تحقیقات غلات
سال سوم/ شماره اول/ ۱۳۹۲ (۵۱-۳۳)

مکان‌یابی QTLهای اصلی و اپیستاتیک و اثر متقابل آنها با محیط برای صفات کیفیت پخت و خوراک برنج در یک جمعیت لاین‌های نوترکیب خویش آمیخته

علی‌اکبر عبادی[1*]، عزت‌الله فرشادفر[2] و بابک ربیعی[3]

۱- دانشجوی دکتری گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه رازی کرمانشاه و عضو هیئت علمی موسسه تحقیقات برنج کشور-رشت، ۲- استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی دانشگاه رازی کرمانشاه، ۳- دانشیار گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۹/۱۹- تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۲/۲)

چکیده

کیفیت پخت مطلوب با توجه به ذائقه مصرف کنندگان در کشورهای مختلف متفاوت است، ولی میزان آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی شدن و خصوصیات نشاسته (حاصل از منحنی دستگاه رپید ویسکو آنالایزر)، شاخص‌های اولیه و اصلی تعیین کننده کیفیت پخت و خوراک دانه برنج در همه دنیا هستند. هدف اصلی این پژوهش، شناسایی پارامترهای ژنتیکی شامل QTLهای اصلی، QTLهای اپیستاتیک و اثر متقابل آنها با محیط در کنترل ژنتیکی این صفات بود. داده‌های آزمایش طی سه سال (۱۳۸۹-۱۳۹۱) از جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب حاصل از تلاقی دو رقم برنج ایرانی هاشمی × نعمت جمع‌آوری شد. نقشه پیوستگی جمعیت با استفاده از ۱۷۱ نشانگر ریزماهواره تهیه شد و سپس تجزیه QTL با استفاده از نرم افزار QTL-NETWORK 1.2 که پارامترهای ژنتیکی شامل QTLهای اصلی، QTLهای اپیستاتیک و اثر متقابل آنها با محیط را برآورد می‌کند، انجام شد. در مجموع هیجده QTL اصلی برای ۱۰ صفت مورد بررسی شناسایی شد که اغلب آنها روی کروموزوم ۶ قرار داشتند. اثر متقابل QTL×محیط در ده QTL اصلی معنی‌دار شد، به طوری که تنوع فنوتیپی توجیه شده به وسیله این اثر متقابل برای هر صفت از ۰/۰۹ تا ۸/۱۴ درصد متغیر بود. هفده QTL با اثر اپیستازی شناسایی شد که ۳۴ جایگاه ژنی در آنها دخیل بوده و دو QTL اپیستاتیک دارای اثر متقابل با محیط بودند. شش خوشه QTL که همگی روی کروموزوم ۶ بودند و سه خوشه همبسته با جایگاه ژن واکسی و یکی از آنها همبسته با جایگاه ژن آلکالین بود، شناسایی شدند. نتایج این پژوهش نشان داد که برخی از صفات مربوط به کیفیت پخت و خوراک برنج توسط دو ناحیه ژن واکسی و آلکالین روی کروموزم ۶ کنترل می‌شوند. بنابراین، از نشانگرهای همبسته با این دو ژن پس از ریز مکان‌یابی و تایید آنها توسط برنامه‌های Validation، می‌توان در برنامه‌های اصلاحی انتخاب به کمک نشانگر جهت بهبود کیفیت پخت و خوراک ارقام استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: چسبندگی نشاسته برنج، میزان آمیلوز، نشانگر ریزماهواره، QTL اپیستاتیک، QTL اصلی

* نویسنده مسئول: ebady_al@yahoo.com

مقدمه

برنج به خاطر کیفیت بالای عناصر غذایی موجود در آن، به عنوان بهترین غذای اصلی در بین سایر غلات محسوب می‌شود. مواد معدنی شامل کلسیم، منیزیم و فسفر و همچنین مقادیر کمی از آهن، روی، مس و منگنز در دانه‌های برنج وجود دارد (Yousaf, 1992). برنج یک غذای نشاسته‌ای است که مقدار زیادی از انرژی رژیم غذایی را تأمین می‌کند. خصوصیات پخت و خوراک برنج به طور اصولی به وسیله خصوصیات نشاسته تعیین می‌شود. بنابراین نشاسته مهم‌ترین فاکتور در تعیین کیفیت پخت و خوراک دانه برنج است. نشاسته دانه برنج معمولاً سریع‌تر از سایر نشاسته‌هایی مثل نودل هضم می‌شود (Yousaf, 1992). درجه حرارت ژلاتینی شدن، میزان آمیلوز، قوام ژل و صفات مربوط به چسبندگی نشاسته دانه برنج از خصوصیات اصلی نشاسته برنج هستند که بر روی کیفیت پخت و خوراک دانه برنج موثر می‌باشند (Bao and Xia, 1999).

به عقیده بسیاری از محققین میزان آمیلوز به عنوان یکی از مهم‌ترین فاکتورهای تعیین کننده کیفیت پخت و خوراک برنج، عمدتاً تحت کنترل ژن واکسی (*Wx* locus) روی کروموزوم ۶ است (Tan *et al.,* 1999; Bao *et al.,* 2000; Aluko *et al.,* 2004)، که این ژن مربوط به آنزیم سنتز دانه‌های نشاسته است (Wang *et al.,* 1995). هر چند که این ژن به تنهایی تمامی تنوع مربوط به میزان آمیلوز را توجیه نمی‌کند، لذا بسیاری از محققین تعدادی ژن‌های کوچک اثر بر روی سایر کروموزوم‌های برنج برای این صفت را گزارش کرده‌اند (Liu *et al.,* 2011; Sabouri, 2009). درجه حرارت ژلاتینی شدن به عنوان فاکتوری موثر در کیفیت پخت و خوراک برنج، توسط ژن آلکالین (*Alk* locus) روی کروموزوم ۶ کنترل می‌شود (Umemoto *et al.,* 2002; He *et al.,* 2006; Sabouri *et al.,* 2012)، البته به عقیده برخی دیگر از محققین ژن‌های بزرگ اثر و کوچک اثر دیگری روی سایر کروموزم‌ها در کنترل این صفت موثر هستند (Sabouri, 2009; Li *et al.,* 2011; Liu *et al.,* 2011).

خصوصیات چسبندگی نشاسته برنج که توسط دستگاه رپید ویسکو آنالایزر (Rapid Visco Analyzer) اندازه‌گیری می‌شود نیز به عنوان یکی از فاکتورهای تعیین کننده کیفیت پخت برنج محسوب می‌شود. چرا که حدود ۹۰ درصد دانه برنج سفید از نشاسته تشکیل شده است که شامل آمیلوز و آمیلوپکتین است (Jiang *et al.,* 2004). با توجه به سهولت اندازه‌گیری و نیاز به مقدار کمی آرد، استفاده از این خصوصیات جهت تعیین کیفیت پخت و خوراک برنج به‌سرعت گسترش یافته است (Bao and Xia, 1999). به عقیده بعضی از محققین، تعدادی از خصوصیات چسبندگی نشاسته دانه برنج توسط ژن واکسی و برخی دیگر توسط ژن آلکالین کنترل می‌شود (Wang *et al.,* 2007; Traore *et al.,* 2011; Teng *et al.,* 2012). هر چند که نتایج برخی دیگر از محققین نشان داد که این خصوصیات توسط ژن‌های کوچک اثر و بزرگ اثر دیگری بر روی سایر کروموزوم‌های برنج کنترل می‌شوند (Liu *et al.,* 2011; Li *et al.,* 2011).

برای شناخت بهتر صفات موثر در کیفیت پخت و خوراک برنج و تعیین ژن یا ژن‌های کنترل کننده این صفات در ژرم پلاسم برنج ایرانی و در شرایط آب و هوایی ایران، در این پژوهش جمعیت لاین‌های نوترکیب خویش آمیختهٔ حاصل از تلاقی دو رقم برنج ایرانی به مدت سه سال مورد بررسی قرار گرفتند، تا ضمن تعیین QTLهای اصلی و اپیستاتیک کنترل کننده صفات کیفیت پخت و خوراک برنج، اثر متقابل این QTLها با محیط نیز تعیین شود همچنین نشانگر و یا نشانگرهای همبسته با ژن‌های این صفات نیز جهت استفاده در برنامه های اصلاحی انتخاب به کمک نشانگر شناسایی و معرفی شوند.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق از ۱۴۴ لاین خویش آمیخته نوترکیب (نسل‌های F8، F9 و F10) حاصل از تلاقی دو رقم هاشمی و نعمت استفاده شد. این لاین‌ها با استفاده از روش بالک تک بذر و در موسسه تحقیقات برنج کشور تهیه شدند. رقم هاشمی یک رقم محلی است که در سطح وسیعی از مزارع استان گیلان کشت می‌شود. کیفیت پخت و خوراک آن مطلوب (میزان آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی شدن متوسط) و مورد پسند ذائقه مصرف کنندگان ایرانی است. نعمت یک رقم اصلاحی ایرانی حاصل تلاقی (IR24/ حسن سرایی // سنگ طارم) است، نعمت از ارقام پرمحصول با میانگین عملکرد حدود ۸ تن در هکتار و با کیفیت پخت نامطلوب (میزان آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی شدن بالا) است

(Allahgholipour *et al.*, 2006). لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب به‌همراه دو والد هاشمی و نعمت و دو رقم خزر و علی‌کاظمی به عنوان شاهد در قالب طرح آگمنت در سه سال زراعی ۱۳۸۸، ۱۳۸۹ و ۱۳۹۰ در مزرعه آزمایشی موسسه تحقیقات برنج کشور (رشت) کشت شدند. چهار رقم شاهد در قالب طرح بلوک‌های تصادفی با سه تکرار مورد مطالعه قرار گرفتند. بذرها پس از ضدعفونی با محلول قارچ کش ویتاواکس تیرام (با غلظت ۲/۵ در هزار)، در بستر خزانه به صورت خطی قرار داده شدند. ۳۰ روز پس از بذرپاشی نشاها به زمین اصلی منتقل شدند. مساحت هر واحد آزمایشی ۴ متر مربع، با فاصله ۲۵ سانتی‌متر بین و درون ردیف‌ها بود. شلتوک برداشت شده با رطوبت ۱۴٪ برای اندازه‌گیری صفات مربوطه به آزمایشگاه منتقل شد.

