نقش کروموزوم‌های ۱ و ٦ در کنترل ژنتیکی صفات زراعی برنج

حسین صبوری[۱]، مهناز کاتوزی[۲]، رسول خاتمی نژاد[۳]

چکیده

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

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

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

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

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

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

مقدمه

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

تعیین ساختار ژنتیکی یک جمعیت از اولین اصول حاکم بر تعیین راهکار مناسب برای اصلاح صفات می‌باشد. با توسعه نشانگرهای مولکولی، پیشرفت‌های چشمگیری در این زمینه حاکم شده است (Paterson, 1996). ژو و همکاران (Zhu *et al*., 1996) با مکان‌یابی QTL های کنترل‌کننده شش صفت کمی در برنج در سه محیط نشان دادند که هشت مکان ژنی کمی از بین مکان‌های ژنی کمی ردیابی شده در هر سه محیط بروز می‌کنند. برای صفات وزن هزار دانه، تعداد کل دانه‌ها و تعداد دانه های پر در خوشه، دو مکان ژنی کمی شناسایی گردید که در هر سه محیط وجود داشتند. تامسون و همکاران (Thomson *et al*., 2003) مکان‌های ژنی کمی وزن دانه و یون و همکاران (Yoon *et al*., 2006) مکان‌های ژنی کمی تعداد خوشه را روی کروموزوم ۱ برنج ردیابی نمودند. صبوری و همکاران (Sabouri *et al*., 2009) نشان دادند که مکان‌های ژنی کمی کنترل کننده وزن دانه (qGWP-3a و qGWP-3b) با مکان‌های ژنی کمی کنترل‌کننده تعداد سنبلچه (qSNP-3a و qSNP-3b) و شاخص برداشت روی کروموزوم ۳ همپوشانی دارند که چنین همپوشانی روی کروموزوم‌های ۲، ۷ و ۱۲ نیز دیده شد. ربیعی و همکاران (Rabiei *et al*., 2004) و صبوری (Sabouri, 2009) به ترتیب در جمعیت‌های ایرانی گرده × دم‌سپید و غریب × سپیدرود مکان‌های کنترل‌کننده کیفیت دانه برنج را مورد تجزیه و تحلیل قرار دادند. بروندانی و همکاران (Brondani *et al*., 2002) نشان دادند که برای ارتفاع بوته تنها یک QTL بزرگ اثر روی کروموزوم ۱ قرار دارد. هیتالمانی و همکاران (Hittalmani *et al*., 2002) به ترتیب هفت و شش QTL برای صفات طول خوشه و ارتفاع بوته ردیابی نمودند، در حالی‌که برای صفاتی نظیر عملکرد دانه در بوته، بیوماس و شاخص برداشت، تنها یک QTL شناسایی گردید. از شش QTL ارتفاع بوته، یک QTL شناسایی شده روی کروموزوم ۱، به تنهایی ٥٦ درصد از تنوع فنوتیپی مشاهده شده را کنترل می کرد. یو و همکاران (Yu *et al*., 2002) QTL های کنترل کننده تاریخ گل‌دهی و ارتفاع بوته در برنج را با استفاده از ۱٥۱ نشانگر چند شکل RFLP و SSR در یک جمعیت F_3 طی دو سال مورد مطالعه قرار دادند. برای تاریخ گل‌دهی در مجموع شش QTL شناسایی شد که از این تعداد، پنج QTL در هر دو سال ردیابی شدند و لذا این QTL ها تحت تأثیر عوامل محیطی (سال) قرار نگرفتند. تنها یک QTL مکان‌یابی شده روی کروموزوم ۱۱، تحت تأثیر عوامل محیطی قرار گرفت و فقط در یک سال شناسایی شد.

