

مکان‌یابی QTL‌های غلظت و محتوای فسفر در بخش هوایی جو

سمیرا خدایی^۱، سید ابوالقاسم محمدی^{۲*} و بهزاد صادق زاده^۳

۱- دانش آموخته کارشناسی ارشد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز

۲- استاد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز

۳- استادیار، موسسه تحقیقات دیم کشور، مراغه

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۱۲/۱۵ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۰۳/۰۵)

چکیده

فسفر یکی از عناصر پرمصرف مهم است که در فرآیندهای مختلف فیزیولوژیکی و متابولیکی، نقش عمده‌ای در تولید و انتقال انرژی دارد. برای مکان‌یابی QTL‌های صفات مرتبط با تجمع فسفر در بخش هوایی جو، ۱۴۸ لاین هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی ارقام Sahara3771 و Clipper در شرایط گلخانه‌ای ارزیابی و غلظت و محتوای فسفر در مرحله پنج‌برگی و رسیدگی اندازه‌گیری شدند. تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین لاین‌ها از نظر صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌دار وجود داشت و برای کلیه صفات تفکیک متجاوز مشاهده شد. تجزیه QTL بر اساس مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و نقشه پیوستگی جمعیت مشتمل بر ۲۴۶ نشانگر SSR، EST-SSR، ۲۳۸ نشانگر RFLP، ۲۶ نشانگر رتروترانسپوزونی IRAP و REMAP و یک نشانگر مورفولوژیک با پوشش ۱۰۹۹/۰۹ سانتی‌مورگان از ژنوم جو و با متوسط فاصله بین دو نشانگر مجاور برابر ۲/۱۵ سانتی‌مورگان انجام و در مجموع سیزده QTL برای غلظت و محتوای فسفر در مراحل پنج‌برگی و رسیدگی شناسایی شد. برای غلظت و محتوای فسفر در مرحله پنج‌برگی، به ترتیب سه و دو QTL مکان‌یابی گردید از چهار QTL شناسایی شده برای غلظت فسفر در مرحله رسیدگی، سه و یک QTL به ترتیب دارای اثر افزایشی مثبت و منفی بودند. برای محتوای فسفر تک‌بوته در مرحله رسیدگی نیز چهار QTL با مجموع تبیین فنوتیپی ۶۰ درصد مکان‌یابی گردید. از سیزده QTL شناسایی شده، تعداد ده QTL دارای اثر افزایشی مثبت بودند که نشان‌دهنده نقش آل‌های والد Clipper در این جایگاه‌ها در افزایش ارزش صفات مربوطه در نتاج است. در این مطالعه، یک QTL مشترک برای صفات مورد مطالعه شناسایی شد که ممکن است ناشی از پیوستگی ژنی و یا اثر پلیوتروپیک باشد.

واژگان کلیدی: جو، فسفر، مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب، نشانگر رتروترانسپوزونی

* نویسنده مسئول، آدرس پست الکترونیکی: mohammadi@tabrizu.ac.ir

مقدمه

جو از قدیمی‌ترین گیاهان زراعی می‌باشد که به علت سازگاری وسیع اکولوژیکی، تحمل شرایط نامساعد محیطی و تطابق با محیط، در بسیاری از نقاط جهان کشت می‌شود (Martin et al., 1976).

فسفر از عناصر غذایی ضروری و پرمصرف مورد نیاز گیاهان است و مهم‌ترین نقش آن در فرآیند تولید و انتقال انرژی می‌باشد (Raghothama, 1999). با وجود اینکه ممکن است میزان فسفر در خاک بالا باشد ولی بخش قابل ملاحظه‌ای از فسفر به فرم ترکیبات نامحلول در خاک بوده که غیرقابل استفاده برای گیاه می‌باشد (Holford, 1997) و یا ممکن است خارج از محیط ریزوسفر ریشه گیاه قرار داشته باشد (Schachtman et al., 1998). در خاک‌های حاصلخیز، فسفر قابل جذب توسط گیاه به ندرت از ۱۰ میکرو مولار فراتر می‌رود و در بسیاری از خاک‌ها، غلظت فسفر قابل دسترس حدوداً ۲ میکرومولار است (Bielecki, 1973). به همین دلیل کمبود جهانی فسفر در خاک‌ها طی چند دهه اخیر به عنوان محدودیت بسیار جدی در تولیدات گیاهان محسوب می‌شود (Su et al., 2006; Lynch, 2007).

یکی از راهکارهای غلبه بر کمبود فسفر، تولید گیاهانی با کارایی بالای جذب این عنصر است. لازمه تولید چنین گیاهانی شناسایی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات مرتبط با کارایی جذب می‌باشد (Fageria et al., 2008). مطالعات محدودی در رابطه با مکان‌یابی ژن‌های مرتبط با میزان و جذب فسفر در غلات به خصوص جو انجام شده است. دای و همکاران (Dai et al., 2011) در یک جمعیت متشکل از ۱۱۷ لاین هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی رقم شش ردیفه Yerang و دو ردیفه Franklin، در شرایط محیطی مختلف، یک QTL بزرگ اثر روی کروموزوم ۵H مرتبط با فعالیت فیتاز با میزان تبیین فنوتیپی ۴۷-۳۰ درصد شناسایی کردند. سو و همکاران (Su et al., 2009) نیز با استفاده از این جمعیت، هفت و شش QTL به ترتیب برای کارایی جذب و مصرف فسفر