میزان آمیلوز به روش جولیانو (Juliano, 1971) و درجه حرارت ژلاتینی شدن به روش لیتل و همکاران (Little *et al.*, 1985) اندازه‌گیری شد. جهت اندازه‌گیری خصوصیات مرتبط با چسبندگی ۳ گرم آرد برنج سفید که در حد ۱۰۰ مش آرد شده بود با استفاده از دستگاه رپید ویسکو آنالایزر (RVA-3D Model Newport Scientific, Sydney Australia) استفاده شد. اندازه‌گیری خصوصیات چسبندگی نمونه‌ها با برنامه دمایی دستگاه در مدت ۱۲ دقیقه انجام شد (Allahgholipour *et al.*, 2006). خصوصیات چسبندگی نشاسته نمونه‌های مورد نظر به وسیله هشت فاکتور مهم منتج از منحنی چسبندگی ارزیابی می‌شود. حداکثر چسبندگی در اوج اولیه منحنی ثبت می‌شود. با ثابت ماندن دما میزان چسبندگی به حداقل مقدار خود می‌رسد و حداقل چسبندگی ثبت می‌شود. با سرد شدن نمونه و کاهش درجه حرارت تا ۵۰ درجه سانتی‌گراد دوباره منحنی به سمت بالا رفت و چسبندگی نهایی ثبت می‌شود. فرو ریختگی چسبندگی از تفاوت حداکثر و حداقل چسبندگی به دست آمد. پس‌روی چسبندگی با محاسبه تفاوت چسبندگی نهایی از حداکثر چسبندگی به دست آمد. قوام چسبندگی از تفاوت چسبندگی نهایی و حداقل چسبندگی حاصل شد. تمامی این فاکتورها بر اساس واحد چسبندگی (Rapid Viscosity Unit) ثبت شدند. مدت زمانی که طول می‌کشد تا منحنی اولین اوج (حداکثر چسبندگی) را ثبت کند به عنوان زمان تا حداکثر چسبندگی و دمایی که موجب حداکثر چسبندگی می‌شود، به عنوان دمای چسبندگی ثبت شد.

استخراج DNA از نمونه‌های برگی با روش مورای و تامپسون (Murray and Thompson, 1980) انجام گرفت. واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز با استفاده از دستگاه Biometra مدل T-Gradient و در حجم ۱۰ میکرولیتر برای هر واکنش شامل ۲µl از DNA (با غلظت تقریبی ۵ ng/µl)، ۰/۵µl از هر یک از آغازگرهای پیشرفتی و معکوس (با غلظت محلول مادری ۵µM)، ۱/۲µl مخلوط بازهای آلی dNTPs (با غلظت ۱mM)، ۰/۱۴µl آنزیم تک پلی‌مراز (با غلظت ۵U/µl)، ۰/۴۸µl کلرید منیزیم (با غلظت ۵۰mM) و ۱µl بافر ۱۰X و بر اساس چرخه حرارتی توضیح داده شده توسط صبوری و همکاران (Sabouri *et al.*, 2012) انجام گردید. محصول PCR بر روی ژل پلی‌آکریل‌آمید ۱۰٪ بارگذاری شد سپس با اتیدیوم بروماید رنگ‌آمیزی و با دستگاه ژل‌داک عکس‌برداری شد.

از تعداد ۵۰۰ نشانگر ریزماهواره (که توالی پرایمرهای آن‌ها بر اساس توالی ارائه شده توسط تمنیخ و همکاران (Temnykh *et al.*, 2000) و مک‌کوچ و همکاران (McCouch *et al.*, 2002) تعیین شده بود) و یک نشانگر STS (Simple Tagged Site) (نشانگر W2R که توالی آن از (Ayres *et al.*,1997) به عنوان یک نشانگر پیوسته با ژن واکسی گرفته شده بود) تست شده بر روی والدین، حدود ۱۷۸ نشانگر (۱۷۶ نشانگر ریزماهواره به همراه یک نشانگر STS) چند شکلی قابل امتیازدهی نشان دادند. این نشانگرهای چند شکل روی کروموزم‌های مختلف قرار داشتند و تعداد آن‌ها روی کروموزوم‌های مختلف از ۴ تا ۲۶ عدد متفاوت بود. بعد از تعیین ژنوتیپ ۱۴۴ لاین نوترکیب (باند مشابه والد نعمت A و باند مشابه والد هاشمی B در نظر گرفته شد)، از آزمون کای اسکویر برای نسبت تفرق ۱ به ۱ استفاده شد شش نشانگر ریزماهواره از این نسبت تبعیت نکردند، بنابراین در تهیه نقشه پیوستگی و تجزیه QTL از ۱۷۱ نشانگر استفاده شد. از ماتریس داده‌های ژنوتیپی جهت تهیه نقشه پیوستگی نشانگرها با استفاده از نرم افزار Mapmaker/EXP 3.0 (Lincoln *et al.*, 1992) استفاده شد. نقشه پیوستگی با LOD معادل ۳، حداکثر فاصله پیوستگی ۴۰ cM و تابع کوزامبی ترسیم شد. جهت

تجزیه‌های آماری از قبیل تجزیه واریانس و غیره از نرم افزار SAS ver.9.0 استفاده شد. برای تجزیه QTL از نرم افزار QTL-NETWORK ver. 2.1 (Yang *et al.*, 2008) استفاده شد، که در این نرم افزار QTLهای اصلی و اپیستاتیک و اثرات متقابل آن‌ها با محیط با استفاده از مدل ترکیبی بر اساس مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب MCIM (Mixed-Model based Composite Interval Mapping) شناسایی شدند.

نتایج و بحث

نتایج ارزیابی‌های فنوتیپی

با توجه به اجرای آزمایش در هر سه سال در قالب طرح آگمنت، تجزیه واریانس در هر سال به طور جداگانه برای ارقام شاهد (۴ رقم هاشمی، نعمت، علی کاظمی و خزر) انجام شد. نتایج نشان داد که اختلاف بین ارقام شاهد برای تمامی صفات مورد مطالعه در هر سه سال (به غیر از صفت مدت زمان حداکثر چسبندگی در سال دوم)، معنی‌دار بود. اختلاف بین تکرارها در هیچ سالی معنی‌دار نشد و بنابراین نیازی به تصحیح داده‌های مربوط به لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب که در تکرارهای مختلف قرار داشتند، نبود. مقایسه میانگین صفات در ارقام شاهد نشان داد که میانگین دو رقم هاشمی و نعمت (دو والد استفاده شده در این تحقیق) در اغلب صفات و در هر سه سال در گروه‌های جداگانه قرار گرفتند. بجز صفات مدت زمان حداکثر چسبندگی در سال‌های اول و دوم و قوام چسبندگی در سال‌های دوم و سوم که در آن‌ها دو رقم هاشمی و نعمت از نظر آماری در یک گروه قرار گرفتند (داده‌ها نشان داده نشدند). وجود اختلاف معنی‌دار بین دو رقم هاشمی و نعمت در اغلب صفات نشان از انتخاب صحیح این دو رقم به عنوان والدین جهت ایجاد جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب به منظور مکان‌یابی ژن‌های کمی کنترل کننده این صفات است. در تجزیه واریانس مرکب ارقام شاهد برای سه سال نیز اثر رقم در همه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود. همچنین اثر سال نیز در همه صفات بجز صفت پس‌روی چسبندگی و مدت زمان حداکثر چسبندگی معنی‌دار بود که این نشان‌دهنده تأثیر سال روی صفات مورد بررسی است به طوری که در سال‌های مختلف میزان و یا ارزش صفات مورد بررسی تغییر کرده است. اثر متقابل ژنوتیپ×سال نیز در اغلب صفات بجز صفت مدت زمان حداکثر چسبندگی معنی‌دار بود و نشان داد که ژنوتیپ‌ها در طی سه سال فنوتیپ متفاوتی داشتند که می‌تواند تأییدی بر کمی بودن صفات مورد بررسی و تأثیر آن‌ها از شرایط محیطی مورد مطالعه باشد. مقایسه میانگین برای اثر متقابل رقم×سال نیز انجام و مشخص شد که مقادیر صفات در ارقام شاهد در سال‌های متفاوت متغیر بوده است که این نیز به دلیل کمی بودن این صفات و اثر محیط روی آنها بود.

