

## تجزیه ساختار و تنوع ژنتیکی رقم‌های جو با استفاده از نشانگرهای اس.ان.پی

رضا عطایی<sup>۱\*</sup>، مجید غلامحسینی<sup>۲</sup> و حسین احمدی<sup>۳</sup>

۱، ۲، استادیاران موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.  
۳، کارشناس ارشد، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.  
(تاریخ دریافت: ۹۶/۰۲/۲۵ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۰۶/۱۴)

### چکیده

جو یکی از مهم‌ترین گیاهان خانواده غلات است و از نظر اهمیت اقتصادی در مقام چهارم جهان قرار گرفته است. وجود تنوع ژنتیکی پایه برنامه‌های اصلاحی است و برای بهبود گیاهان زراعی ضروری است. نشانگرهای اس.ان.پی به دلیل فراوانی زیاد در ژنگان (ژنوم) یکی از بهترین نشانگرها برای بررسی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت است. در این بررسی ۱۰۰ رقم جو پاییزه با استفاده از ۳۹۶۴ نشانگر اس.ان.پی با MAF بیشتر از ۱۰ درصد ارزیابی شد. دامنه شاخص PIC در کل جمعیت از ۰/۱۹ تا ۰/۵ با میانگین ۰/۳۹ بود. میزان این شاخص برای اغلب نشانگرها (۳۳۵۲ نشانگر) بیشتر از ۰/۲۵ بود. میانگین شاخص PIC روی کروموزوم‌های مختلف از ۰/۳۷ (کروموزوم‌های شماره ۲ و ۵) تا ۰/۴۲ (کروموزوم‌های شماره ۳ و ۷) متغیر بود. بیشترین میزان شاخص‌های تنوع ژنتیکی (شاخص نی و شاخص اطلاعات شانون) مربوط به کروموزوم‌های شماره ۳ و ۷ بود. تعیین ساختار جمعیت نشان داد، نژادگان (ژنوتیپ)ها بر پایه نشانگرهای مورد استفاده در دو زیرگروه قرار می‌گیرند که با ریخت‌شناختی (مورفولوژی) دو ردیفه یا شش ردیفه بودن سنبله هماهنگی داشت. تجزیه واریانس مولکولی و تعیین شاخص Fst در نواحی از ژنگان که باعث تمایز دو زیرجمعیت شده‌اند، نشان داد این مناطق ژنگانی با ژن‌های مهار (کنترل)کننده ریخت‌شناختی سنبله هم‌مکان هستند. تنوع ژنتیکی در زیرجمعیت اول (رقم‌های دوردیفه) کمتر از زیرجمعیت دوم (رقم‌های شش ردیفه) بود. میانگین نبود تعادل پیوستگی (لینکازی) با افزایش فاصله ژنتیکی کاهش یافت و درون زیرگروه‌ها بیشتر از نبود تعادل موجود در کل جمعیت بود. نبود تعادل ژنتیکی در رقم‌های شش ردیفه نسبت به رقم‌های دو ردیفه روند کاهشی سریع‌تری داشت. نتایج این پژوهش نشان داد، تنوع ژنتیکی زیادی در رقم‌های جو پاییزه وجود دارد و می‌توان از آن در برنامه‌های اصلاحی استفاده کرد.

**واژه‌های کلیدی:** اس.ان.پی، تنوع ژنتیکی، ساختار جمعیت، نبود تعادل پیوستگی، جو.

## Study of Genetic Diversity and Population Structure in Barley (*Hordeum vulgare* L.) Based on SNP Markers

Reza Ataei<sup>1\*</sup>, Majid Gholamhoseini<sup>2</sup> and Hossein Ahmadi<sup>3</sup>

1 and 2, Assistant Professors, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education & Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

3., MSc, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education & Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

(Received: May 15, 2017- Accepted: September 5, 2017)

### ABSTRACT

Barley is a major crop and the fourth most important cereal in the world. Genetic diversity is a basic component in breeding programs and is crucial for successful barley improvement. SNPs are a good marker type to study diversity. SNPs represent the most abundant source of genetic variation within the genome and are linked to heritable differences between individuals. In this study we used diverse collection of 100 winter barley (*Hordeum vulgare* L.) to assess genetic diversity and population structure. Population was genotyped using 3964 SNPs with minor allele frequencies (MAFs) more than 10 percent. PIC was ranged from 0.19 to 0.5 in the whole panel and it was more than 0.25 for 3352 markers. The average of PIC was varied from 0.37 (2H and 5H chromosomes) to 0.42 (3H and 7H chromosomes). The maximum value of genetic diversity indices (Nei's index and Shannon information index) were on 3H and 7H chromosomes. Strong population structure effect related to ear row number (two-row and six-row) was present in our barley collection. AMOVA analysis and  $F_{st}$  index showed that differentiated regions of genome are correspondence with ear row number loci. Genetic diversity in the first subpopulation (two-row cultivars) was less than that in the second subpopulation (six-row cultivars). In the whole genome, average linkage disequilibrium (LD) was observed to decay at 4cM and in sub populations was more than whole panel. LD decay was more rapid in six-row cultivars compared to two-row. These results indicated considerable genetic variation in winter barley collection and could be used in barley improvement programs.

