مجله علوم و فنون باغبانی ایران جلد ۲۱ شماره ۳ صفحه‌های ۲۵۹ تا ۲۷۲ (۱۳۹۹)
مقاله پژوهشی

فرا–آزمون QTL درگستره ژنوم به منظور شناسایی نواحی ژنومی پایدار مرتبط با ویژگی‌های کمی در جمعیت‌های مختلف هلو[1]

Genome Wide Meta-QTL Analysis to Identify Stable Genomic Regions Associated with Important Quantitative Traits (QTLs) in Various Peach (*Prunus persica* L.) Populations

نیکوان شریعتی پور و بهرام حیدری*[2]

چکیده

به منظور شناسایی مناطق ژنومی پایدارتر و مؤثر در کنترل ویژگی‌های کمی مهم هلو (*Prunus persica* L.) یک تجزیه گسترده ژنومی فرا-آزمون QTL انجام پذیرفت. برای این منظور یک پایگاه داده حاوی دانسته‌های مربوط به نقشه‌یابی ژنتیکی بر پایه نشانگرهای مولکولی DNA در جمعیت‌های مختلف هلو تشکیل شد. سپس یک نقشه ژنتیکی مرجع جدید بر پایه تابع نقشه کوسامبی ایجاد شد. بر اساس یافته‌های حاصل از این مطالعه تعداد ۱۳۷ عدد QTL اولیه روی نقشه ژنتیکی مرجع پراکنش یافتند و در نهایت ۲۲ MQTL در سطح ژنوم هلو و روی گروه‌های پیوستگی مختلف آن شناسایی شدند. در این میان گروه پیوستگی شماره ۴ (LG4) دارای بیشترین تعداد MQTL بود. بر اساس تجزیه فراوانی هم‌مکانی بین QTLهای موجود در نواحی MQTLهای شناسایی شده، ویژگی زمان شکوفایی با ۶۷٪ هم‌مکانی، دارای بیشترین هم‌مکانی از لحاظ QTLهای موجود با ویژگی وزن میوه بود. نتیجه‌ها نشان داد که اثرهای پلیوتروپی و یا لینکاژ شدید بین ژن‌های کنترل‌کننده زمان گلدهی و وزن میوه در گیاه هلو وجود دارد. MQTLهای MQTL.LG4.3 و MQTL.LG4.2 با در برداشتن به‌ترتیب ۱۴ و ۱۰ عدد QTL در ناحیه ژنومی خود به‌عنوان قابل اعتمادترین و پایدارترین MQTLهای کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مختلف در هلو معرفی شدند.

واژه‌های کلیدی: نقشه ژنتیکی، مکان‌یابی ویژگی‌های کمی، MQTL، ژنوم، هلو (*Prunus persica* L.).

مقدمه

هلو (*Prunus persica* L.) یکی از گونه‌های درختان میوه و از تیره وردسانان[3] است. از دیدگاه اقتصادی، هلو با تولید بیش از ۲۰ میلیون تن میوه در سال، جز ده میوه برتر از لحاظ تولید در سطح جهان است (۳۶). در این راستا، بهبود برخی از مهم‌ترین ویژگی‌های کمی هلو همانند ویژگی‌های مرتبط با عملکرد و کیفیت میوه قبل و بعد از برداشت دارای بیشترین تأثیر بر صنعت و تجارت این میوه است (۳۶). پذیرش هلو از نگاه مصرف‌کنندگان بیشتر به ویژگی‌های کیفی میوه مانند عطر، طعم، رنگ و اندازه آن بستگی دارد. این در حالی است که پرورشگران عمده وخرده‌فروشان هلو به ویژگی‌هایی مانند عملکرد، مقاومت به بیماری، دوره برداشت و هم‌چنین رفتار میوه پس از برداشت علاقه بیشتری دارند (۶).

هلو دارای ژنوم به‌نسبت ساده (2n = 2x = 16) و هم‌چنین کوچک با اندازه ژنومی 265~ میلیون جفت‌باز[4] می‌باشد (۴۶). این ویژگی‌ها به همراه دوره نونهالی به‌نسبت کوتاه (۲ تا ۴ سال) و سیستم آمیزشی خودسازگار[5]، هلو را به یکی از گونه‌های مدل

۱- تاریخ دریافت: ۹۸/۹/۵ تاریخ پذیرش: ۹۹/۳/۸

۲- به‌ترتیب دانشجوی دکتری و استاد ژنتیک و به‌نژادی مولکولی گیاهی، بخش تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.
* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (bheidari@shirazu.ac.ir).

۳- Rosaceae ۴- Base pair (bp) ۵- Self-compatible

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]
[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

در تیره وردسانان تبدیل کرده است (۳، ۴۳). وجود خودسازگاری، انتخاب در هنگام اهلی شدن و مهاجرت گونه‌های هلو از مرکز تنوع آن‌ها در چین به غرب اروپا به همراه تنگناهای موجود در خلال به‌نژادی پیشرفته، تنوع ژنتیکی محدودی را از هلو در دسترس به‌نژادگران قرار داده است (۳۲، ۳۴، ۴۶). این ویژگی‌ها پیشرفت به‌نژادی را محدود و در نتیجه غلبه بر برخی از مشکل‌های مرتبط با بهبود هلو را دشوار نموده است (۳۶). با وجود اینکه بیشتر برنامه‌های به‌نژادی هنوز وابسته به وجود تنوع حتی در اندازه محدود می‌باشند، به‌نژادی به منظور انتقال ژن مقاومت به بیماری، سازگاری به شرایط اقلیمی خاص یا کیفیت میوه از توده‌های بومی و یا حتی خوشاوندان هلو به رقم‌های تجاری حال حاضر هلو از اهمیت زیادی برخوردار است (۱۵، ۱۸، ۲۳).

با توجه به وراثت کمی ویژگی‌های کیفی میوه، نیاز سرمایی، نیاز گرمایی و زمان شکوفایی گل (۱۶، ۱۷)، تجزیه و تحلیل مکان‌های ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی[۱](QTL) از اهمیت زیادی در برنامه‌های به‌نژادی هلو برخوردار است. در این راستا استفاده از نقشه‌یابی[۲] ژن‌های ویژگی‌های کمی یک ابزار توانمند به‌منظور مکان‌یابی QTLها و تعیین ارتباط ژن/آلل‌های کنترل‌کننده ویژگی‌های مطلوب با نشانگرهای مولکولی موجود در هلو است. نقشه‌یابی QTL فرایند ساخت نقشه‌پیوستگی[۳] و انجام تجزیه QTL به منظور شناسایی مناطق ژنومی مرتبط با ویژگی‌های کمی است (۳۵، ۳۷، ۵۲).

با وجود اینکه تعداد زیادی نشانگر برای ویژگی‌های مختلف در هلو (*P. persica*) گزارش شده است (۳، ۱۴، ۳۸)، استفاده از آن‌ها در برنامه‌های به‌نژادی هلو به منظور انتخاب ژن‌های تأثیرگذار و پیدا کردن مکان‌های کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی تنها در مراحل ابتدایی و اولیه قرار دارد (۴۱). عدم اطلاع دقیق از تعداد و موقعیت ژن‌های کنترل‌کننده ویژگی‌ها و تنوع در روش‌های نقشه‌یابی از دلایل مهم محدودیت در استفاده از این روش در هلو محسوب می‌شود. هم‌چنین اثر ژنتیکی QTLهای شناسایی شده در یک مطالعه نقشه‌یابی QTL در زمینه‌های ژنتیکی مختلف و محیط‌های مختلف آزمون نمی‌شود. در واقع QTLهای مشخص شده در یک مطالعه محدود به زمینه ژنتیکی و شرایط محیطی خاص می‌باشد. افزون بر این، تعداد ویژگی‌های بررسی شده در یک مطالعه نقشه‌یابی QTL به مراتب محدود می‌باشد (۱).

در دهه اخیر فرا-آزمونQTL[۴] به منظور رفع محدودیت‌های نقشه‌یابی QTL ظهور پیدا کرده است. این روش در ابتدا توسط Goffinet و Gerber (۲۲) پدید آمد و در ادامه توسط Veyrieras و همکاران (۴۷) بهبود یافت. در فرا-آزمونQTL، داده‌ها و دانسته‌های مربوط به چندین مطالعه نقشه‌یابی QTL به منظور شناسایی MQTLها[۵] ادغام می‌شود (۲۴). تجزیه و تحلیل MQTL به طور همزمان چندین QTL از جمعیت‌های مختلف با اندازه‌های متفاوت که در مکان‌ها و سال‌های مختلف اجرا شده است را برای یافتن MQTLهای پایدار کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مطلوب و مد نظر، بدون تاثیر شرایط محیطی، ادغام می‌کند (۴۵). در نتیجه، فرا-آزمونQTLها باعث کاهش حدود اطمینان QTL[۶]های قابل اعتماد شده (مکان QTLهای تأثیرگذار در فاصله‌های کوچک‌تر و با دقت بیشتر در سطح ژنوم یا گروه‌های پیوستگی شناسایی می‌شود) و دانسته‌های دقیق و جامع‌تری در خصوص ویژگی‌های کنترل شده توسط یک مکانQTL نسبت به آن‌چه در هر مطالعه واحد ممکن است، به پژوهشگر ارائه می‌دهد (۳۱). نتیجه‌های به‌دست آمده از فرا-آزمونQTL و شناسایی MQTLها می‌تواند نواحی ژنومی هدفمند را برای انتخاب به کمک نشانگر (MAS[۷]) در اختیار به‌نژادگران قرار دهد.