میانگین والدین به همراه اشتباه استاندارد، میانگین لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب به همراه اشتباه استاندارد و دامنه تغییرات صفات مورد بررسی در هر سه سال به طور جداگانه در جدول ۱ ارایه شده است. همان طور که مشاهده می‌شود، در اغلب صفات مورد بررسی و در هر سه سال دو والد با یکدیگر اختلاف معنی‌داری داشتند. میانگین صفات میزان آمیلوز، درجه حرارت ژلاتینی شدن، حداکثر چسبندگی، حداقل چسبندگی، چسبندگی نهایی، پس‌روی چسبندگی و مدت زمان تا حداکثر چسبندگی در نعمت بالاتر از هاشمی و بر عکس، میانگین صفات فروریختگی چسبندگی، قوام چسبندگی و درجه حرارت چسبندگی در رقم هاشمی بالاتر از نعمت بود. این نتایج با گزارش الهقلی‌پور و همکاران (Allahgholipour *et al.*, 2010) که روند تغییرات خصوصیات چسبندگی نشاسته به همراه میزان آمیلوز و درجه حرارت ژلاتینی شدن را در ارقام محلی و اصلاح شده مورد بررسی قرار دادند، مطابقت داشت. در نتایج گزارش شده توسط این محققین نیز میانگین سه صفت فروریختگی چسبندگی، قوام چسبندگی و درجه حرارت چسبندگی در رقم هاشمی و اغلب ارقام محلی دیگر بالاتر از ارقام اصلاحی بود. میانگین لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب در تمامی صفات مورد بررسی در هر سه سال در حدود میانگین والدین بود (جدول ۱). با نگاهی به محدوده صفات در جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب در هر سه سال آزمایش مشاهده می‌شود که در همه صفات برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش بیشتر یا کمتری داشتند که بیانگر وجود تفکیک متجاوز برای همه صفات بود. وجود تفکیک متجاوز برای این صفات در جمعیت‌های اصلاحی مختلفی در تحقیقات قبلی نیز گزارش شده است (Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2012; Hosseini Chaleshtari *et al.*, 2012).

جدول۱- میانگین، اشتباه استاندارد و دامنه تغییرات صفات در والدین و لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب حاصل از تلاقی هاشمی × نعمت
Table 1. Means, standard error and range of traits in parents and RILs derived from Hashemi/Nemat cross

صفت* Trait*	سال Year	والدین (اشتباه استاندارد ± میانگین) Parents (Means±SE)		جمعیت لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب RILs	
		نعمت Nemat	هاشمی Hashemi	(حداقل- حداکثر) دامنه Rang (Max-Min)	اشتباه استاندارد ± میانگین Mean±SE
میزان آمیلوز (درصد) AC (%)	2009	27.67 ± 0.20	18.40 ± 0.12	12.4 (28.4-16)	22.98 ± 0.29
	2010	27.37 ± 0.35	20.33 ± 0.36	11.7 (28.7-17)	23.98 ± 0.18
	2011	27.5 ± 0.26	19.52 ± 0.33	10 (27.5-17.5)	23.82 ± 0.15
درجه حرارت ژلاتینی شدن GT	2009	7 ± 0	4.47 ± 0.07	3.4 (7-3.6)	5.61 ± 0.09
	2010	7 ± 0	4.43 ± 0.10	3.8 (7-3.2)	5.72 ± 0.08
	2011	7 ± 0	4.30 ± 0.12	3.4 (7-3.6)	5.86 ± 0.08
حداکثر چسبندگی PKV RVU	2009	344.8 ± 6.4	269.5 ± 2.7	151.5 (367.7-225.2)	306.4 ± 2.68
	2010	332.1 ± 4.4	275.4 ± 2.8	230 (361.3-13.3)	277.8 ± 3.92
	2011	339.5 ± 3.2	277.9 ± 2.1	184.9 (368.9-184)	275.4 ± 2.81
حداقل چسبندگی HPV RVU	2009	310.2 ± 4.7	190.8 ± 5.3	133.9 (327.5-193.7)	257.4 ± 2.52
	2010	301.2 ± 3.6	193.1 ± 3.9	218.2 (328.8-110.6)	237.7 ± 3.86
	2011	316.4 ± 3.2	180.5 ± 2.9	184.5 (337.9-153.4)	234.8 ± 2.97
چسبندگی نهایی CPV RVU	2009	431.1 ± 5.8	321.8 ± 2.9	230.8 (485.8-255)	360.7 ± 4.02
	2010	428.9 ± 6.0	325.8 ± 2.9	311.4 (491.2-180.1)	362.8 ± 5.30
	2011	443.1 ± 5.1	317.1 ± 4.4	250.9 (472.8-221.1)	363.1 ± 4.01
فروریختگی چسبندگی BDV RVU	2009	34.7 ± 3.5	78.7 ± 4.8	110 (125-15)	49.1 ± 1.96
	2010	30.2 ± 2.5	82.3 ± 1.6	94.3 (103.3-9)	40.1 ± 1.83
	2011	23.2 ± 2.3	97.3 ± 3.4	90.8 (101.3-10.5)	40.7 ± 1.44
پسروی چسبندگی SBV RVU	2009	86.2 ± 3	52.3 ± 2.6	182.8 (164.7-(-18))	54.1 ± 3.07
	2010	102.8 ± 4	50.3 ± 2.0	231.3 (214-(-17.1))	84.9 ± 3.81
	2011	103.5 ± 3.9	39.11 ± 2.48	210 (200.7 –(-9.9))	87.6 ± 2.92
قوام چسبندگی CSV RVU	2009	120.9 ± 3.7	131.1 ± 3.9	153.3 (196.6-43)	103.3 ± 2.93
	2010	126.9 ± 2.4	132.7 ± 2.5	250.8 (271.8-21)	124.8 ± 3.90
	2011	126.6 ± 3.3	136.4 ± 3.4	202.8 (256.6-53.8)	128.3 ± 2.96
مدت زمان تا حداکثر چسبندگی PKT (Minute)	2009	6.32 ± 0.11	6.0 ± 0.07	1.13 (7-5.87)	6.64 ± 0.03
	2010	6.26 ± 0.09	6.02 ± 0.07	1.37 (7-5.63)	6.53 ± 0.03
	2011	6.30 ± 0.09	5.98 ± 0.05	1.27 (7-5.73)	6.47 ± 0.02
درجه حرارت چسبندگی PT (˚C)	2009	75.1 ± 1.03	85.2 ± 0.12	16.5 (90.1-73.6)	81.7 ± 0.29
	2010	76.4 ± 0.99	83.1 ± 1.6	24.3 (93.2-69)	82.63 ± 0.40
	2011	76.2 ± 0.99	82.6 ± 0.55	17.8 (90.1-72.4)	82.1 ± 0.32

*AC میزان آمیلوز، GT درجه حرارت ژلاتینی شدن، PKV حداکثر چسبندگی، HPV حداقل چسبندگی، BDV فروریختگی چسبندگی، SBV پسروی چسبندگی، CSV قوام چسبندگی، PKT مدت زمان تا حداکثر چسبندگی، PT درجه حرارت چسبندگی، RVU واحد سرعت چسبندگی.

*AC, Amylose content; GT, Gelatinization tempreture; PKV, Peak viscosity; HPV, Hot past viscosity; BDV, Break down viscosity; SBV, Set back viscosity; CSV, Consistency viscosity; PKT, Peak viscosity time; PT, Pasting temperature; RVU, Rapid viscosity unit.

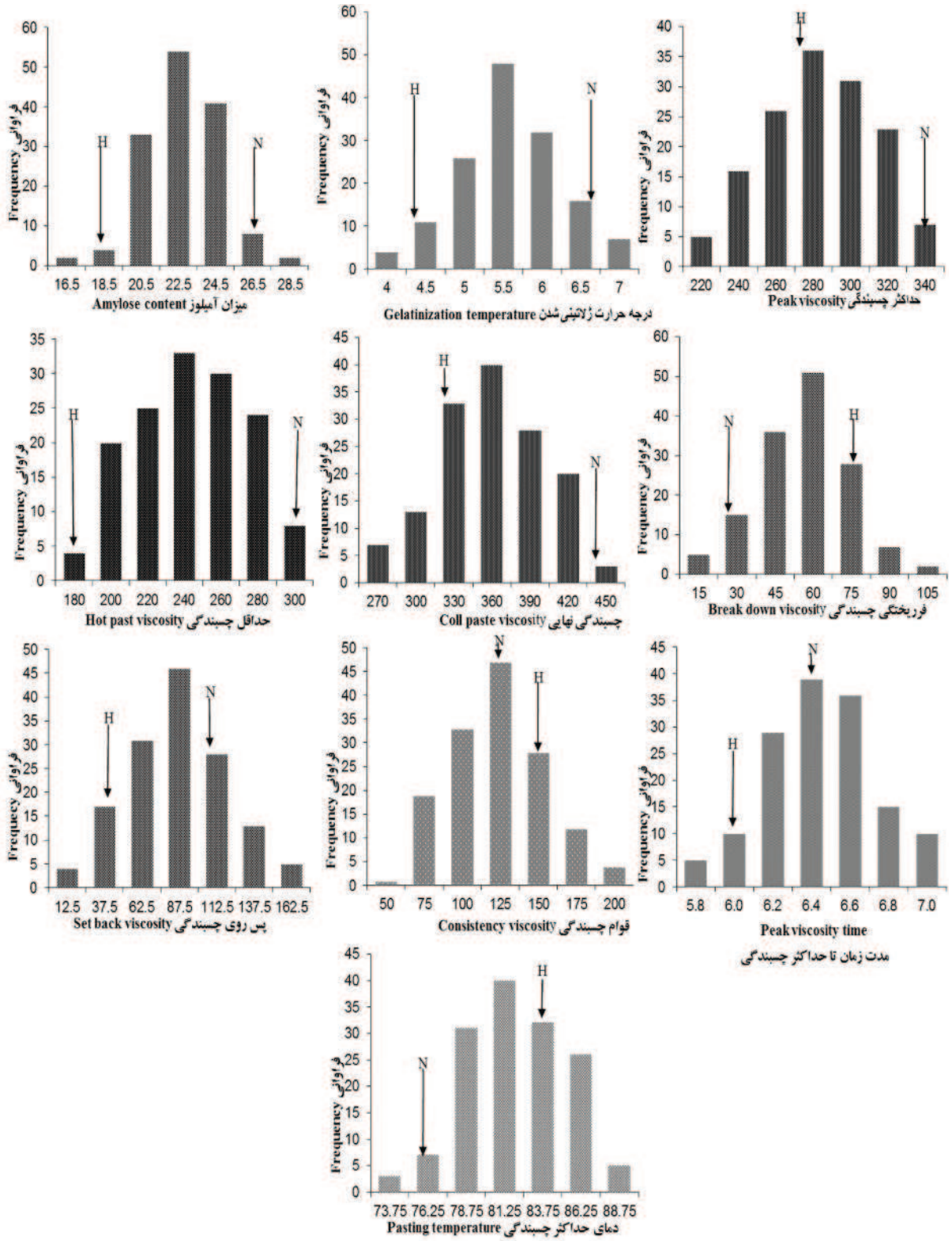
توزیع فراوانی لاین‌های جمعیت RILs مورد مطالعه برای هر کدام از صفات مورد بررسی قرار گرفت و مشاهده شد که این توزیع برای همه صفات به صورت پیوسته و نرمال بود. نمودار توزیع فراوانی لاین‌ها بر اساس میانگین سه ساله صفات مورد بررسی در شکل ۱ نشان داده شده است. پیوسته بودن و تابعیت این توزیع از توزیع نرمال نشان دهنده کمی بودن صفات مورد بررسی و دخالت چندین ژن در کنترل این صفات بود. البته گزارش‌های بسیاری از محققین بر کمی بودن این صفات دلالت دارد (Bao and Xia 1999; Liu *et al.*, 2011; Sabouri *et al.*, 2012).