**Key words:** Genetic diversity, Population structure, Linkage disequilibrium, SNP, Barley.

\* Corresponding author E-mail: reza\_ataei@ut.ac.ir

### مقدمه

سودمند از دست رفته‌اند و ذخایر ژنتیکی با سرعت فزاینده- ای کاهش یافته‌اند و گیاهان زراعی عمده در معرض تهدید روزافزون شرایط محیطی نامناسب و تنش‌های زیستی و غیر زیستی قرار گرفته‌اند، تردیدی وجود ندارد.

امروزه نشانگرهای مولکولی برای هدف‌های خاص مانند بررسی تنوع ژنتیکی موجود در جمعیت و یا شناسایی نشانگرهای پیوسته با صفات مهم زراعی و مقاومت به تنش- های زنده و غیرزنده به‌طور گسترده‌ای استفاده می‌شوند (Jain et al., 2002; Gupta & Varshney, 2005). یکی از نشانگرهای مولکولی تفاوت‌های تک نوکلئوتیدی (اس.ان.پی)<sup>۳</sup> است که به دلیل در دسترس بودن شمار زیادی نشانگر اس.ان.پی، میزان پایین اشتباه در نمره‌دهی آلل‌ها و به دلیل قابل مقایسه بودن نتایج آزمایشگاه‌های مختلف امروزه بیشتر از هر نشانگر دیگری مورد توجه قرار گرفته‌اند. با وجود کاستی‌هایی که این نشانگرها نسبت به نشانگرهای ریزماهواره (اس.اس.آر)<sup>۴</sup> دارند، نتایج بررسی‌های اخیر نشان می‌دهد، استفاده از شمار زیادی اس.ان.پی می- تواند کاستی‌های آن را نسبت به نشانگر اس.اس.آر برطرف کند (Paschou et al., 2007). به‌رغم اینکه اس.اس.آرها تنوع آللی زیادی از خود نشان می‌دهند و اطلاعات به‌دست‌آمده از آن‌ها در جمعیت نسبت به اس.ان.پی‌ها (در صورت کاربرد شمار برابر از هر دو نشانگر) بیشتر است اما فراوانی زیاد اس.ان.پی‌ها در ژنگان نسبت به اس.اس.آر تا حد زیادی می‌تواند این کاستی‌ها را برطرف کند.

کاربرد اس.ان.پی در جو نشان داد، به ازای هر ۱۸۹ جفت‌باز یک اس.ان.پی وجود دارد (Kanazin et al., 2002) و آلل‌های همسانی در دو گونه *H. vulgare* L. و *H. spontaneum* L. وجود دارد. (Edwards et al., 2001) اس.ان.پی‌های فراوانی در نواحی حفاظت‌شده اس.اس.آرهای ذرت شناسایی و نشان دادند، اس.ان.پی‌ها به‌خوبی می‌توانند جایگزین اس.اس.آرها شوند. در تحقیقی ۲۱۳ نشانگر اس.ان.پی را در برنج به‌کار بردند و نشان دادند، این نشانگر به‌خوبی می‌تواند برای بررسی ژنگان و به‌نژادی مولکولی برنج استفاده شود (Nasu et al., 2002). در تحقیق دیگری ساختار و تنوع ژنتیکی شمار ۱۴۸۵ رقم بومی جو بهاره

