"نشریه علوم زراعی ایران"
جلد بیست و یکم، شماره ٤، زمستان ۱۳۹۸

مقاله پژوهشی

شناسایی *QTL*های اصلی و اپیستاتیک صفات مرتبط با عملکرد دانه در جمعیت خویش‌آمیخته نوترکیب برنج (*Oryza sativa* L.)

Identification of main and epistatic QTLs for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.)

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

چکیده

رحیم سروش، ح.، ف. نظریان فیروزآبادی، م. حسینی چالشتری، ا. اسماعیلی و ع. ا. عبادی. ۱۳۹۸. شناسایی *QTL*های اصلی و اپیستاتیک صفات مرتبط با عملکرد دانه در جمعیت خویش‌آمیخته نوترکیب برنج (*Oryza sativa* L.). **نشریه علوم زراعی ایران. ۲۱(٤): ۳۸۵-۳٦۸.**

عملکرد دانه یک صفت پیچیده و یکی از اهداف اصلی مورد توجه در برنامه به‌نژادی برنج است. این پژوهش به منظور شناسایی *QTL*های اصلی و اپیستاتیک عملکرد دانه و اجزای عملکرد در یک جمعیت IR67017-180-2-1-2 / علی‌کاظمی (جمعیت IRA)، شامل ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب برنج F6 در دو منطقه (رشت و تنکابن) در سال ۱۳۹٤ اجرا شد. آزمایش مزرعه‌ای به صورت طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با پنج شاهد و پنج تکرار انجام شد. نقشه پیوستگی جمعیت متشکل از ۸۷ جفت نشانگر ریزماهواره (SSR) در دوازده گروه پیوستگی، ۱۳٥٦ سانتی مورگان از ژنوم برنج را با فاصله متوسط ۱٥/٥۸ سانتی‌مورگان بین دو نشانگر مجاور پوشش داد. تجزیه *QTL* به روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب، در مجموع تعداد ۱۳ *QTL* اصلی روی شش کروموزوم برای پنج صفت مورد مطالعه شناسایی کرد. مکان‌های ژنی، *qTN3* با تبیین تنوع فنوتیپی ۱۳/۹ درصد برای تعداد پنجه، *qFG4* با ۱۱/٦ درصد برای تعداد دانه پر در خوشه و *qGY6* با ۱٥/٦ درصد برای عملکرد دانه، دارای اثر افزایشی مثبت بودند. مکان ژنی *qSG1* با توجیه تنوع فنوتیپی ۱۹/۹ درصد، دارای اثر افزایشی منفی روی تعداد دانه پوک در خوشه بود، بنابراین می‌توان از این مکان‌های ژنی با اطمینان بیشتری در برنامه‌های به‌نژادی جهت بهبود عملکرد دانه استفاده کرد. برهمکنش *QTL* (افزایشی) با محیط برای عملکرد دانه و تعداد دانه پوک درخوشه معنی‌دار ولی برای سایر صفات غیرمعنی‌دار بود. در مجموع ۱۸ جفت *QTL* با اثرات اپیستاتیک (افزایشی× افزایشی) معنی‌دار برای تمام صفات مورد مطالعه شناسایی شدند. بیشترین اثرات اپیستاتیک مربوط به عملکرد دانه و تعداد دانه پوک درخوشه با تعداد شش جفت *QTL* برای هر صفت بود. فقط بین مکان‌های ژنی qSG1-2 و qSG6 برای تعداد دانه پوک درخوشه، برهمکنش اپیستاتیک معنی‌دار با محیط وجود داشت که ۳/٤ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کرد. چند مکان ژنی که همزمان چندین صفت را کنترل می‌کردند به صورت خوشه ژنی بین عملکرد دانه با تعداد خوشه و تعداد دانه پر در خوشه شناسایی شدند. بر اساس نتایج این آزمایش نشانگرهای RM7551، RM3417 - RM8218 و RM283 -RM5302 با فاصله ۰/۲ تا پنج سانتی‌مورگان به ترتیب به عنوان نشانگرهای پیوسته با *QTL*های *qGY6*، *qFG4* و *qSG1* شناسایی شدند که می‌توانند در برنامه به‌نژادی انتخاب به کمک نشانگر در برنج مورد توجه قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: اپیستازی، برنج، تنوع فنوتیپی، خوشه ژنی و مکان‌یابی ژنی.

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۰۱/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۰۷/۰۳ این مقاله مستخرج از رساله دکتری نگارنده اول می باشد.

۱- دانشجوی دکتری دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان
۲-استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: nazarian_f2000@yahoo.com)
۳- استادیار موسسه تحقیقات برنج کشور ، رشت. سازمان تحقیقات،آموزش و ترویج کشاورزی
۴- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان
۵- استادیار موسسه تحقیقات برنج کشور ، رشت. سازمان تحقیقات،آموزش و ترویج کشاورزی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

مقدمه

عملکرد برنج یک صفت زراعی پیچیده است که توسط ژن‌های متعددی کنترل می‌شود، اما اساسا با سه صفت به عنوان اجزای عملکرد شامل؛ تعداد دانه پر در خوشه، تعداد خوشه در بوته و وزن هزار دانه شناسایی می‌شود (Wang *et al.*, 2014). با توجه به اهمیت راهبردی محصول برنج در تامین امنیت غذایی مردم ایران، تولید ژنوتیپ‌های جدید با عملکرد دانه بالا، اجزای عملکرد مطلوب و پاکوتاه از اهداف مهم به‌نژادی برنج محسوب می‌شوند. برای به‌نژادی ارقام جدید، بهتر است مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات، اثرات اصلی، برهمکنش اپیستازی و برهمکنش اپیستازی با محیط شناسایی و از آنها در برنامه‌های به‌نژادی متداول به صورت انتخاب به کمک نشانگرهای مولکولی استفاده شوند. امروزه نقشه‌یابی *QTL* به عنوان یک روش قدرتمند برای تجزیه صفات کمی مورد توجه است. نقشه‌یابی *QTL*های برنج از سال ۱۹۹۰ پیشرفت قابل ملاحظه‌ای کرده است و *QTL*های زیادی برای صفات مرتبط با عملکرد و تحمل به تنش‌های محیطی در برنج شناسایی شده‌اند. تعدادی از *QTL*های مهم بر اساس نتایج *QTL*های اولیه همسانه‌سازی شده‌اند که می‌توان از آنها مستقیما و از طریق انتقال به ارقام مورد نظر با روش‌های انتقال ژن و یا انتخاب به کمک نشانگر (MAS)، در به‌نژادی برنج استفاده کرد (Wu *et al.*, 2013).

نتایج آزمایش‌ها نشان دهنده کنترل صفات کمی توسط مکان‌های ژنی مختلف در برنج می‌باشد (Zou *et al.*, 2005; You *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2014). سینگ و همکاران (Singh *et al.*, 2017) *QTL*های عملکرد و صفات زراعی برنج را در شرایط غرقاب راکد و غرقاب معمول مکان‌یابی نمودند و برای شرایط غرقاب معمول یک *QTL* برای عملکرد دانه روی کروموزوم ۱۲، چهار *QTL* برای وزن صد دانه روی کروموزوم‌های یک، دو (دو *QTL*) و پنج، دو *QTL* روی کروموزوم‌های یک و سه برای تعداد خوشه در بوته و یک *QTL* روی کروموزوم سه برای تعداد پنجه را شناسایی کردند. بر اساس این نتایج از این *QTL*های مفید می‌توان برای به‌نژادی مولکولی برنج استفاده کرد و همچنین می‌توان از آن‌ها برای درک سازوکارهای مولکولی پایه در برنج بهره‌برداری نمود.

نتایج تحقیقات ژنتیک کلاسیک نشان داده است که هم عامل ژنتیکی (اثر افزایشی، اثر غالبیت و اپیستازی) و هم عامل محیطی برای کنترل صفات کمی بسیار مهم هستند. اپیستازی یا برهمکنش بین ژن‌های غیرآللی و برهمکنش *QTL* در محیط (QE)،از اجزای مهم و تاثیرگذار در کنترل صفات کمی هستند. ژائو و همکاران (Zhao *et al.*, 2016) تعداد ۳۱ *QTL* با اثر افزایشی برای اجزای عملکرد برنج با الگوی برهمکنش *QTL* در محیط شناسایی کردند. با وجود اینکه هیچ یک از چهار *QTL* شناسایی شده برای تعداد خوشه دارای برهمکنش معنی‌دار نبودند، تعداد پنج *QTL* از هفت *QTL* تعداد دانه در خوشه و دو *QTL* از ده *QTL* وزن هزار دانه، دارای برهمکنش افزایشی در محیط معنی‌دار بودند. در تحقیق دیگری اپیستازی به عنوان یکی از اجزای مهم ژنتیکی در تعیین فنوتیپ صفات پیچیده کمی توصیف شد و تعداد زیادی *QTL* اپیستاتیک برای عملکرد دانه و اجزای اصلی عملکرد شناسایی شدند که برخی از آن‌ها اثرات پلیوتروپی نشان دادند (Wang *et al.*, 2014).

اثرات اپیستازی بین *QTL*های اصلی معنی‌دار برای عملکرد و اجزای عملکرد در برنج، در جمعیت‌های مختلف ژنتیکی شناسایی شده‌اند (Ye *et al.*, 2009; Zhao *et al.*, 2013). برای مثال، با هدف برآورد اثرات اپیستاتیک و محیطی در کنترل عملکرد برنج، نتایج تجزیه همزمان داده‌های ژنوتیپی و فنوتیپی چهار سال زراعی نشان داد که ۱۴ مکان ژنی در کنترل عملکرد اثرات اپیستاتیک دارند و ده مورد برهمکنش اپیستازی با محیط نیز برآورد شد، در

حالی‌که تعداد ۱۳ مکان ژنی دارای اثرات اپیستاتیک معنی‌دار، هیچ یک به عنوان *QTL* اصلی معنی‌دار در کنترل عملکرد شناسایی نشده بودند. این موضوع نشان داد که کنترل عملکرد پیچیده بوده و برهمکنش بین آللی و محیطی در کاهش عملکرد نقش زیادی دارند، بنابراین برای به‌نژادی این صفت توجه به این اثرات و برآورد دقیق اثرات افزایشی ضروری است (Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2014).