نتایج ارزیابی ژنوتیپی و مکان‌یابی QTL

با استفاده از ماتریس ژنوتیپی حاصل از تست ۱۷۱ نشانگر بر روی لاین های نوترکیب، نقشه پیوستگی این نشانگرها ترسیم شد. این نقشه پیوستگی حدود ۱۵۹۰ سانتی‌مورگان از ژنوم برنج را با میانگین ۹/۳ سانتی‌مورگان بین هر جفت نشانگر پوشش داد. بیشترین تعداد نشانگر روی کروموزم‌های ۱ و ۶ (به ترتیب ۲۶ و ۲۲) و کمترین تعداد نشانگر روی کروموزم‌های ۴ و ۱۲ (به ترتیب ۶ و ۴) بود. مکان نشانگرها بر روی نقشه پیوستگی تطابق نسبتاً مناسبی با نقشه ارائه شده توسط تمنیخ و همکاران (Temnykh *et al.*,2000) و مک‌کوچ و همکاران (McCouch *et al.*,2002) داشت. البته لازم به ذکر است که نشانگرهای استفاده شده در این تحقیق بر اساس همین دو نقشه انتخاب شده بودند.

با تجزیه QTL صفات کیفیت پخت در مجموع هیجده QTL اصلی و سی و چهار QTL اپیستاتیک برای ۱۰ صفت مورد بررسی روی کروموزم‌های مختلف شناسایی شد (جدول ۲ و ۳). برای صفت میزان آمیلوز دو QTL اصلی روی کروموزوم ۶ به‌نام‌های *qAC6a* و *qAC6b* به ترتیب در حد فاصل نشانگرهای RM589-RM190 (در جایگاه ژن واکسی) و RM314-RM253 شناسایی شد. اثر افزایشی اصلی در *qAC6a* و *qAC6b* منفی بود و آلل‌های والد هاشمی میزان آمیلوز را به ترتیب به مقدار ۱/۱۸ و ۰/۶۶ درصد افزایش دادند و تنوع فنوتیپی پوشش داده شده به ترتیب به میزان ۲۶/۴۴ و ۱۵/۰۱ درصد بود. اثرات متقابل افزایشی×محیط برای *qAC6a* در هر سه سال معنی‌دار شد به طوری که در سال اول آلل‌های والد هاشمی باعث افزایش آمیلوز به میزان ۰/۹۷ درصد، در سال دوم و سوم آلل‌های والد نعمت باعث افزایش میزان آمیلوز به ترتیب به میزان ۰/۵۵ و ۰/۴۳ درصد شدند. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده به وسیله اثر متقابل افزایشی×محیط برای *qAC6a* ۸/۱۴ درصد بود. اثرات متقابل افزایشی×محیط در هیچ‌کدام از سه سال مورد بررسی برای *qAC6b* معنی‌دار نشد (جدول ۲). در بسیاری از تحقیقات انجام شده در خصوص صفت میزان آمیلوز اعلام شده که این صفت توسط ناحیه ژن واکسی کنترل می‌شود (Tan *et al.*, 1999; Aluko *et al.*, 2004; Ando *et al.*, 2010). حتی در تحقیقی که توسط صبوری و همکاران (Sabouri *et al.*, 2012) بر روی یک جمعیت F2:3 حاصل از تلاقی رقم سپیدرود در غریب انجام شده بود یک QTL دقیقاً بین دو نشانگر RM589-RM190 برای صفت میزان آمیلوز شناسایی و معرفی شده بود. هر چند که برخی دیگر از محققین نظیر صبوری (Sabouri, 2009) و لی‌یو و همکاران (Liu *et al.*,2011) هیچ QTL روی کروموزوم ۶ برای صفت میزان آمیلوز شناسایی نکردند. تعداد ۴ مکان ژنی برای صفت میزان آمیلوز دارای اثرات اپیستازی بودند که هیچ‌کدام از آن‌ها دارای اثرات اصلی نبودند همچنین اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ‌کدام از سال‌های مورد بررسی معنی‌دار نبود (جدول ۳). سان و همکاران (Sun *et al.*, 2006) اثرات اپیستازی بین لوکوس‌هایی روی کروموزوم‌های مختلف (۱، ۲، ۳، ۴، ۵، ۶، ۹، ۱۱ و ۱۲) برای میزان آمیلوز گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) نیز اثرات اپیستازی برای میزان آمیلوز را گزارش کرده‌اند. لویو و همکاران (Lou *et al.*, 2009) چندین QTL دارای اثرات اپیستازی روی کروموزوم‌های مختلف (۲، ۳ و ۴) را برای صفت میزان آمیلوز گزارش کردند.

برای صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن یک QTL اصلی بزرگ اثر روی کروموزوم ۶ به نام *qGT6a* در بین دو نشانگر RM4128-RM402 (پیوسته با جایگاه ژن آلکالین) شناسایی شد. اثر افزایشی اصلی در این جایگاه منفی بود و آلل‌های والد هاشمی درجه حرارت ژلاتینی شدن را به میزان ۰/۷۶ افزایش دادند. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط این QTL اصلی به میزان ۵۳/۲۷ درصد بود. اثر متقابل افزایشی×محیط برای این QTL در هیچ یک از سال‌های مورد بررسی معنی‌دار نشد



شکل ۱- توزیع فراوانی لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب برای صفات کیفیت پخت و خوراک برنج. حروف H وN به‌ترتیب نشان‌دهنده والد هاشمی و نعمت هستند.

Figure 1. Frequency distributions of cooking and eating quality traits of RILs. H and N are Hashemi and Nemat, respectivley.

جدول۲- برآورد اثرات افزایشی و افزایشی×محیط در QTLهای اصلی شناسایی شده صفات مورد بررسی با نرم‌افزار QTLNETWORK در جمعیت RILs به مدت سه سال

Table 1. Estimation of additive effect and additive×environment interaction effect of main-effect QTL in evaluated traits with QTL-NETWORK software in RILs populatin for three years

صفت Trait	نام QTL QTL name	نشانگرهای مجاور Markers interval	موقعیت QTL (CM) QTL position	اثر افزایشی Addetive effect (AA)	R^2_a	AE_1	AE_2	AE_3	R^2_{aa}	والد Parent
میزان آمیلوز Amylose content (AC)	*qAC6a*	RM589-RM190	13.2	-1.18	26.44	-0.97	0.55	0.43	8.14	هاشمی H
	qAC6b	RM314-RM253	76.7	-0.66	15.01	-	-	-	3.35	هاشمی H
درجه حرارت ژلاتینی شدن Gelatinization tempreture (GT)	*qGT6*	RM4128-RM402	99.8	-0.76	53.27	-	-	-	0.12	هاشمی H
حداکثر چسبندگی Peak viscosity (PKV)	*qPKV6a*	RM586-RM589	7.8	-15.22	14.7	11.83	-9.94	-	5.92	هاشمی H
	qPKV6b	RM1340-RM3183	141	9.47	3.91	-	-	-	0.24	نعمت N
حداقل چسبندگی Hot past viscosity (HPV)	*qHPV6*	RM586-RM589	6.8	-16.53	23.54	6.31	-6.75	-	2.92	هاشمی H
چسبندگی نهایی Coll paste viscosity (CPV)	*qCPV6a*	RM190-W2R	17.8	-14.31	4.32	11.24	-7.06	-	2.4	هاشمی H
	qCPV6b	RM402-RM6836	102	19.55	9.81	-5.05	9.23	-	1.65	نعمت N
فروریختگی چسبندگی Breakdown viscosity (BDV)	*qBDV6a*	RM314-RM253	76.7	4.05	10.59	3.34	-	-	0.77	نعمت N
	qBDV6b	RM253-RM276	84.4	3.48	10.22	-	-	-	0.09	نعمت N