جو (*Hordeum vulgare* L.) یکی از قدیمی‌ترین گیاهان زراعی اهلی شده است. امروزه جو به دلیل موارد استفاده زیاد آن در تغذیه انسان و دام، تولید مالت و استفاده در صنایع تبدیلی یکی از مهم‌ترین گیاهان خانواده غلات است و از نظر اهمیت اقتصادی پس از گندم، برنج و ذرت در مقام چهارم جهان قرار گرفته است (Ferreira et al., 2016). افزون بر اهمیت اقتصادی، ژنگان (ژنوم) جو (در حدود ۵/۱ میلیارد جفت باز) مدل مهمی برای بررسی‌های ژنتیکی به شمار می‌رود، زیرا گیاهی است خودگشن، دیپلوئید با شمار کروموزوم کم ( $2n=2x=14$ ) و به نسبت بزرگ (۶-۸ میکرومتر) و همچنین دورگ‌گیری نیز در آن آسان است (Sreenivasulu et al., 2008). در سال‌های اخیر کاربرد فناوری‌های پیشرفته توالی‌یابی، اطلاعات ارزشمندی را درباره ژنگان جو در دسترس پژوهشگران قرار داده است (Wicker et al., 2008; Schulte et al., 2009; Wicker et al., 2006). امروزه با استفاده از تلفیق نسل جدید فناوری توالی‌یابی و مرتب‌سازی جریان کروموزومی<sup>۱</sup>، نقشه ژنتیکی کروموزوم شماره ۱ جو با وضوح بالا و با ۱۹۸۷ ژن ترسیم شده است (Mayer et al., 2009). این نقشه ژنتیکی با ژنگان خانواده گندمیان مانند سورگوم و برنج همگونی بسیار بالایی دارد (Bolot et al., 2009). افزون بر نزدیکی زیاد ژنگان جو و دیگر گیاهان خانواده گندمیان مانند برنج و سورگوم، وجود ۱۸۳۳ ای.اس.تی<sup>۲</sup> در بانک اطلاعاتی NCBI و در دسترس بودن انواع شکل‌های جهش‌یافته و همچنین چرخه زیستی کوتاه باعث شده‌اند تا جو گیاه مدل مهمی برای بررسی‌های ژنتیکی باشد. وجود تنوع ژنتیکی پایه کارهای اصلاحی است. تنوع ژنتیکی در جمعیت‌های گیاهی برای به دست آوردن رقم‌های جدید با عملکرد بالا، سازگاری به تنش‌های محیطی و مقاومت به آفات و عامل‌های بیماری‌زا ضروری است (Laurentin, 2009). متأسفانه یکی از پیامدهای پرهیزناپذیر کشاورزی پیشرفته که مبتنی بر استفاده از رقم (وارتیه)‌های اصلاح‌شده است، کاهش تنوع ذخایر ژنتیکی بوده است. اگرچه برآورد این کاهش تنوع ژنتیکی مشکل و یا غیرممکن می‌نماید اما در اینکه شمار بسیاری از ژن‌های

3. Single Nucleotide Polymorphism (SNP)  
4. Simple Sequence Repeat (SSR)

1. Flow sorting  
2. Expressed sequence tag (EST)

همکاری مؤسسه IPK- Gatersleben در آلمان ارزیابی شد. موقعیت اغلب این نشانگرها روی ۷ گروه پیوستگی جو مشخص بود (Tondelli *et al.*, 2013). نشانگرهایی با داده گمشده بیشتر از ۱۰ درصد و MAF کمتر از ۱۰ درصد حذف شد (Mandel *et al.*, 2013) و مجموعه جدیدی متشکل از ۳۹۶۴ اس.ان.پی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت استفاده شد. برای تجزیه تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت از روش‌های متفاوتی استفاده شد. محتوای اطلاعات چندشکلی برای هر نشانگر با استفاده از رابطه زیر:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2$$

محاسبه شد. در این رابطه  $P_i$  فراوانی آمین آلل و  $n$  شمار آلل هر نشانگر اس.ان.پی است (Chen *et al.*, 2011). این شاخص می‌تواند بین صفر (برای آلل‌های یک‌شکل در جمعیت) و یک (برای آلل‌هایی که فراوانی آن‌ها در جمعیت برابر است) برای نشانگرهای چندآلی و بین صفر و نیم (برای نشانگرهای دوآلی تغییر کند. شاخص‌های تنوع ژنتیکی (شاخص نی<sup>۶</sup> و شاخص اطلاعات شانون<sup>۷</sup>) با استفاده از نرم‌افزار Popgene 1.32 محاسبه شد (Yeh *et al.*, 1999). تجزیه خوشه‌ای با استفاده از داده‌های نشانگرها توسط نرم‌افزار PAST (Hammer *et al.*, 2001) انجام شد و نمودار دختواره‌ای (دندروگرام) مربوطه بر پایه الگوریتم UPGMA و با استفاده از شاخص تشابه اقلیدسی محاسبه شد. همچنین تجزیه به مختصات اصلی با استفاده از ماتریس تشابه اقلیدسی انجام گرفت. این تجزیه به صورت نگاره‌ای (گرافیکی) زیرجمعیت‌ها را تا حدی آشکار کرد. برای درک بهتر تنوع ژنتیکی موجود در جمعیت و برآورد میزان تمایز نواحی ژنگانی تجزیه واریانس مولکولی با نرم‌افزار Arlequin3.5 (Excoffier & Lischer, 2010) صورت پذیرفت. واریانس مولکولی بر پایه شاخص تثبیت ( $F_{st}$ ) محاسبه شد. وجود زیرجمعیت‌ها با روش بیس و نرم‌افزار Structure 2.3 با سه تکرار و ۳۰۰۰۰ جایگشت بررسی شد (Pritchard *et al.*, 2000). شمار خوشه‌هایی (K) که ساختار جمعیت را بهتر نشان می‌دادند، با نرم‌افزار Structure Harvester تعیین شد (Evanno *et al.*, 2005). نبود تعادل پیوستگی مربوط به هر جفت نشانگر و آماره  $I^2$