در تحقیق حاضر با استفاده از یک جمعیت پیشرفته حاصل از تلاقی رقم محلی علی‌کاظمی با لاین اصلاح شده ۸۳۱ (IR67017-180-2-1-2) ، صفات عملکرد و اجزای عملکرد برنج در دو مکان؛ موسسه تحقیقات برنج (رشت) و ایستگاه تحقیقات برنج چپرسر (تنکابن) ارزیابی و مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات، اثرات اپیستاتیک مکان‌های ژنی و برهمکنش آنها با محیط برآورد شدند.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش از یک جمعیت برنج (جمعیت IRA) شامل نسل ششم ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب حاصل از تلاقی رقم بومی علی‌کاظمی (A) به عنوان والد مادری و لاین IR67017-180-2-1-2 (IR) به عنوان والد پدری استفاده شد. والد پدری از ژنوتیپ‌های اصلاح شده موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج با عملکرد بالا، پاکوتاه، پرپنجه و رقم علی کاظمی از ارقام بومی با عملکرد پایین، پابلند و کم پنجه می‌باشند. ارقام والدینی جمعیت از نظر صفات تعیین کننده عملکرد تفاوت قابل توجهی با هم داشته و تنوع ژنتیکی مناسبی در جمعیت حاصل از تلاقی آنها وجود داشت (جداول ۱ و ۲). لاین‌های خالص نوترکیب به همراه پنج ژنوتیپ شاهد شامل؛ لاین IR، ارقام علی‌کاظمی، خزر، صالح، و هاشمی در سال ۱۳۹۴ در قالب طرح آگمنت بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با پنج تکرار در دو مکان؛ موسسه تحقیقات برنج کشور در رشت و ایستگاه تحقیقات برنج تنکابن به صورت تک نشاء در واحدهای آزمایشی دو متر مربعی با فاصله ۲۵ ×۲۵ سانتی‌متر کشت شدند. بذرپاشی خزانه در تاریخ ۲۷ فروردین انجام شد.

در طی فصل رشد صفات تعداد پنجه (تعداد خوشه بارور در بوته)، تعداد دانه پردر خوشه، تعداد دانه پوک در خوشه و وزن صد دانه بر اساس روش ارزیابی استاندارد موسسه بین‌المللی تحقیقات برنج (Chaudhary, 1996) روی ده بوته (نمونه) از هر واحد آزمایشی اندازه‌گیری شدند. پس از برداشت، محصول دانه (شلتوک) ۱۶ بوته از هر کرت با رطوبت ۱۴ درصد، برای هر ژنوتیپ توزین و عملکرد دانه هر ژنوتیپ محاسبه شد. میانگین مشاهدات برای هر صفت جهت تجزیه واریانس براساس مدل آماری طرح آگمنت مورد استفاده قرارگرفت. برای محاسبات آماری از نرم افزارهای EXCEL و SAS استفاده شد.

برای هر واحد آزمایشی در مرحله پنجه زنی، نمونه‌های برگی از مخلوط حداقل ده بوته برداشت و استخراج DNA ازآنها به روش CTAB در آزمایشگاه بیوتکنولوژی موسسه تحقیقات برنج- رشت انجام شد (Murray and Thompson, 1980). کمیت و کیفیت DNA استخراج شده روی ژل آگارز یک درصد و با استفاده از الکتروفورز افقی و فاژ γ تعیین گردید. تعداد ۳۰۰ جفت آغازگر ریز ماهواره بر اساس نقشه فیزیکی برنج تمنیخ و همکاران (Temnykh *et al.*, 2000) و مک‌کوش و همکاران (McCouch *et al.*, 2002) با توزیع مناسب روی کلیه کروموزم‌ها انتخاب و روی والدین جمعیت با استفاده از واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز آزمون شدند و از بین آنها، تعداد ۸۷ جفت که دارای چند شکلی قابل امتیازدهی بودند، انتخاب شدند. واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز با استفاده از دستگاه ترموسایکلر (T-Gradient, Biometra, USA) و در حجم ۱۰ میکرولیتر برای هر واکنش انجام شد. واکنش با چرخه حرارتی شامل چهار دقیقه واسرشته سازی اولیه

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

در ۹۴ درجه سانتی‌گراد، سپس ۳۶ چرخه به‌صورت ۳۰ ثانیه واسرشته‌سازی در دمای ۹۴ درجه سانتی‌گراد، ۴۵ ثانیه مرحله اتصال آغازگرها در دمای ۵۵ درجه سانتی‌گراد (این دما در جفت آغازگرهای مختلف بسته به طول و نسبت بازهای G و C به بازهای A و T بین ۵۰ تا ۷۰ درجه سانتی‌گراد متغیر بود)، ۴۵ ثانیه مرحله بسط در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد بود و در نهایت پنج دقیقه بسط انتهایی در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد صورت گرفت (Rabiei *et al.*, 2004).

نقشه پیوستگی نشانگرهای ریزماهواره در جمعیت مورد مطالعه، با استفاده از داده‌های ژنوتیپی ۸۷ نشانگر چندشکل در والدین و ۱۲۹ فرد جمعیت F_6 و با استفاده از نرم افزار Map Manager مانلی و همکاران (Manly *et al.*, 2001) تهیه شد. فواصل نشانگری در این نقشه بر اساس تابع کوزمبای محاسبه گردید. به دلیل این‌که نسل ششم تقریباً نسل خالصی است، قبل از تهیه نقشه پیوستگی نسبت‌های ژنوتیپی (۱:۱) مورد انتظار برای نشانگرهای SSR با روش کای‌اسکوئر (χ^2) آزمون شد.

به منظور برآورد بهتر و دقیق‌تر مکان‌های ژنی پایدار بطور همزمان برای هر دو مکان و شناسایی *QTL*های دارای برهمکنش با محیط، تجزیه *QTL* با استفاده از نرم افزار QTLNETWORK v.2 یانگ و ژو (Yang and Zhu, 2005) انجام شد. تجزیه همزمان داده‌ها، به روش الگوریتم Markov Chain Monte Carlo (MCMC) و با استفاده از مدل Beysian انجام شد (Wang *et al.*, 1994; Satagopan *et al.*, 1996). در این روش با استفاده از مدل ترکیبی مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و آزمون F، نزدیک‌ترین نقطه به *QTL* واقعی به عنوان مکان ژنی با اثرات معنی‌دار شناسایی شد و همزمان برهمکنش بین مکان‌های ژنی یا اپیستازی (AA) و برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) برآورد گردید و سپس با آزمون F ارزیابی شدند (Wang *et al.*, 1999; Yang *et al.*, 2008).

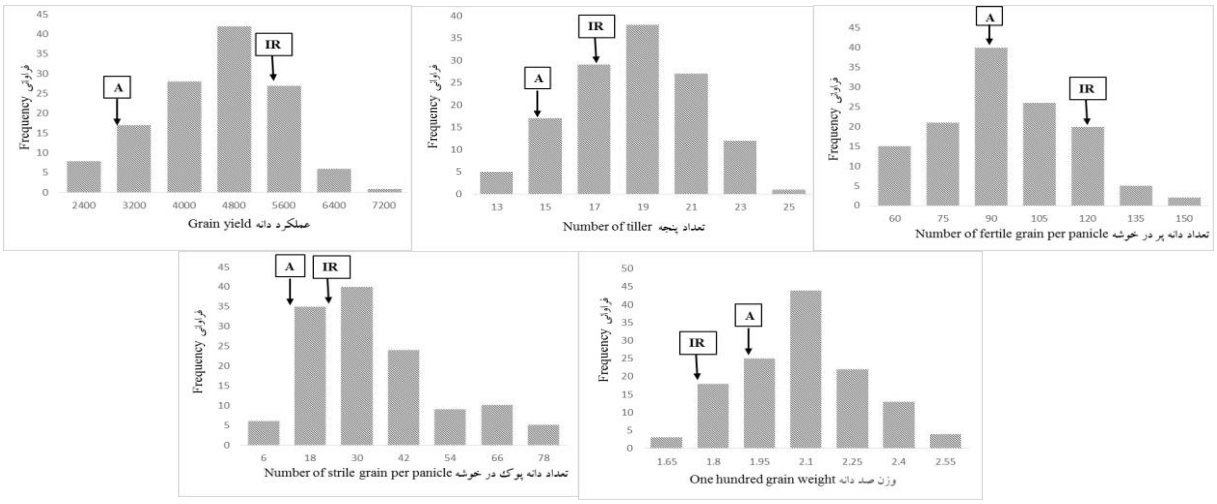
نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس برای هر مکان نشان داد که جمعیت ژنوتیپ‌های خویش‌آمیخته نوترکیب (RIL) برنج مورد مطالعه از نظر عملکرد و اجزای عملکرد تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج و یک درصد داشتند که نشان دهنده تنوع ژنتیکی درون جمعیت برای این صفات بود. تفاوت بین تکرارها برای صفات مورد مطالعه معنی‌دار نبود، بنابراین نیازی به تصحیح داده‌های این صفات برای تیمارهای غیرتکراری نبود. بعلاوه، تنوع قابل ملاحظه‌ای در میانگین صفات در بین والدین و لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب وجود داشت (جدول ۱). رقم علی‌کاظمی به عنوان والد مادری در تمام صفات مورد مطالعه دارای مقادیر کمتر از رقم IR اصلاح شده بود. میانگین لاین‌های خالص نوترکیب در این جمعیت برای عملکرد دانه و تعداد دانه پر در خوشه در حد فاصل میانگین متناظر دو والد بود. توزیع فراوانی تقریبا نرمال برای ارزش‌های فنوتیپی صفات مورد مطالعه در لاین‌های RIL هر دو جمعیت مشاهده شد (شکل ۱). به هرحال، برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش فنوتیپی بیشتر یا کمتری داشتند که نشان دهنده وجود تفکیک متجاوز برای همه صفات بود. دامنه وسیع تغییرات داده‌های صفات در داخل جمعیت نیز دلیل بر وجود بیش از یک مکان ژنی در کنترل این صفات بود که با گزارشات قبلی سایر محققان در این زمینه مطابقت دارد (Ye *et al.*, 2009; Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2012).

