	20.8845	Kavir
	qTTID-7	ISSR30-4 and Bmag0135	7	2.6951	48.338	-0.1390	15.4451	Kavir
عملکرد Plant yield	qYIDD-4	HVM67 and Cit7	4	2.5550	37.324	-0.1406	15.0036	Kavir

در سال ۲۰۲۱ نیز جایگاه‌های qNT-5B، qNTS-2D و qSL-1D به ترتیب بر روی کروموزوم‌های B۵، D۲ و D۱ با مقادیر LOD برابر با ۴۰۵، ۴۰۱۳ و ۳۰۸۹ شناسایی گردیدند. نرجسی و همکاران (Narjesi et al., 2015) در جمعیتی شامل ۱۷۹ لاین خالص نو ترکیب حاصل از تلاقی Attila/Kauz × Karchia، ۲۹ QTL تکرارپذیر را برای ۱۰ صفت در شرایط نرمال و تنش شوری شناسایی کردند. پنج QTL تکرارپذیر برای عملکرد دانه (GY) بر روی کروموزوم‌های D۵، 2B، ۶B و ۷A شناسایی شد. در شرایط تنش شوری، QTL‌های عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 5D و ۶B به ترتیب 12/4 و ۵/۱۰ درصد از واریانس فنوتیپی عملکرد دانه را توجیه کردند. همچنین، QTL‌های عملکرد دانه روی کروموزوم‌های ۲B و ۶B QTL‌های کنترل کننده تعداد دانه و وزن دانه در سنبله هم‌مکان بودند که بیانگر نقش نواحی ژنومی مشترک در کنترل عملکرد و اجزای آن تحت شرایط تنش است.

داناگوند و همکاران (Dhanagond et al., 2019) با مقایسه شرایط تنش خشکی و آبیاری مطلوب و با در نظر گرفتن مراحل مختلف رشد، QTL‌های مرتبط با زیست‌توده و تعداد پنجه را به QTL‌های پایدار، سازگار با خشکی و سازگار با مرحله بازیابی طبقه‌بندی کردند. نتایج نشان داد که اثر فنولوژی بر تشکیل زیست‌توده در شرایط خشکی افزایش می‌یابد و نواحی ژنومی مرتبط با ژن‌های Dhn4، Dhn7، Dhn8، Dhn9 و آکوپورین‌هایی مانند HvPIP1;5، HvPIP2;7 و HvTIP2;1 در سازگاری به خشکی نقش دارند. همچنین، ناحیه HvPPD-H1 به عنوان یکی از مهم‌ترین نواحی QTL در مرحله بازیابی برای زیست‌توده و ناحیه HvDIM به عنوان یک QTL مهم پایدار برای زیست‌توده دیر هنگام شناسایی شد. در مورد تعداد پنجه نیز مهم‌ترین QTL پایدار در ناحیه 6HS و در مجاورت ژن 1-FEH قرار داشت. این یافته‌ها نشان می‌دهد که QTL‌های وابسته به مرحله رشد و تحمل خشکی می‌توانند با تغییر معماری بوته و تجمع زیست‌توده، در پایداری تعداد پنجه و در نهایت عملکرد دانه تحت شرایط تنش خشکی نقش داشته باشند.