تا به امروز، مطالعه‌های متعددی در رابطه با فرا-آزمونQTLها در گیاهان مختلف از جمله آرابیدوپسیس[۸] (۷)، برنج[۹] (۲۶)، گندم[۱۰] (۴)، ذرت[۱۱] (۳۳)، جو[۱۲] (۵۴) و سیب‌زمینی[۱۳] (۱۱) انجام گرفته است. با این وجود، از روش فرا-آزمونQTL برای مطالعه ویژگی‌های کمی مهم و اقتصادی در هلو استفاده نشده است. هدف از مطالعه حاضر، فرا-آزمونQTL در جمعیت‌های مختلف هلو به منظور شناسایی مناطق ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مهم و دست‌یابی به دانسته‌های دقیق‌تر از توزیع QTLها در ژنوم هلو برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی مولکولی در این گیاه بود.

۱- Quantitative Trait Loci (QTL) ۲- Mapping ۳- Linkage map ۴- Meta QTL Analysis (MQTLA) ۵- Meta
۶- QTLs Confidence Interval ۷- Marker Assisted Selection ۸- *Arabidopsis thaliana* ۹- *Oryza sativa* ۱۰- *Triticum aestivum* ۱۱- *Zea mays* ۱۲- *Hordeum vulgare* ۱۳- *Solanum tuberosum*

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

مواد و روش‌ها

تشکیل پایگاه داده جایگاه‌های ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی

به منظور شناسایی جایگاه‌های ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مهم در هلو یک پایگاه داده شامل داده‌های QTLهای ویژگی‌های کیفیت میوه، زمان شکوفایی گل، نیاز سرمایی و نیاز گرمایی به‌دست آمده از سه مطالعه در سال‌های ۲۰۰۰، ۲۰۰۹ و ۲۰۱۰ میلادی در هلو تشکیل شد. جمعیت‌های استفاده شده در این مطالعه شامل یک جمعیت تلاقی برگشتی[1] یک جمعیت F_1 و دو جمعیت F_2 بودند که اندازه جمعیت آن‌ها بین ۷۵ تا ۳۷۵ نژادگان بود. دانسته‌های مربوط به جمعیت‌های استفاده شده در این پژوهش شامل نوع جمعیت‌های مورد بررسی، اندازه جمعیت، موقعیت QTL روی گروه‌های پیوستگی، نسبت واریانس فنوتیپی، مقدار LOD[2] و نوع و تعداد ویژگی‌های کمی در جدول ۱ آورده شده است.

جدول ۱- دانسته‌های جمعیت‌های هلو استفاده شده در فرا-آزمون QTL.

Table 1. Information of peach populations used for meta-QTL analysis.

جمعیت Population	والدین جمعیت Population parent	نوع جمعیت Type of population	اندازه جمعیت Population size	نوع نشانگر Type of marker	ویژگی Trait	منبع Reference
جمعیت اول Population 1	IF7310828 × (IF7310828 ×*P. ferganesis*)	BC	75	RFLD, RAPD	BT, RT, IL, PH, ExC, FpH, SuC, Pmr	(40)
جمعیت دوم Population 2	Selfing F1 hybrid 'BY01p6245' (F1: 'Contender' × 'Fla.92-2C')	F2	378	SSR, AFLP	CR (0-7.2C, 7.2C, LoC, Ut, Dy), HR, BT	(17)
جمعیت سوم Population 3	'Bolero' × 'OroA'	F1	129	SSR	BT, RT, FW, ExC, SSC, FA, FpH	(16)
جمعیت چهارم Population 4	Selfing F1 (F1: 'Contender' × 'Ambra')	F2	169	SSR	MD, FW, ExC, SSC, FA, FpH	(16)

BC, BT, RT, IL, PH, ExC, FpH, SuC, Pmr, CR, 0-7.2C, 7.2C, LoC, Ut, Dy, HR, SSC, FW and FA represents Backcross, blooming time, ripening time, internode length, plant height, external color, fruit pH, sugar content, powdery mildew resistance, chilling requirement, 0-7.2 Celsius degree, 7.2 Celsius degree, low chilling, chilling requirement based on Utah model, chilling requirement based on Dynamic model, heat requirement, soluble solid content, fruit weight and fruit acidity, respectively.

BC، BT، RT، IL، PH، ExC، FpH، SuC، Pmr، CR، 0-7.2C، 7.2C، LoC، Ut، Dy، HR، SSC، FW و FA به ترتیب معرف تلاقی برگشتی، تاریخ شکوفایی، روز تا رسیدگی، فاصله میانگره، ارتفاع گیاه، رنگ لایه خارجی، pH میوه، میزان قند، مقاومت به سفیدک پودری، نیاز سرمایی، ۷/۲ – ۰ درجه سلسیوس، ۷/۲ درجه سلسیوس، نیاز سرمایی کم، نیاز سرمایی بر اساس مدل Utah، نیاز سرمایی بر اساس مدل Dynamic، نیاز گرمایی، مواد جامد محلول، وزن میوه و اسیدیته میوه می‌باشند.

ساخت نقشه ژنتیکی مرجع[3] و پراکنش QTLهای موجود در پایگاه داده

به منظور مقایسه QTLهای شناسایی شده از جمعیت‌های مختلف، یک نقشه ژنتیکی مرجع تهیه شد. بدین منظور نقشه‌های پیوستگی جمعیت‌های مختلف استفاده شده در مطالعه حاضر با استفاده از نرم افزار Biomercator V4.2 تلفیق شدند (۲، ۴۵). نقشه پیوستگی مربوط به مطالعه Dettori و همکاران (۱۳) به عنوان نقشه ژنتیکی مرجع استفاده شد. تابع نقشه ژنتیکی بر

۱- Backcross (BC)
۲- Log of Odds
۳- Consensus Genetic Map

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

اساس تابع نقشه کوسامبی تنظیم شد (۳۰). پس از تشکیل نقشه ژنتیکی مرجع هر یک از QTLهای استخراج شده از هر جمعیت با استفاده از نرم افزار Biomercator V 4.2 روی نقشه ژنتیکی مرجع پراکنش داده شدند.

فرا-آزمونQTL

فرا-آزمونQTL در قالب روش دو مرحله‌ای Veyrieras و با استفاده از نرم افزار Biomercator V 4.2 انجام شد (۴۷). برای تعداد nQTL، در نرم افزار Biomercator، محتمل‌ترین فرض بر اساس چند مدل مختلف از جمله معیار اطلاعات Akaike (Akaike information criterion یا AIC)، AIC تصحیح شده (AICc)، مدل‌های کاندید AIC3 (AIC 3 candidate models)، معیار اطلاعات بیزی (Bayesian information criterion یا BIC) و معیار وزن متوسط مشاهده‌ها (Average Weight of Evidence یا AWE) مورد آزمون قرار گرفت. مدل دارای برترین مقدار سازگار با روند مشاهده‌ها به عنوان بهترین مدل جهت انجام فرا-آزمونQTL در نظر گرفته می‌شود. در ادامه QTL مرجع به‌دست آمده از مدل انتخابی به عنوان MQTL معرفی می‌شود (۲، ۴۵).

ارتباط معنی‌دار بین تعداد QTLهای استفاده شده در فرا-آزمونQTL و تعداد MQTLهای شناسایی شده با استفاده از آزمون تجزیه همبستگی پیرسون[۱]تعیین شد. به منظور تعیین اختلاف بین QTLهای موجود در هر گروه پیوستگی[۲] از آزمون‌های کای-اسکوئر[۳] و نیکوئی برازش[۴] مدل رگرسیون استفاده شد.

برای نمایش گروه‌های پیوستگی، پراکنش نشانگرها، QTLها و MQTLها از وب-ابزار shinyCircos بر پایه نرم افزار R استفاده شد (۵۱). هم‌چنین به منظور نمایش گروه یا گروه‌های پیوستگی حاصل از فرا-آزمونQTL بر اساس نقشه حرارتی و با استفاده از بسته دستوری *pheatmap* از نرم افزار R استفاده شد (۲۹).

تجزیه ویژگی‌های بررسی شده در داخل MQTLها

به منظور بررسی توزیع QTLهای ویژگی‌های کمی مختلف در ناحیه ژنومی مرتبط با MQTL از امتیاز دهی صفر و ۱ (عدم حضور و حضور هر QTL مرتبط با یک ویژگی کمی) استفاده شد. به عبارتی در هر ناحیه MQTL از لحاظ هر تک ویژگی بررسی شده بسته به حضور یا عدم حضور QTL مربوط به آن ویژگی مذکور در ناحیه هر MQTL امتیاز صفر یا ۱ اعطا و مجموعه‌ای جدید از داده‌های صفر و یک ایجاد شد. در ادامه به منظور بررسی وجود هم‌مکانی[۵]های معنی‌دار بین QTLهای ویژگی‌های مختلف با QTL وزن میوه در ناحیه MQTL از آزمون کای-اسکوئر با یک درجه آزادی استفاده شد (۱).