نتایج نشان داد که از مجموع ۳۰۰ نشانگر ریزماهواره، تعداد ۸۷ نشانگر (۲۹ درصد) بین والد علی‌کاظمی و والد IR دارای چندشکلی خوبی بودند (شکل ۲). نتایج بررسی نسبت‌های ژنوتیپی ۱:۱ نشانگرهای ریزماهواره برای جمعیت لاین‌های خالص نوترکیب از طریق آزمون کای‌اسکوئر نشان داد که فراوانی ژنوتیپی نشانگرهای مورد استفاده، مطابقت خوبی با فراوانی مورد انتظار مندلی داشتند،

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

بنابراین از همه نشانگرهای چندشکل جهت تهیه نقشه پیوستگی و تجزیه *QTL* استفاده شد. طول کل نشانگرها ۱۳۵۶ سانتی مورگان (با متوسط ۱۵/۵۸ سانتی مورگان) تعیین شد. بر اساس نتایج یک تحقیق که منجر به تهیه نقشه پیوستگی شامل ۱۰۵ نشانگر ریزماهواره در جمعیت حاصل از تلاقی ارقام غریب و سپیدرود شد، طول کل نقشه ۱۴۴۰/۷ سانتی مورگان با متوسط ۱۳/۷۳ سانتی مورگان بین نشانگرهای مجاور بدست آمد (Sabouri *et al.*, 2010). در پژوهش حاضر طول نقشه و فاصله بین نشانگرها در نقشه ژنتیکی ارائه شده با نتایج سایر محققان (Rabiei *et al.*, 2013; Rahimi *et al.*, 2014) متفاوت بود که می‌تواند به دلیل استفاده از جمعیت‌های متفاوت، میزان خلوص



شکل ۱- توزیع فراوانی میانگین ۱۲۹ لاین خالص نوترکیب برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد در جمعیت برنج IR / علی‌کاظمی. میانگین والدین، IR و علی‌کاظمی(A) با پیکان نشان داده شده است

Fig. 1. Frequency distribution of the mean of 129 RILs for yield and yield components in Alikazemi/ IR rice population. The mean of parents, IR67017-180-2-1-2(IR) and Alikazemi (A) are shown by arrows

جمعیت‌ها، نوع نشانگرهای مورد استفاده، تعداد افراد جمعیت نقشه‌یابی و همچنین تعداد نشانگرهای مورد استفاده باشد.

با توجه به استفاده از داده‌های حاصل از نسل F_6 در تجزیه *QTL*، امکان برآورد اثر غالبیت وجود نداشت، ولی به دلیل استفاده همزمان از داده‌های جمعیت برای دو مکان با استفاده از نرم‌افزار *QTL* NETWORK v.2.0، علاوه بر اثر افزایشی و برهمکنش افزایشی در محیط، اثرات اپیستاتیک و برهمکنش اپیستازی با محیط نیز بر اساس مدل ترکیبی مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب برآورد شد. براساس نتایج حاصل از تجزیه *QTL* (جدول ۲) تعداد پنج *QTL* برای عملکرد دانه *qGY3-1*، *qGY3-2*، *qGY4*، *qGY6* و *qGY8* شناسایی شدند که از بین آن‌ها مکان ژنی *qGY6* روی کروموزوم شش دارای اثر اصلی افزایشی مثبت، به مقدار ۱۸۲/۹ کیلوگرم در هکتار، با آلل‌های افزاینده عملکرد از والد IR با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۵/۶ درصد بود. این موضوع قبلا نیز توسط سایر محققان گزارش شده است (Thomson *et al.*, 2003). چهار *QTL* دیگر دارای اثرات اصلی افزایشی منفی با آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی بودند که مجموعاً باعث کاهش عملکرد دانه از ۲۰۷/۱ تا ۴۸۷/۵ کیلوگرم در هکتار شدند و دامنه تغییرات تنوع فنوتیپی توجیه شده آن‌ها بین ۱۴/۵درصد برای *qGY4* تا ۲۱/۳ درصد برای *qGY3-1*

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

بود. مکان ژنی *qGY3-1*، بیشترین پوشش تنوع فنوتیپی را به مقدار ۲۱/۳ درصد داشت. این مکان ژنی توسط سایر محققان نیز روی کروموزوم سه در ناحیه نسبتا نزدیک به مکان ژنی *qGY3.1* برای شرایط غرقاب راکد شالیزار برنج گزارش شده است (Singh *et al.*, 2017). در تحقیق دیگری یک *QTL* (*qGY3*) روی کروموزوم سه بین نشانگرهای RM282 و RM156 با توضیح تنوع فنوتیپی ۳۰/۲۶ درصد نزدیک به ناحیه کروموزومی *qGY3-2* آزمایش حاضر، گزارش شد (Zhang *et al.*, 2018). تجزیه همزمان *QTL* برای دو سال در یک جمعیت هاشمی/ ندا منجر به شناسایی سه مکان ژنی روی کروموزوم‌های سه، هفت و هشت شد که *QTL* روی کروموزوم سه (*qY3*) در موقعیت ۵۰/۳ سانتی‌مورگان قرار داشت (Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2012). این *QTL* در فاصله ۱۰ سانتی مورگانی *qGY3-2* تحقیق حاضر، یعنی در ناحیه کروموزومی بین *qGY3-1* و *qGY3-2* مکان‌یابی شد.

جدول ۱- میانگین، انحراف معیار و دامنه تغییرات عملکرد و اجزای عملکرد دانه در والدین و جمعیت IR/ علی کاظمی برنج در دو مکان

Table 1. Mean, Mean ± Standard error and range for yield and yield components in Alikazemi/ IR rice population and parents in two locations

Traits صفات گیاهی	Parents والدین		جمعیت IR67017-180-2-1-2 /علی کاظمی (IRA population)		
	علی کاظمی Alikazemi	IR67017-180-2-1-2	دامنه Range	میانگین ± اشتباه استاندارد Mean±Standard error	LSD1 (%)
عملکرد دانه Grain yield (Yld) (kg.ha^{-1})	3069.5	5471.0	2394-6866	4256±701.6	148.2
دانه پردر خوشه No. Filled grain.panicle^{-1} (NFg)	89.6	109.6	53.6-150.4	94.6±14.4	11.52
دانه پوک در خوشه No. Unfilled grain.panicle^{-1} (NUg)	14.7	18.6	7.8-148.6	35.8±16.4	2.88
تعداد پنجه No. Tillers (NT)	15.4	17.6	12.7-24.4	18.6±1.8	1.17
وزن صد دانه 100 Grain weight (Gw) (g)	2.51	2.6	1.8-3.3	2.73±0.21	0.06

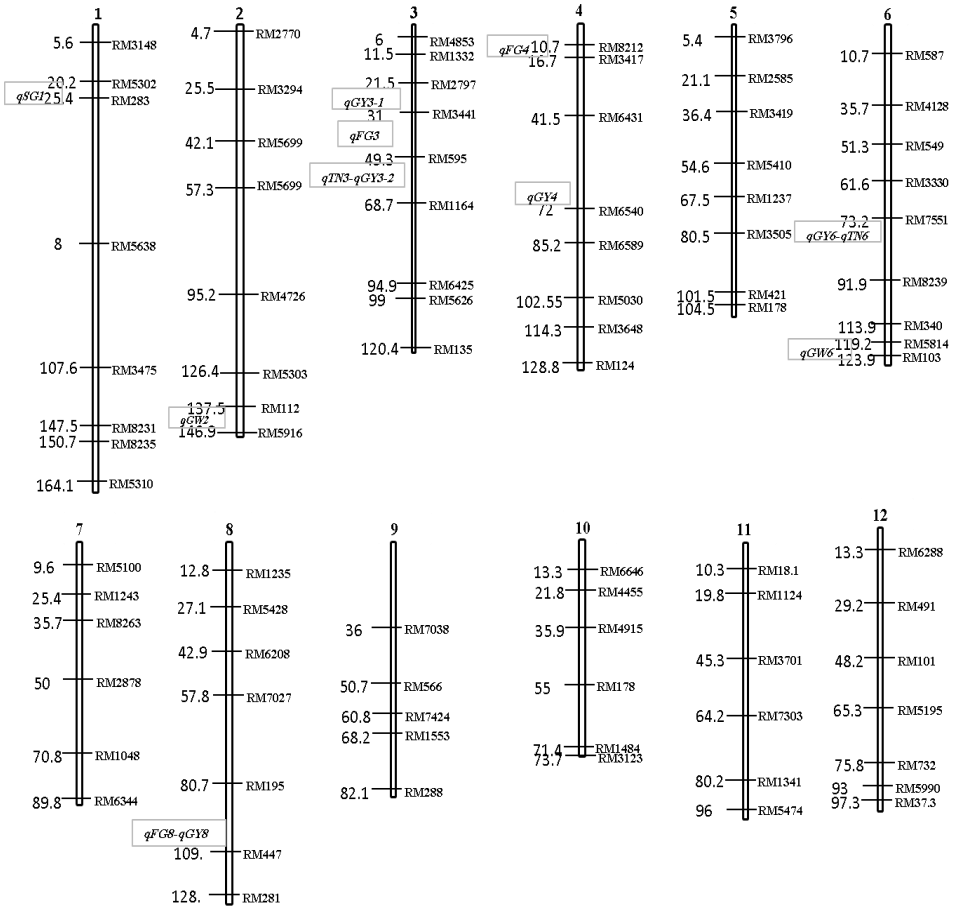
در این تحقیق مکان ژنی *qGY8* روی کروموزوم هشت در فاصله بین نشانگرهای RM195-RM447 در موقعیت ۱۰۸/۵ سانی مورگان شناسایی شد، در حالی که در آزمایش دیگری در موقعیت ۱۳۰/۲ سانتی‌مورگان روی کروموزوم هشت مکان‌یابی شده بود (Zhu *et al.*, 2017) برخی از *QTL*های عملکرد دانه که در این تحقیق شناسایی شدند، قبلا در موقعیت‌های مشابه به عنوان *QTL*های عملکرد در محیط‌های مختلف گزارش شده‌اند. با این حال، تحقیقات بیشتری مانند نقشه یابی دقیق و همسانه سازی *QTL*ها لازم است تا تعیین شود که آیا آنها توسط همان ژن‌ها اداره می‌شوند و یا پیوستگی ساده‌ای با یکدیگر دارند.