(گردآوری شده از ۴۱ کشور جهان) را با استفاده از ۴۲ نشانگر اس.ان.پی ارزیابی و گزارش کردند، ده زیرجمعیت موجود در جمعیت با منشأ جغرافیایی، ریخت‌شناختی (مورفولوژی) سنبله (دو ردیفه یا شش ردیفه) و تیپ دانه هماهنگی دارد (Pasam *et al.*, 2014). بررسی تنوع ژنتیکی ذخایر توارثی (ژرم پلاسما) جو برزیل با استفاده از نشانگرهای اس.ان.پی نشان داد، شمار آلل‌های موجود در ذخایر توارثی سال ۱۹۸۰ بسیار بیشتر بوده است و اغلب رقم‌های آزاد شده پس از سال ۱۹۸۰ ظرفیت اطلاعات چندشکلی<sup>۱</sup> پایینی نسبت به رقم‌های قدیمی‌تر نشان می‌دهند (Ferreira *et al.*, 2016). در این پژوهش به منظور تجزیه تنوع ژنتیکی جمعیت محتوای اطلاعات چندشکلی نشانگرها، شاخص‌های تنوع (شاخص شانون و نی) و شاخص تثبیت<sup>۲</sup> در جمعیت متشکل از ۱۰۰ رقم جو پاییزه با ۳۹۶۴ نشانگر اس.ان.پی بررسی شد. همچنین ساختار این جمعیت با استفاده از روش‌های مختلف آماری (تجزیه خوشه‌ای یا کلاستر، تجزیه به مختصات اصلی و روش بیس<sup>۳</sup>)، نبود تعادل پیوستگی (لینکاژی) و الگوی کاهش نبود تعادل پیوستگی در جمعیت و زیر جمعیت‌های موجود آزمایش شد.

## مواد و روش‌ها

در این آزمایش ۱۰۰ رقم جو پاییزه استفاده شد. این مجموعه شامل ۵۰ رقم جو دوردیفه و ۵۰ رقم جو شش ردیفه از کشورهای فرانسه (۳۴ نژادگان یا ژنوتیپ)، آلمان (۲۶ نژادگان)، انگلستان (۱۶ نژادگان)، ایتالیا (۱۷ نژادگان)، دانمارک (۲ نژادگان)، بلژیک (۱ نژادگان) و اتریش (۱ نژادگان) بود و اطلاعات مربوط به سه نژادگان در دسترس نبود. قدیمی‌ترین رقم موجود در این مجموعه در سال ۱۹۳۷ و جدیدترین آن در سال ۲۰۰۶ آزادسازی شده است (جدول ۱). آزمایش در مرکز تحقیقات ژنومیکس ایتالیا<sup>۴</sup> و با همکاری دانشگاه میلان انجام گرفت. استخراج دی.ان.ای با استفاده از کیت Tepnel Nucleoplex Plant DNA صورت پذیرفت. هر رقم با مجموعه‌ای از ۷۸۶۴ اس.ان.پی به وسیله Single Illumine<sup>TM</sup> Iselect Assay با

5. Minor Allele Frequency  
6. Nei's index  
7. Shannon's information index

1. polymorphism information content (PIC)  
2. Fixation Index  
3. Bayesian Method  
4. Genomics Research Centre

کروموزوم جو). برای تعیین الگوی کاهش نبود تعادل پیوستگی مقادیر  $r^2$  و فاصله ژنتیکی (سانتی‌مورگان) روی یکدیگر پلات شد و رگرسیون LOWESS<sup>۱</sup> (Jacoby, 2000) برآزش داده شد.

با استفاده از نرم‌افزار Haploview 4.2 (Barrett et al., 2005) محاسبه شد. برای تعیین نبود تعادل پیوستگی تنها از نشانگرهایی استفاده شد که مکان کروموزومی آنها مشخص بودند (۳۵۱۴ نشانگر اس.ان.پی روی هفت

جدول ۱. نام و برخی ویژگی‌های رقم‌های مورد استفاده در این پژوهش.

Table 1- Name and some characteristics of studied cultivars.