مکان‌یابی کردند که این QTL‌های مربوط به کارایی جذب فسفر با QTL‌های شناسایی شده برای صفات زراعی مشابهت داشتند. ویسو و همکاران (Wissuwa et al., 1998) نیز در یک جمعیت حاصل از تلاقی برنج ژاپونیکای حساس به کمبود فسفر به نام Nipponbare و رقم ایندیقای Kasalath مقاوم به کمبود فسفر، ۳، ۴ و ۳ QTL به ترتیب برای وزن خشک ریشه، جذب فسفر و کارایی مصرف فسفر در شرایط کمبود این عنصر شناسایی کردند. کلیه این QTL‌ها روی کروموزوم ۱۲ قرار داشتند. جمعیت متشکل از ۱۵۰ لاین هاپلوئید مضاعف شده حاصل از تلاقی رقم Lovrin10 به عنوان والد مقاوم به کمبود فسفر و گندم بهاره چینی به عنوان والد حساس به کمبود فسفر، در مجموع ۳۹ QTL برای تعداد پنجه، کارایی جذب فسفر توسط ساقه در شرایط کمبود فسفر و سمیت آن و کارایی مصرف فسفر شناسایی شد که ۸ مورد آن QTL بزرگ اثر بودند (Su et al., 2006). هو و همکاران (Hu et al., 2001)، با استفاده از ۸۴ لاین‌های اینبرد نوترکیب (RIL) حاصل از تلاقی ارقام برنج IR20، مقاوم به کمبود فسفر و IR55178-3B-9-3، حساس به کمبود فسفر، سه QTL در رابطه با فعالیت اسید فسفاتاز در شرایط کمبود فسفر به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱، ۶ و ۱۲ شناسایی کردند.

پژوهش حاضر با هدف شناسایی QTL‌های مرتبط با کارایی جذب فسفر براساس میزان و غلظت فسفر در بخش هوایی جو در مراحل گیاهچه‌ای و رسیدگی در جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف، انجام شد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی

مواد گیاهی مورد استفاده شامل ۱۴۸ لاین هاپلوئید مضاعف جو، حاصل از تلاقی ارقام Sahara3771 و Clipper بود. رقم Clipper، بهاره و دو ردیفه است که به عنوان یک رقم تجاری در استرالیا از سال ۱۹۶۸ تا ۱۹۸۰ کشت می‌شد. رقم Sahara3771، بومی الجزایر، دارای تیپ رشدی پاییزه و شش ردیفه است که کارایی جذب

بوته، پس از جداسازی سنبله‌ها، مانند مرحله پنج برگ‌گی صورت گرفت. پس از آزمون مفروضات تجزیه واریانس، داده‌ها بر اساس مدل آماری طرح کاملاً تصادفی تجزیه شدند.

تجزیه پیوستگی و تجزیه QTL

برای اشیاع نقشه پیوستگی جمعیت مشتمل بر ۲۴۶ نشانگر SSR و EST-SSR، ۲۳۸ نشانگر RFLP و یک نشانگر مورفولوژیک (ژن کنترل کننده دو ردیفه و شش ردیفه بودن) (Ebadi, 2013) از نشانگرهای رتروترانسپوزونی IRAP و REMAP استفاده شد. قبل از تجزیه پیوستگی، انحراف از تفرق نشانگرها براساس نسبت مندلی ۱:۱ برای جمعیت هاپلوئید مضاعف آزمون شد. تجزیه پیوستگی با استفاده از نرم افزار Mapdisto (Lorix, 2012) با فرض $LOD \geq 3$ و حداکثر فاصله ۵۰ سانتی‌مورگان انجام شد. برای شناسایی QTLها از نرم‌افزار QTL Carthographer 2.5 (Wang et al., 2005) با فرض $LOD \geq 3$ استفاده گردید.

نتایج و بحث

توزیع فنوتیپی صفات مورد مطالعه در جمعیت

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین لاین‌ها از نظر محتوای فسفر در مرحله پنج برگ‌گی و غلظت و محتوای فسفر در مرحله رسیدگی جز غلظت فسفر در مرحله پنج برگ‌گی اختلاف معنی‌داری وجود داشت (داده‌ها نشان داده نشده است). شکل ۱ توزیع فنوتیپی صفات مورد مطالعه را در لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو نشان می‌دهد.

دامنه غلظت فسفر در مرحله پنج برگ‌گی، از ۰/۳۵ تا ۰/۶۰ درصد با میانگین ۰/۵۰ در جمعیت متغیر بود. والدین Clipper و Sahara3771 به ترتیب دارای ۰/۴۹ و ۰/۵۰ درصد بودند و تفاوت معنی‌داری نداشتند ولی تفکیک متجاوز در جمعیت برای غلظت فسفر مشاهده شد. محدوده محتوای فسفر تک بوته در مرحله پنج برگ‌گی در افراد جمعیت بین ۰/۹۲ تا ۱/۶۷ با میانگین برابر با ۱/۲۵ میلی‌گرم متغیر بود. محتوای فسفر در Clipper، ۱/۱۸ و در Sahara3771، ۱/۱۳ میلی‌گرم بدست آمد

فسفر بالا نسبت به رقم Clipper دارد. جمعیت حاضر در دانشگاه آدلاید تهیه و توسط دانشگاه استرالیای غربی در اختیار قطب علمی اصلاح مولکولی غلات دانشگاه تبریز قرار داده شده است.