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

مواد و روش‌ها

شاه‌پسند از ارقام بومی با کیفیت بالا اما پتانسیل عملکرد پایین و IR28 از ارقام خارجی با کیفیت متوسط ولی پر محصول می باشد. برای مکان یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات زراعی در جمعیت F2:3 شاه‌پسند × IR28، استخراج DNA از نمونه های F۲ به روش CTAB (Saghi Maroof *et al*., 1994) در آزمایشگاه ژنتیک دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه گنبد کاووس انجام شد. آغازگرهای مورد استفاده برای مکان یابی صفات از نقشه های ریزماهواره ارایه شده به وسیله چن و همکاران (Chen *et al*., 1997)، تمنیخ و همکاران (Temnykh *et al*., 2000)، مک کوچ و همکاران (McCouch *et al*., 2002) و مک کوچ و تانکسلی (McCouch and Tanksley, 1994) طوری انتخاب شدند که اولاً توزیع یکنواختی روی ۲ کروموزوم ۱ و ٦ برنج داشته باشند و ثانیاً فاصله بین هر دو نشانگر مجاور بیشتر از ٥

سانتی‌مورگان نباشد. واکنش PCR در حجم ۱۰ میکرولیتر شامل ۲ نانوگرم از DNA الگو، ۰/٤ میکرومول بر لیتر برای هر آغازگر، ۱/۲ میلی مول بر لیتر برای dNTP ، ۱/٦ میلی مول بر لیتر برای MgCl2 ، ۰/۲ واحد از آنزیم Taq polymerase و ۱ میکرولیت از بافر 10xPCR برای یک واکنش انجام شد. واکنش زنجیره‌ای پلیمراز (PCR) در ابتدا تنها برای نمونه‌های DNA والدینی (شاه‌پسند و IR28) با استفاده از کلیه ۱۰٦ جفت آغازگر ریزماهواره انجام شد. از ۱۰٦ آغازگر مورد آزمون، ۳۳ آغازگر چند شکل بین والدین برای تعیین ژنوتیپ ۱۹۲ فرد جامعه F۲ استفاده شدند. تجزیه پیوستگی با استفاده از نرم افزار Map Manager QTX17 (Manly and Olson, 1999) انجام شد. برای تبدیل نسبت های نوترکیبی بین نشانگرها به واحد نقشه (سانتی مورگان) از تابع تهیه نقشه کوزامبی (Kosambi, 1944) استفاده گردید. اندازه‌گیری های فنوتیپی روی گیاهان خانواده F3 انجام گرفت، بدین ترتیب که از هر ۱۹۲ خانواده F3 (حاصل از ۱۹۲ بوته F2)، ۲۰ بذر انتخاب گردید و در ردیف‌های مجزا در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه گنبد کاووس کشت گردید و بیوماس، شاخص برداشت، وزن خوشه، تعداد خوشچه‌های اولیه، تعداد دانه‌های پر و پوک، طول خروج خوشه از غلاف، طول خوشه و عملکرد دانه و ارتفاع بوته ثبت شدند. به‌منظور مکان‌یابی QTL های کنترل‌کننده صفات از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب و نرم‌افزار QGENE (Nelson, 1997) استفاده شد.

نتایج و بحث

توزیع فنوتیپی صفات با استفاده از آزمون‌های چولگی و کشیدگی بررسی شد و نتایج حاکی از پیوسته و نرمال بودن صفات بود که دلیلی بر وجود وراثت کمی برای صفات مورد بررسی است. برای این صفات تعدادی از نتاج F3، ارزش‌های فنوتیپی خارج از محدوده والدینی را نشان دادند. به عبارت دیگر ارزش مشاهده شده صفت در آن‌ها بیشتر از والد دارای حداکثر مقدار صفت و کمتر از والد دارای حداقل مقدار صفت بود که مبین وقوع پدیده تفکیک متجاوز در نتاج می‌باشد. والدین مورد استفاده در این مطالعه (شاه‌پسند و IR28) نیز از نظر صفات مورد بررسی در دو نقطه مقابل هم بودند. نشانگرهای چند شکل در دو گروه پیوستگی منطبق با کروموزوم‌های ۱ و ٦ قرار گرفتند (شکل ۱). فاصله بین هیچکدام از دو نشانگر از ۵۰ سانتی‌مورگان بیشتر نشد.

نقشه پیوستگی بدست آمده از نظر ترتیب نشانگرهای مورد بررسی با سایر نقشه‌های پیوستگی ریزماهواره در برنج (Chen *et al.*, 1997، Temnykh *et al.*, 2000، McCouch *et al.*, 2002 و McCouch and Tanksley, 1994) مطابقت داشت اما از نظر فاصله بین نشانگرها تفاوت‌هایی مشاهده شد و این نتیجه به‌دلیل زمینه ژنتیکی متفاوت (جمعیت‌های مکان‌یابی) قابل انتظار بود.