Table 2 continued

ادامه جدول ۲

پس‌روی چسبندگی Setback viscosity (SBV)	*qSBV6a*	RM4128-RM402	99.8	9.24	7.16	-	-	-	1.23	نعمت N
قوام چسبندگی Consistency viscosity (CSV)	*qCSV6a*	RM589-RM190	14.2	6.41	4.42	-	-	-	1.17	نعمت N
	qCSV6b	RM4128-RM402	98.8	14.31	13.63	-	-	-	1.02	نعمت N
زمان تا حداکثر چسبندگی Time to peak viscosity (PKT)	*qPKT5*	RM267-RM289	85.7	0.069	2.48	-	-	-	0.26	نعمت N
	qPKT6a	RM190-W2R	14.8	-0.097	11.29	-	-	-	0.82	هاشمی H
	qPKT6b	RM276-RM2615	91.2	-0.14	20.13	-	-	-	0.29	هاشمی H
درجه حرارت چسبندگی Pasting temperature (PT)	*qPT1*	RM1287-RM129	320	-0.89	5.38	-	-	-	0.98	هاشمی H
	qPT6	RM276-RM2615	91	-0.80	3.50	0.95	0.65	-	3.20	هاشمی H

موقعیت QTL: موقعیت مکان ژنی بر حسب فاصله سانتی مورگان از ابتدای هر کروموزوم، R^2_a :سهم یا نسبت تنوع توجیه شده توسط اثر افزایشی، AE_1، AE_2 و AE_3: به‌ترتیب اثر متقابل افزایشی با سال‌های اول، دوم و سوم، R^2_{ae}: نسبت تنوع توجیه شده توسط اثر متقابل افزایشی با محیط، والد: والد افزایش دهنده QTL اصلی.

QTL position: position of QTL based on centiMorgan from the beginning of each chromosome. R^2a: The percentages of the phenotypic variations explained by additive effect. AE_1, AE_2 and AE_3: Additive effect×year 1, 2and 3 respectivley. R^2_{ae}: The percentages of the phenotypic variations explained by additive×environment interaction effect. Parent: parent increasing the main-effect QTL.

(جدول ۲). در اغلب گزارشات قبلی در خصوص کنترل ژنتیکی این صفت نیز به نقش جایگاه ژن آلکالین به عنوان ناحیه کروموزومی اصلی در کنترل درجه حرارت ژلاتینی شدن اشاره شده است و اغلب آنها حداقل یک QTL بزرگ اثر برای این صفت در این ناحیه کروموزومی گزارش کرده‌اند (Umemoto *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2007; Sabouri *et al.*, 2012)، که نتایج پژوهش حاضر نیز با آنها مطابقت داشت. البته در برخی از تحقیقات قبلی هیچ QTL برای صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن روی کروموزوم ۶ گزارش نشده است (Sabouri, 2009). فقط دو مکان ژنی دارای اثر اپیستازی برای درجه حرارت ژلاتینی شدن بودند که هیچ‌کدام از این دو مکان ژنی اثر اصلی افزایشی نداشتند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). سان و همکاران (Sun *et al.*, 2006) چندین QTL روی کروموزوم‌های مختلف که دارای اثرات اپیستازی برای این صفت بودند را شناسایی و گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) نیز چند QTL با اثر اپیستازی جهت کنترل صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن گزارش کردند. لویو و همکاران (Lou *et al.*, 2009) نیز QTLهایی را با اثرات اپیستازی برای صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن روی کروزموزوم‌های مختلف برنج شناسایی و گزارش کردند. وون و همکاران (Kwon *et al.*, 2011) نیز QTLهایی دارای اثر اپیستازی جهت کنترل صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن گزارش کردند.

برای صفت حداکثر چسبندگی دو QTL اصلی روی کروموزوم ۶ شناسایی شد که در مجموع ۱۸/۶۱ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش دادند. یکی از این QTLها به نام *qPKV6a* در بین دو نشانگر RM586-RM589 (نزدیک به جایگاه ژن واکسی) قرار داشت اثر افزایشی آن منفی بود و آلل‌های والد هاشمی میزان این صفت را به‌مقدار ۱۵/۲۲ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۱۴/۷ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول مثبت (۱۱/۸۳) و در سال دوم منفی (۹/۹۴-) و معنی‌دار بود. اثر متقابل افزایشی×محیط ۵/۹۲ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش داد. QTL اصلی دیگر شناسایی شده روی کروموزوم ۶ به‌نام *qPKV6b* بین دو نشانگر RM1340-RM3183 قرار داشت، اثر افزایشی آن مثبت بود و آلل‌های والد نعمت این صفت را به‌مقدار ۹/۴۷ واحد RVUافزایش دادند. این جایگاه ژنی ۳/۹۱ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). نتایج این تحقیق در خصوص صفت حداکثر چسبندگی با نتایج تحقیقات بائو و همکاران (Bao *et al.*, 2002) و لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2011) که یک QTL روی کروموزوم ۶ برای این صفت معرفی کردند، مطابقت داشت، ولی با نتایج برخی دیگر از محققین که QTL صفت حداکثر چسبندگی را روی کروموزوم ۶ شناسایی نکردند، مغایرت داشت (Bao *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008). برای صفت حداکثر چسبندگی چهار QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۶ (سه تا) و ۸ شناسایی شد که دو تا از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نیز بودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2010) نیز QTLهایی با آثار اپیستازی برای صفت حداکثر چسبندگی گزارش کردند.

برای صفت حداقل چسبندگی فقط یک QTL اصلی با اثر افزایشی روی کروموزوم ۶ شناسایی شد. این QTL به‌نام *qHPV6* در حدفاصل دو نشانگر RM586-RM589 (نزدیک به جایگاه ژن واکسی) قرار داشت و دارای اثر افزایشی منفی بود، به طوری که آلل‌های والد هاشمی باعث افزایش این صفت به مقدار ۱۶/۵۳ واحد RVU شدند. این جایگاه ژنی ۲۳/۵۴ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول مثبت (۶/۳۱) و در سال دوم این اثر منفی (۶/۷۵-) و معنی‌دار بود. این اثر متقابل ۲/۹۲ درصد از واریانس فنوتیپی را پوشش داد (جدول ۲). بنابر این جایگاه ژن واکسی در کنترل این صفت دخیل است. در تعدادی از تحقیقات قبلی در مورد این صفت نیز به کنترل آن توسط ژن واکسی اذعان شده است (Bao *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008). برای صفت حداقل چسبندگی فقط دو QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۲ و ۵ شناسایی شد که هیچ یک از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نبودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007, 2010) نیز QTLهایی با آثار اپیستازی برای صفت حداقل

جدول ۳- برآورد QTLهای اپیستاتیک اثرات اپیستازی افزایشی×افزایشی (AA) و اپیستازی×محیط یا افزایشی×افزایشی×محیط (AAE) مکان‌های ژنی شناسایی شده برای صفات کیفیت پخت و خوراک برنج با نرم‌افزار QTLNETWORK در جمعیت RILs به مدت سه سال

Table 3. Estimation of epistatic QTLs, additive×addetive effect (AA) and epistatic×environment or additive×addetive×environment effect (AAE) for evaluated traits with QTL-NETWORK in RILs population for three years

صفت Trait	QTL_i	نشانگرهای مجاور Markers interval	موقعیت QTL	QTL_j	نشانگرهای مجاور Markers interval	موقعیت QTL	ولد	AA	R^2_{aa}	AAE_1	AAE_2	AAE_3	R^2_{aae}
میزان آمیلوز (AC)	*qAC2*	RM213-RM1358	84.5	*qAC7a*	RM6223-RM5055	8	H هاشمی	-0.76	5.61	-	-	-	-
	qAC5	RM164-RM440	28.5	*qAC7b*	RM8006-RM214	49.4	H هاشمی	-0.57	5.69	-	-	-	-
درجه حرارت ژلاتینی شدن (GT)	*qGT1*	RM5423-RM3148	275	*qGT6b*	RM6836-RM5371	122	N نعمت	0.24	3.18	-	-	-	-
حداکثر چسبندگی (PKV)	*qPKV6a*	RM586-RM589	7.8	*qPKV6b*	RM1340-RM3183	141	N نعمت	5.27	1.61	-	-	-	-
	qPKV6c	RM190-W2R	14.8	*qPKV8*	RM223-RM42	13.2	N نعمت	8.47	5.07	-	-	-	-
حداقل چسبندگی (HPV)	*qHPV6*	RM424-RM279	204	*qHPV5*	RM598-RM2585	139	H هاشمی	-11.3	3.55	-	-	-	-
چسبندگی نهایی (CPV)	*qCPV3*	RM5626-RM60	122	*qCPV8*	RM223-RM42	13.2	H هاشمی	-10.42	2.63	-	-	-	-
فروریختگی چسبندگی (BDV)	*qBDV5*	RM598-RM2585	145	*qBDV10*	RM8201-RM5620	115	N نعمت	4.89	3.79	-	-	-	-