نتایج

پراکنش QTLها در ژنوم هلو

نتیجه‌ها نشان داد که در مجموع ۱۴۴ عدد QTL مربوط به ۱۸ ویژگی کمی مختلف و مهم در گیاه هلو با دامنه تغییرهای ۱۷ تا ۸۳ QTL در فرا-آزمون QTL مورد استفاده قرار گرفت (جدول ۲). زمان شکوفایی (BT) با ۱۸/۷۵ درصد بیشترین فراوانی QTLهای مورد بررسی را به خود اختصاص داد. زمان رسیدگی (RT) ۹/۷۲ درصد و ویژگی‌های نیاز سرمایی (CR) ۷/۲-۰ درجه سلسیوس، ۷/۲ درجه سلسیوس و نیاز سرمایی بر اساس مدل Dynamic (Dy) با مقدار ۸/۳۳ درصد در رتبه دوم به لحاظ فراوانی QTLهای مورد استفاده در مطالعه قرار گرفتند (جدول ۲). کمترین تعداد QTL برای طول میانگره (۰/۶۹ درصد)، ارتفاع گیاه (۰/۶۹ درصد)، مقاومت به سفیدک پودری (۱/۳۹ درصد) و میزان قند (۱/۳۹ درصد) به‌دست آمد.

نتیجه‌های به‌دست آمده از پراکنش QTLهای کنترل‌کننده ویژگی‌ها در سطح ژنوم هلو نشان داد که توزیع QTLها روی گروه‌های مختلف پیوستگی و بر مبنای فاصله فیزیکی، غیریکنواخت بود ($\chi2_{(6)}$ = 42.803, P-value = 1.276E-7). گروه پیوستگی شماره ۴ (LG4) با ۲۹/۸۶ درصد و گروه‌های پیوستگی شماره ۱ (LG1) و ۷ (LG7) به ترتیب با دارا بودن ۱۸/۷۵ و ۱۳/۱۹ درصد بیشترین پراکنش QTL در سطح ژنوم را داشتند. کمترین میزان پراکنش QTL در بین گروه‌های پیوستگی نیز به‌ترتیب مربوط به گروه‌های پیوستگی شماره ۳ (LG3) و ۸ (LG8) با مقدار ۳/۴۷ و ۵/۵۶ درصد بود (شکل ۱).

۱- Pearson Correlation Analysis ۲- Linkage Group ۳- Chi-square test ۴- Goodness of fit ۵- Co-localization

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

جدول ۲- تعداد QTLها و MQTLهای شناسایی شده برای ویژگی‌های کمی.

Table 2. The number of QTLs and identified M-QTLs information for the quantitative traits.

ویژگی Trait	تعداد QTLها Number of individual QTLs ‡	تعداد MQTLها Number of MQTLs¶
0-7.2C	12	10
7.2C	12	10
BT	27	14
Dy	12	9
ExC	8	8
FA	5	2
FpH	5	3
FW	11	9
HR	3	2
IL	1	2
LoC	10	8
PH	1	1
Pmr	2	3
RT	14	5
SSC	8	5
SuC	2	1
Ut	11	9

‡ Number of related individual QTLs in each class of traits assessed in meta-QTL analysis,
¶ Number of discovered M-QTLs containing each class of traits.
BT, RT, IL, PH, ExC, FpH, SuC, Pmr, 0-7.2C, 7.2C, LoC, Ut, Dy, HR, SSC, FW and FA represent blooming time, ripening time, internode length, plant height, external color, fruit pH, sugar content, powdery mildew resistance, 0-7.2 Celsius degree, 7.2 Celsius degree, low chilling, chilling requirement based on Utah model, chilling requirement based on Dynamic model, heat requirement, soluble solid content, fruit weight and fruit acidity, respectively.

‡: تعداد QTLهای مربوط به هر ویژگی که در فرا-آزمونQTL مورد استفاده قرار گرفته است.

¶: تعداد MQTLهایی که در آن QTLهای مربوط به هر ویژگی کمی وجود دارد.

BT، RT، IL، PH، ExC، FpH، SuC، Pmr، 0-7.2C، 7.2C، LoC، Ut، Dy، HR، SSC، FW و FA به ترتیب معرف تاریخ شکوفایی، روز تا رسیدگی، فاصله میانگره، ارتفاع گیاه، رنگ لایه خارجی، pH میوه، میزان قند، مقاومت به سفیدک پودری، ۷/۲ – ۰ درجه سلسیوس، ۷/۲ درجه سلسیوس، نیاز سرمایی کم، نیاز سرمایی بر اساس مدل Utah، نیاز سرمایی بر اساس مدل Dynamic، نیاز گرمایی، مواد جامد محلول، وزن میوه و اسیدیته میوه می‌باشند.

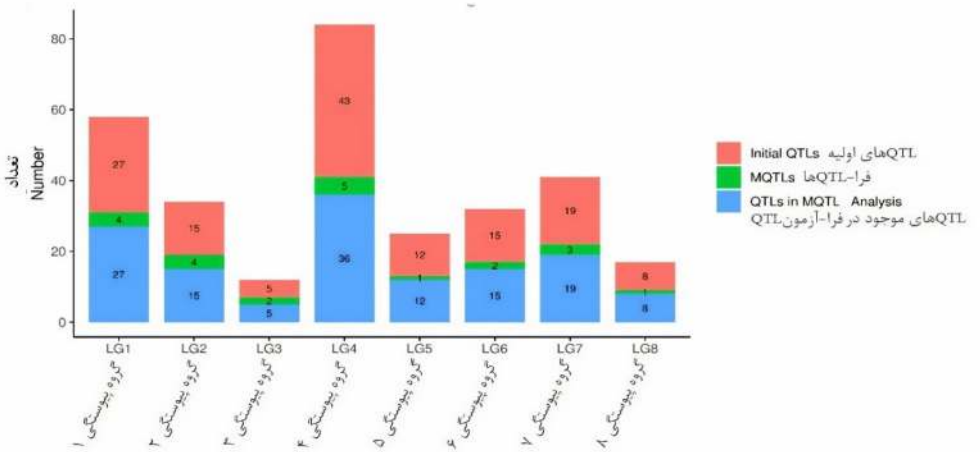


Fig. 1. Distribution of different quantitative trait loci (QTL) and meta QTLs across the peach linkage groups. The pink, green and blue bars represent number of initial QTLs, Meta QTLs and QTLs used in meta QTL analysis. The numbers inside each bar represent frequency of QTLs and MQTLs in each linkage group.

شکل ۱- پراکنش مکان‌های کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی (QTLs) و MQTLها در گروه‌های پیوستگی مختلف هلو. ستون‌های صورتی رنگ، سبز و آبی رنگ به ترتیب نشان‌دهنده QTLهای ابتدایی، MQTLها و QTLهای استفاده شده در فرا-آزمونQTL می‌باشند. اعداد در هر ستون نمایان‌گر فراوانی QTLها و MQTLها در هر گروه پیوستگی می‌باشد.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

فرا-آزمونQTL

از مجموع ۱۴۴ عدد QTL تشکیل شده از جمعیت‌های مختلف، تعداد ۱۳۷ عدد QTL با موفقیت روی نقشه ژنتیکی مرجع تشکیل شده پراکنش یافتند و در نهایت در فرا-آزمون QTL مورد استفاده قرار گرفتند. در تمامی گروه‌های پیوستگی به استثناء گروه پیوستگی شماره ۴ (LG4) تمامی QTLهای اولیه با موفقیت روی نقشه ژنتیکی مرجع هلو پراکنش یافتند، در حالی که در گروه لینکاژ شماره ۴ (LG4) از تعداد ۴۳ عدد QTL اولیه مربوط به ویژگی‌های کمی مختلف، تعداد ۳۶ عدد QTL با موفقیت روی نقشه ژنتیکی مرجع تشکیل شده در هلو پراکنش یافتند (شکل ۱). بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده از فرا-آزمونQTL در مجموع تعداد ۲۲ MQTL (MQTL) و در هر گروه پیوستگی دستکم یک MQTL شناسایی شد. نتیجه‌های به‌دست آمده از فرا-آزمونQTL نشان داد که در گروه پیوستگی شماره ۴ (LG4) بیشترین تعداد MQTL (۵ عدد) و در گروه‌های پیوستگی شماره ۵ (LG5) و ۸ (LG8) کمترین تعداد MQTL (۱ عدد) شناسایی شد (شکل‌های ۲ و ۳).