برهمکنش افزایشی در محیط برای *QTL*های عملکرد دانه واقع در کروموزوم‌های سه (هر دو مورد)، شش و هشت معنی‌دار نبود که این موضوع نشان می‌دهد تغییرات ناشی از اثر محیط، اثرات این *QTL*ها را بر عملکرد تغییر قابل ملاحظه‌ای نمی‌دهد و نشان دهنده پایداری و مستقل بودن احتمالی این مکان‌های ژنی از تاثیر محیط می‌باشد. با توجه به اثر افزایشی مثبت و معنی‌دار مکان ژنی *qGY6* می‌توان از این مکان‌های ژنی با اطمینان بیشتری در برنامه‌های به‌نژادی در جهت بهبود عملکرد دانه استفاده کرد. دانشمندان معتقدند که

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

شناسایی *QTL*هایی که به صورت پایدار در محیط‌های مختلف بیان می‌شوند، در به‌نژادی دارای اهمیت بوده و مطالعات بیشتری برای بررسی برهمکنش *QTL* × محیط مورد نیاز است (Wang *et al.*, 2014).

مکان ژنی *qGY4* دارای برهمکنش معنی‌دار افزایشی با محیط (AE) با تنوع فنوتیپی کل (R^2_{ae}) به مقدار ۵/۸ درصد بود (جدول ۲). این موضوع نشان می‌دهد که محیط‌های آزمایش در تغییرات عملکرد دانه از طریق بروز و بیان این *QTL*، به صورت معنی‌داری موثر بوده‌اند، به طوریکه میزان عملکرد در محیط چپرسر تنکابن با انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی، ۱۱/۱۲ کیلوگرم در هکتار افزایش یافته و در محیط رشت به مقدار ۱۰/۳۰ کیلوگرم درهکتار کاهش داشت. محققان دیگری نیز گزارش کرده‌اند که بیان *QTL*های موثر بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد، تحت تاثیر محیط قرارمی‌گیرند و یک *QTL* واحد در نتیجه برهمکنش قوی با محیط، می‌تواند اثر متفاوتی درسال‌ها و یا مکان‌های مختلف داشته باشد (Xing *et al.*, 2002). مکان ژنی *qGY4* در این تحقیق قبلا در ناحیه مجاور و نزدیک به *qGYP-4* توسط یو و همکاران (Yue *et al.*, 2015) در شرایط محدودیت نیتروژن، بین نشانگرهای RM273-RM241 مکان‌یابی و با توجیه ۵/۷۳ درصد از تنوع فنوتیپی، باعث افزایش عملکرد دانه گزارش شده است.



شکل ۲- نقشه پیوستگی ۸۷ نشانگر چند شکل ریزماهواره و *QTL*های اصلی شناسایی شده روی کروموزوم‌های برنج در در جمعیت IRA حاصل از تلاقی رقم علی‌کاظمی (A) و لاین پدری (IR)

Fig. 2. Linkage map of 87 polymorph primers and identified main *QTLs* on rice chromosomes associated with grain yield and yield components in IRA population drived from a cross between Alikazemi (A) and parental IR line

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

شش اثر اپیستاتیک افزایشی × افزایشی (AA) معنی‌دار برای عملکرد دانه شناسایی شدند (جدول ۳). چهار مورد از اثرات اپیستازی بین مکان‌های ژنی روی کروموزوم سه و مکان‌های ژنی روی کروموزوم‌های هشت، چهار و شش مثبت بوده و آلل‌هایی از والد IR را برای افزایش عملکرد دانه از ۱۴۱/۱ تا ۲۶۳/۹ کیلوگرم در هکتار را دارا بودند. دو مورد دیگر از برهمکنش بین‌آللی منفی بودند و آلل‌های را از والد علی‌کاظمی برای کاهش عملکرد دانه داشتند. پوشش تنوع فنوتیپی اثرات اپیستازی از ۱/۲ تا ۸/۴ درصد متغیر بوده و بیشترین تنوع فنوتیپی بین مکان‌های ژنی با آلل‌های افزاینده عملکرد ۷/۹ درصد بود.

اگرچه مکان‌های ژنی *qGY3-2* و *qGY8* و مکان‌های ژنی *qGY3-1* و *qGY4* هریک با اثر اصلی افزایشی منفی با آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی دارای اثر کاهنده عملکرد دانه بودند، ولی اثر اپیستازی این جفت *QTL*ها مثبت بود و باعث افزایش عملکرد دانه با آلل‌هایی از والد IR شد. مکان ژنی *qGY3-3* فاقد اثر افزایشی معنی‌دار و مکان ژنی *qGY4* با اثر اصلی منفی و کاهنده عملکرد، به مقدار ۲۰۷/۱ کیلوگرم در هکتار، در تعامل با یکدیگر اثر اپیستازی مثبت داشتند که باعث افزایش عملکرد دانه به مقدار ۱۹۳/۶ کیلوگرم در هکتار شد. برعکس *qGY2* فاقد اثر افزایشی معنی‌دار با *qGY4* دارای اثر اصلی منفی و کاهنده عملکرد دارای اثر اپیستازی کاهنده عملکرد به مقدار ۳۹۰ کیلوگرم در هکتار بود.

به نظر می‌رسد که هر یک از *QTL*های فاقد اثر اصلی و یا با اثر اصلی افزایشی منفی و یا مثبت، از طریق برهمکنش با سایر مکان‌های ژنی، دارای اثرات اپیستازی معنی‌دار و موثر در کاهش و یا افزایش صفت، بویژه عملکرد دانه باشند و به همین دلیل کنترل ژنتیکی عملکرد پیچیده است (Thomson *et al.*, 2003)، در نتیجه نه تنها اثرات اپیستازی، بلکه برهمکنش *QTL* با محیط و برهمکنش اپیستازی در محیط نیز نقش مهمی در کنترل عملکرد دانه دارند و درصورت برآورد آن‌ها می‌توان اثرات افزایشی را با دقت بیشتری برآورد کرده و برنامه‌های به‌نژادی برنج را با هدفمندی دقیق‌تر برای افزایش عملکرد دانه تهیه و اجرا کرد. در تحقیق دیگری در جمعیت برنج هاشمی/IR-22 اثرات اپیستازی بین *QTL*های *y1* و *y7*، *y2-1* و *y5-1*، *y2-1* و *y5-2*، *y2-2* و *y4* برای عملکرد دانه مشاهده شد (Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2012). تمام مکان‌های ژنی دارای شش برهمکنش AA برای عملکرد دانه، فاقد اثرات اپیستازی معنی‌دار با محیط (AAE) بودند. این موضوع نشان می‌دهد که مناطق یا محیط‌های مورد آزمایش تاثیر قابل توجهی در بروز و بیان برهمکنش اپیستازی برای عملکرد دانه نیستند. محققان دیگری نیز گزارش کردند که برای این صفت در جمعیت هاشمی/ ندا اثرات اپیستازی با محیط بین *QTL*های *y3* و *y8*، *y1* و *y7* معنی دار نبوده است (Hosseini *et al.*, 2012).

تعداد سه *QTL* برای صفت تعداد دانه پر در خوشه *qFG3*، *qFG4* و *qFG8* به ترتیب روی کروموزوم‌های سه، چهار و هشت شناسایی شدند. مکان ژنی *qFG4* در حدفاصل نشانگرهای RM8218-RM7134 قرار داشت و با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۱/۶ درصد و انتقال آلل‌هایی از والد IR دارای اثر افزایشی مثبت ۴/۱ بود. بر اساس نتایج یک تحقیق، مکان‌ژنی *qgn4* روی کروموزوم چهار بین دو نشانگر C820 و C933 در موقعیت کروموزومی ۱۸/۳ تا ۱۹/۹ سانتی‌مورگان در نزدیکی *qFG4* این تحقیق قرار داشت و ۰/۵۵ درصد از واریانس فنوتیپی تعداد دانه در خوشه را تبیین کرد (Xing *et al.*, 2002). دو مکان‌ژنی *qFG3* و *qFG8* به ترتیب دارای تنوع فنوتیپی توجیه شده ۲۳/۷ و ۱۴/۵ درصد بودند و با اثر افزایشی ۲۴/۷- و ۶/۵-، آلل‌هایی را از والد علی‌کاظمی برای کاهش این صفت داشتند. هیچ یک از *QTL*های شناسایی شده برای این صفت دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط نبودند. در آزمایشی که روی ۱۸۷ لاین خالص نوترکیب حاصل از تلاقی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

Zhenshan 97B و IRAT109 انجام شد، یک مکان ژنی *qSN8* برای تعداد دانه در خوشه بین نشانگر RM149 و RM447 در نزدیکی *qFG8* تحقیق حاضر مکان‌یابی شد (Zou *et al.*, 2005). برای این صفت سه اثر اپیستازی (AA) معنی‌دار شناسایی شدند (جدول ۳). این مکان‌های ژنی روی کروموزوم‌های یک، دو، سه، چهار (دو مورد) و شش بودند. دامنه تغییرات اثرات اپیستازی از ۲/۸ تا ۵/۹ و میزان پوشش تنوع فنوتیپی این صفت نیز از ۲/۱ تا ۳/۴ بود. اثر اپیستازی بین دو مکان ژنی *qFG1* و *qFG6* و بین دو مکان ژنی *qFG2* و *qFG4-2* از والد IR و اثر اپیستازی دو مکان ژنی دیگر از والد علی‌کاظمی منتقل شدند. یی و همکاران (Ye *et al.*, 2009) طی آزمایشی در دو سا ل زراعی *QTL*هایی را برای تعداد دانه پر در خوشه روی کروموزوم های یک، سه، پنج، شش، هفت، ده و ۱۱ شناسایی کردند که سه جفت از این *QTL*ها دارای برهمکنش اپیستازی معنی‌دار بودند. در تحقیق حاضر برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) معنی‌دار برای تعداد دانه پر در خوشه مشاهده نشد.