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

دو QTL کنترل‌کننده بیوماس روی کروموزوم‌های ۱ و ٦ قرار داشتند. QTL های qBI-1 و qBI-6 به‌ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۲۸۹ و ۳/۱٤۸ اثر نسبتاً بزرگی بر بیوماس داشتند و به‌ترتیب ۵/۳۳ تا ۱۰/۸۷ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه کردند. در QTL qBI-1 آلل IR28 به‌طور متوسط ۱۲/٤٤۱ گرم بیوماس را افزایش داد. هیتالمانی و همکاران (Hittalmani *et al.*, 2002) نیز دو QTL برای بیوماس روی کروموزوم ۱ ردیابی نمودند. QTL های شناسایی شده برای شاخص برداشت روی کروموزوم‌های ۱ و ٦ قرار داشتند. در QTL های، qHI1 و qHI6 آلل‌های شاه‌پسند باعث کاهش شاخص برداشت شدند. QTL های qHI1 و qHI6 به ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۲۳۹، ۱/۹۲٦ هر کدام بیش از ٦ درصد از تنوع فنوتیپی موجود در صفت را توجیه کردند. با انتخاب برای QTLهای ردیابی شده فوق می‌توان به لاین‌های با شاخص برداشت بالا در نسل‌های پیشرفته دست یافت.

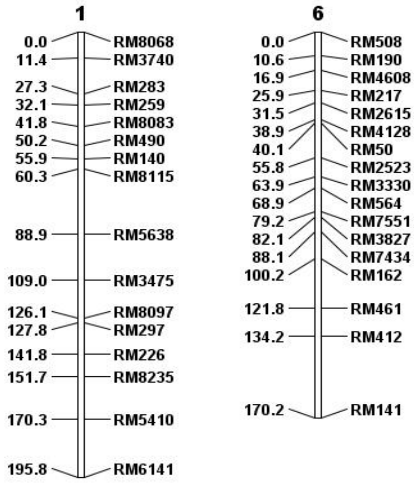
صفات همبسته اغلب به‌وسیله QTLهایی کنترل می‌شوند که در نواحی مشابهی روی کروموزوم‌ها قرار دارند. از بین QTL های شناسایی شده برای بیوماس، یک QTL در فاصله RM8068-RM3740 شاخص برداشت را نیز کنترل نمود.

سه QTL تعداد دانه پر، یک QTL ارتفاع بوته، سه QTL تعداد خوشه، یک QTL وزن دانه، یک QTL وزن خوشه را کنترل کردند. سه QTL کنترل کننده تعداد دانه روی کروموزوم‌های ۱ (دو QTL) و ٦ قرار داشتند. QTL های

qFG-1a، qFG-1b و qFG-6 به‌ترتیب با نسبت درست‌نمایی برابر با ۲/۳۹، ۲/۰٤ و ۱/۹۳ بیشترین اثر را بر تعداد دانه در خوشه داشتند و به‌ترتیب ۱۵/۱٦، ۵/۷۳، ۲/۹۹ درصد از تنوع فنوتیپی موجود را توجیه کردند. اثر افزایشی هر QTL منفرد بین ۲/۸٦۷ تا ٤٦/۸۱۲ متغیر بود و در کلیه QTL های شناسایی شده آلل‌های IR28 تعداد دانه را افزایش دادند. تنها یک QTL برای طول خوشه روی کروموزوم ٦ و در جهت کاهش آن به اندازه ۰/۱۷۹ سانتی‌متر ردیابی شد. این QTL توانست به تنهایی ۹/۱۸ درصد از تغییرات طول خوشه را توجیه نماید. برای تعداد خوشه سه QTL ردیابی شد که روی کروموزوم‌های ۱ و ٦ (دو QTL) قرار داشتند. اثر افزایشی این QTL ها بین ۷/۳۸۹- تا ۰/۲۵۵ گرم متغیر بود. یک QTL از سه QTL شناسایی شده (qNP-6b) آلل‌های IR28 باعث افزایش تعداد خوشه شدند، درحالی‌که در خصوص سایر QTL های ردیابی شده آلل‌های بیگانه باعث کاهش تعداد خوشه شدند. برای ارتفاع بوته یک QTL روی کروموزم ٦ ردیابی شد. این QTL با نسبت درست‌نمایی ۲/۲٦٤ توانست ۸/۳۲ درصد از تغییرات ارتفاع بوته را به خود اختصاص دهد. آلل‌های کاهش دهنده ارتفاع بوته از والد IR28 این امکان را به بهنژاد گران برنج خواهد داد که بتوانند ژن‌های مرتبط با کاهش ارتفاع بوته را به همراه ژن‌های کیفیت دانه برنج در یک گیاه در نسل‌های پیشرفته این تلاقی انتقال دهند. برای وزن دانه در بوته و وزن خوشه یک QTL به ترتیب روی کروموزوم‌های ۱ و ٦ تشخیص داده شد. آلل‌های افزایش‌دهنده وزن دانه و وزن خوشه از والد شاه‌پسند به‌ترتیب باعث افزایش وزن دانه و خوشه به اندازه ۰/۰٦۰ گرم و ۱/۱۳۸ دانه شدند. مقایسه بین QTL های ردیابی شده نشان داد که ناحیه RM8068- RM3740 که دو صفت وزن دانه در بوته و تعداد دانه در بوته را کنترل می‌نمایند. با توجه به درصد توجیه بالای QTL های qFG-1a و qNP-6a می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر در برنامه های بهنژادی استفاده نمود.