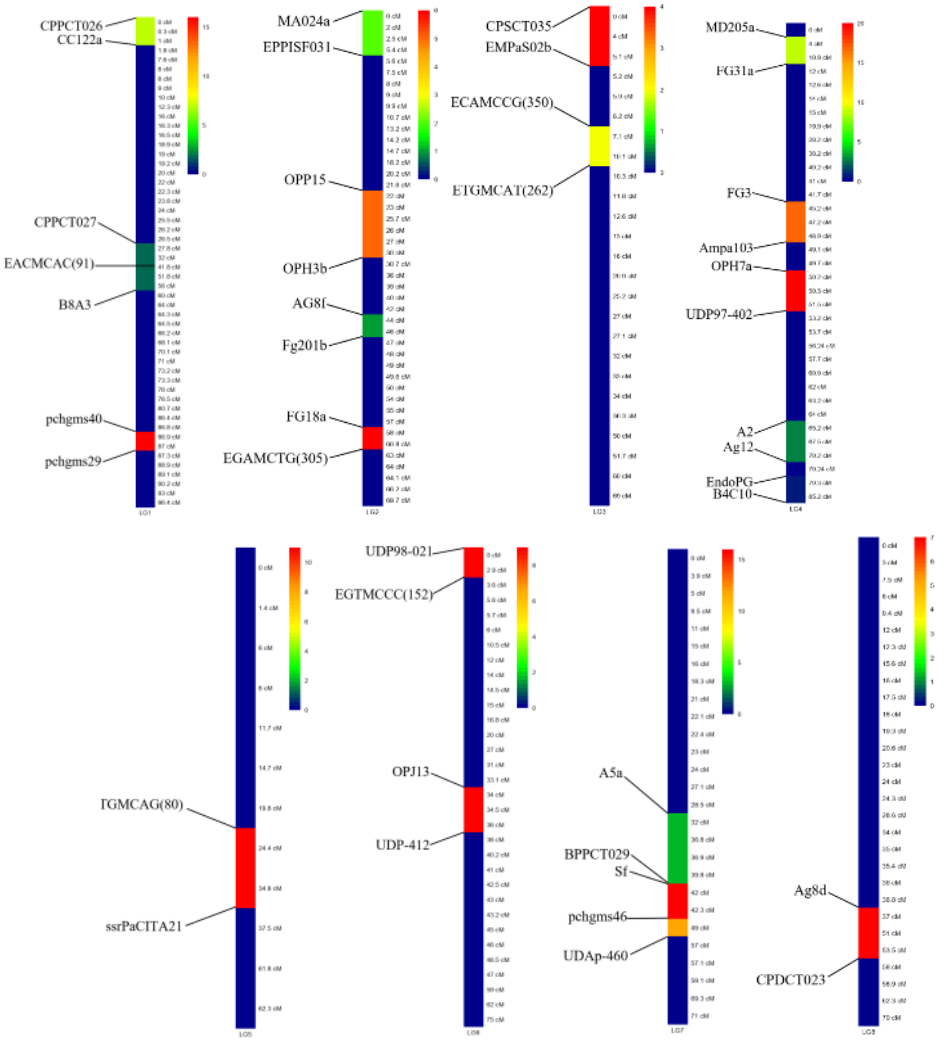


Fig. 2. Position of the detected MQTLs on peach genome associated with different quantitative traits with 95% confidence interval. Each color in different linkage group indicates the number of initial QTLs involved in each MQTL. The flanking markers for each MQTL are presented on the left side of linkage groups.

شکل ۲- موقعیت MQTLهای شناسایی شده مرتبط با ویژگی‌های کمی مختلف در ژنوم هلو با حدود اطمینان ۹۵ ٪. رنگ‌ها در گروه‌های پیوستگی نشان‌دهنده تعداد QTLهای اولیه در هر ناحیه MQTL است. نشانگرهای طرفین هر MQTL در قسمت چپ هر گروه پیوستگی نشان داده شده است.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

ریزگان بیشتر در رابطه با موقعیت هر MQTL در سطح ژنوم هلو، گروه پیوستگی، حدود اطمینان و غیره در جدول ۳ آمده است. نتیجه‌های فرا-آزمونQTL نشان داد که دامنه تغییر تعداد QTLهای اولیه در هر ناحیه MQTL بین ۱ تا ۱۳ متغیر بود. در صورتی که از نظر ویژگی‌های کمی مطالعه شده تعداد QTLهای مرتبط در ناحیه MQTLهای شناسایی شده بین ۱ تا ۱۴ عدد QTL متغیر بود.

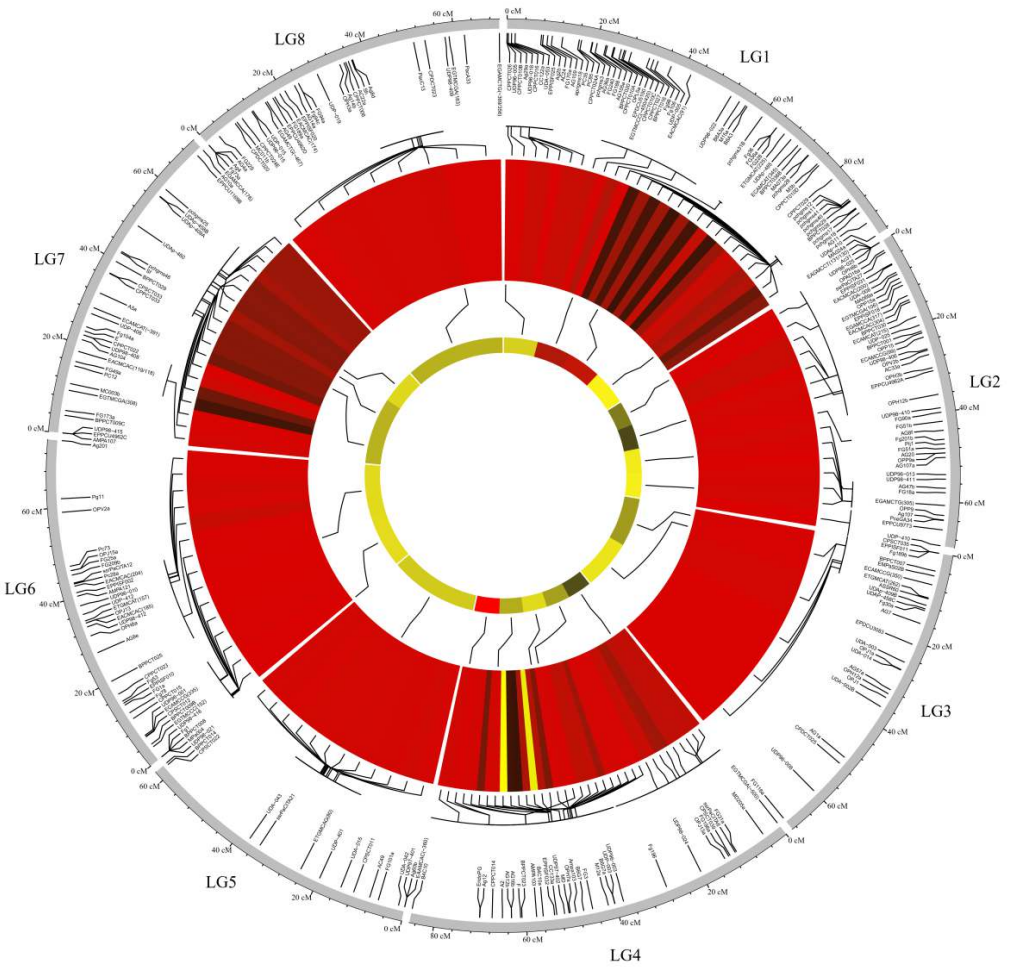


Fig. 3. Circos plot showing distribution of QTLs and MQTLs on linkage group of peach. The outermost circle indicates the length of each linkage map on the consensus genetic map in cM. The second circle shows molecular markers distribution. The third and fourth circles indicate the initial QTLs density with 95% confidence intervals and the position of the detected MQTL for the assessed traits based on heatmap illustration. The protruding lines from each heatmap indicate the QTLs and MQTLs position on the linkage groups.

شکل ۳. نمودار Circos برای نمایش توزیع QTL و MQTLها روی گروه‌های پیوستگی هلو. در خارجی‌ترین دایره طول هر گروه پیوستگی در نقشه ژنتیکی مرجع بر اساس واحد سانتی‌مورگان (cM) مشخص شده است. دایره شماره دوم توزیع نشانگرهای مولکولی را نشان‌می‌دهد. در دایره‌های سوم و چهارم به ترتیب تراکم QTLهای اولیه با حدود اطمینان ۹۵ درصد و موقعیت هر MQTL مرتبط با ویژگی‌های کمی مختلف بر اساس نقشه‌های حرارتی نشان داده شده است. خطوط برآمده از هر نقشه حرارتی موقعیت QTLها و MQTLها را در سطح گروه‌های پیوستگی نشان می‌دهد.

به طور کلی بر اساس نتیجه‌های به دست آمده، در میان MQTLهای شناسایی شده، MQTL شماره ۳ در گروه پیوستگی شماره ۴ (MQTL.LG4.3) دارای بیشترین تعداد QTL (۱۳ QTL) بود. هم‌چنین MQTL شماره ۲ در گروه پیوستگی شماره

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

۴ (MQTL.LG4.2) با داشتن ۱۰ QTL در رتبه دوم قرار گرفت. MQTLهای شماره ۳ از گروه پیوستگی شماره ۲ (MQTL.LG2.3) و شماره ۵ از گروه پیوستگی شماره ۴ (MQTL.LG4.5) با دارا بودن تنها یک QTL کمترین تعداد QTL را در بین MQTLهای شناسایی شده نشان دادند (جدول ۳). در مجموع بر اساس نتیجه‌های حاصل از فرا-آزمونQTL، میانگین حدود اطمینان نواحی ژنومی دخیل در ویژگی‌های بررسی شده در گیاه هلو تا سه برابر کاهش یافت. تعداد QTLهای موجود در هر گروه پیوستگی با تعداد MQTLهای شناسایی شده همبستگی مثبت (r =۰/۸۳) و معنی‌داری (P-value = ۰/۰۱۰) داشت.