ارزیابی فنوتیپی

ارزیابی فنوتیپی در گلخانه در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. بدین ترتیب که بذور جمعیت و والدین در گلدان‌هایی با ابعاد $200 \times 70 \times 70$ میلی‌متر و حاوی ۱/۵ کیلوگرم خاک شنی بسیار فقیر از لحاظ مواد غذایی با مشخصات $pH = 6.1$ ، $1/2$ درصد مواد آلی، $3/3$ میلی‌گرم فسفر در کیلوگرم، $0/04$ میلی‌گرم روی در کیلوگرم کشت گردید. برای رشد عادی گیاهان تا رسیدگی کامل مواد غذایی لازم شامل $KH_2PO_4=9$ ، $MgSO_4.7H_2O=21$ ، $CaCl_2.2H_2O=147$ ، $K_2SO_4=145$ ، $H_3BO_3=0/7$ ، $MnSO_4.H_2O=15$ ، $CuSO_4.5H_2O=2$ ، $Na_2MoO_4.2H_2O=0/2$ ، $NH_4NO_3=93$ به همراه $ZnSO_4.7H_2O=0/8$ (میلی‌گرم در کیلوگرم) به خاک اضافی شد. ازت مورد نیاز گیاهان هر دو هفته یک بار تأمین گردید. برای کاهش تأثیر میکروکلیمایی داخل گلخانه، محل گلدان‌ها هر روز به صورت تصادفی تغییر داده شد. آبیاری گلدان‌ها هر روز تا سقف ۹۰ درصد ظرفیت مزرعه‌ای پس از وزن کردن یک به یک گلدان‌ها با آب دیونیزه تأمین شد. برای اندازه‌گیری غلظت P در مرحله پنج برگ‌گی، تعداد چهار بوته از هر گلدان برداشت و پس از شستشو با آب دیونیزه و سپس با آب دوبار دیونیزه شده، در آون در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت خشک شد. بعد از وزن کردن، نمونه‌ها پودر شدند و ۰/۵ گرم از هر نمونه در دمای ۵۵۰ درجه سانتی‌گراد در کوره به مدت ۱۴ ساعت به خاکستر تبدیل شد. خاکستر حاصل از هر ژنوتیپ در ۱۰ میلی‌لیتر اسید کلریدریک ($v/v=30\%$) به مدت ۳۰ دقیقه حل گردید. محلول حاصل بعد از ته‌نشینی مواد ریز معلق (بعد از یک روز) توسط دستگاه ICP-MS برای تعیین میزان عناصر قرائت شد. اندازه‌گیری غلظت P در مرحله رسیدگی کامل روی سه

bcd808b و GBM1363، ۱۴ درصد از تغییرات فنوتیپی را تبیین کرد. دومین QTL با تبیین ۸ درصد از واریانس فنوتیپی بین نشانگرهای Bmag0022 و GBM1483 قرار داشت. هردو QTL دارای اثر افزایشی مثبت بودند، که نشان دهنده نقش آلل والد Clipper در افزایش میزان فسفر تک بوته در نتاج است. این QTLها، در مجموع ۲۲ درصد از تغییرات محتوای فسفر تک بوته در مرحله پنج برگی را تبیین می‌کنند. شی و همکاران (Shi et al., 2008) در گندم، شش QTL برای محتوای فسفر دانه در کروموزوم‌های ۲A، ۲B، ۲D، ۳A، ۳D و ۴A مکان‌یابی کردند که ۱/۱۴-۳/۶ درصد از واریانس صفت را تبیین نمودند. QTL‌های واقع در کروموزوم‌های ۲D و ۳A به ترتیب با تبیین فنوتیپی ۱/۱۴ و ۶/۱۳ درصد بیشترین تأثیر را روی محتوای فسفر داشتند.

برای غلظت فسفر در مرحله رسیدگی، چهار QTL مکان-یابی شد که دو، یک و یک QTL به ترتیب در گروه‌های پیوستگی ۲H، ۳H و ۵H قرار داشتند (جدول ۱، شکل ۲). چهار QTL در مجموع ۳۰ درصد از تغییرات فنوتیپی غلظت فسفر در مرحله رسیدگی جو را تبیین کردند. سه و یک QTL به ترتیب دارای اثر افزایشی مثبت و منفی بودند که نشان دهنده توارث آلل‌های مطلوب در این جایگاه‌ها از والد Clipper به نتاج بود.

در جمعیت هاپلوئید مضاعف گندم، سو و همکاران (Su et al., 2006) برای کارآیی مصرف فسفر در شرایط کمبود فسفر، چهار QTL بزرگ اثر مکان‌یابی کردند. QTL بین نشانگرهای Xgdm68 و Xgwm156 در کروموزوم ۵A با تبیین فنوتیپی ۹/۲۲ درصد بزرگ‌اثرترین QTL شناسایی شد.