در مجموع تعداد ۱۵، QTL کنترل‌کننده بیوماس، شاخص برداشت، تعداد دانه پر، ارتفاع بوته، طول خوشه، تعداد خوشه، وزن دانه و وزن خوشه مورد شناسایی قرار گرفتند (جدول۱). لین و همکاران (Lin *et al*., 2004) معتقدند که اگر یک QTL بتواند تنوع بیشتری را نسبت به سایر QTL های مکان‌یابی شده برای یک صفت نشان دهد و مقیاس لود بیشتری از سایر QTL ها داشته باشد، بهتر است آن را به عنوان یک مکان ژنی اصلی یا یک ژن بزرگ اثر کنترل‌کننده صفت تلقی کرد. QTL های qFG-1a و qNP-6a به‌ترتیب با تبیین ۱۵/۱٦ و ۱٦/۹۹ درصد از تنوع فنوتیپی چنین ویژگی را داشتند. با توجه این‌که QTL های qFG-1a و qNP-6a توانستند درصد قابل توجهی از تغییرات تعداد دانه و تعداد خوشه را توجیه نمایند، می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر در پروژه‌های اصلاحی استفاده نمود.

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



شکل ۱- نقشه پیوستگی کروموزوم‌های ۱ و ٦ در جمعیت شاه‌پسند × IR28 برنج

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

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

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

Traits	QTL	QTL position	Chromosome	Flanking markers	Likelihood ratio	Additive effects	Dominance effect	Explained variation	Allele direction
biomass	*qBI-1*	4	1	RM8068-RM3740	2.282	12.441	-8.364	5.33	IR28
	qBI-6	70	6	RM564-RM7551	3.148	2.001	16.941	10.87	1R28
Harvest index	*qHI-1a*	0	1	RM8068-RM3740	2.825	-0.796	6.215	5.66	Shahpasand
	qHI-1b	28	1	RM283-RM259	2.239	4.740	1.165	12.56	IR28
	qHI-6	82	6	RM7551-RM3827	1.926	0.126	5.329	7.77	IR28
Filled grain number	*qFG-1a*	0	1	RM8068-RM3740	2.390	2.867	18.951	15.16	IR28
	qFG-1b	90	1	RM5638-RM3475	2.041	46.812	-63.359	5.73	IR28
	qFG-6	82	6	RM7551-RM3827	1.924	7.031	17.249	2.99	IR28
Plant height	*qHE-6*	60	6	RM2523-RM3330	2.264	-0.89	-10.648	8.32	IR28
Panicle length	*qLP-6*	94	6	RM7434-RM162	2.173	0.179	-2.411	9.18	Shahpasand
Panicle number	*qNP-1*	152	1	RM8235-RM5410	2.078	-0.426	-1.658	2.23	Shahpasand
	qNP-6a	10	6	RM508-RM190	2.423	-7.389	5.463	16.99	Shahpasand
	qNP-6b	70	6	RM564-RM7551	3.018	0.255	۲/٥٦۰	9.21	IR28
Grain weight	*qWG-1*	0	1	RM8068-RM3740	1.917	0.060	0.429	6.98	IR28
Panicle weight	*qWP-6*	70	6	RM564-RM7551	2.464	1.138	6.666	7.73	Shahpasand

جدول ۲- ضرایب همبستگی بین صفات مورد بررسی

Table 1. Correlation coefficients between the evaluated traits

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

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

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

References

Brondani, C, Rangel, PHN, Brondani, RPV, Ferreira, ME (2002) QTL mapping and introgression of yield–related traits from *Oryza glumaepatula* to cultivated rice (*Oryza sativa* L.) using microsatellite markers. Theoretical and Applied Genetics, 104: 1192-1203.