جدول ۳- توصیف MQTLهای شناسایی شده در ژنوم هلو.

Table 3. Description of the detected meta-quantitative trait loci (MQTL) in peach genome.

نام MQTL MQTL name	گروه پیوستگی Linkage group	نشانگرهای طرفین Flanking markers	موقعیت Position (cM)	حدود اطمینان CI (cM)	تعداد QTLهای موجود در هر ناحیه MQTL Individual QTL present in MQTL
MQTL.LG1.1	LG1	CPPCT026 – CC122a	0.41	0.93	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, RT, Ut
MQTL.LG1.2	LG1	CPPCT027 – EACMCAC (91)	35.31	12.58	BT, FW
MQTL.LG1.3	LG1	EACMCAC (91) – B8A3	49.42	13.09	BT, FW
MQTL.LG1.4	LG1	pchgms40 – pchmgs29	87	0.02	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, HR, LoC, Ut
MQTL.LG2.1	LG2	MA024a – EPPISF031	3.02	3.36	FW, SSC
MQTL.LG2.2	LG2	OPP15 – OPH3b	25.32	4.98	BT, SSC
MQTL.LG2.3	LG2	AG8f – Fg201b	44.2	0.23	FW
MQTL.LG2.4	LG2	FG18a – EGAMCTG (305)	60.72	0.11	ExC, PH, RT, SuC
MQTL.LG3.1	LG3	CPSCT035 – EMPaS02b	3.31	2.42	ExC, FA, FpH, SSC
MQTL.LG3.2	LG3	ECAMCCG (350) – ETGMCAT (262)	9.09	0.37	ExC, SSC
MQTL.LG4.1	LG4	MD205a – FG31a	7.13	4.76	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, LoC, Ut
MQTL.LG4.2	LG4	FG3 – Ampa103	47.08	2.29	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, ExC, FpH, FW, IL, LoC, Ut
MQTL.LG4.3	LG4	OPH7a – UDP97-402	50.74	0.67	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, ExC, FA, FpH, FW, IL, LoC, RT, SSC, Ut
MQTL.LG4.4	LG4	A2 – Ag12	67.67	1.9	BT, FW
MQTL.LG4.5	LG4	EndoPG – B4C10	82.22	14.66	BT
MQTL.LG5.1	LG5	ETGMCAG (80) – ssrPaCITA21	32.68	1.09	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, LoC, Ut
MQTL.LG6.1	LG6	UDP98-021 – EGTMCCC (152)	0.01	0.61	ExC, FW, RT
MQTL.LG6.2	LG6	OPJ13 – UDP-412	34.73	0.67	0-7.2C, 7.2C, BT, ExC, FW
MQTL.LG7.1	LG7	A5a – BPPCT029	36.48	1.75	BT, ExC, Pmr
MQTL.LG7.2	LG7	Sf – pchgms46	43.61	1.74	0-7.2C, 7.2C, BT, Dy, LoC, Pmr, Ut
MQTL.LG7.3	LG7	pchgms46 – UDAp-460	47.71	0.71	0-7.2C, 7.2C, Dy, LoC, Pmr, Ut
MQTL.LG8.1	LG8	Ag8d – CPDCT023	51.17	1.78	0-7.2C, 7.2C, Dy, HR, LoC, Ut

BT, RT, IL, PH, ExC, FpH, SuC, Pmr, 0-7.2C, 7.2C, LoC, Ut, Dy, HR, SSC, FW and FA represent blooming time, ripening time, internode length, plant height, external color, fruit pH, sugar content, powdery mildew resistance, 0-7.2 Celsius degree, 7.2 Celsius degree, low chilling, chilling requirement based on Utah model, chilling requirement based on Dynamic model, heat requirement, soluble solid content, fruit weight and fruit acidity, respectively.

BT، RT، IL، PH، ExC، FpH، SuC، Pmr، 0-7.2C، 7.2C، LoC، Ut، Dy، HR، SSC،FWو FA به ترتیب معرف تاریخ شکوفایی، روز تا رسیدگی، فاصله میانگره، ارتفاع گیاه، رنگ لایه خارجی، pH میوه، میزان قند، مقاومت به سفیدک پودری، ۷/۲-۰ درجه سلسیوس، ۷/۲ درجه سلسیوس، نیاز سرمایی کم، نیاز سرمایی بر اساس مدلUtah ، نیاز سرمایی بر اساس مدلDynamic ، نیاز گرمایی، مواد جامد محلول، وزن میوه و اسیدیته میوه می‌باشند

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

تجزیه ویژگی‌های کمی در هر ناحیه MQTL

بر اساس تجزیه ویژگی‌ها در هر ناحیه MQTL، QTLهای مربوط به زمان شکوفایی (BD) در ۱۴ MQTL از ۲۲ عدد MQTL شناسایی شده حضور داشتند. QTLهای مربوط به نیاز سرمایی ۷/۲-۰ درجه سلسیوس و ۷/۲ درجه سلسیوس با حضور داشتن در ۱۰ MQTL از ۲۲ MQTL در رتبه دوم قرار گرفتند. QTLهای مربوط به ویژگی‌های ارتفاع گیاه و مقدار قند نیز با حضور تنها در یک MQTL در پایین‌ترین رتبه قرار گرفتند (جدول ۲). به طور کلی بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده برای هر کدام از ۱۸ ویژگی اقتصادی مهم در گیاه هلو دستکم یک QTL در نواحی MQTLهای شناسایی شده وجود دارد.

با توجه به اهمیت وزن میوه به لحاظ تأثیر مستقیم بر ارزش اقتصادی محصول نهایی هلو و هم‌چنین به عنوان یکی از مهمترین اجزای عملکرد، ارتباط بین QTLهای مربوط به ویژگی‌های کمی بررسی شده با QTLهای ویژگی وزن میوه (FW) در نواحی MQTLهای شناسایی شده بر اساس تجزیه فراوانی هم‌مکانی (حضور و عدم حضور) انجام پذیرفت. بر اساس نتیجه‌های حاصل از تجزیه فراوانی هم‌مکانی QTLها، ویژگی تاریخ شکوفایی (BT) دارای بیشترین میزان هم‌مکانی با ویژگی وزن میوه به میزان ۶۷ درصد بود. هم‌چنین ویژگی رنگ بخش خارجی میوه (ExC) با میزان ۴۴ درصد از لحاظ فراوانی هم‌مکانی با ویژگی وزن میوه در رتبه دوم قرار گرفت. جالب توجه بود که QTLهای مربوط به ویژگی‌های زمان رسیدگی میوه (RT) و اسیدیته میوه (FA) در نواحی MQTLهای شناسایی شده به میزان ۱۱ درصد با QTLهای مربوط به وزن میوه هم‌مکانی نشان دادند (جدول ۴).

جدول ۴- واکاوی فراوانی هم‌مکانی بین QTLهای ویژگی‌های کمی بررسی شده با QTLهای مرتبط با وزن میوه در ناحیه MQTLهای شناسایی شده در ژنوم هلو.

Table 4. Co-localization frequency analysis between QTLs of the tested traits and QTLs associated with fruit weight in the detected MQTLs region in peach genome.

ویژگی Trait	فراوانی هم‌مکانی با وزن میوه Co-localization frequency with FW	کای-اسکوئر $\chi 2$	احتمال معنی‌داری P-Value	ویژگی Trait	فراوانی هم‌مکانی با وزن میوه Co-localization frequency with FW	کای-اسکوئر $\chi 2$	احتمال معنی‌داری P-Value
0-7.2C	0.33	2.55	0.11	ExC	0.44	3.40	0.07
LoC	0.22	1.70	0.19	IL	0.22	1.70	0.19
BT	0.67	5.09	0.02	7.2C	0.33	2.55	0.11
Dy	0.22	1.70	0.19	RT	0.22	1.70	0.19
FpH	0.22	1.70	0.19	SSC	0.11	0.85	0.36
FA	0.11	0.85	0.36	SuC	0.22	1.70	0.19

BT, RT, IL, ExC, FpH, SuC, 0-7.2C, 7.2C, LoC, Dy, SSC and FA represent blooming time, ripening time, internode length, external color, fruit pH, sugar content, 0-7.2 Celsius degree, 7.2 Celsius degree, low chilling, chilling requirement based on Dynamic model, soluble solid content and fruit acidity, respectively

BT، RT، IL، ExC، FpH، SuC، 0-7.2C، 7.2C، LoC، Dy، SSCو FA به ترتیب معرف تاریخ شکوفایی، روز تا رسیدگی، فاصله میانگره، رنگ لایه خارجی، pH میوه، میزان قند، ۷/۲-۰ درجه سلسیوس، ۷/۲ درجه سلسیوس، نیاز سرمایی کم، نیاز سرمایی بر اساس مدلDynamic ، مواد جامد محلول و اسیدیته میوه می‌باشند.