Geographic origin	Year Introduced	figure	Row	Geographic origin	Year Introduced	figure	Row	Geographic origin	Year Introduced	* figure	Row
Farance	۱۹۳۷	Hatif de Grignon	۷۱	Italy	۱۹۹۸	Nure	۳۶	Italy	۱۹۹۴	Aci	۱
Germany	۱۹۵۰	Herfordia	۷۲	Farance	۱۹۸۳	Panda	۳۷	Italy	۲۰۰۲	Aiace	۲
Farance	۱۹۷۰	Hoppel	۷۳	England	۱۹۹۷	Pearl	۳۸	Italy	۱۹۹۹	Airone	۳
Belgium	۱۹۸۵	Isa	۷۴	Farance	۱۹۹۶	Platine	۳۹	Italy	۲۰۰۴	Alce	۴
Farance	۱۹۸۱	Jaidor	۷۵	England	۱۹۸۹	Puffin	۴۰	Italy	۱۹۹۳	Alfeo	۵
Farance	۲۰۰۲	Ketos	۷۶	Italy	۱۹۹۰	Red	۴۱	Germany	۱۹۷۲	Alpha	۶
Germany	۲۰۰۶	Laverda	۷۷	Germany	۱۹۷۴	Sonja	۴۲	Farance	۱۹۹۵	Amilllis	۷
Germany	۱۹۹۸	Letizia	۷۸	England	۱۹۹۲	Sprite	۴۳	Germany	۲۰۰۳	Aquarelle	۸
Denmark	۲۰۰۵	Lonni	۷۹	England	۱۹۹۲	Target	۴۴	Italy	۱۹۸۵	Arda	۹
Germany	۱۹۹۳	Lorena	۸۰	Germany	۱۹۹۶	Tiffany	۴۵	Italy	۱۹۹۳	Asso	۱۰
Germany	۱۹۹۹	Ludmilla	۸۱	---	--	Trasimeno	۴۶	Farance	۱۹۸۶	Baraka	۱۱
Farance	۱۹۸۸	Manitou	۸۲	Germany	۱۹۹۶	Ultra	۴۷	England	۲۰۰۲	Carat	۱۲
Farance	۱۹۹۸	Mattina	۸۳	Farance	۲۰۰۰	Verticale	۴۸	Germany	۲۰۰۱	Clara	۱۳
Italy	۱۹۸۱	Mirco	۸۴	Farance	۱۹۹۵	Vertige	۴۹	Farance	۱۹۸۸	Clarine	۱۴
Germany	۲۰۰۳	Naomie	۸۵	Italy	۲۰۰۰	Zacinto	۵۰	Farance	۲۰۰۱	Dolmen	۱۵
Germany	۱۹۹۶	Nikel	۸۶	--	--	Abondant	۵۱	Farance	۱۹۹۶	Duchesse	۱۶
Farance	۱۹۹۷	Passport	۸۷	Farance	۱۹۶۳	Ager	۵۲	England	۱۹۹۵	Duet	۱۷
Austria	۱۹۹۵	Patricia	۸۸	Italy	۲۰۰۳	Aldebaran	۵۳	England	۱۹۹۱	Fighter	۱۸
Germany	۱۹۶۰	Perga	۸۹	Germany	۱۹۷۷	Athene	۵۴	England	۱۹۸۸	Finesse	۱۹
Farance	۱۹۷۸	Pirate	۹۰	Farance	۱۹۹۶	Balaki	۵۵	--	--	Fjord	۲۰
Farance	۱۹۷۹	Plaisant	۹۱	Italy	۱۹۹۸	Balda	۵۶	England	۱۹۹۶	Gleam	۲۱
Italy	۲۰۰۱	Ponente	۹۲	Italy	۱۹۹۲	Canoro	۵۷	England	۱۹۶۸	Halcyon	۲۲
Italy	۱۹۸۸	Rebhel	۹۳	Farance	۱۹۷۵	Crimont	۵۸	England	۱۹۹۸	Heligan	۲۳
Farance	۱۹۷۳	Robur	۹۴	Germany	۱۹۵۳	Dea	۵۹	England	۱۹۹۷	Jewel	۲۴
England	۱۹۹۵	Sereno	۹۵	Farance	۱۹۹۷	Djebhel	۶۰	Germany	۱۹۸۱	Kaskade	۲۵
Farance	۱۹۹۲	Sonora	۹۶	Germany	۱۹۶۱	Dura	۶۱	Farance	۱۹۹۰	Kelibia	۲۶
England	۱۹۹۲	Tamaris	۹۷	Farance	۱۹۹۶	Esterel	۶۲	England	۲۰۰۳	Kestrel	۲۷
Italy	۱۹۹۰	Trebbia	۹۸	Farance	۱۹۹۰	Express	۶۳	Germany	۱۹۹۲	Labea	۲۸
England	۱۹۸۳	Vetulio	۹۹	Farance	۱۹۹۶	Federal	۶۴	Germany	۲۰۰۰	Leonie	۲۹
Germany	۱۹۶۵	Vogelsanger Gold	۱۰۰	Germany	۱۹۸۰	Franka	۶۵	Farance	۱۹۸۳	Magie	۳۰
				Germany	۲۰۰۶	Fridericus	۶۶	Germany	۱۹۶۸	Malta	۳۱
				Farance	۱۹۹۸	Gaiano	۶۷	Denmark	۲۰۰۴	Malwinta	۳۲
				Farance	۱۹۷۷	Gerbel	۶۸	Farance	۲۰۰۱	Manolia	۳۳
				Farance	۱۹۸۸	Glenan	۶۹	Germany	۱۹۹۳	Melanie	۳۴
				Germany	۱۹۸۹	Grete	۷۰	Farance	۲۰۰۲	Murcie	۳۵