برای صفت تعداد دانه پوک در خوشه، یک مکان ژنی (*qSG1*) روی کروموزوم یک در حدفاصل نشانگرهای RM5302-RM283 شناسایی شد که آلل‌هایی را از والد علی‌کاظمی برای کاهش تعداد دانه پوک، به مقدار ۲۰ عدد در خوشه، داشت. میزان پوشش تنوع فنوتیپی این *QTL*، ۱۹/۹ درصد بود (جدول ۲). کاهش درصد دانه‌های پوک یکی از صفات مهم و تعیین کننده مقبولیت یک رقم جدید است که به‌نژادگران برنج به آن توجه ویژه‌ای دارند. بعلاوه افزایش تعداد دانه پوک در خوشه با افزایش رطوبت شلتوک، باعث فساد بذر و کپک زدگی و مشکلات انبار داری می‌شود، بنابراین آلل‌های مطلوب این صفت را می‌توان از والد علی‌کاظمی به ارقام دیگر انتقال داد. ربیعی و همکاران (Rabiei *et al.*, 2013) برای تعداد خوشه‌چه پوک در خوشه یک *QTL* روی کروموزوم چهار، با واریانس ۱۶ درصد، شناسایی کردند که با *qSG1* مطابقت ندارد ولی آن هم دارای اثر کاهنده (۲/۶-) بود. آن‌ها پیشنهاد کردند از آلل‌های والد کادوس که باعث کاهش تعداد دانه پوک در این *QTL*می‌شود، می‌توان استفاده کرده و هیبریدهایی را که تعداد دانه پوک کمتری دارند، تهیه نمود. *qSG1* دارای برهمکنش معنی‌دار افزایشی با محیط (AE) با تنوع فنوتیپی کل (R^2_{ae}) به مقدار ۲/۳ درصد بود. این برهمکنش که از آلل‌های والد علی‌کاظمی به نتاج منتقل شده بود، تحت تاثیر محیط تنکابن باعث افزایش تعداد دانه پوک در خوشه و در محیط رشت باعث کاهش آن شد.

تعداد شش اثر اپیستازی برای تعداد دانه پوک درخوشه معنی‌دار بود که بین جفت *QTL* روی کروموزوم‌های یک (دو مورد)، دو، سه (دومورد)، پنج و شش بودند (جدول ۴). یک برهمکنش بین مکان ژنی *qSG3-2* با *qSG5* با پوشش تنوع فنوتیپی ۴/۳ درصد معنی‌دار بود که به ترتیب با انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی و IR به نتاج، موجب کاهش تعداد ۹/۹ دانه پوک در خوشه شد. اثر اپیستازی بین مکان ژنی *qSG1-2* با انتقال آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی و مکان ژنی *qSG6* با انتقال آلل‌هایی از والدIR، ۵/۱ درصد از تنوع فنوتیپی را توجیه کرده و باعث کاهش ۱۱/۳ عدد دانه پوک در خوشه شد. برعکس اثر اپیستازی بین همین دو مکان ژنی با تعویض آلل‌های این دو والد، باعث افزایش تعداد ۶/۴ دانه پوک در خوشه با توجیه تنوع فنوتیپی ۲/۸ درصد شد. سه اثر اپیستازی دیگر نیز باعث افزایش تعداد دانه پوک شدند که مطلوب نمی‌باشد. بعلاوه فقط اپیستازی بین مکان ژنی *qSG1-2* با *qSG6* دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط (AAE) با تبیین تنوع فنوتیپی۳/۴ درصد بود، به طوریکه در محیط یک (رشت) باعث افزایش و در محیط دو (تنکابن) باعث کاهش تعداد دانه پوک در خوشه شد. در تحقیق حاضر هرچند هیچ مکان ژنی روی کروموزوم‌های دو، سه،

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

جدول ۲- برآورد اثرات افزایشی و افزایشی در محیط در مکان‌های ژنی شناسایی شده عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج در یک جمعیت IR / علی‌کاظمی در دو مکان

Table 2. Estimation of additive (A) and additive × environment (AE) interaction effects for identified QTLs associated with rice grain yield and yield components of Alikazemi/IR population in two locations

Traits صفات گیاهی	*QTL*	Marker interval	*QTL* position	A_i	R^2_a	AE_1	AE_2	R^2_{ae}	Parent
عملکرد دانه Grain yield (kg.ha^{-1})	*qGY3-1*	RM2791-RM3441	30.0	-487.5	21.3	–	–	–	A
	qGY3-2	RM5955-RM1164	60.3	-291.1	16.6	–	–	–	A
	qGY4	RM6431-RM6540	70.2	-207.1	14.5	11.2	-10.30	5.8	A
	qGY6	RM7551-RM8239	75.8	182.9	15.6	–	–	–	IR
	qGY8	RM195-RM447	108.5	-338.4	18.5	–	–	–	A
دانه پر در خوشه No. Filled grain.panicle^{-1}	*qFG3*	RM3441-RM5955	35.5	-24.7	23.7	–	–	–	A
	qFG4	RM8218-RM7134	11.7	4.1	11.6	–	–	–	IR
	qFG8	RM195-RM447	108.5	-6.5	14.5	–	–	–	A
دانه پوک در خوشه No. Unfilled grain.panicle^{-1}	*qSG1*	RM5302-RM283	25.2	-20.0	19.9	0.34	-0.24	2.2	A
تعداد پنجه No. Tillers	*qTN3*	RM5955-RM1164	60.3	3.8	13.9	–	–	–	IR
	qTN6	RM7551-RM8239	75.8	-1.5	11.6	–	–	–	A
وزن صد دانه 100 Grain weight (g)	*qGW2*	RM112-RM5916	140.0	-0.16	17.9	–	–	–	A
	qGW6	RM5814-RM103	120.8	-0.17	19.6	–	–	–	A

QTL: مکان ژنی، Marker interval: نشانگرهای مجاور، *QTL* position: موقعیت مکان ژنی (سانتی مورگان)، A_i: اثرافزایشی، R^2_a: تنوع پوشش داده شده توسط اثر افزایشی، AE_1: اثرمتقابل افزایشی با محیط ۱، AE_2: اثرمتقابل افزایشی با محیط ۲، R^2_{ae}: تنوع پوشش داده شده توسط برهمکنش افزایشی با محیط، Parent: آلل‌های والدین در مکان ژنی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

جدول ۳- برآورد اثرات اپیستازی و اپیستازی در محیط در مکان‌های ژنی شناسایی شده صفات عملکرد و اجزای عملکرد دانه از یک جمعیت IR / علی کاظمی در دو مکان

Table 3. Estimation of epistasis (AA) and epistasis × environment (AAE) interaction effects for identified QTLs associated with rice grain yield and yield components of Alikazemi/IR population in two locations

Traits صفات گیاهی	QTL_i	Marker interval	*QTL* position	Parent	QTL_j	Marker interval	*QTL* position	Parent	AA	R^2_{aa}	AAE_1	AAE_2	R^2_{aae}
	qGY3-2	RM2791-RM3441	30.0	IR	*qGY3-3*	RM5955-RM1164	65.3	A	-261.0	8.4	–	–	–
	qGY3-2	RM2791-RM3441	30.0	IR	*qGY8*	RM195-RM447	108.5	IR	263.9	7.9	–	–	–
عملکرد دانه	*qGY3-3*	RM5955-RM1164	65.3	IR	*qGY4*	RM6431-RM6540	58.2	IR	141.1	4.1	–	–	–
Grain yield (kg.ha^{-1})	*qGY3-3*	RM5955-RM1164	65.3	IR	*qGY6*	RM7551-RM8239	90.8	IR	175.6	5.4	–	–	–
	qGY2	RM3294-RM5699	25.5	A	*qGY4*	RM6431-RM6540	58.2	IR	-390.0	1.2	–	–	–
	qGY3-1	RM4853-RM1332	8.5	IR	*qGY4*	RM6431-RM6540	58.2	IR	193.6	6.1	–	–	–
	qFG3	RM3441-RM5955	35.5	A	*qFG4-1*	RM8218-RM3471	11.7	A	5.9	3.4	–	–	–
دانه پر در خوشه	*qFG1*	RM5302-RM283	23.2	IR	*qFG6*	RM3330-RM7551	67.6	IR	3.2	2.9	–	–	–
No. Filled grain.panicle^{-1}	*qFG2*	RM112-RM5916	140.0	IR	*qFG4-2*	RM3648-RM124	124.3	IR	2.8	2.1	–	–	–
	qSG1-1	RM5302-RM283	25.2	IR	*qSG2*	RM2770-RM3294	12.13	IR	7.2	3.1	–	–	–
	qSG1-1	RM5302-RM283	25.2	IR	*qSG6*	RM340-RM5814	116.6	IR	7.5	3.2	–	–	–
دانه پوک در خوشه	*qSG1-2*	RM5638-RM3475	103.6	A	*qSG6*	RM340-RM5814	116.6	IR	-11.3	5.1	2.1	-2.3	3.4
No. Unfilled grain.panicle^{-1}	*qSG3-1*	RM1332-RM2791	11.5	IR	*qSG5*	RM3505-RM421	102.1	IR	8.1	3.2	–	–	–
	qSG3-2	RM5955-RM1164	63.3	A	*qSG5*	RM3505-RM421	102.1	IR	-9.9	4.3	–	–	–
	qSG6	RM549-RM3330	60.3	A	*qSG1-2*	RM5990-RM3739	95.5	A	6.4	2.8	–	–	–
No. Tillers تعداد پنجه	*qTN2*	RM112-RM5915	144.4	IR	*qTN6*	RM7551-RM8239	90.8	IR	0.78	2.1	–	–	–
وزن صد دانه	*qGW1-1*	RM8231-RM8235	148.7	A	*qGW5-1*	RM5410-RM1237	55.6	IR	-0.08	12.4	–	–	–
100 Grain weight (g)	*qGW1-2*	RM8235-RM5310	155.4	A	*qGW5-2*	RM3505-RM421	100.1	IR	-0.07	9.1	–	–	–