به طور کلی فراوانی هم‌مکانی برای ویژگی وزن میوه دارای ارتباط خوب و قوی با تعداد کل QTLهای بررسی شده در نواحی MQTLهای شناسایی شده داشت (R^2 = ۵۰٪). افزون بر این در تمامی ویژگی‌ها به غیر از ویژگی تاریخ شکوفایی (BT) ارتباط بین QTLهای موجود در هر ناحیه MQTL و QTLهای مربوط به ویژگی وزن میوه با مقدار برآورد شده بر اساس آزمون کای-اسکوئر غیرمعنی‌دار بود. ارتباط معنی‌دار QTLهای ویژگی تاریخ شکوفایی با QTLهای وزن میوه بیانگر این مهم بود که فراوانی هم‌مکانی مشاهده شده بین QTLها بیشتر از حد مورد انتظار بود (جدول ۴).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

بحث

در مطالعه حاضر نتیجه‌ها و داده‌های مربوط به چهار جمعیت مختلف هلو، با اندازه متفاوت و هم‌چنین نشانگرهای مولکولی متفاوت به منظور شناسایی پایدارترین مکان‌های ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مهم و اقتصادی هلو جمع‌آوری و بر اساس روش تجزیه گسترده ژنومی MQTL مورد ارزیابی قرار گرفتند. بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده ۹۵/۱۴ ٪ از QTLهای ویژگی‌های کمی مطالعه شده در فرا-آزمونQTL با موفقیت مورد استفاده قرار گرفت. این یافته نشان‌دهنده توان آماری فرا-آزمونQTL در ترکیب QTLهای مربوط به آزمایش‌های مختلف و آزمون مستقل آن‌ها می‌باشد. توان آماری فرا-آزمونQTL در ترکیب QTLهای مختلف در گیاه گندم به میزان ۵۴ تا ۸۴ ٪ گزارش شده است (۱، ۴۴). در مطالعه‌های انجام شده در گیاه هلو به‌منظور افزایش توان شناسایی QTLهای کنترل‌کننده در مطالعه‌های نقشه‌یابی ژنتیکی از روش ادغام داده‌های نتاج در محیط‌ها و سال‌های مختلف استفاده شده است. بهره‌گیری از روش تجزیه و تحلیل یکپارچه موجب بهبود تنوع ژنتیکی و افزایش توان آماری شناسایی QTLهای کنترل‌کننده ویژگی‌های کمی مهم در هلو شده است (۳۶). افزون بر قدرت فرا-آزمونQTL در شناسایی مناطق ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌های مهم، حدود اطمینان مربوط مناطق ژنومی شناسایی شده به طور معنی‌داری در فرا-آزمونQTL کاهش می‌یابد. بر این اساس متوسط حدود اطمینان مناطق ژنومی شناسایی شده در این آزمایش به میزان ۳ برابر نسبت به حدود اطمینان اولیه QTLهای کنترل‌کننده ویژگی‌های بررسی شده کاهش یافت و در نتیجه شناسایی QTLهای ویژگی‌های کمی مهم در گیاه هلو با دقت و قدرت بیشتری و هم‌چنین در محدوده کوچکتری از ژنوم شناسایی شدند. نتیجه‌های این مطالعه می‌توانند در بهنژادی گیاه هلو و سایر درختان میوه استفاده شود. افزون بر این، یافته‌های به‌دست آمده از این مطالعه قدرت و دقت برنامه‌های به‌نژادی به خصوص در زمینه همسانه‌سازی[1]QTLها و نقشه‌یابی دقیق ژنوم در هلو را افزایش می‌دهد.

بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده مشاهده شد که QTLهای مربوط به ویژگی‌ها به صورت غیریکنواخت در سطح ژنوم هلو پراکنش یافته‌اند. از مجموع تعداد ۱۴۴ QTL ابتدایی و ۱۳۶ QTL پراکنش یافته روی نقشه ژنتیکی مرجع که در آزمون MQTL نیز مورد استفاده قرار گرفت، گروه‌های پیوستگی شماره ۴ و ۳ به ترتیب بیشترین و کمترین تعداد QTL را به خود اختصاص دادند. تعداد بیشتر یا کمتر QTLها در ژنوم ارتباط مستقیمی با فراوانی نشانگرهای مولکولی به ویژه نشانگرهای با چند شکلی بالا دارد. حضور تعداد نشانگرهای مولکولی بیشتر به خصوص نشانگرهای با چندشکلی بالا در سطح ژنوم باعث اشباع ژنوم شده و در نتیجه احتمال شناسایی QTLها را افزایش می‌دهد (۵۵). بر این اساس نقشه‌های با تراکم نشانگری کمتر منجر به شناسایی کمتر QTLها در برخی از گروه‌های پیوستگی می‌شود. بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده، در این مطالعه یک نقشه ژنتیکی مرجع در ژنوم هلو ایجاد شد که باعث افزایش تراکم نشانگرهای مولکولی در سطح گروه‌های پیوستگی مختلف در مقایسه با نقشه ژنتیکی مطالعه‌های به صورت مجزا شده است که به دنبال آن، شفافیت نقشه ژنتیکی را افزایش داده است. یکی از سودمندی‌های فرا-آزمونQTL ایجاد نقشه‌های با تراکم نشانگری بیشتر و در نتیجه شفافیت بیشتر نقشه‌های ژنتیکی است. نقشه‌های با وضوح بیشتر و دارای نشانگرهای هم-تفرق، تجدیدپذیر و پرتراکم با توان بالا به افزایش دقت در نقشه‌یابی QTLها، تشخیص بهتر ژن‌های کاندید و هم‌چنین برآورد دقیق‌تر اثر QTLها می‌شود (۱۲، ۲۸، ۵۰). در واقع در صورت وجود یک نقشه ژنتیکی مرجع که از مطالعه‌های مختلف آمده است، امکان مطالعه‌های مقایسه‌ای در سطح ژنوم ایجاد می‌شود. در هلو (*P. persica*) از نقشه‌های پیوستگی به منظور شناسایی QTLهای مرتبط با ویژگی‌های فیزیولوژیک و ویژگی‌های کیفی میوه از جمله اندازه، قطر، سفتی، اسیدیته، قند (فروکتوز، گلوکز، ساکارز و سوربیتول)، عطر و طعم میوه، ترکیب‌های فنلی مربوط به پوست میوه، هم‌چنین میزان تحمل به بیماری استفاده شده است (۸، ۱۰، ۱۹، ۲۱). به هر حال، این نقشه‌ها به منظور مکان‌یابی مناطق ژنومی کنترل‌کننده ویژگی‌ها و در یک زمینه ژنتیکی خاص با اندازه جمعیت مشخص تشکیل شده‌اند که ارزش چندانی ندارند (۲۸، ۴۸).

بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده از فرا-آزمونQTL بیشترین تعداد MQTL شناسایی شده در ژنوم هلو به ترتیب در گروه پیوستگی ۴ با ۵ MQTL و گروه‌های پیوستگی ۱ و ۲ با دارا بودن ۴ MQTL تعلق داشت. بنابراین، گروه‌های پیوستگی گفته شده بیشترین تأثیر را بر کنترل و نمود ویژگی‌های بررسی شده در هلو دارند. در MQTLهای شناسایی شده، QTLهای مربوط به زمان شکوفایی (BT) دارای بیشترین فراوانی بودند. هم‌چنین حضور تعدادی QTL مربوط به ویژگی وزن میوه و نیاز سرمایی

۱- Cloning

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

در ۹ الی ۱۰ ناحیه MQTL، گستردگی و تنوع مناطق ژنومی کنترل‌کننده این ویژگی‌ها را نشان داد. این نتیجه‌ها بیانگر اهمیت زیاد ویژگی‌های بیان‌شده و نیاز به بررسی بیشتر این ویژگی‌ها برای بهبود ژنتیکی هلو می‌باشد. همسو با نتیجه‌های به‌دست آمده از مطالعه حاضر، در مطالعه‌های نقشه‌یابی انجام شده در هلو، توجه بیشتری به ویژگی‌های تاریخ شکوفایی و نیاز سرمایی شده است و تعداد QTLهای بیشتری در رابطه با این ویژگی‌ها شناسایی شده‌اند (۵، ۱۶، ۱۷). پراکنش QTLهای این ویژگی‌ها در ژنوم ممکن است به واسطه ژنتیک پیچیده، وراثت‌پذیری بالا و یا تأثیرپذیری کمتر از محیط باشد که باعث افزایش حمل آلل‌های مرتبط با این ویژگی‌ها در جمعیت‌های مختلف شده است (۹، ۵۳).

بر اساس نتیجه‌های به‌دست آمده از فرا-آزمونQTL در هلو، مشخص شد که MQTL شماره ۲ و ۳ در گروه پیوستگی شماره ۴ (MQTL.LG4.2, MQTL.LG4.3) تعداد بیشتری QTL را در مقایسه با سایر MQTL شناخته شده دارا بودند، در صورتی که در برخی از MQTLها تنها یک QTL وجود داشت. به طور کلی بر اساس یافته‌های این پژوهش می‌توان استدلال نمود که MQTLهای دارای بیشترین تعداد QTLهای کنترل‌کننده ویژگی‌های مهم، مناطق ژنومی قابل اعتماد جهت جستجوی ژن‌های کاندید هستند و بهره‌گیری از این نواحی ژنومی در برنامه‌های به‌نژادی به منظور بهبود ژنتیکی هلو می‌تواند مد نظر قرار گیرد. با شناخت و همسانه‌سازی مناطق ژنومی تأثیرگذار بر ویژگی‌های مختلف به صورت همزمان می‌توان اقدام به بهبود چندین ویژگی کمی و اقتصادی مهم نمود. ارتباط بین چندین ویژگی در یک ناحیه ژنومی، دارای ارزش بالقوه زیادی در رابطه با بهبود ویژگی‌های مدنظر از راه به کارگیری برنامه‌های به‌نژادی و انتخاب به کمک نشانگر می‌باشد. افزون بر این، با توجه به اینکه یک ژن می‌تواند از راه اثر پلیوتروپی بر دو یا چند ویژگی تأثیر بگذارد، لذا شناسایی چنین مناطقی در ژنوم احتمال شناسایی ژن‌های جدید با آثار پلیوتروپی را افزایش می‌دهد (۲۵، ۲۷، ۳۹).