چهار QTL برای محتوای فسفر تک بوته در مرحله رسیدگی روی کروموزوم‌های ۲H، ۳H و ۴H مکان‌یابی گردید (جدول ۱).

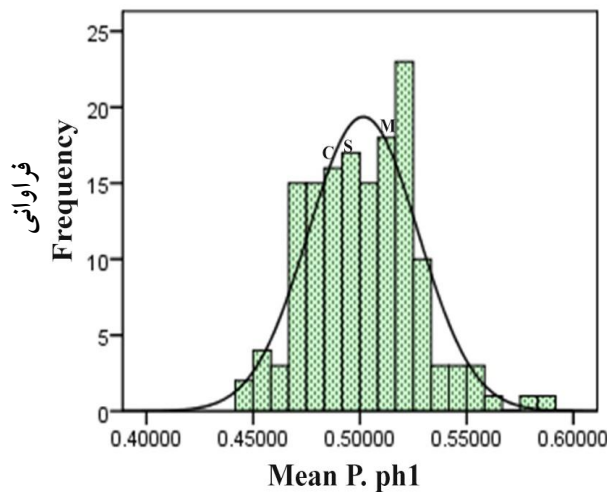
(LSD_{0.05} = ۰/۱۸۳۲). غلظت فسفر در مرحله رسیدگی، دارای دامنه ۰/۱۹ تا ۰/۴۸ درصد بود. Clipper و Sahara3771، به ترتیب با میانگین ۰/۲۸ و ۰/۲۱ درصد از نظر این صفت، اختلاف معنی‌دار داشتند (LSD_{0.05} = ۰/۰۰۵). محدوده محتوای فسفر تک بوته در مرحله رسیدگی از ۰/۱۷ تا ۰/۵۹ میلی‌گرم متغیر بود. میانگین محتوای فسفر تک بوته جمعیت در مرحله رسیدگی برابر ۰/۳۴ در Clipper، ۰/۳۵ و در Sahara3771، ۰/۲۳ بدست آمد که نشان داد والد Clipper محتوای تک بوته بیشتری نسبت به Sahara3771 و نیز میانگین جمعیت دارد. اختلاف میانگین والدین از نظر این صفت نیز معنی‌دار بود (LSD_{0.05} = ۰/۱۱).

تجزیه پیوستگی و تجزیه QTL

از ۹۵ نشانگر رتروترانسپوزونی، ۱۲ IRAP و ۲۴ REMAP از نسبت مندلی ۱:۱ تبعیت کردند و در مجموع ۲۶ نشانگر به گروه‌های پیوستگی منتسب گردید و ۱۰ نشانگر در هیچ گروه پیوستگی قرار نگرفتند.

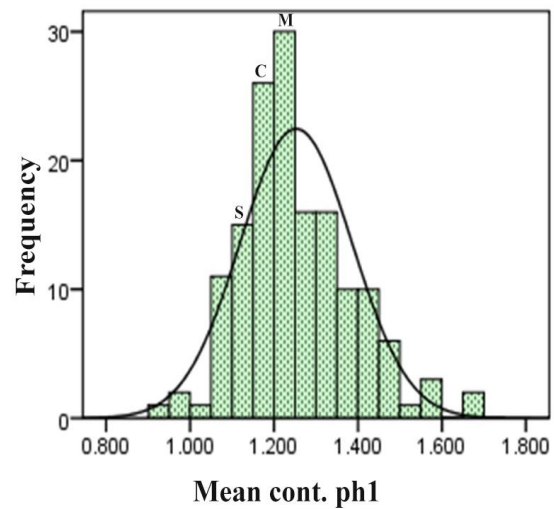
برای غلظت فسفر در مرحله پنج برگی، سه QTL شناسایی شد که دو و یک QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۵H و ۶H قرار داشتند. این QTLها در مجموع ۲۶ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را تبیین کردند. QTL واقع در بین نشانگرهای wg181 و wg564 روی کروموزوم ۵H با ۱۲ درصد تبیین واریانس فنوتیپی، بیشترین اثر را بین QTL‌های مکان‌یابی شده داشت.

کجر و جنسن (Kjaer and Jensen, 1995)، برای غلظت فسفر در کاه جو، یک QTL بزرگ اثر در کروموزوم ۵H با تبیین فنوتیپی ۲۸ درصدی شناسایی کردند. با توجه به نتیجه مذکور، QTL شناسایی شده در کروموزوم ۵H، یک QTL بزرگ اثر بوده و نقش موثری را در افزایش غلظت فسفر در مرحله پنج برگی در گیاه جو دارد. دو QTL در کروموزوم ۲H برای محتوای فسفر تک بوته در مرحله پنج برگی شناسایی شد. اولین QTL بین نشانگرهای