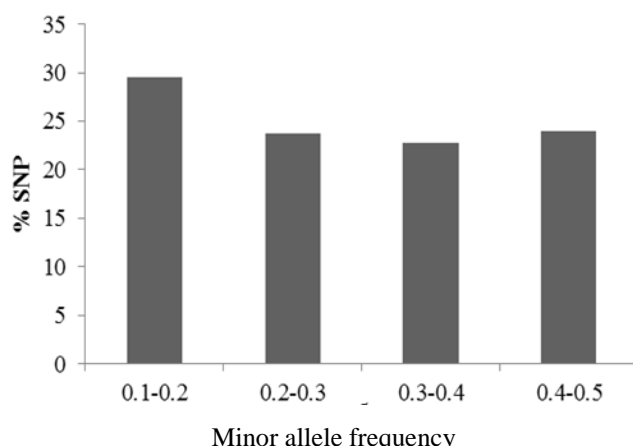
\*: ۵۰ رقم اول دوردیفه و ۵۰ رقم بعدی شش ردیفه است.

### نتایج و بحث

نشانگرها روی هر هفت کروموزوم جو با میانگین فاصله ۰/۲۸ سانتی‌مورگان توزیع شده بود. توزیع نشانگرها روی کروموزوم‌ها به صورت یکنواخت نبود و بیشترین شمار نشانگر مربوط به کروموزوم شماره ۶ و کمترین آن مربوط به کروموزوم شماره ۱ بود.

از مجموع ۳۹۶۴ نشانگر مورد استفاده برای ارزیابی نژادگانی، ۲۹/۵ درصد از نشانگرها فراوانی آلل مینور بین ۰/۱-۰/۲، ۲۳/۷ درصد بین ۰/۳-۰/۲، ۲۲/۷ درصد بین ۰/۴-۰/۳، و نزدیک به ۲۴ درصد ۰/۵-۰/۴ را داشتند (شکل-۱). از این شمار نشانگر، مکان ژنگانی ۳۵۱۴ نشانگر روی هفت کروموزوم جو مشخص بود و ۴۵۰ نشانگر (۱۱ درصد) بدون مکان کروموزومی مشخص بودند. این

1. Locally weighted scatterplot smoothing



شکل ۱. توزیع فراوانی آلل مینور نشانگرهای مورد استفاده در آزمایش (۳۹۶۴ نشانگر).  
Fig 1- Minor allele frequency distribution of studied markers (3964 markers).

۵۰ درصد کل تنوع جمعیت را توجیه می‌کنند. نمودار دوجویی (بای پلات) مؤلفه اول روی مؤلفه دوم این جمعیت را به دو گروه تقسیم کرد. مؤلفه اول ۱۳/۸ درصد و مؤلفه دوم ۸/۹۷ درصد کل تنوع موجود را توجیه می‌کردند. بررسی‌های بعدی نشان داد، زیرگروه‌های موجود در جمعیت با ریخت‌شناختی سنبله (دوردیفه یا شش ردیفه بودن) هماهنگی دارند. گروه اول شامل ۵۰ رقم دوردیفه و گروه دوم شامل ۵۰ رقم شش ردیفه بود (شکل ۲). تجزیه تبارزایی (فیلوژنیک) و ترسیم نمودار درختواره‌ای (با ضریب کوفنتیک ۰/۸۹) بر پایه نشانگرهای مورد استفاده، یک‌بار دیگر جمعیت را به دو گروه کامل جداگانه تقسیم کرد. (شکل ۳).

از نمودار درختواره‌ای مربوطه مشاهده می‌شود دو خوشه هماهنگی خوبی با ریخت‌شناختی سنبله دارد. این نتایج هماهنگی خوبی با نتایج به دست آمده از تجزیه به مختصات اصلی داشت. تجزیه ساختار جمعیت با استفاده از نرم‌افزارهای Structure Harvester و Structure نشان داد، شاخص  $\Delta K$  بیشترین میزان را در  $K=2$  دارد که نشان‌دهنده وجود دو زیرجمعیت است. در میزان  $K=2$  جمعیت به دو زیرگروه نژادگان‌های دوردیفه و شش ردیفه تقسیم می‌شود (شکل ۴).

تجزیه واریانس مولکولی با فرض وجود دو زیرجمعیت (رقم‌های دوردیفه، رقم‌های شش ردیفه) نشان داد، ۲۰ درصد از تنوع مولکولی کل توسط تنوع موجود در بین زیرجمعیت‌ها توجیه می‌شود و ۸۰ درصد از آن تنوع مربوط