بر اساس نتیجه‌های حاصل از تجزیه فراوانی هم‌مکانی بین QTLها، QTLهای زمان شکوفایی بیشترین فراوانی هم‌مکانی را با QTLهای وزن میوه نشان داد. هم‌مکانی QTLها ممکن است به دلیل آثار پلیوتروپی حاصل از ژن‌های مشترک در کنترل ویژگی‌های مختلف و یا به دلیل وجود پیوستگی شدید بین ژن‌های کنترل‌کننده هر کدام از ویژگی‌ها به صورت مستقل در نواحی ژنومی مختلف باشد (۴۲، ۴۹). بنابراین، برداشت می‌شود که ویژگی‌های تاریخ شکوفایی و وزن میوه در گیاه هلو توسط ژن یا ژن‌های با آثار پلیوتروپی و یا ژن‌های با پیوستگی زیاد کنترل می‌گردند.

نتیجه‌گیری

MQTLهای شناسایی شده از جمله MQTL.LG4.2 و MQTL.LG4.3 که دارای بیشترین تعداد QTL مرتبط با ویژگی‌های مختلف بودند، به عنوان مهمترین و تأثیرگذارترین مناطق ژنومی هلو به منظور جستجو و شناسایی ژن‌های کاندید در برنامه‌های به‌نژادی آتی معرفی شدند. هم‌چنین، مطالعه حاضر اولین گزارش در رابطه با شناسایی MQTLهای موجود در ژنوم هلو می‌باشد. نتیجه‌های برآمده از مطالعه حاضر از راه شناسایی مناطق ژنومی مؤثر در کنترل ویژگی‌های مختلف، یک چهارچوب کلی به منظور بهبود ژنتیکی گیاه هلو در یک برنامه چند منظوره به‌نژادی با هدف به‌نژادی ویژگی‌های اقتصادی مهم از جمله ویژگی‌های مربوط به زمان شکوفایی و زمان رسیدگی میوه، ویژگی‌های مرتبط با تولید و کیفیت میوه و هم‌چنین ویژگی‌های مربوط به نیاز گرمایی و سرمایی را فراهم می‌سازد. نتیجه‌های این مطالعه می‌تواند به عنوان یک منبع با ارزش به منظور درک بهتر ارتباط بین ویژگی‌ها و نواحی ژنومی گیاه هلو در مطالعه‌های گسترده ژنومی مورد استفاده قرار گیرد.

منابع

References

1. Acuña-Galindo, M.A., R.E. Mason, N.K. Subramanian, and D.B. Hays. 2015. Meta-analysis of wheat QTL regions associated with adaptation to drought and heat stress. Crop Sci. 55(2):477-492.
2. Arcade, A., A. Labourdette, M. Falque, B. Mangin, F. Chardon, A. Charcosset, and J. Joets. 2004. BioMercator: integrating genetic maps and QTL towards discovery of candidate genes. Bioinformatics, 20(14):2324-2326.
3. Arús, P., I. Verde, B. Sosinski, T. Zhebentyayeva, and A.G. Abbott. 2012. The peach genome. Tree Genet. Genomes. 8(3):531-547.
4. Avni, R., L. Oren, G. Shabtay, S. Assili, C. Pozniak, I. Hale, R. Ben-David, Z. Peleg, and A. Distelfeld. 2018. Genome based meta-QTL analysis of grain weight in tetraploid wheat identifies rare alleles of GRF4 associated with larger grains. Genes, 9(12): 636.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

5. Bielenberg, D.G., B. Rauh, S. Fan, K. Gasic, A.G. Abbott, G.L. Reighard, W.R. Okie, and C.E. Wells. 2015. Genotyping by sequencing for SNP-based linkage map construction and QTL analysis of chilling requirement and bloom date in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. PloS One. 10(10): e0139406.
6. Byrne, D.H., M.B. Raseira, D. Bassi, M.C. Piagnani, K. Gasik, G.L. Reighard, M.A. Moreno, and S. Pérez. 2012. Peach. In: *Byrne MLBDH*, 505–569, Springer, New York.
7. Chardon, F., S. Jasinski, M. Durandet, A. Lécureuil, F. Soulay, M. Bedu, P. Guerche, and C. Masclaux-Daubresse. 2014. QTL meta-analysis in Arabidopsis reveals an interaction between leaf senescence and resource allocation to seeds. J. Exp. Bot. 65(14):3949-3962.
8. Cirilli, M., D. Bassi, and A. Ciacciulli. 2016. Sugars in peach fruit: a breeding perspective. Hort. Res. 3:15067.
9. Cooper, M., D.R. Woodruff, R.L. Eisemann, P.S. Brennan, and I.H. DeLacy. 1995. A selection strategy to accommodate genotype-by-environment interaction for grain yield of wheat: managed-environments for selection among genotypes. Theor. Appl. Genet. 90(3-4):492-502.
10. da Silva Linge, C., D. Bassi, L. Bianco, I. Pacheco, R. Pirona, and L. Rossini. 2015. Genetic dissection of fruit weight and size in an F 2 peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) progeny. Mol. Breed. 35(2):71.
11. Danan, S., J.B. Veyrieras, and V. Lefebvre. 2011. Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. BMC Plant Biol. 11(1):16.
12. Davey, J.W., P.A. Hohenlohe, P.D. Etter, J.Q. Boone, J.M. Catchen, and M.L. Blaxter. 2011. Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. Nat. Rev. Genet. 12(7):499-510.
13. Dettori, M.T., R. Quarta, and I. Verde. 2001. A peach linkage map integrating RFLPs, SSRs, RAPDs, and morphological markers. Genome, 44(5):783-790.
14. Dirlewanger, E., E. Graziano, T. Joobeur, F. Garriga-Calderé, P. Cosson, W. Howad, and P. Arús. 2004. Comparative mapping and marker-assisted selection in Rosaceae fruit crops. P. Nat. A. Sci. 101(26):9891-9896.
15. Donoso, J.M., R. Picañol, O. Serra, W. Howad, S. Alegre, P. Arús, and I. Eduardo. 2016. Exploring almond genetic variability useful for peach improvement: mapping major genes and QTLs in two interspecific almond × peach populations. Mol. Breed. 36(2):16.
16. Eduardo, I., I. Pacheco, G. Chietera, D. Bassi, C. Pozzi, A. Vecchietti, and L. Rossini. 2011. QTL analysis of fruit quality traits in two peach intraspecific populations and importance of maturity date pleiotropic effect. Tree Genet. Geno. 7(2):323-335.
17. Fan, S., D.G. Bielenberg, T.N. Zhebentyayeva, G.L. Reighard, W.R. Okie, D. Holland, and A.G. Abbott. 2010. Mapping quantitative trait loci associated with chilling requirement, heat requirement and bloom date in peach (*Prunus persica*). New Phytol. 185(4):917-930.
18. Foulongne, M., T. Pascal, P. Arús, and J. Kervella. 2003. The potential of *Prunus davidiana* for introgression into peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] assessed by comparative mapping. Theor. Appl. Genet. 107(2):227-238.
19. Fresnedo-Ramírez, J., T.J. Frett, P.J. Sandefur, A. Salgado-Rojas, J.R. Clark, K. Gasic, C.P. Peace, N. Anderson, T.P. Hartmann, D.H. Byrne, and M.C. Bink. 2016. QTL mapping and breeding value estimation through pedigree-based analysis of fruit size and weight in four diverse peach breeding programs. Tree Genet. Geno. 12(2):25.
20. Frett, T.J., G.L. Reighard, W.R. Okie, and K. Gasic. 2014. Mapping quantitative trait loci associated with blush in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. Tree Genet. Geno. 10(2):367-381.
21. Giménez, R., A.J. Monforte, M.A. Moreno, Y. Gogorcena, J.L. Zeballos, and W. Abidi. 2013. QTL analysis of fruit quality traits in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] using dense SNP maps. In VIII International Peach Symposium, 1084: 703-710.
22. Goffinet, B. and S. Gerber. 2000. Quantitative trait loci: a meta-analysis. Genetics, 155(1):463-473.
23. Gradziel, T.M. 2002. Interspecific hybridizations and subsequent gene introgression within Prunus subgenus Amygdalus. In XXVI International Horticultural Congress: Genetics and Breeding of Tree Fruits and Nuts, 622: 249-255
24. Hanocq, E., A. Laperche, O. Jaminon, A.L. Lainé, and J. Le Gouis. 2007. Most significant genome regions involved in the control of earliness traits in bread wheat, as revealed by QTL meta-analysis. Theor. Appl. Genet. 114(3):569-584.
25. Hittalmani, S., H.E. Shashidhar, P.G. Bagali, N. Huang, J.S. Sidhu, V.P. Singh, and G.S. Khush. 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(2):207-214.
26. Islam, M., J. Ontoy, and P.K. Subudhi. 2019. Meta-Analysis of Quantitative Trait Loci Associated with Seedling-Stage Salt Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.). Plants, 8(2):33.
27. Jewel, Z.A., J. Ali, A. Mahender, J. Hernandez, Y. Pang, and Z. Li. 2019. Identification of Quantitative Trait Loci Associated with Nutrient Use Efficiency Traits, Using SNP Markers in an Early Backcross Population of Rice (*Oryza sativa* L.). Int. J. Mol. Sci. 20(4):900.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