ادامه جدول ۳

Table 3 continued

پس‌روی چسبندگی (SBV)	*qSBV5a*	RM289-RM305	93	*qSBV8b*	RM6208-RM3572	53	نعمت N	6.38	5.36	-5.1	4.4	-	1.8
	qSBV5b	RM31-RM598	127	*qSBV6b*	RM527-RM141	170	نعمت N	12.94	8.4	-	-	-	-
	qSBV8a	RM7356-RM223	9.1	*qSBV11b*	RM206-RM1342	40	هاشمی H	-8.69	5.53	-	-	-	-
	qSBV11a	RM1341-RM202	62	*qSBV11c*	RM1812-RM286	109	نعمت N	8.55	4.57	-	-		-
قوام چسبندگی (CSV)	*qCSV11a*	RM206-RM1341	40	*qCSV11c*	RM5599-RM1812	92	هاشمی H	-8.66	2.99	-	-	-	-
	qCSV11b	RM1341-RM202	63	*qCSV11d*	RM1812-RM286	114	نعمت N	13.73	3.57	-	-	-	-
زمان تا حداکثر چسبندگی (PKT)	*qPKT1*	RM3520-RM104	133	*qPKT10*	RM258-RM311	78	هاشمی H	-0.09	3.8	-	-	-	-
درجه حرارت چسبندگی (PT)	*qPT1*	RM1287-RM129	320	*qPT6*	RM276-RM2615	91	نعمت N	0.59	2.16	-	-	-	-
	qPT8	RM3331-RM1235	124	*qPT12*	RM7003-RM7619	39	نعمت N	1.04	5.77	-0.6	0.5		1.46

QTLi: مکان ژنی در جایگاه i، موقعیت QTL : موقعیت مکان ژنی بر حسب فاصله سانتی مورگان از ابتدای هر کروموزوم، والد: آلل‌های والدین در مکان ژنی، QTLj : مکان ژنی در جایگاه j، AA : اثرات متقابل اپیستازی (افزایشی در افزایشی)، R^2_{aa} : تنوع پوشش داده شده توسط اثرات اپیستازی، AAE_1، AAE_2 و AAE_3: به‌ترتیب اثر متقابل اپیستازی با سال‌های اول، دوم و سوم، R^2_{aae} : تنوع پوشش داده شده توسط اثرات متقابل اپیستازی با محیط

QTLi: QTL in i loci. QTL position: position of QTL based on centiMorgan from the beginning of each chromosome. QTLj: QTL in j loci. AA: additive×additive effect. R^2aa: The percentages of the phenotypic variations explained by additive×additive effect. AAE_1, AAE_2 and AAE_3: Additive×additive effect in year 1, 2 and 3 respectivley. R^2_{aae}: The percentages of the phenotypic variations explained by additive×additive×environment interaction effect.

چسبندگی گزارش کردند. دو QTL اصلی با اثر افزایشی روی کروموزوم ۶ برای صفت چسبندگی نهایی شناسایی شد. یکی از آنها (*qCPV6a*) بین دو نشانگر RM190-W2R (جایگاه ژن واکسی) با اثر افزایشی منفی بود و در آن، آلل‌های والد هاشمی، میزان این صفت را ۱۴/۳۱ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۴/۳۲ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول مثبت (۱۱/۲۴) و در سال دوم منفی (۷/۰۶-) و معنی‌دار بود. این اثر متقابل ۲/۴ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. QTL دیگر روی کروموزوم ۶ (*qCPV6b*) در حد فاصل دو نشانگر RM402-RM6836 (پیوسته با جایگاه ژن آلکالین) قرار داشت. اثر افزایشی اصلی در این QTL مثبت بود و آلل‌های والد نعمت ۱۹/۵۵ واحد RVU این صفت را افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۹/۸۱ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. در این جایگاه اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول منفی (۵/۰۵-) و در سال دوم مثبت (۹/۲۳) و معنی‌دار بود. این اثر متقابل ۱/۶۵ درصد از واریانس فنوتیپی را پوشش داد (جدول ۲). با توجه به شناسایی دو QTL یکی در جایگاه ژن واکسی و دیگری در نزدیکی ژن آلکالین، می‌توان گفت که صفت چسبندگی نهایی متاثر از هر دو ژن واکسی و آلکالین است که البته تاثیر ژن واکسی بیشتر از ژن آلکالین است. در برخی از تحقیقات قبلی نیز یک QTL بزرگ اثر در جایگاه ژن واکسی و یک QTL کوچک اثر در جایگاه ژن آلکالین برای کنترل ژنتیکی این صفت گزارش کردند (Bao *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008). دو QTL دارای اثر اپیستازی برای صفت چسبندگی نهایی روی کروموزوم‌های ۳ و ۸ شناسایی شد. هیچ‌کدام از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نبودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007) و ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) QTLهایی با اثرات اپیستازی برای صفت چسبندگی نهایی گزارش کردند.

برای صفت فروریختگی چسبندگی که از تفاوت حداقل و حداکثر چسبندگی به دست آمد، دو QTL اصلی با اثر افزایشی روی کروموزوم ۶ شناسایی شد. یکی (*qBDV6a*) بین دو نشانگر RM314-RM253 با اثر افزایشی مثبت بود و آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را ۴/۰۵ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۱۰/۵۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول مثبت و معنی‌دار (۳/۳۴) شد. این اثر متقابل ۰/۷۷ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. دیگر QTL اصلی شناسایی شده روی کروموزوم ۶ به‌نام *qBDV6b* بین دو نشانگر RM253-RM276 قرار داشت. اثر افزایشی این QTL نیز مثبت بود و آلل‌های والد نعمت صفت فروریختگی چسبندگی را به اندازه ۳/۴۸ واحد RVU افزایش دادند. این QTL مقدار ۱۰/۲۲ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). برخی از محققین نیز یک QTL بزرگ اثر برای این صفت در مکان ژن واکسی روی کروموزوم ۶ گزارش کردند (Bao *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2007) اما برخی دیگر از محققین هیچ QTL روی کروموزوم ۶ برای این صفت شناسایی نکردند (Bao *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2011). فقط دو QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۵ و ۱۰ برای صفت فروریختگی شناسایی شدند. هیچ‌کدام از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نبودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). QTLهایی با اثرات اپیستازی برای صفت فرور یختگی چسبندگی در تحقیقات قبلی روی کروموزوم های مختلف برنج گزارش شده است (Zhang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008).

برای صفت پسروی چسبندگی یک QTL با اثر افزایشی اصلی مثبت روی کروموزوم ۶ (*qSBV6a*) بین دو نشانگر RM4128-RM402 (پیوسته با جایگاه ژن آلکالین) شناسایی شد. آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را ۹/۲۴ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۷/۱۶ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). بائو و همکاران (Bao *et al.*, 2002, 2003) یک QTL روی کروموزوم ۶ برای این صفت گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) یک QTL روی کروموزوم ۶ نزدیک به جایگاه ژن آلکالین برای صفت پسروی چسبندگی گزارش کردند. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2007) نیز یک QTL بزرگ اثر روی

کروموزوم ۶ برای این صفت گزارش کردند. تعداد هشت QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۵، ۸، ۶ و ۱۱ برای صفت پسروی چسبندگی شناسایی شدند، هیچ‌کدام از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نبودند (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007, 2010) QTLهایی با آثار اپیستازی برای صفت پسروی چسبندگی گزارش کردند.

دو QTL اصلی با اثر افزایشی روی کروموزوم ۶ برای صفت قوام چسبندگی شناسایی شد. یکی به‌نام *qCSV6a* بین دو نشانگر RM589-RM190 (در جایگاه ژن واکسی) با اثر افزایشی مثبت قرار داشت به طوری که آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را ۶/۴۱ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۷/۱۶ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). دیگر QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۶ به‌نام *qCSV6b* در حد فاصل دو نشانگر RM4128-RM402 (پیوسته با جایگاه ژن آلکالین) با اثر افزایشی مثبت قرار داشت و آلل‌های والد هاشمی میزان این صفت را ۱۴/۳۱ واحد RVU افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۱۳/۶۳ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در این جایگاه ژنی نیز در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). بائو و همکاران (Bao *et al.*, 2000) دو QTL روی کروموزوم ۶ برای این صفت گزارش کردند. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2007) دو QTL روی کروموزوم ۶ (یکی بزرگ اثر در جایگاه ژن واکسی و دیگری کوچک اثر در جایگاه ژن آلکالین) این صفت گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007, 2008) QTLهایی روی کروموزوم ۶ برای کنترل این صفت گزارش کردند. چهار QTL روی کروموزوم ۱۱ دارای اثر اپیستازی برای صفت قوام چسبندگی بودند، هیچ‌کدام از این QTLها دارای اثر افزایشی اصلی نبودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی برای دو اثر اپیستازی شناسایی شده معنی‌دار نشد (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007) و ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2010) QTLهایی با اثرات اپیستازی برای صفت قوام چسبندگی گزارش کردند.

سه QTL اصلی روی کروموزوم‌های ۵ و ۶ (دو تا) برای زمان تا حداکثر چسبندگی شناسایی شد. یکی از QTLهای روی کروموزوم ۶ به‌نام *qPKT6a* بین دو نشانگر RM190-W2R (در جایگاه ژن واکسی) با اثر افزایشی منفی قرار داشت به‌طوری‌که آلل‌های والد هاشمی میزان این صفت را ۰/۰۹۷ دقیقه افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۱۱/۲۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد. دیگر QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۶ به‌نام *qPKT6b* در حدفاصل دو نشانگر RM276-RM2615 با اثر افزایشی منفی قرار داشت به‌نحوی‌که آلل‌های والد هاشمی میزان این صفت را ۰/۱۴ دقیقه افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۲۰/۱۳ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در این جایگاه نیز در هیچ سالی معنی‌دار نشد. QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۵ برای صفت زمان تا حداکثر چسبندگی به‌نام *qPKT5* بین دو نشانگر RM267-RM289 با اثر افزایشی مثبت قرار داشت و آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را ۰/۰۶۹ دقیقه افزایش دادند. این جایگاه ژنی ۲/۴۸ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در این جایگاه نیز در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۲). در مطالعات قبلی کمتر به این صفت پرداخته شده است و تحقیقات اندکی در خصوص کنترل ژنتیکی این صفت وجود دارد. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2007) QTLهایی روی کروموزوم‌های ۱، ۵ و ۶ برای این صفت گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2007) و ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) دو QTL روی کروموزوم‌های ۲ و ۶ برای کنترل ژنتیکی این صفت گزارش کردند. فقط دو QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۱ و ۱۰ برای صفت زمان تا حداکثر چسبندگی شناسایی شدند. هیچ‌کدام از این دو QTL دارای اثر افزایشی اصلی نبودند و اثر متقابل اپیستازی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2010) QTLهایی با اثرات اپیستازی برای زمان تا حداکثر چسبندگی گزارش کردند.