دامنه شاخص PIC در کل جمعیت از ۰/۱۹ تا ۰/۵ با میانگین ۰/۳۹ بود. با توجه به دو آللی بودن نشانگر اس.ان.پی و ماهیت هاپلوتایپی داده‌های اس.ان.پی، این شاخص بین صفر و نیم متغیر است و میانگین ۰/۳۹ نشان‌دهنده سودمندی نشانگرهای بکار رفته در این پژوهش است. میزان این شاخص برای اغلب نشانگرها (۳۳۵۲ نشانگر) بیشتر از ۰/۲۵ بود. میانگین شاخص PIC روی کروموزوم‌های مختلف از ۰/۳۷ (کروموزوم‌های شماره ۲ و ۵) تا ۰/۴۲ (کروموزوم‌های شماره ۳ و ۷) متغیر بود. همسان با شاخص PIC، شاخص‌های تنوع نی و شانون بیشترین میزان را روی کروموزوم‌های شماره ۳ و ۷ داشتند و کروموزوم‌های شماره ۲ و ۵ کمترین تنوع را از لحاظ شاخص‌های بالا نشان دادند (جدول ۲). برخی از گزارش‌ها گویای آن است که ساختار جمعیت رقم‌های جو با ریخت‌شناختی سنبله (دوردیفه یا شش ردیفه بودن) ارتباط دارد (Zhang et al., 2009). لذا محاسبه شاخص‌های PIC، نی و شانون درون گروه‌های متشکل از نژادگان‌های دوردیفه و شش ردیفه نشان داد، میانگین آماره‌های بالا در رقم‌های دوردیفه (به ترتیب ۰/۳۰، ۰/۳۱ و ۰/۴۸) کمتر از رقم‌های شش ردیفه (به ترتیب ۰/۳۷، ۰/۳۷ و ۰/۵۵) است که نشان می‌دهد، تنوع ژنتیکی جوهای شش ردیفه بیشتر از جوهای دوردیفه است.

به‌منظور تجزیه ساختار جمعیت چندین روش برای تعیین زیرگروه‌ها در جمعیت استفاده شد. تجزیه به مختصات اصلی با نرم‌افزار PAST نشان داد، ده مؤلفه اول

(Ramsay *et al.*, 2011). روی کروموزوم شماره ۵ مناطق تمایز یافته‌ای مشاهده نشد، که نشان می‌دهد، جمعیت مورد بررسی بدون شکل آللی  $vrs_2$  است. کروموزوم‌های شماره ۶ و ۷ میزان  $F_{st}$  را در حد بالایی نشان دادند، ممکن است حاوی شکل‌های آللی جدید برای ژن  $vrs$  باشند (شکل ۵).

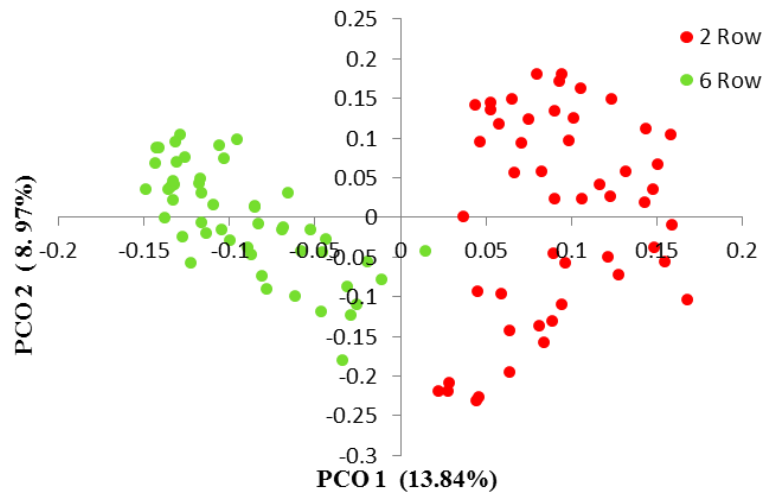
به درون زیرجمعیت‌ها است. نتایج تجزیه واریانس مولکولی و محاسبه شاخص  $F_{st}$  برای نواحی از ژنگان که باعث تمایز دو زیرجمعیت شده‌اند، نشان داد این مناطق ژنگانی روی کروموزوم‌های شماره ۱، ۲، ۳ و ۴ به ترتیب با ژن‌های  $vrs_3$ ،  $vrs_1$ ،  $vrs_4$  و  $int-c$  هم‌مکان بودند که این ژن‌ها مسئول دوردیفه یا شش ردیفه بودن در جمعیت‌های جو هستند

جدول ۲. توزیع نشانگرها و شاخص PIC روی کروموزوم‌های مختلف جو.

Table 2- Distribution of markers and PIC index on the different barley chromosomes.

chromosome	SNP Number	PIC	$h^2$	$I^{**}$
1H	۳۹۳	۰/۴۱	۰/۴۱±۰/۰۹	۰/۵۹±۰/۱۰
2H	۴۲۶	۰/۳۷	۰/۳۶±۰/۱۰	۰/۵۴±۰/۱۱
3H	۵۵۷	۰/۴۲	۰/۴۰±۰/۰۸	۰/۶۰±۰/۰۹
4H	۴۵۸	۰/۳۸	۰/۳۸±۰/۰۹	۰/۵۶±۰/۱۱
5H	۴۷۰	۰/۳۷	۰/۳۶±۰/۱۱	۰/۵۴±۰/۱۲
6H	۶۴۳	۰/۳۸	۰/۳۸±۰/۰۹	۰/۵۷±۰/۱۱
7H	۵۶۷	۰/۴۲	۰/۴۲±۰/۰۸	۰/۶۱±۰/۰۹
Unmapped	۴۵۰	۰/۳۴	۰/۳۳±۰/۱۰	۰/۵۱±۰/۱۱
Under the first population (two-row digits)	۳۹۶۴	۰/۳۰	۰/۳۱±۰/۰۷	۰/۴۸±۰/۰۸
Sub-population two (six-row digits)	۳۹۶۴	۰/۳۷	۰/۳۷±۰/۰۷	۰/۵۵±۰/۰۷

\* و \*\* به ترتیب نشان‌دهنده شاخص نی و شانون است.