QTL_i: مکان ژنی در جایگاه i، Marker interval: نشانگرهای مجاور، *QTL* position: موقعیت مکان ژنی (سانتی مورگان)، Parent: آلل های والدین در مکان ژنی، QTL_j: مکان ژنی در جایگاه j، AA: برهمکنش اپیستازی (افزایشی در افزایشی)، R^2_{aa}: تنوع پوشش داده شده توسط اثرات اپیستازی، AAE_1: برهمکنش اپیستازی با محیط ۱، AAE_2: برهمکنش اپیستازی با محیط ۲، R^2_{aae}: تنوع پوشش داده شده توسط برهمکنش اپیستازی با محیط

پنج و شش به عنوان *QTL*های اصلی شناسایی نشد، ولی این *QTL*ها در ایجاد اثرات اپیستازی معنی‌دار برای تعداد دانه پوک در خوشه مشارکت داشتند. همان طور که سایر محققان نیز اشاره داشتند (You *et al.*, 2006). این موضوع نشان می‌دهد که اثرات ژنی *QTL*ها، گاهی ممکن است فقط درقالب اثرات اپیستازی آشکار شود، بنابراین از این جهت نیز باید به اهمیت اثر اپیستازی در برنامه‌های به‌نژادی توجه کرد.

برای وزن صد دانه مکان‌های ژنی *qGW2* و *qGW6* به ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM112-RM5916 و RM5814-RM103 روی کروموزوم‌های دو و شش شناسایی شدند (جدول ۲). هر دو *QTL* دارای پوشش تنوع فنوتیپی به ترتیب ۱۷/۹ و ۱۹/۶ درصد بوده و دارای اثرات افزایشی منفی با آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی بودند که باعث کاهش وزن صد دانه شدند. هیچ یک از این *QTL*ها دارای برهمکنش افزایشی با محیط معنی‌داری نبودند. زویو و همکاران (Zou *et al.*, 2005) با مطالعه یک جمعیت RIL برای وزن هزار دانه، شش *QTL* در شرایط آبیاری مناسب و سه *QTL* در شرایط تنش آبی مکان‌یابی کردند که *qTGW2b* روی کروموزوم دو با واریانس فنوتیپی ۳/۲۸ درصد و اثر افزایشی ۰/۰۵- در نزدیکی ناحیه کروموزومی *qGW2* تحقیق حاضر مکان‌یابی شد. چهار مکان ژنی روی کروموزوم‌های یک (دو مورد) و پنج (دو مورد) موجب ایجاد دو اثر اپیستازی معنی‌دار شدند که هر دو با دارا بودن آلل‌هایی از والد IR باعث کاهش وزن صد دانه شدند (جدول ۳). بیشترین میزان پوشش تنوع فنوتیپی اثر اپیستازی دراین صفت ۱۲/۴ درصد بود. محققان دیگری نیز برای وزن هزار دانه برنج در شرایط آبیاری معمول یک *QTL* اپیستازی بین مکان‌های ژنی *qGYp2* و *qGYp11* روی کروموزوم‌های دو و ۱۱ با تنوع فنوتیپی ۶/۶۴ درصد در جمعیت F_5 برنج حاصل از تلاقی سپیدرود و غریب شناسایی کردند (Rahimi *et al.*, 2014). در تحقیق حاضر برای وزن صد دانه هیچ یک از *QTL*های دارای اثر اپیستازی، برهمکنش معنی‌داری با محیط نداشتند. نتیجه مشابهی قبلا نیز توسط محققان دیگر گزارش شده است (Zhuang *et al.*, 2002).

برای تعداد پنجه دو *QTL* شامل *qTN3* و *qTN6* روی کروموزم‌های سه و چهار، به ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM755l-RM8239 و RM5955-RM1164 شناسایی شدند (جدول ۲). مکان ژنی *qTN3* روی کروموزوم سه با داشتن تنوع فنوتیپی توجیه شده ۱۳/۹درصد و اثر افزایشی ۳/۸+ با آلل‌هایی از والد IR باعث افزایش تعداد پنجه شد. مکان ژنی *qTN6* با پوشش تنوع فنوتیپی ۱۱/۶ درصد دارای اثر افزایشی ۱/۵- با آلل‌هایی از والد علی‌کاظمی باعث کاهش تعداد پنجه شد. ژیو و همکاران (Zhu *et al.*, 2017) نیز مکان ژنی *qppp6* را برای تعداد خوشه در بوته روی کروموزوم شش شناسایی کردند که ۴/۶۳ درصد از واریانس فنوتیپی را توضیح داد و با اثر افزایشی ۰/۲۸- باعث کاهش این صفت شد. ربیعی و همکاران (Rabiei *et al.*, 2013) برای تعداد خوشه در بوته سه *QTL* روی کروموزوم‌های یک، سه و شش شناسایی کردند، به طوری که *qNPP6* با تنوع فنوتیپی ۹/۶۵ درصد در موقعیت بین ۸۷/۵ تا ۹۶/۵ سانتی مورگان نزدیک به *qTN6* تحقیق حاضر مکان‌یابی شد و همانند آن با اثر افزایشی ۳/۶۹- باعث کاهش تعداد پنجه شد. همچنین *qNPP3* با تنوع فنوتیپی ۱۹/۱۱ درصد، مشابه *qTN3* این تحقیق روی کروموزوم سه مکان‌یابی شد و با اثر افزایشی مثبت ۰/۱۵ باعث افزایش تعداد خوشه در بوته گردید که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت داشت.

اثر اپیستازی افزایشی× افزایشی بین دو مکان ژنی *qTN2* و *qTN6* برای تعداد پنجه معنی‌دار بود و هر دو مکان ژنی با انتقال آلل‌هایی از والد IR باعث افزایش ۰/۷۸ تعداد پنجه شدند که ۲/۱ درصد از تنوع فنوتیپی را پوشش می‌داد (جدول ۳). یو و همکاران(You *et al.*, 2006) تعدادی *QTL* اپیستاتیک

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

با واریانس فنوتیپی ۵/۹ درصد و اثر افزاینده برای تعداد خوشه در بوته را شناسایی کردند. در تحقیق حاضر برای این صفت برهمکنش اپیستازی با محیط معنی‌دار مشاهده نشد که با نتیجه سایر محققان (Zhao *et al.*, 2013) مطابقت داشت، در حالی‌که ژوانگ و همکاران (Zhuang *et al.*, 2002) چهار جفت QTL اپیستاتیک افزایشی × افزایشی (AA) برای تعداد خوشه در بوته گزارش کردند که یک جفت از آن‌ها روی کروموزوم دو دارای برهمکنش اپیستازی مثبت و معنی‌دار با محیط (AAE) به ترتیب با واریانس فنوتیپی ۰/۸ و ۲/۲ درصد بودند.

بررسی جایگاه *QTL*های اصلی (جدول ۴) نشان داد که یک *QTL* عملکرد، *qGY6* با تنوع فنوتیپی (R^2) ۱۵/۶ درصد و یک *QTL* از تعداد پنجه، *qTN6* هردو در حد فاصل نشانگرهای RM7551-RM8239 در موقعیت جایگاه ژنی مشابه (۷۵/۸ سانتی مورگان) قرار داشتند. همچنین *qGY3-2* برای صفت عملکرد دانه و *qTN3* برای تعداد پنجه روی کروموزوم سه در حد فاصل نشانگرهای RM7551-RM8239 دارای موقعیت *QTL*ای یکسان (۶۰/۳ سانتی مورگان) بودند. سینگ و همکاران (Singh *et al.*, 2017) نیز *qTN3.1* روی کروموزوم یک را برای تعداد پنجه در شرایط غرقاب معمولی شناسایی کردند که با برخی *QTL*های ارتفاع بوته، شاخص برداشت، تعداد خوشه در بوته و زیست توده ریشه برنج در یک خوشه قرار داشتند. مقایسه مکان ژنی *qFG8* برای تعداد دانه پر در خوشه و *qGY8* برای عملکرد دانه نیز نشان داد که هر دو مکان ژنی روی کروموزوم هشت در حد فاصل دو نشانگر RM195-RM447 قرار داشتند و موقعیت *QTL*های کاهش دهنده این دو صفت یکسان (۱۰۸/۵ سانتی‌مورگان) بود.