نتیجه گیری کلی

بر اساس نتایج حاصل از این پژوهش و شناسایی QTL‌های دارای اثر افزایشی مثبت و منفی، می‌توان استنباط کرد که آلل‌های مطلوب کنترل کننده صفات مورد مطالعه از هر دو والد به نتاج منتقل شده‌اند. از این رو، والدین مورد استفاده در این مطالعه می‌توانند به عنوان منابع ژنتیکی ارزشمند در برنامه‌های اصلاحی جو، به ویژه در راستای بهبود صفات مرتبط با رشد، اجزای عملکرد و تحمل به تنش خشکی، مورد توجه قرار گیرند. همچنین، برخی از QTL‌های شناسایی شده با توجه به سهم بالاتر در تبیین تغییرات فنوتیپی صفات، در گروه QTL‌های بزرگ‌اثر قرار گرفتند. این جایگاه‌ها می‌توانند از اهمیت ویژه‌ای در برنامه‌های اصلاحی برخوردار باشند و نشانگرهای پیوسته با آن‌ها می‌توانند در انتخاب به کمک نشانگر (MAS) برای گزینش افراد برتر و توسعه لاین‌های مطلوب و متحمل به تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرند. در شرایط نرمال رشد، در مجموع 36 QTL برای ۲۰ صفت شناسایی شد. این QTL‌ها شامل ۲ QTL برای ارتفاع بوته، ۱ QTL برای طول ساقه، ۲ QTL برای طول پدانکل، ۱ QTL برای طول ریشک، ۱ QTL برای طول برگ پرچم، ۱ QTL برای طول اولین میانگره، ۳ QTL برای قطر پدانکل، ۳ QTL برای قطر دانه، ۲ QTL برای قطر ساقه، ۲ QTL برای وزن کل بوته، ۲ QTL برای وزن ساقه، ۲ QTL برای وزن سنبله، ۲ QTL برای وزن دانه در سنبله، ۳ QTL برای وزن برگ‌ها، ۲ QTL برای تعداد دانه در سنبله، ۱ QTL برای تعداد گره، ۱ QTL برای تعداد برگ، ۱ QTL برای عرض برگ پرچم، ۲ QTL برای تعداد کل پنجه‌ها و ۲ QTL برای عملکرد بوته بود.

در شرایط تنش خشکی نیز در مجموع QTL 25 برای ۱۵ صفت شناسایی شد که شامل ۱ QTL برای ارتفاع بوته (HELD)، ۱ QTL برای طول ساقه (SHLD)، ۲ QTL برای طول سنبله (SPLD)، ۲ QTL برای طول پدانکل (PDLD)، ۱ QTL برای طول ریشک (AWLD)، ۱ QTL برای طول اولین میانگره (INOD)، ۱ QTL برای قطر پدانکل (TPDD)، ۱ QTL برای قطر دانه (TGRD)، ۱ QTL برای قطر ساقه (TSHD)، ۱ QTL برای وزن کل بوته (PLWD)، ۱ QTL برای وزن برگ‌ها (TLAD)، ۱ QTL برای تعداد گره (NNOD)، ۱ QTL برای تعداد برگ (NLAD)، ۱ QTL برای تعداد کل پنجه‌ها (TTID) و ۱ QTL برای عملکرد بوته (YIDD) بود. در مجموع، شناسایی QTL های متعدد در هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی نشان‌دهنده وجود تنوع ژنتیکی قابل توجه برای صفات مورد مطالعه و پیچیدگی ژنتیکی کنترل این صفات در جو است. حضور QTL های مشترک یا پایدار در شرایط مختلف می‌تواند بیانگر نقش مهم این نواحی ژنومی در کنترل پایدار صفات باشد، در حالی که QTL هایی که تنها تحت شرایط تنش خشکی شناسایی شدند، می‌توانند با پاسخ اختصاصی گیاه به کمبود آب و سازوکارهای سازگاری به تنش مرتبط باشند. بنابراین، بررسی هم‌زمان QTL ها در شرایط نرمال و تنش، امکان تفکیک نواحی ژنومی عمومی از نواحی مرتبط با پاسخ به تنش را فراهم می‌کند و اطلاعات ارزشمندی برای شناخت اساس ژنتیکی تحمل خشکی در جو در اختیار قرار می‌دهد. از سوی دیگر، شناسایی QTL های مرتبط با صفات مختلف، به‌ویژه صفات مؤثر بر عملکرد و اجزای آن، می‌تواند زمینه مناسبی برای بهره‌گیری از روش‌های انتخاب به کمک نشانگر فراهم سازد. استفاده هم‌زمان از نشانگرهای مرتبط با QTL های مؤثر و صفات فنوتیپی مطلوب می‌تواند دقت انتخاب ژنوتیپ‌های برتر را افزایش داده و روند انتقال آلل‌های مطلوب به نسل‌های اصلاحی را تسریع کند. در نهایت، نتایج این پژوهش می‌تواند به‌عنوان مبنایی برای مطالعات تکمیلی با هدف اعتبارسنجی QTL های شناسایی‌شده در جمعیت‌ها و محیط‌های مستقل و همچنین شناسایی ژن‌های کاندید مرتبط با تحمل خشکی در جو مورد استفاده قرار گیرد.