Chen X, Temnykh S, Xu Y, Cho YG, McCouch SR (1997) Development of a microsatellite framework map providing genome–wide coverage in rice (*Oryza sativa* L.). Theoretical and Applied Genetics 95: 553-567.

Hittalmani S, Shashidhar HE, Bagali PG, Huang N, Sidhu JS, Singh VP, Khush GS (2002) Molecular mapping of quantitative trait loci for plant growth, yield and yield related traits across three diverse locations in a doubled haploid rice population. Euphytica 125: 207-214.

Kazemi H (2006) Morphology and anatomy of cereal crops. Tabriz University Press, 588 pp. [In Persian with English Abstract].

Kosambi DD (1944) The estimation of map distances from recombination values. Annual Eugen, 12: 172-175.

Lin HX, Zhu MZ, Yano M, Gao JP, Liang ZW, Su WA, Hu XH, Ren ZH, Chao DY (2004) QTLs for Na and K uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance. Theoretical and Applied. Genetics 108: 253-260.

Manly KF, Olson JM (1999) Overview of QTL mapping software and introduction to Map Manager QTX. Mammalian Genome 10: 327–334.

McCouch SR, Teytelman L, Xu Y, Lobos K, Clare K, Walton M (2002) Development of 2243 new SSR markers for rice by the international rice microsatellite initiative. Proceeding of the First International Rice Congress. Shanghai. China. pp.150-152.

McCouch SR, Tanksley SD (1994) Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. Genetics 138: 1251-1274

Nelson JC (1997) QGENE: software for marker-based genomic analysis and breeding. Molecular Breeding. 3: 239-245.

Paterson AH (1996) Making genetic maps. pp. 23–39. In: Paterson AH (Ed.), Genome mapping in plants. Academic Press, Austin, Texas.

Rabiei B, Valizadeh M, Ghareyazie B, Moghaddam M, Ali J (2004) Identification of QTLs for rice grain size and shape of iranian cultivars using SSR markers. Euphytica 137: 322-325.

Sabouri H, Sabouri A, Dadras AR (2009) Genetic dissection of biomass production and partitioning with grain yield and yield traits in indica-indica crosses of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. Australian Journal of Crop Science 3: 155-166.

Sabouri A (2010) Mapping QTLs related to grain quality traits in rice. Ph.D. Thesis. Tabriz University. 123 pp. [In Persian with English Abstract].

Saghi Maroof MA, Biyashev RM, Yang GP, Zhang Q, Allard RW (1994) Extraordinarily polymorphic microsatellites DNA in barely species diversity, choromosomal location, and population dynamics. Proceeding of the Academy of Sciences, USA. 91: 5466-5570.

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

Thomson MJ, Tai TH, McClung AM, Lai XH, Hinga ME, Lobo KB, Xu Y, Martínez R, McCouch SR (2003) Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. Theoretical and Applied Genetics 107: 479-493.

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

Yoon DB, Kang KH, Kim HJ, Ju HG, Kwon SJ, Suh JP, Jeong OY, Ahn SN (2006) Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza grandiglumis* and *O. sativa* Japonica cultivar Hwaseongbyeo. Theoretical and Applied Genetics 112: 1052-1062

Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YF, Li XH, Zhang Q (2002) Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. Theoretical and Applied Genetics 104: 619-625.

Zebeau M, Vos P (1993) Selective restirection fragment amplification: a general method for DNA fingerprinting. Word Intellectual property organization Press. Geneva, Suuatzerland.

Zhu L, Lu C, Li P, Shen L, Xu Y, He P, Chen Y (1996) Using doubled haploid populations of rice for quantitative trait locus mapping. In: Khush, GS (Ed.). Rice genetic III. IRRI, Manila, Philippines.