جدول ۴- خوشه‌های مکان‌های ژنی شناسایی شده برای عملکرد و اجزای عملکرد برنج در جمعیت علی‌کاظمی/IR در دو مکان

Table 4. *QTL* clusters identified for grain yield and yield components of rice in Alikazemi/IR population in two locations

کروموزم Choromosom	نشانگر های مجاور Marker interval	صفت Trait	دامنه پوشش تنوع فنوتیپی Range of R^2_a
3	RM5955-RM1164	عملکرد دانه (Yld)، تعداد پنجه (NT)	13.9-16.6
6	RM7551-RM8239	عملکرد دانه (Yld)، تعداد پنجه (NT)	11.6-15.6
8	RM195-RM447	عملکرد دانه (Yld)، تعداد دانه پر در خوشه (NFg)	14.5-18.5

تأثیر همزمان یک *QTL* به صورت خوشه بر دو یا چند صفت می‌تواند احتمالا به دلیل پیوستگی شدید مکان‌های ژنی متفاوت کنترل کننده این صفات و یا اثر پلیوتروپی یک مکان ژنی باشد که بطور همزمان چند صفت را کنترل می‌نماید. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2012a) گزارش کردند که خوشه‌های *QTL* و *QTL*های پلیوتروپیک منابع ژنتیکی بسیار ارزشمندی در به‌نژادی مولکولی برای افزایش عملکرد برنج هستند و به‌نژادگران می‌توانند با انتقال تنها یک مکان ژنی به جای هرمی کردن دو یا چند مکان ژنی که نیازمند کار، زمان و هزینه بیشتر با احتمال عدم موفقیت بالاتر است، باعث بهبود چندین صفت مرتبط با عملکرد شوند. با این حال، در این تحقیق *QTL*های پلیوتروپیک دارای اثرات افزایشی مطلوب برای تمام صفات هر خوشه نبودند، به عنوان مثال خوشه روی کروموزوم شش (*qGY6* و *qTN6*)، باعث افزایش عملکرد با انتقال آلل‌های والد پرمحصول IR ولی کاهش تعداد پنجه با آلل‌های والد کم پنجه علی‌کاظمی شد. بعلاوه خوشه روی کروموزوم سه(*qGY3* و *qTN3*) باعث افزایش تعداد پنجه با آلل‌های والد پرپنجه IR،

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

ولی کاهش عملکرد دانه با آلل‌های والد کم محصول علی‌کاظمی شد. بنابراین می توان گفت که صفات این دو خوشه احتمالا تحت تاثیر پیوستگی ژنی قرار داشتند. بهرحال افزایش کارایی هرمی‌کردن ژن‌ها برای بهبود صفات ترکیبی نیاز به اطلاعات دقیق‌تر در مورد *QTL*های هدف و دستکاری ژنتیکی متمرکز در ناحیه ژنی اختصاصی این *QTL*ها دارد (Wang *et al.*, 2012b).

نتیجه‌گیری

در این تحقیق در مجموع ۱۳ *QTL* اصلی برای عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج شناسایی شدند. *QTL*هایی مانند *qGY6*، *qFG4* و *qTN3* با تبیین تنوع فنوتیپی بین ۱۱/۶ تا ۱۵/۶ درصد دارای اثر افزایشی مثبت و افزاینده صفت و *qSG1* با توجیه تنوع فنوتیپی ۱۹/۹ درصد دارای اثر افزایشی منفی و کاهنده صفت بودند که نشان دهنده انتقال آلل‌های مطلوب برای این صفات از والد IR یا والد علی‌کاظمی به نتاج است. در نتیجه این *QTL*های اصلی می‌توانند برای بهبود عملکرد دانه مورد توجه به‌نژادگران قرار بگیرند. به‌علاوه نشانگر RM7551 با فاصله ۲/۶ سانتی‌مورگان با *qGY6*، نشانگرهای RM8212 و RM3417 با فاصله یک و پنج سانتی‌مورگان با *qFG4* و نشانگرهای RM283 و RM5302 با فاصله ۰/۲ و پنج سانتی‌مورگان با *qSG1* به عنوان نشانگرهای پیوسته با *QTL*های مذکور شناسایی شدند که می‌توانند در برنامه به‌نژادی انتخاب به کمک نشانگر استفاده شوند. سه مکان ژنی که همزمان چندین صفت را کنترل می‌کردند، به صورت خوشه ژنی بین عملکرد دانه با تعداد پنجه روی کروموزوم سه و شش و بین عملکرد و تعداد دانه پر در خوشه روی کروموزوم هشت در موقعیت کروموزومی یکسان شناسایی شدند. محققان برنج گزارش کرده‌اند که شناسایی ژن‌ها یا *QTL*های مطلوب به ویژه ژن‌های پلیوتروپیک موثر بر صفات مرتبط با عملکرد از ژرم پلاسم‌های برنج، برای توسعه ارقام پرمحصول از طریق به نژادی مولکولی بسیار مهم و ضروری هستند (Zhang *et al.*, 2018).

برهمکنش *QTL* (افزایشی) × محیط (QE) برای عملکرد دانه و تعداد دانه پوک در خوشه معنی‌دار بود که نشان داد *QTL*های مرتبط در محیط‌های مختلف، باعث ایجاد نوساناتی در این صفات شده و بنابراین از پایداری مناسبی برخوردار نیستند. برهمکنش QE برای بقیه صفات معنی‌دار نبود و نشان داد که *QTL*های این صفات چندان تحت تاثیر محیط نبودند. وجود برهمکنش QE معنی‌دار در برخی صفات و معنی‌دار نبودن آن در صفات دیگر نشان می‌دهد که بروز برهمکنش QE به نوع صفت نیز بستگی دارد، به طوری که بیان *QTL*های موثر بر عملکرد و اجزای عملکرد تحت تاثیر محیط‌های مختلف، متفاوت است (Wang *et al.*, 2012a) و *QTL*های فاقد این نوع برهمکنش احتمالا پایدارتر هستند.

در این تحقیق در مجموع ۱۸ جفت *QTL* اپیستاتیک با اثر افزایشی × افزایشی معنی‌دار برای پنج صفات مورد مطالعه شناسایی شدند. مقایسه *QTL*های اصلی و اپیستاتیک نشان داد که دامنه تنوع فنوتیپی توجیه شده برای *QTL*های اصلی (۱۱/۶–۲۳/۷ درصد) بیشتر از *QTL*های اپیستاتیک (۱/۲–۱۲/۴ درصد) بود. این موضوع نشان داد که برخی از *QTL*های اپیستاتیک سهم قابل توجهی از واریانس فنوتیپی صفات مورد مطالعه را توجیه کردند، بنابراین باید تاثیر اپیستازی مطلوب را در استفاده از انتخاب به کمک نشانگر، در برنامه‌های به‌نژادی برنج مد نظر قرار داد. بعلاوه در برخی از جفت *QTL*های مشارکت کننده در اپیستازی هر دو *QTL* به عنوان *QTL* اصلی شناسایی شده بودند، در حالی که در برخی موارد یکی از جفت *QTL*ها یا هیچ‌یک از آن‌ها به عنوان کنترل کننده اصلی صفت مطرح نبودند. این نتایج نشان داد که *QTL*های بدون اثر افزایشی معنی‌دار، اگرچه به صورت منفرد در کنترل صفات تاثیر ندارند، ولی نقش مهمی در بروز اثرات اپیستازی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]
[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

ایفا نموده و بر صفات مورد مطالعه تاثیر می‌گذارند (Rahimi *et al.*, 2014) و نباید آنها را نادیده گرفت. همچنین می‌توان گفت که بروز اپیستازی بسته به محیط مورد بررسی، متفاوت است. در این تحقیق فقط یک برهمکنش اپیستازی با محیط (AAE) بین مکان‌های ژنی *qSG1-2* و *qSG6* برای تعداد دانه پوک در خوشه معنی‌دار بود. ژائو و همکاران (Zhao *et al.*, 2013) با ارزیابی ۱۸۸ لاین از یک جمعیت RIL برنج حاصل از تلاقی یک رقم ایندیکای Luhui 99 و رقم ژاپونیکای Nipponbare در دو منطقه لوژویو و دیانگ چین گزارش کردند که هیچ یک از صفات عملکرد دانه و اجزای مرتبط با عملکرد، دارای برهمکنش اپیستازی معنی‌دار با محیط نبودند که نشان دهنده عدم تاثیر محیط بر *QTL*های اپیستاتیک بوده است.

مقایسه نتایج تحقیق حاضر با آزمایش‌های انجام شده در یک یا چند محیط، اغلب بر شناسایی‌های *QTL*های متفاوت دلالت داشت که می‌تواند ناشی از برهمکنش آن‌ها با محیط، زمینه ژنتیکی، تفاوت در نوع و اندازه جمعیت و نشانگرهای مولکولی مورد استفاده باشد (Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2012; Rabiei *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2013). بهرحال در این تحقیقات تعدادی از *QTL*ها نیز در ناحیه مشابهی روی یک کروموزوم گزارش شدند که می‌تواند نشان دهنده پایداری آن‌ها در جمعیت‌ها و یا محیط‌های مختلف باشد. علاوه براین، مطالعات مکان‌یابی *QTL*ها در سال‌های اخیر نشان داده است که اثرات اپیستازی نقش مهمی را برای صفات کمی مانند عملکرد دانه و اجزای عملکرد برنج ایفا می‌کنند و باید آن‌ها را مورد توجه قرار داد.

سپاسگزاری

نگارندگان از همکاری کارکنان محترم موسسه تحقیقات برنج کشور، بویژه بخش تحقیقات اصلاح و تهیه بذر، ایستگاه تحقیقات برنج چپرسر- تنکابن و دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان صمیمانه تقدیر و تشکر می‌نمایند.

منابع مورد استفاده

References

Chaudhary, R. C. 1996. Standard Evaluation System for Rice. International Rice Research Institute, Manila. Philippines.

Hosseini Chaleshtari, M., S. Houshmand, S. Mohammadi, A. Tarang, M. Khoddambashi and H. R. Soroush. 2012. Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration and grain yield in two advanced back cross populations of rice. Iran. J. Crop Sci. 14(3): 235-249. (In Persian with English abstract).

Hosseini Chaleshtari, M., **H. Rahimsourosh** and **S. Houshmand. 2014**. Estimation of epistasis and interaction with environment to control of rice yield over four years. First International and 13th National Iranian Crop Science Congress, 26-28 Aug. 2014, Karaj, Iran. (In Persian with English abstract).