برای صفت درجه حرارت چسبندگی دو QTL اصلی روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ شناسایی شد. QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۱ به‌نام *qPT1* بین دو نشانگر RM1287-RM129 با اثر افزایشی منفی قرار داشت و در

جدول۴- خوشه های QTL برای صفات مورد بررسی
Table 4. QTL clusters for evaluated traits

کروموزم Chromosome	نشانگرهای مجاور Marker interval	صفات Traits	والد افزایش دهنده صفت Parent increased the trait
6	RM586-RM589	حداکثر چسبندگی (PKV)، حداقل چسبندگی (HPV)	هاشمی (H)، هاشمی (H)
6	RM589-RM190	میزان آمیلوز (AC)، قوام چسبندگی (CSV)	هاشمی (H)، نعمت (N)
6	RM190-W2R	زمان حداکثر چسبندگی (PKT)، چسبندگی نهایی (CPV)	هاشمی (H)، هاشمی (H)
6	RM314-RM253	میزان آمیلوز (AC)، فروریختگی چسبندگی (BDV)	هاشمی (H)، نعمت (N)
6	RM4128-RM402	درجه حرارت ژلاتینی شدن (GT)، پس‌روی چسبندگی (SBV)، قوام چسبندگی (CSV)	هاشمی (H)، نعمت (N)، نعمت (N)
6	RM276-RM2615	زمان حداکثر چسبندگی (PKV)، درجه حرارت چسبندگی (PT)	هاشمی (H)، هاشمی (H)

آن آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را ۰/۸۹ درجه سانتی‌گراد کاهش دادند. این جایگاه ژنی ۵/۳۸ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در هیچ سالی معنی‌دار نشد. QTL کروموزوم ۶ (*qPT6*) با اثر افزایشی منفی بین دو نشانگر RM276-RM2615 قرار داشت. آلل‌های والد نعمت میزان این صفت را۰/۸۰ درجه سانتی‌گراد کاهش دادند. این جایگاه ژنی۳/۵ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را پوشش داد. اثر متقابل افزایشی×محیط در سال اول و دوم مثبت و معنی‌دار بود (به‌ترتیب ۰/۹۵ و ۰/۶۵). همچنین این دو اثر متقابل ۳/۲ درصد از واریانس فنوتیپی را پوشش دادند (جدول ۲). در مورد صفت درجه حرارت چسبندگی نیز همانند صفت مدت زمان تا رسیدن به حداکثر چسبندگی تحقیقات اندکی انجام شده است. وانگ و همکاران (Wang *et al.*, 2007) QTLهایی روی کروموزوم‌های ۳، ۶ و ۸ برای این صفت گزارش کردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2008) با بررسی این صفت در یک جمعیت F2 هیچ QTLی برای این صفت شناسایی و گزارش نکردند. ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2010) دو QTL روی کروموزوم‌های ۵ و ۶ برای این صفت شناسایی و گزارش کردند. تعداد چهار QTL دارای اثر اپیستازی روی کروموزوم‌های ۱، ۶، ۸ و ۱۲ برای صفت درجه حرارت چسبندگی شناسایی شدند. QTLهای روی کروموزوم‌های ۱ و ۶ دارای اثر افزایشی اصلی نیز بودند و اثر متقابل اپیستازی در محیط معنی‌دار نبود ولی اثر اپیستازی شناسایی شده بین دو QTL روی کروموزوم‌های ۶ و ۱۲ دارای اثر متقابل اپیستازی در محیط معنی‌دار در سال‌های اول و دوم (به‌ترتیب ۰/۶- و ۰/۵) بود. (جدول ۳). ژنگ و همکاران (Zhang *et al.*, 2010) QTLهایی با اثرات اپیستازی برای درجه حرارت چسبندگی گزارش کردند.

شش خوشه QTL برای ۱۰ صفت مورد بررسی شناسایی شد که تمامی این خوشه‌های QTL روی کروموزوم ۶ قرار داشتند (جدول ۴). سه تا از این خوشه‌های QTL در مکان ژن واکسی یا در نزدیکی این مکان ژنی قرار داشتند. خوشه اول بین دو نشانگر RM586-RM589 (پیوسته با جایگاه ژن واکسی) قرار داشت این مکان ژنی دو صفت حداکثر و حداقل چسبندگی را کنترل می‌کرد، آلل‌های والد هاشمی در این مکان ژنی میزان هر دو صفت را افزایش دادند. دیگر مکان ژنی روی کروموزوم ۶ بین دو نشانگر RM589-RM190 (جایگاه ژن واکسی) صفات میزان آمیلوز و قوام چسبندگی را کنترل می‌کرد و آلل‌های والد هاشمی میزان آمیلوز و آلل‌های والد نعمت میزان صفت قوام چسبندگی را افزایش دادند. مکان ژنی دیگری روی کروموزوم ۶ بین دو نشانگر RM190-W2R (جایگاه ژن واکسی) صفات مدت زمان تا حداکثر چسبندگی و چسبندگی نهایی را کنترل می‌کرد. در این مکان ژنی نیز آلل‌های والد هاشمی میزان هر دو صفت را افزایش دادند. دیگر مکان ژنی روی کروموزوم ۶ بین دو نشانگر RM314-RM253 دو صفت میزان آمیلوز و فروریختگی چسبندگی را کنترل می‌کند در این مکان ژنی آلل‌های والد هاشمی میزان آمیلوز و آلل‌های والد

نعمت میزان فروریختگی چسبندگی را افزایش دادند. مکان ژنی بین دو نشانگر RM4128-RM402 (پیوسته با جایگاه ژن آلکالین) سه صفت درجه حرارت ژلاتینی شدن، پس‌روی چسبندگی و قوام چسبندگی را کنترل می‌کرد آلل‌های والد هاشمی درجه حرارت ژلاتینی شدن و آلل‌های والد نعمت صفات قوام چسبندگی و پس‌روی چسبندگی را افزایش دادند. مکان ژنی بین دو نشانگر RM276-RM2615 دو صفت مدت زمان تا حداکثر چسبندگی و درجه حرارت چسبندگی را کنترل می‌کرد. در این مکان ژنی آلل‌های والد هاشمی هر دو صفت مدت زمان تا حداکثر چسبندگی و درجه حرارت چسبندگی را افزایش دادند. در اغلب تحقیقات قبلی خوشه‌های QTL روی کروموزوم ۶ خصوصا در دو جایگاه ژن واکسی و آلکالین برای کنترل صفات کیفیت پخت و خوراک برنج شناسایی و معرفی شده‌اند (Bao *et al.*, 1999; Bao *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2012). با توجه به معنی‌دار نشدن اثر سال در اغلب QTLهای اصلی بزرگ اثر شناسایی شده برای صفات مختلف مورد بررسی در این پژوهش نشان از پایداری این QTLها داشته و می‌توان با اعتماد بیشتری به بررسی دقیق‌تر و ریزمکان‌یابی این QTLها پرداخت تا بتوان بعد از تائید نشانگرهای همبسته با این QTLها از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی انتخاب به کمک نشانگر در جهت بهبود کیفیت پخت و خوراک ارقام و لاین های جدید استفاده کرد.

References

Allahgholipour, M., Ali, A. J., Alinia, F., Nagamine, T. and Kojima, Y. 2006. Relationship between rice grain amylose and pasting properties for breeding better quality rice varieties. **Plant Breeding** 125: 357-362.

Allahgholipour, M., Rabiei, B., Ebadi, A. A., Hosseini, M. and Yekta, M. 2010. Starch viscosity properties: New criteria for assessment of cooking quality of rice (*Oryza sativa* L.) cultivatrs. **Iranian Journal of Crop Sciences** 12: 140-151 (In Persian).

Aluko, G., Martinez, C., Tohme, J., Castano, C., Bergman, C. and Oard, J. H. 2004. QTL mapping of grain quality traits from the interspecific cross *Oryza sativa* × *O. glaberrima*. **Theoretical and Applied Genetics** 109: 630–639.

Ando, I., Sato, H., Aoki, N., Suzuki, Y., Hirabayashi, H., Kuroki, M., Shimizu, H., Ando, T. and Takeuchi, Y. 2010. Genetic analysis of the low-amylose characteristics of rice cultivars Oborozuki and Hokkai-PL9. **Breeding Science** 60: 187–194.

Ayres, N. M., Mclung, A. M., Larkin, P. D., Bligh, H. F. J., Jones, C. A. and Park, W. D. 1997. Microsatellites and single nucleotid polymorphism differentiate apparent amylose classes in an extended pedigree of US rice germplasm. **Theoretical and Applied Genetics** 94: 773- 781.

Bao, J. S. and Xia, Y. W. 1999. Genetic control of paste viscosity characteristics in indica rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics** 1120-1124.

Bao, J. S., He, P., Xia, Y. W., Chen, Y. and Zhu, L. H. 1999. Starch RVA profile parameters of rice are mainly controlled by *Wx* gene. **Chinese Science Bulletin** 44: 2047-2051.