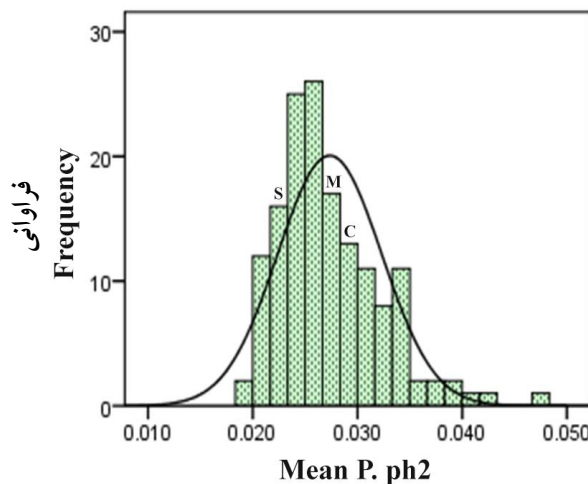
غلظت فسفر در مرحله ۵ برگی

Phosphorus concentration at five-leaf stage



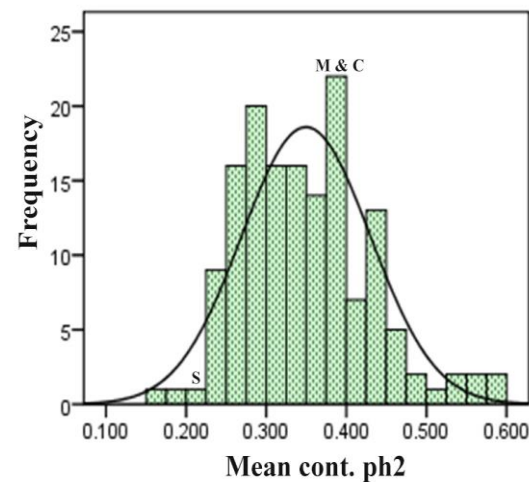
محتوای فسفر در مرحله ۵ برگی

Phosphorus content at five-leaf stage



غلظت فسفر در مرحله رسیدگی (درصد)

Phosphorus concentration at maturity stage (percent)



محتوای فسفر تک بوته در مرحله رسیدگی (میلی گرم)

Phosphorus content (plant⁻¹) at maturity stage (mg)

شکل ۱- توزیع فنوتیپی صفات گیاهی در لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو حاصل از تلاقی ارقام Clipper و

Sahara3771. M: میانگین جمعیت؛ S: میانگین Sahara3771؛ C: میانگین Clipper

Figure 1. Phenotypic distribution of plant characteristics in barley double haploid lines derived from the Clipper and Sahara3771 cultivars cross. M: population mean, S: Sahara3771 mean and CL: Clipper mean

QTL‌های مشترک برای صفات مورد مطالعه

در این بررسی، در مجموع سیزده QTL برای صفات مورد مطالعه شناسایی شد که مکان کروموزومی برخی از این QTL‌ها مشترک بود. این امر احتمالاً به دلیل پیوستگی ژنتیکی و یا اثر پلیوتروپیک ژنی است. ناحیه بین نشانگرهای wg222-wg789b، در کروموزوم ۲H حامل QTL‌های غلظت و محتوای فسفر در مرحله رسیدگی بودند.

در کروموزوم ۲H، QTL شناسایی شده بین نشانگرهای wg222d-wg789b، بیشترین اثر افزایشی مثبت (۰/۰۴۱) را داشت و ۲۳ درصد از تغییرات صفت را تبیین کرد. از این چهار QTL، سه QTL اثر افزایشی مثبت و یک QTL اثر افزایشی منفی داشتند و از مجموع ۶۰ درصد تبیین واریانس فنوتیپی، ۵۱ درصد مربوط به سه QTL با اثر افزایشی مثبت بود که نشان‌دهنده نقش آلل‌های والد Clipper در افزایش محتوای فسفر تک بوته در مرحله رسیدگی است.