28. Khan, M.A., Y. Han, Y.F. Zhao, M. Troggio, and S.S. Korban. 2012. A multi-population consensus genetic map reveals inconsistent marker order among maps likely attributed to structural variations in the apple genome. PLoS One, 7(11): e47864.
29. Kolde. R. 2013. pheatmap: Pretty Heatmaps. R package version 0.7.7. http://CRAN.R-project.org/package =pheatmap.
30. Kosambi, D. 1944. The estimation of map distances from recombination value. Ann. Eugen. 12: 172–175.
31. Li, W.T., C. Liu, Y.X. Liu, Z.E. Pu, S.F. Dai, J.R. Wang, X.J. Lan, Y.L. Zheng, and Y.M. Wei. 2013b. Meta-analysis of QTL associated with tolerance to abiotic stresses in barley. Euphytica, 189(1):31-49.
32. Li, X.W., X.Q. Meng, H.J. Jia, M.L. Yu, R.J. Ma, L.R. Wang, K. Cao, Z.J. Shen, L. Niu, J.B. Tian, and M.J. Chen. 2013a. Peach genetic resources: diversity, population structure and linkage disequilibrium. BMC Genet. 14(1):84.
33. Martinez, A.K., J.M. Soriano, R. Tuberosa, R. Koumproglou, T. Jahrmann, and S. Salvi. 2016. Yield QTLome distribution correlates with gene density in maize. Plant Sci. 242:300-309.
34. Micheletti, D., M.T. Dettori, S. Micali, V. Aramini, I. Pacheco, C.D.S. Linge, S. Foschi, E. Banchi, T. Barreneche, B. Quilot-Turion, and P. Lambert. 2015. Whole-genome analysis of diversity and SNP-major gene association in peach germplasm. PLoS One, 10(9):e0136803.
35. Mohler, V. and C. Singrün. 2004. General considerations: marker-assisted selection. In: *Molecular Marker Systems in Plant Breeding and Crop Improvement*, 305-317, Springer, Berlin, Heidelberg.
36. Mora, J.R.H., D. Micheletti, M. Bink, E. Van de Weg, C. Cantín, N. Nazzicari, A. Caprera, M.T. Dettori, S. Micali, E. Banchi, and J.A. Campoy. 2017. Integrated QTL detection for key breeding traits in multiple peach progenies. BMC Geno. 18(1):404.
37. Mulualem, T. and Z. Bekeko. 2016. Advances in quantitative trait loci, mapping and importance of markers assisted selection in plant breeding research. Int. J. Plant. Breed. Genet. 10: 58-68.
38. Pascal, T., F. Pfeiffer, and J. Kervella. 2010. Powdery mildew resistance in the peach cultivar Pamirskij 5 is genetically linked with the *Gr* gene for leaf color. HortScience, 45(1):150-152.
39. Pelgas, B., J. Bousquet, P.G. Meirmans, K. Ritland, and N. Isabel. 2011. QTL mapping in white spruce: gene maps and genomic regions underlying adaptive traits across pedigrees, years and environments. BMC Geno. 12(1):145.
40. Quarta, R., M. T. Dettori, A. Sartori, and I. Verde. 2000. "Genetic linkage map and QTL analysis in peach." In XXV International Horticultural Congress, Part 11. Ed. L.H.W. van der Plas, Acta. Hort. 521.
41. Ru, S., D. Main, K. Evans, and C. Peace. 2015. Current applications, challenges, and perspectives of marker-assisted seedling selection in Rosaceae tree fruit breeding. Tree Genet. Geno. 11(1):8.
42. Sandhu, D., J.A. Champoux, S.N. Bondareva, and K.S. Gill. 2001. Identification and physical localization of useful genes and markers to a major gene-rich region on wheat group 1S chromosomes. Genetics, 157(4):1735-1747.
43. Shulaev, V., S.S. Korban, B. Sosinski, A.G. Abbott, H.S. Aldwinckle, K.M. Folta, A. Iezzoni, D. Main, P. Arus, A.M. Dandekar, and K. Lewers. 2008. Multiple models for Rosaceae genomics. Plant Physiol. 147(3):985-1003.
44. Soriano, J.M. and F. Alvaro. 2019. Discovering consensus genomic regions in wheat for root related traits by QTL meta-analysis. Sci. Rep. 9(1):10537.
45. Sosnowski, O., A. Charcosset, and J. Joets. 2012. BioMercator V3: an upgrade of genetic map compilation and quantitative trait loci meta-analysis algorithms. Bioinformatics, 28(15):2082-2083.
46. Verde, I., A.G. Abbott, S. Scalabrin, S. Jung, S. Shu, F. Marroni, T. Zhebentyayeva, M.T. Dettori, J. Grimwood, F. Cattonaro, and A. Zuccolo. 2013. The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. Nat. Genet. 45(5):487.
47. Veyrieras, J.B., B. Goffinet, and A. Charcosset. 2007. MetaQTL: a package of new computational methods for the meta-analysis of QTL mapping experiments. BMC Bioinformatics, 8(1):49.
48. Wu, Y., T.J. Close, and S. Lonardi. 2010. Accurate construction of consensus genetic maps via integer linear programming. IEEE/ACM. T. Comput. Bi. 8(2):381-394.
49. Xiao, J., J. Li, L. Yuan, and S.D. Tanksley. 1996. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. Theor. Appl. Genet. 92(2):230-244.
50. Xu, Y., L. Huang, D. Ji, C. Chen, H. Zheng, and C. Xie. 2015. Construction of a dense genetic linkage map and mapping quantitative trait loci for economic traits of a doubled haploid population of *Pyropia haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta). BMC Plant Biol. 15(1):228.
51. Yu, Y., Y. Ouyang, and W. Yao, 2017. shinyCircos: an R/Shiny application for interactive creation of Circos plot. Bioinformatics, 34(7):1229-1231.
52. Zhang, L.Y., D.C. Liu, X.L. Guo, W.L. Yang, J.Z. Sun, D.W. Wang, and A. Zhang, 2010. Genomic distribution of quantitative trait loci for yield and yield-related traits in common wheat. J. Integr. Plant Biol. 52(11):996-1007.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

53. Zhang, M., Y. Cui, Y.H. Liu, W. Xu, S.H. Sze, S.C. Murray, S. Xu, and H.B. Zhang, 2019. Accurate prediction of maize grain yield using its contributing genes for gene-based breeding. Genomics. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2019.02. 001.
54. Zhang, X., S. Shabala, A. Koutoulis, L. Shabala, and M. Zhou. 2017. Meta-analysis of major QTL for abiotic stress tolerance in barley and implications for barley breeding. Planta, 245(2):283-295.
55. Zuo, J.F., Y. Niu, P. Cheng, J.Y. Feng, S.F. Han, Y.H. Zhang, G. Shu, Y. Wang, and Y.M. Zhang. 2019. Effect of marker segregation distortion on high density linkage map construction and QTL mapping in Soybean (*Glycine max* L.). Heredity, 123: 572-592.

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

Iranian Journal of Horticultural Science and Technology 21 (3): 259 - 272 (2020)
Research article

Genome Wide Meta-QTL Analysis to Identify Stable Genomic Regions Associated with Important Quantitative Traits (QTLs) in Various Peach (*Prunus persica* L.) Populations

N. Shariatipour and B. Heidari*[1]

The meta-QTL analysis was performed to identify the most effective and stable QTLs related to quantitative traits in peach (*Prunus persica*). In the present study, a QTL database containing information of molecular markers in different peach populations was constructed. Then, a new genetic consensus map based on the Kosambi map function was created. A number of 137 QTLs from the initial pool were projected in the constructed genetic consensus map and eventually 22 meta-QTLs (MQTLs) on different linkage groups of the peach genome was detected. The linkage group 4 (LG4) had the highest number of MQTLs for the assessed traits. According to co-localization frequency analysis between existing QTLs in the detected MQTLs regions, blooming time had the highest co-localization (67%) with the QTLs of fruit weight. Pleiotropy or strong linkage between genes controlling blooming time and fruit weight could be explained for the co-localization of the tested traits. The MQTL.LG4.3 and MQTL.LG4.2 containing 14 and 10 QTLs in original genomic regions were identified as the most stable and reliable MQTLs controlling most of the traits tested in peach.

Keywords: Genetic map, Genome, Meta-QTL, Peach (*Prunus persica* L.), Quantitative traits mapping (QTL).

[Downloaded from journal-irshs.ir on 2026-10-30]

[DOR: 20.1001.1.16807154.1399.21.3.9.7]

1. Ph.D. Student and Professor of Genetics and Plant Molecular Breeding, Department of Plant Production and Genetics, School of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran.
* Corresponding author, Email: (bheidari@shirazu.ac.ir).