منابع

- Ahmadi-Ochtapeh, H., Soltanloo, H., Ramezanpour, S.S., Naghavi, M.R., Nikkhah, H.R., Yoosefi Rad, S. 2015. QTL mapping for salt tolerance in barley at seedling growth stage. *Biologia Plantarum*, 59(2): 283-290.
- Amani Daz, P., Hosseini Moghaddam, H., Sabouri, H., Gholamalipour Alamdari, E., Hosseini, S.M., Sanchouli, S. 2019. Mapping of QTLs related to morphophysiological traits in rice seedling (*Oryza sativa* L.) under drought condition. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 9: 21-35.
- Amarawathi, Y., Singh, R., Singh, A.K., Singh, V.P., Mohapatra, T., Sharma, T.R., Singh, N.K. 2008. Mapping of quantitative trait loci for basmati quality traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Breeding*, 21: 49-65.
- Baidyussen, A., Khassanova, G., Utebayev, M., Jatayev, S., Kushanova, R., Khalbayeva, Sh., Amangeldiyeva, A., Yerzhebayeva, R., Bulatova, K., Schramm, C., Anderson, P., Jenkins, L.D., Soole, K.L., Shavrukov, Y. 2024. Assessment of molecular markers and marker-assisted selection for drought tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Integrative Agriculture*, 23(1): 20-38.
- Dai, F., Zhang, G. 2016. Domestication and improvement of cultivated barley. In: *Exploration, Identification and Utilization of Barley Germplasm*. 1-26.
- Dhanagond, S., Liu, G., Zhao, Y., Chen, D., Grieco, M., Reif, J., Kilian, B., Graner, A., Neumann, K. 2019. Non-invasive phenotyping reveals genomic regions involved in pre-anthesis drought tolerance and recovery in spring barley. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1307.

- Fakheri, B., Khalegh Babaki, A. 2014. Mapping of genomic areas controlling the physiological and morphological traits associated with germination of bread wheat in normal condition and osmotic stress. *Iranian Journal of Crop Science*, 45(1): 119-133.
- George, A., Murali, R., Jolly, G.E., Jincy, M. 2025. Drought stress on barley crop: A review. *Agricultural Reviews*, 46(6): 858-867.
- Guo, P., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., Bai, G., Li, R., Valkoun, J. 2009. Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. *Journal of Experimental Botany*, 60: 3531-3544.
- Hu, W.J., Li, D.S., Yi, X., Zhang, C.M., Zhang, Y. 2022. Molecular mapping and validation of quantitative trait loci for spike-related traits and plant height in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 48(6): 1346-1356.
- Kaviani Charati, A., Sabouri, H., Fallahi, H.A., Jorjani, E. 2019. QTL mapping of agronomical traits in barley. *Breeding of Agronomic and Horticultural Crops*, 4: 227-237.
- Khalili, M., Mohammadian, R. 2016. Identifying QTLs associated with salinity tolerance in early stages of barley germination. *Crop Biotechnology*, 13: 41-55.
- Kosambi, D.D. 1943. The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, 12(1): 172-175.
- Liller, C.B., Walla, A., Boer, M.P., Hedley, P., Macaulay, M., Effgen, S., von Korff, M., van Esse, G.W., Koornneef, M. 2017. Fine mapping of a major QTL for awn length in barley using a multiparent mapping population. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(2): 269-281.
- Loresto, G.C., Chang, T.T. 1981. Decimal scoring system for drought reactions and recovery ability in screening nurseries of rice. *International Rice Research Newsletter*, 6(2): 9-10.
- Makhtoum, S., Sabouri, H., Gholizadeh, A., Ahangar, L., Katouzi, M. 2022. QTLs controlling physiological and morphological traits of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings under salinity, drought, and normal conditions. *BioTech*, 11(3): 26.
- Makhtoum, S., Sabouri, H., Gholizadeh, A., Ahangar, L., Katouzi, M., Mastinu, A. 2022. Mapping of QTLs controlling barley agronomic traits (*Hordeum vulgare* L.) under normal conditions and drought and salinity stress at reproductive stage. *Plant Gene*, 31: 100375.
- Moursi, Y., Thabet, S., Amro, A., Dawood, M. 2020. Detailed genetic analysis for identifying QTLs associated with drought tolerance at seed germination and seedling stages in barley. *Plants*, 9(11): 10-24.
- Narjesi, V., Mardi, M., Afzali, E., Hervan, M., Azadi, A., Bihamta, M., Naghavi, M.R., Ebrahimi, M., Abbas, Z., Zali, A. 2015. Analysis of quantitative trait loci (QTL) for grain yield and agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and salt-stress conditions. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33.
- Naseri, R., Cheghamirza, K., Zarei, L., Mohammadi, R., Beheshti Aleagha, A. 2023. Localization genes controlling traits related to flag-leaf and peduncle in durum wheat. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 1: 42-63.
- Patade, V.Y., Maya, K., Zakwan, A. 2011. Seed priming mediated germination improvement and tolerance to subsequent exposure to cold and salt stress in capsicum. *Research Journal of Seed Science*, 4: 125-136.
- Rahimi, M., Abrahimpour, F., Eshghi, R. 2013. Inheritance and QTL mapping of agronomic traits in barley. *Crop Biotechnology*, 2: 35-48.
- Ren, X., Jiang, H., Yan, W., Chen, Y., Zhou, Y., Dai, S., Huang, W., Lei, Y., Yan, S., Zhang, X., Jiang, Y. 2016. QTL underlying some agronomic traits in barley detected by SNP markers. *BMC Genetics*, 17: 107.