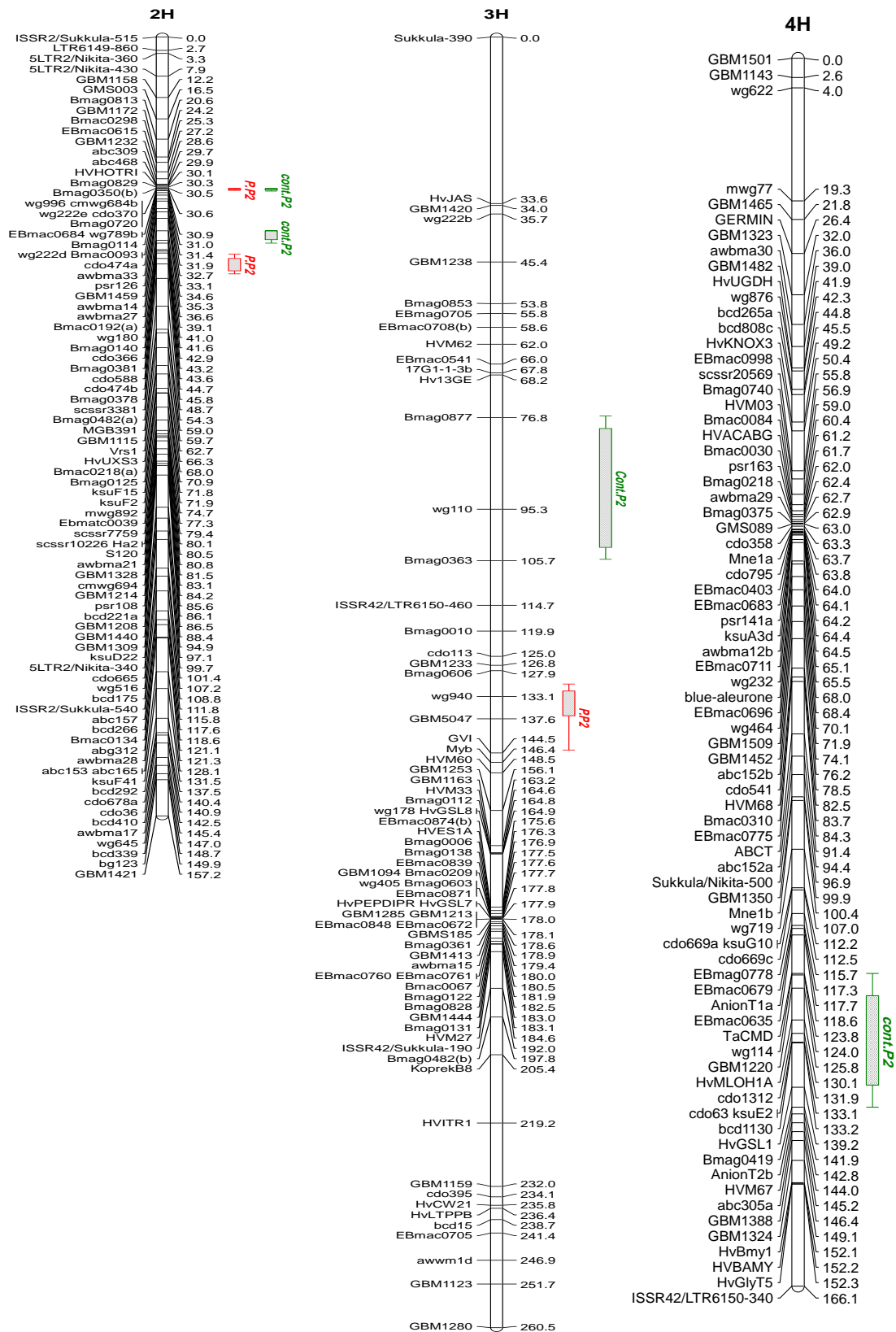
جدول ۱- جایگاه، فاصله از نشانگر سمت چپ، کروموزوم، LOD، اثر افزایشی و درصد تبیین واریانس فنوتیپی QTL‌های مرتبط با صفات مورد بررسی جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو

Table 1. Locus, distance from the left marker, chromosome, LOD, additive effect and percentage of phenotypic variance determination of QTLs related to plant characteristics in barley double haploid lines population

صفت Trait	نشانگرهای مجاور Flanking markers	فاصله از نشانگر چپ (cM) Distance from the left marker	کروموزوم Chromosome	LOD	اثر افزایشی (%) Additive (%)	اثر QTL (%) QTL effect (%)
غلظت فسفر در مرحله پنج برگی Phosphorus concentration at five-leaf stage	Wg181-wg564	1.82	5H	5.93	0.009	12
	Wg564-GBMB99	8.39	5H	3.11	0.007	8
	Anion T1b-GBM138	0.14	6H	3.12	-0.006	6
محتوای فسفر دانه جو در مرحله پنج برگی Phosphorus content of barley seed at five-leaf stage	bcd808b-GBM1363	0.03	5H	5.20	0.05	14
	Bmag0022-GBM1483	2.37	5H	3.30	0.03	8
	Wg789b-wg222d	0.16	2H	5.44	0.002	11
غلظت فسفر در مرحله رسیدگی Phosphorus concentration at maturity stage	Cdo474b-sc SSR3381	1.07	2H	3.36	-0.002	6
	Bmag0606-GBM5047	5.19	3H	3.25	0.001	6
	GBMS141-abg702	20.59	5H	3.89	0.001	7
محتوای فسفر دانه جو در مرحله رسیدگی Phosphorus content of barley seed at maturity stage	Wg789b-wg222d	0.16	2H	11.72	0.04	23
	awbma27-wg180	2.43	2H	10.51	0.03	22
	Hv13GE-wg110	8.56	3H	3.39	0.02	6
	KsuE2-HvGSL1	0.02	4H	5.44	-0.02	9

اصلاح به کمک نشانگر جهت گزینش لاین‌های برتر و انتقال آلل‌های مطلوب استفاده شوند. همه QTL‌های بزرگ اثر مربوط به غلظت و محتوای فسفر در مرحله پنج برگی روی کروموزوم 5H قرار داشتند. کلیه QTL‌های بزرگ اثر شناسایی شده برای اغلب صفات مورد مطالعه دارای اثر افزایشی مثبت بودند که این امر نشانگر نقش والد Clipper در انتقال آلل مطلوب به نتاج در این جایگاه‌ها بود.