Bao, J. S., Zheng, X. W., Xia, Y. W., He, P., Shu, Q. Y., Lu, X., Chen, Y. and Zhu, L. H. 2000. QTL mapping for the paste viscosity characteristics in rice (*Oryza sativa* L.). **Theoretical and Applied Genetics** 100: 280-284.

Bao, J. S., Sun, M. and Corke, H. 2002. Analysis of genetic behaviour of some starch properties in indica rice (*Oryza sativa* L.) thermal properties gel texture swelling volume. **Theoretical and Applied Genetics** 104: 408–413.

Bao, J. S., Corke ,H., He, P. and Zhu, L. H. 2003. Analysis of quantitative trait loci for starch properties of rice based on an RIL population. **Acta Botanica Sinica** 45: 986-994.

Hosseini Chaleshtari, M., Houshmand, S., Mohammadi, Sh., Tarang, A., Khoddambashi, M. and Rahim Soroush, H.. 2012. Mapping quantitative trait loci for plant height, heading time, growth duration and grain yield in two advanced back cross populations of rice. **Iranian Journal of Crop Sciences** 14 (3): 235-249. (In Persian).

He, Y., Han, Y., Jiang, L., Xu, C., Lu, J. and Xu, M. 2006. Functional analysis of starch-synthesis genes in determining rice eating and cooking qualities. **Molecular Breeding** 18: 277–290.

Jiang, H. W., Dian, W. M., Liu, F. Y. and Wu, P. 2004. Molecular cloning and expression analysis of three genes encoding starch synthase II in rice. **Planta** 218: 1062–1070.

Juliano, B. 1971. A simplified assay for milled rice amylase. **Cereal Science Today** 16: 334-338.

Kwon, S. W., Cho, Y. C., Lee, J. H., Suh, J. P., Kim, J. J., Kim, M. K., Choi, I. S., Hwang, H. G., Koh, H. J. and Kim Y. G. 2011. Identification of quantitative trait loci associated with rice eating quality traits using a population of recombinant inbred lines derived from a cross between two temperate japonica cultivars. **Molecular Cells** 31: 437-45.

Li, J., Zhang, W., Wu, H., Guo, T., Liu, X., Wan, X., Jin, J., Hanh, T. T. T., Thoa, N. T. N., Chen, M., Liu, S., Chen, L., Liu, X., Wang, J., Zhai, H. and Wan, J. 2011. Fine mapping of stable QTLs related to eating quality in rice (*Oryza sativa* L.) by CSSLs harboring small target chromosomal segments. **Breeding Science** 61: 338–346.

Lincoln, S., Daly, M. and Lander, E. 1992. Constructing genetics maps with MAPMAKER/EXP 3.0. Whitehead Institute Technical Report, Whitehead Institute, Cambridge.

Little, R. R., Hilder, G. B., Dawson, E. H. and Elsie, H. 1958. Differential effect of dilute alkali on 25 varieties of milled white rice. **Cereal Chemistry** 35: 111-126.

Liu, X., Wan, X., Ma, X. and Wan, J. 2011. Dissecting the genetic basis for the effect of rice chalkiness amylose content protein content and rapid viscosity analyzer profile characteristics on the eating quality of cooked rice using the chromosome segment substitution line population across eight environments. **Genome** 54: 64-80.

Lou, J., Chen, L., Yue, G., Lou, Q., Mei, H., Xiong, L. and Luo, L. 2009. QTL mapping of grain quality traits in rice. **Journal of Cereal Science** 50: 145-151.

McCouch, S. R., Teytelman, L., Xu, Y. B., Lobos, K. B., Clare, K., Walton, M., Fu, B., Maghirang, R., Li, Z. K., Xing, Y. Z., Zhang, Q. F., Kono, I., Yano, M., Fjellstrom, R., DeClerck, G., Schneider, D., Cartinhour, S., Ware, D. and Stein, L. 2002. Development and mapping of 2240 new SSR markers for rice (*Oryza sativa* L.). **DNA Research** 9: 199-207.

Murray, M. G. and Thompson, W. F. 1980. Rapid isolation of high molecular weight plant. **DNA Nucleic Acids Research** 8: 4321-4325.

Sabouri, A., Rabiei, B., Toorchi, M., Aharizad, S. and Moumeni, A. 2012. Mapping quantitative trait loci (QTL) associated with cooking quality in rice (*Oryza sativa* L.). **Australian Journal of Crop Science** 6: 808-814.

Sabouri, H. 2009. QTL detection of rice grain quality traits by microsatellite markers using an indica rice (*Oryza sativa* L.) combination. **Journal of Genetics** 88: 81-85.

Sun, S. Y., Wei, H. and Lin, H. X. 2006. Identification of QTLs for cooking and eating quality of rice grain. **Rice Science** 13: 161-169.

Tan, Y. F., Li, J. X., Yu, S. B., Xing, Y. Z., Xu, C. G. and Zhang, Q. F. 1999. The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63. **Theoretical and Applied Genetics** 99: 642–648.

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

Teng, B., Zeng, R., Wang, Y., Liu, Z., Zhang, Z., Zhu, H., Ding, S., Li, W. and Zhang, G. 2012. Detection of allelic variation at the Wx locus with single-segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.). **Molecular Breeding** 30: 583-595.

Traore, K., McClung, A. M., Chen, M. H. and Fjellstrom, R. 2011. Inheritance of flour paste viscosity is associated with a rice *Waxy* gene exon 10 SNP marker. **Cereal Science** 53: 37-44.

Umemoto, T., Yano, M., Satoh, H., Shomura, A. and Nakamura, Y. 2002. Mapping of a gene responsible for the difference in rice varieties. **Theoretical and Applied Genetics** 104: 1–8.

Wang, Z. Y., Zheng, F. Q., Shen, G. Z., Gao, J. P., Snustad, D. P., Li, M. G., Zhang, J. L. and Hong, M. M. 1995. The amylase content in rice endosperm is related to the post-transcriptional regulation of the *waxy* gene. **Plant Journal** 7: 613-622.

Wang, L. Q., Liu, W. J., Xu, Y., He, Y. Q., Luo, L. J., Xing, Y. Z., Xu, C. G. and Zhang, Q. 2007. Genetic basis of 17 traits and viscosity parameters characterizing the eating and cooking quality of rice grain. **Theoretical and Applied Genetics** 115: 463-76.

Yang, J., Hu, C., Hu, H., Yu, R., Xia, Z., Ye, X. and Zhu, J. 2008. QTL/Network: mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. **Bioinformatics** 5: 721–723.

Yousaf, M. 1992. Study on some physicochemical characteristics affecting the cooking and eating qualities of some Pakistani rice varieties. M.Sc. Dissertation, University of Agriculture, Faisalabad, Pakistan.

Zhang, Q., Zhang, Y., Zhu, Z., Zhao, L., Zhao, Q., Xu, L. and Wang, C. 2007. Analysis of inheritance and QTLs of rice starch viscosity (RVA profile) characteristics. **Chinese Journal of Rice Science** 21: 591-598.

Zhang, Q. F., Zhang, Y. D., Zhu, Z., Zhao, L., Zhao, Q. Y., Xu, L. and Wang, C. L. 2008. Inheritance analysis and QTL mapping of rice starch viscosity (Rapid Visco Analyzer profile) characteristics. **Rice Science** 15: 186–194.

Zhang, Y., Jiang, L., Liu, X., Chen, L., Zhai, H. and Wan, J. 2010. Analysis of QTLs for starch RVA profile properties in the superior rice cultivar Koshihikari [J]. **Chinese Journal of Rice Science** 24: 137-144.

Mapping main and epistatic effects and environmental interactions of QTLs for cooking and eating quality traits of rice in a recombinant inbred lines population

Ali Akbar Ebadi[1*], Ezatollah Farshadfar[2] and Babak Rabiei[3]

1. Ph. D. Student, Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Razi University, Kermanshah, and Staff Member of Rice Research Institute of Iran (RRII), Rasht, 2. Prof., Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Razi University, Kermanshah, 3. Assoc. Prof., Dept. of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht

(Received: December 9, 2012- Accepted: April 22, 2013)

Abstract

Amylose content (AC), gelatinazation temperature (GT) and viscosity profile (from the rapid visco analazer curve) are primary indices for evaluating eating and cooking qualities of rice grain. The main objective of this research was to characterize the genetic parameters including main-effect quantitative trait loci (QTLs), epistatic QTLs and QTL-by-environment interactions (QEs) that are involved in the control of these traits. The experimental data were collected from a recombinant inbred lines (RILs) population derived from a cross between two Iranian varieties, Hashemi and Nemat during three years (2009-2011). A genetic linkage map consisting of 171 microsatellite markers was constructed and QTL analysis performed using QTLNETWORK 1.2 resolved the genetic components into main-effect QTLs, epistatic QTLs and QEs. The analysis detected a total of 18 main-effect QTLs for the ten traits, most of them were on chromosome 6. QEs interaction were significant in seven main-effect QTLs and R^2_{ae} ranged from 0.09 to 8.14% for each trait. Seventeen digenic interactions involving 34 loci were detected for the ten traits, and two pairs of epistatic QTLs were involved in QEs. Six QTL clusters were detected on chromosome 6 that three of them corresponding to the *Wx* locus and one of them corresponding to the *Alk* locus. Results of current research showed that some of cooking and eating quality traits are controlled by two regions on chromosome 6, *Wx* and *Alk* loci regions. The markers linked to these two genes can be used for marker assisted selection in breeding programmes.

Keywords: Amylose content, Epistatic QTL, Main-effect QTL, Microsatellite marker, Rice starch viscosity

*Corresponding author: ebady_al@yahoo.com