- Sabouri, H., Alegh, S.M., Sahranavard, N., Sanchouli, S. 2022. SSR linkage maps and identification of QTL controlling morpho-phenological traits in two Iranian wheat RIL populations. *BioTech*, 11: 32.
- Saghai-Marouf, M.A., Zhang, Q., Allard, R.W. 1990. Genetic diversity and ecogeographical differentiation among ribosomal DNA alleles in wild and cultivated barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(21): 8486-8490.
- Sameri, M., Takeda, K., Komatsuda, T. 2006. Quantitative trait loci controlling agronomic traits in recombinant inbred lines from a cross of Oriental- and Occidental-type barley cultivars. *Breeding Science*, 56(3): 243-252.
- Sayed, M.A., Al-Yassin, A., Ceccarelli, S., Grando, S., Stotz, U., Fitt, B.D.L., Baum, M. 2024. Mapping of quantitative trait loci for agronomic and morpho-physiological traits under drought environments in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Breeding*, 143(5): 608-628.
- Sharifi, S., Mohammadi Ghaleni, M. 2022. Impact of drought on rainfed wheat and barley yields across different climates in Iran. *Irrigation and Drainage*, 16(5): 1010-1025.
- Taghizadeh, M., Sabouri, H., Hosseini Moghaddam, H., Fallahi, H.A., Katouzi, M. 2018. Mapping QTLs associated with barley seed germination traits under normal and drought stress conditions. *Iranian Journal of Seed Science and Technology*, 8: 227-232.
- Wang, G., Schmalenbach, I., von Korff, M., Léon, J., Kilian, B., Rode, J., Pillen, K. 2010. Association of barley photoperiod and vernalization genes with QTLs for flowering time and agronomic traits in a BC₂ DH population and a set of wild barley introgression lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 120: 1559-1574.
- Wang, J., Yang, J., McNeil, D., Zhou, M. 2010. Identification and molecular mapping of a dwarfing gene in barley (*Hordeum vulgare* L.) and its correlation with other agronomic traits. *Euphytica*, 175: 331-342.
- Wang, Q., Sun, G., Ren, X., Du, B., Cheng, Y., Wang, Y., Li, C., Sun, D. 2019. Dissecting the genetic basis of grain size and weight in barley (*Hordeum vulgare* L.) by QTL and comparative genetic analyses. *Frontiers in Plant Science*, 10: 469.
- Xue, D.W., Chen, M.C., Zhou, M.X., Chen, S., Mao, Y., Zhang, G.P. 2008. QTL analysis of flag leaf in barley (*Hordeum vulgare* L.) for morphological traits and chlorophyll content. *Journal of Zhejiang University Science B*, 9(11): 938-944.