Hosseini, M., S. Houshmand, S. Mohamadi, A. Tarang, M. Khodambashi and H. Rahimsoroush. 2012. Detection of QTLs with main, epistatic and QTL × environment interaction effects for rice grain appearance quality traits using two populations of backcross inbred lines (BILs). Field Crops Res. 135: 97-106.

Manly, K. F., R. H. Cudmore Jr and J. M. Meer. 2001. Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping. Mammalian Genome. 12: 930-932.

McCouch, S. R., L. Teytelman, Y. Xu, K. B. Lobos, K. Clare, M. Walton, B. Fu, R. Maghirang, Z. Li and Y. Xing.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

2002. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). DNA Res. 9: 199-207.

Murray, M. G. and W. F. Thompson. 1980. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. Nucleic Acids Res. 8: 4321-4326.

Rabiei, B., M. Masaeli and A. Tarang. 2013. Identification of *QTLs* for grain yield and yield component in rice (*Oryza sativa L.*). Iran. J. Field Crop Sci. 44: 293-304. (In Persian with English abstract).

Rabiei, B., M. Valizadeh, B. Ghareyazie, M. Moghaddam and A. Ali. 2004. Identification of QTLs for rice grain size and shape of Iranian cultivars using SSR markers. Euphytica. 137: 325-332.

Rahimi, M., B. Rabiei, H. Dehghani and A. Tarang. 2014. Mapping main and epistatic QTLs for drought tolerance indices in F5 population of rice. New Genetic J. 4: 435-448.

Sabouri, A., M. Toorchi, B. Rabiei, S. Aharizad, A. Moumeni and R. Singh. 2010. Identification and mapping of *QTLs* for agronomic traits in indica—indica cross of rice (*Oryza sativa* L.). Cereal Res. Commun. 38: 317-326.

Satagopan, J. M., B. S. Yandell, M. A. Newton and T. C. Osborn. 1996. A Bayesian approach to detect quantitative trait loci using Markov Chain Monte Carlo. Genetics. 144: 805-816.

Singh, A., J. Carandang, Z. J. C. Gonzaga, B. C. Collard, A. M. Ismail and E. M. Septiningsih. 2017. Identification of QTLs for yield and agronomic traits in rice under stagnant flooding conditions. Rice. 10: 15.

Temnykh, S., W. D. Park, N. Ayres, S. Cartinhour, N. Hauck, L. Lipovich, Y. G. Cho, T. Ishii and S. R. McCouch. 2000. Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 100: 697-712.

Thomson, M., T. Tai, A. McClung, X. Lai, M. Hinga, K. Lobos, Y. Xu, C. Martinez and S. R. McCouch. 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. Theor. Appl. Genet. 107: 479-493.

Wang, C., J. Rutledge and D. Gianola. 1994. Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. Genet. Select. Evol. 26: 91.

Wang, D., J. Zhu, Z. Li and A. Paterson. 1999. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL× environment interactions by mixed linear model approaches. Theor. Appl. Genet. 99: 1255-1264.

Wang, P., Y. Xing, Z. Li and S. Yu. 2012a. Improving rice yield and quality by QTL pyramiding. Mol. Breed. 29: 903-913.

Wang, P., G. Zhou, K. Cui, Z. Li and S. Yu. 2012b. Clustered QTL for source leaf size and yield traits in rice (*Oryza sativa* L.). Mol. Breed. 29: 99-113.

Wang, X., Y. Pang, J. Zhang, Q. Zhang, Y. Tao, B. Feng, T. Zheng, J. Xu and Z. Li. 2014. Genetic background effects on QTL and QTL× environment interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. The Crop J. 2: 345-357.

Wu, B., **Z. Han and Y. Xing**, **2013**. Genome Mapping, Markers and QTLs. *In:* Q. Zhang and R.A. Wing (Eds.), Genetics and Genomics of Rice. Crops and Models, vol 5. Springer, New York, NY.

Xing, Y., Y. Tan, J. Hua, X. Sun, C. Xu and Q. Zhang. 2002. Characterization of the main effects, epistatic

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. Theor. Appl. Genet. 105: 248-257.

Yang, J., C. Hu, H. Hu, R. Yu, Z. Xia, X. Ye and J. Zhu. 2008. QTLNetwork: mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. Bioinformatics. 24: 721-723.

Yang, J. and J. Zhu. 2005. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. Theor. Appl. Genet. 110: 1268-1274.

Ye, Z., J. Wang, Q. Liu, M. Zhang, K. Zou and X. Fu. 2009. Genetic relationships among panicle characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) using unconditional and conditional QTL analyses. J. Plant Biol. 52: 259-267.

You, A., X. Lu, H. Jin, X. Ren, K. Liu, G. Yang, H. Yang, L. Zhu and G. He. 2006. Identification of quantitative trait loci across recombinant inbred lines and testcross populations for traits of agronomic importance in rice. Genetics. 172: 1287-1300.

Yue, F., Z. Rong-rong, L. Ze-chuan, C. Li-yong, W. Xing-hua and C. Shi-hua. 2015. Quantitative trait locus analysis for rice yield traits under two nitrogen levels. Rice Sci. 22: 108-115.

Zhang, J., X. Ou, H. Hu, B. Du, W. Lv, L. Yang, D. Xing, J. Xu, X. Qiu and T. Zheng. 2018. Identification of *QTLs* for yield-related traits using two sets of introgression lines with a common donor parent in rice. Int. J. Agric. Biol. 20: 15-24.

Zhao, F., H. Zhu, R. Zeng, G. Zhang and S. Xu. 2016. Detection of additive and additive× environment interaction effects of QTLs for yield-component traits of rice using single-segment substitution lines (SSSLs). Plant Breed. 135: 452-458.

Zhao, J., K. Jiang, L. Yang, Q. Yang, X. Wan, Y. Cao, S. You, J. LUO, T. ZHANG and J. Zheng. 2013. QTL mapping for yield related components in a RIL population of rice. Chinese J. Rice Sci. 27: 344-352.

Zhu, M., D. Liu, W. Liu, D. Li, Y. Liao, J. Li, C. Fu, F. Fu, H. Huang and X. Zeng. 2017. QTL mapping using an ultra-high-density SNP map reveals a major locus for grain yield in an elite rice restorer R998. Sci. Reports. 7: 10914.

Zhuang, J. Y., Y. Y. Fan, Z. M. Rao, J. L. Wu, Y. W. Xia and K. L. Zheng. 2002. Analysis on additive effects and additive-by-additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice. Theor. Appl. Genet. 105: 1137-1145.

Zou, G., H. Mei, H. Liu, G. Liu, S. Hu, X. Yu, M. Li, J. Wu and L. Luo. 2005. Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. Theor. Appl. Genet. 112: 106-113.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]

Identification of main and epistatic *QTL*s for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.)

Rahimsoroush, H.[1], F. Nazarian Firouzabadi[2], M. Hosseini Chaleshtari[3], A. Esmaeili[4] and A. A. Ebadi[5]

ABSTRACT

Rahimsoroush, H., F. Nazarian Firouzabadi, M, Hosseini Chaleshtari, A. Esmaeili and A. A. Ebadi. 2020. Identification of main and epistatic *QTLs* for grain yield related traits in a recombinant inbred lines population of rice (*Oryza sativa* L.). **Iranian Journal of Crop Sciences. 21(4): 368-385. (In Persian).**

Rice yield as a complex trait is the main target in most rice breeding programs. To map the main and epistatic *QTLs* controlling grain yield and yield components, an experiment was carried out using a 129 F_6 recombinant inbred lines population (IRA population) originated from a cross between Alikazemi / IR67017-180-2-1-2, in 2015 growing season in two locations, Rasht and Tonekabon, Iran. The experimental design was augmented design arrangment with five check cultivars in randomized complete block design with five replications. Analysis of variance showed that the linkage map consisted of 87 Single Sequence Repeats (SSRs) covering 1356.0 cM of rice genome in 12 linkage groups with an average distance of 15.58 cM spamming two markers. The results of combined analysis of variance for two locations, using composite interval mapping method, identified a total of 13 main *QTLs* on rice chromosomes for five measured traits. The *qTN3* with 13.9% for tiller number per plant, the *qFG4* with 11.6% for filled grain per panicle and the *qGY6* with 15.6% for grain yield had significant positive additive effect. Furthermore, the *qSG1* with 19.9% phenotypivc variation had a negative additive effect on the number of unfilled grain.panicle^{-1}. These finding suggest that these *QTLs* can be used in rice breeding programs for improving grain yield. The interaction between additive effect (A) of *QTLs* and environment (E) was significant on grain yield and number of unfilled grain.panicle^{-1}, but it was not significan on other traits. A total of 18 *QTL* pairs with significant additive × additive (AA) epistatic effect were identified for all traits. The highest epistasic effects were related to grain yield and number of unfilled grain.panicle^{-1} with six pairs of *QTLs* for each of these traits. Only one of the epistatic effects between *qSG1-2* and *qSG6* had significant AAE effect with a R^2_{aae} = of 3.4%. In addition, some *QTLs* were identified as three gene clusters controlling the grain yield, number of tiller.plant^{-1} and number of filled grain.panicle^{-1}. Furthermore, five microsatellite markers including RM7551, RM8218-RM3417 and RM5302- RM283 0.2 to 5 cM distance from were identified as linked markers with *qGY6*, *qFG4* and *qSG1*, respectively. These markers can be considered in the marker-assisted rice breeding program.

Key words: Epistasis, Gene cluster, Phenotypic variation, *QTL* mapping and Rice.

Received: April, 2019 Accepted: September, 2019

1. PhD Student, Lorestan University, Khorramabad, Iran
2. Pofessor, Lorestan University, Khorramabad, Iran (Corresponding author) (Email: nazarian_f2000@yahoo.com)
3. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Iran
4. Associated Prof., Lorestan University, Khorramabad, Iran
5. Assistant Prof., Rice Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Iran

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2025-07-13]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1398.21.4.6.2]

[DOI: 10.29252/abj.21.4.368]