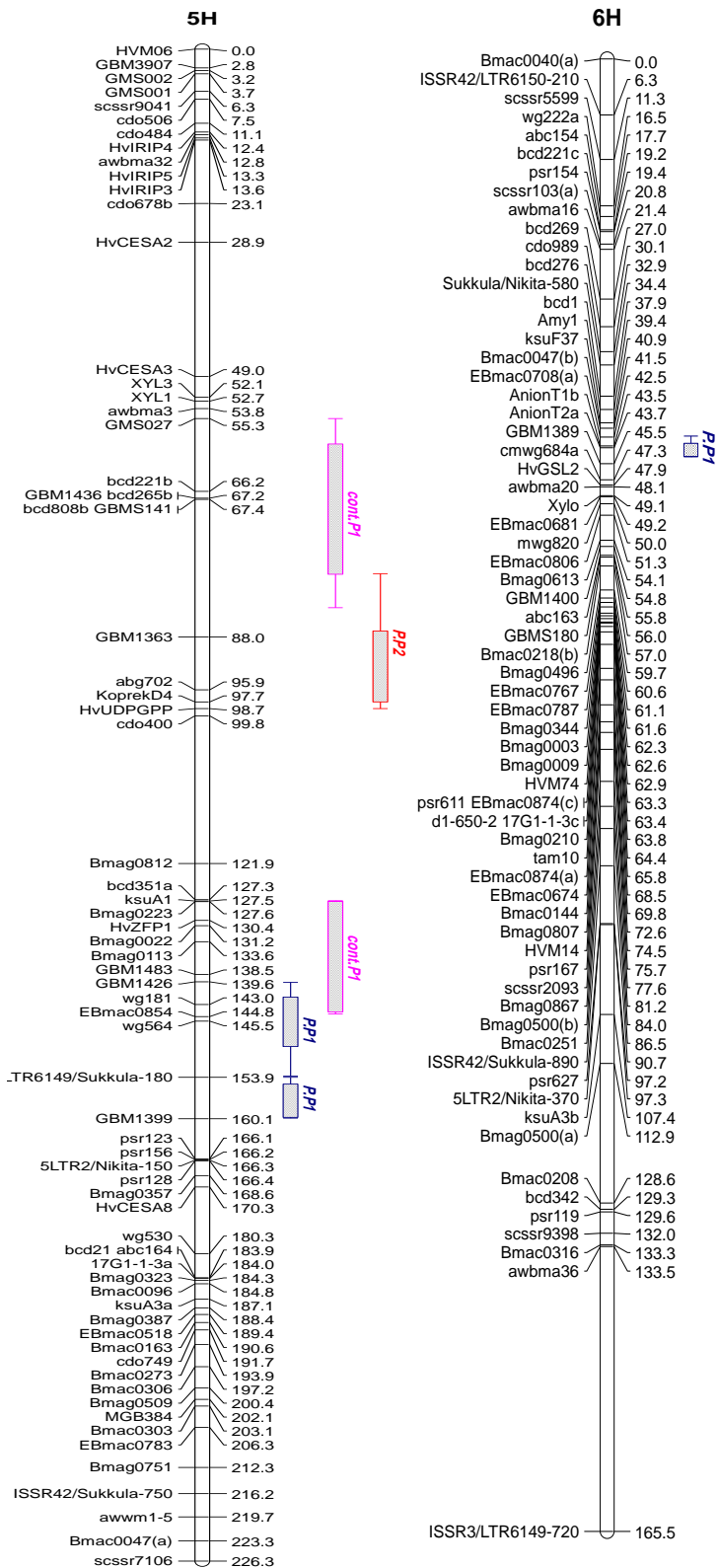
وجود تفکیک متجاوز برای کلیه صفات مورد مطالعه که نشان دهنده ترکیب آلل‌های مطلوب والدین در برخی از نتاج می‌باشد که این نتاج می‌توانند به عنوان ژنوتیپ‌های مطلوب استفاده شوند. برخی از QTL‌های شناسایی شده با تبیین درصد بالاتری از تغییرات فنوتیپی صفات مورد مطالعه به عنوان QTL بزرگ اثر شناخته شدند که نشانگرهای پیوسته با این QTL‌ها می‌توانند در برنامه‌های



شکل ۲- مکان کروموزومی QTLهای شناسایی شده برای صفات گیاهی در جمعیت لاین‌های هاپلوئید مضاعف جو حاصل از

تلافی ارقام Clipper و Sahara3771

Figure 2. Chromosomal location of the QTLs identified for plant characteristics in barley double haploid lines population derived from a cross between Clipper and Sahara3771 cultivars



ادامه شکل ۲

P.P1: غلظت فسفر در مرحله پنج برگگی؛ Cont.P1: محتوای فسفر تک دانه در مرحله پنج برگگی؛ P.P2: غلظت فسفر در مرحله رسیدگی؛ Cont.P2: محتوای فسفر تک دانه در مرحله رسیدگی

Figure 2 Continued

P.P1: Phosphorus concentration at five-leaf stage; Cont.P1: Phosphorus content of single seed stage at five-leaf; P.P2: Phosphorus concentration at maturity stage; Cont.P2: Phosphorus content (plant⁻¹) at maturity stage

References

- Bieleski, R.** (1973). Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Annual review of plant physiology*, **24**: 225-252.
- Dai, F., Qiu, L., Ye, L., Wu, D., Zhou, M. and Zhang, G.** (2011). Identification of a phytase gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). *PLoS ONE*, **6**: 1-8.
- Ebadi, A.** (2013). *Construction of barley doubled haploid population microsatellite linkage map and identification of genetic regions associated with agronomic traits and some micronutrients accumulation*. Ph.D. Thesis, Faculty of Agriculture, Tabriz University, Tabriz, Iran (In Persian).
- Fageria, N., Baligar, V. and Li, Y.** (2008). The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. *Journal of plant nutrition*, **31**: 1121-1157.
- Holford, I.C.R.** (1997). Soil phosphorus its measurement and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research.*, **35**: 227-239.
- Hu, B., Wu, P., Liao, C., Zhang, W. and Ni, J.** (2001). QTLs and epistasis underlying activity of acid phosphatase under phosphorus sufficient and deficient condition in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Soil*, **230**: 99-105.
- Kalendar, R. and Schulman, A.H.** (2007). IRAP and REMAP for retrotransposon-based genotyping and fingerprinting. *Nature Protocols*, **1**: 2478-2484.
- Kjaer, B. and Jensen, J.** (1995). The inheritance of nitrogen and phosphorus content in barley analysed by genetic markers. *Hereditas*, **123**: 109-119.
- Lorieux, M.** (2012). MapDisto: fast and efficient computation of genetic linkage maps. *Molecular Breeding*, **30**: 1231-1235.
- Lynch, J.P.** (2007). Turner review no. 14. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany*, **55**: 493-512.
- Martin, J.H., Leonard, W.H. and Stamp, D.L.** (1976). *Principles of Field Crop Production*, 3th edn, Collier Macmillan, Toronto, Canada.
- Raghothama, K.** (1999). Phosphate acquisition. *Annual review of plant biology*, **50**: 665-693.
- Reiter, R.S., Coors, J., Sussman, M. and Gabelman, W.** (1991). Genetic analysis of tolerance to low-phosphorus stress in maize using restriction fragment length polymorphisms. *Theoretical and Applied Genetics*, **82**: 561-568.
- Saghai-Marooif, M.A., Soliman, K., Tpregensen, R.A. and Allard, R.W.** (1984). Ribosomal DNA spacer-length polymorphism in barley: Mendelian inheritance chromosomal location and population dynamics. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **81**: 8014-8018.
- Schachtman, D.P., Reid, R.J. and Ayling, S.M.** (1998). Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant physiology*, **116**: 447-453.
- Shi, R., Li, H., Tong, Y., Jing, R., Zhang, F. and Zou, C.** (2008). Identification of quantitative trait locus of zinc and phosphorus density in wheat (*Triticum aestivum* L.) grain. *Plant and Soil*, **306**: 95-104.
- Su, J.-Y., Zheng, Q., Li, H.-W., Li, B., Jing, R.-L., Tong, Y.-P. and Li, Z.-S.** (2009). Detection of QTLs for phosphorus use efficiency in relation to agronomic performance of wheat grown under phosphorus sufficient and limited conditions. *Plant Science*, **176**: 824-836.
- Su, J., Xiao, Y., Li, M., Liu, Q., Li, B., Tong, Y., Jia, J. and Li, Z.** (2006). Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage. *Plant and Soil*, **281**: 25-36.
- Wang, S., Basten, C.J. and Zeng, Z.-B.** (2012). *Windows QTL Cartographer V2.5-011*. Raleigh, NC: Department of Statistics, State University, North Carolina.
- Wissuwa, M., Yano, M. and Ae, N.** (1998). Mapping of QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, **97**: 777-783.
- Zhu, J., Kaeppler, S.M. and Lynch, J.P.** (2005). Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, **270**: 299-310.

QTL Mapping of Phosphorus Concentration and Content on Shoot of Barley

Samira Khodaei¹, Seyed Abolghasem Mohammadi^{2,*} and Behzad Sadeghzadeh³

1- Former M.Sc. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Tabriz University, Tabriz, Iran

2- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Tabriz University, Tabriz, Iran

3- Assistant Professor, Dry Land Agricultural Research Institute, Maragheh, Iran

(Received: March 6, 2014 – Accepted: May 26, 2014)

Abstract

Phosphorus is one of the important macronutrients involved in various physiological and metabolic pathways. It has also major role in development and transmission of energy. To map QTLs for the traits associated with phosphorus accumulation at shoot stage in barley, 148 doubled haploid lines derived from a cross between Sahara3771 and Clipper cultivars were evaluated in greenhouse condition. Analysis of variance showed, that significant differences among the lines for all traits. Transgressive segregation was observed for all traits. Linkage map of population consist of 246 SSR, EST-SSR markers, 238 RFLP, 26 retrotransposone markers including IRAP, REMAP and a morphological marker that covered 1099.09 cM of barley genome and an average distance of 2.15 cM between two adjacent markers. In total, 13 QTLs were identified for phosphorus concentration and content at five-leaf and maturity stages. For phosphorus concentration and content at five leaf stages three and two QTLs were found, respectively. Four QTLs were detected for phosphorus concentration at maturity stage. Out of which three and one QTL showed positive and negative additive effects, respectively. For phosphorus content of single plant at maturity stage, four QTLs explaining 60% of phenotypic variance were mapped. Out of 13 QTLs identified for the trait, 10 QTLs had positive additive effects, indicating the role of Clipper alleles in this loci in increasing the related traits value in offspring. In the present study, one common QTL identified which could be due to genetic linkage or pleiotropic effect.

Keywords: Barley, Phosphorus, Interval composite mapping, Retrotransposone marker

* Corresponding Author, E-mail: mohammadi@tabrizu.ac.ir