شکل ۲. تجزیه به مختصات اصلی بر پایه ۳۹۶۴ نشانگر و تقسیم جمعیت به دو زیرگروه متشکل از رقم‌های دوردیفه (رنگ قرمز) و رقم‌های شش ردیفه (رنگ سبز).

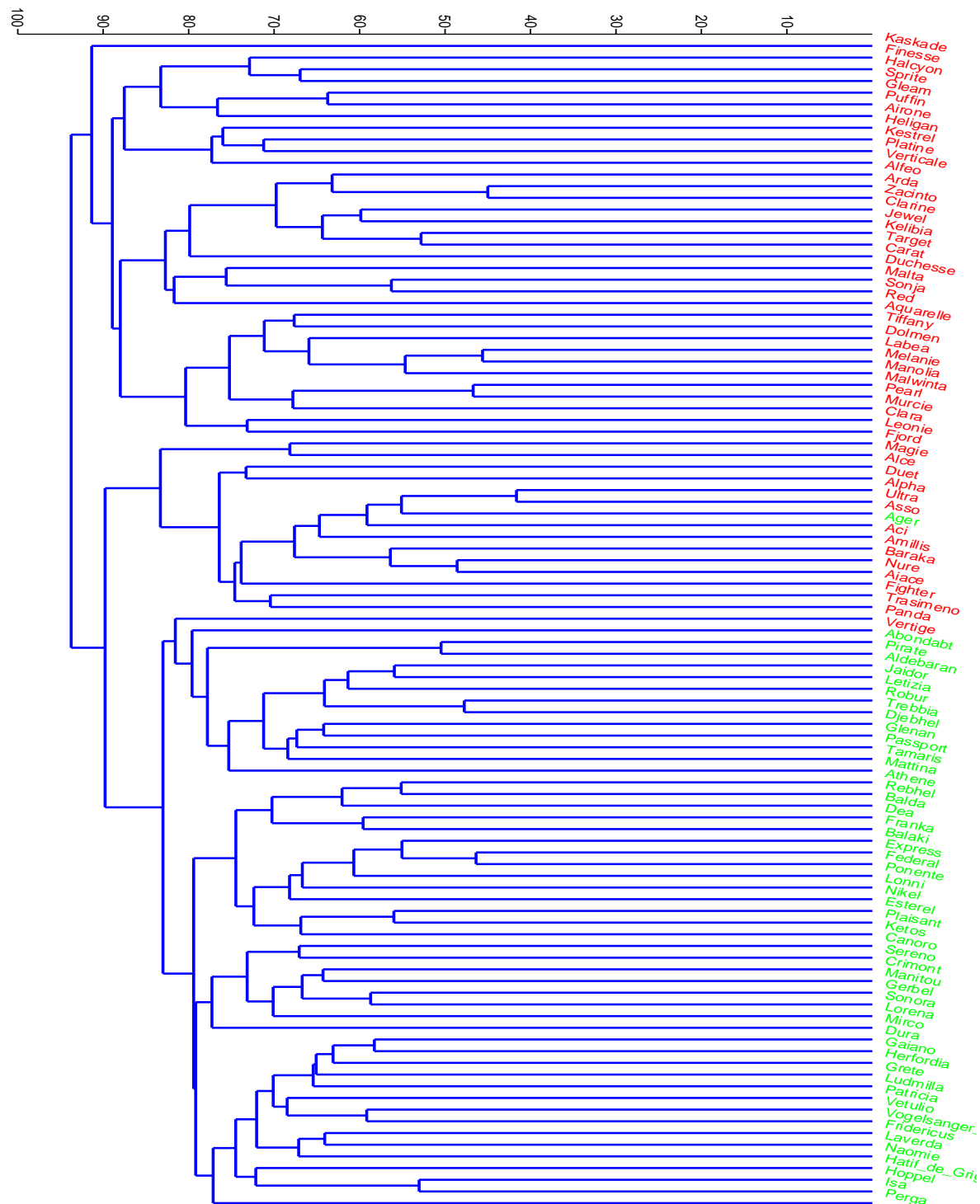
Fig 2- PCO analysis based on 3964 markers and two sub-populations include 2 row (red) and 6 row (green) cultivars.

۰/۳۲۲ از خود نشان دادند. در این فاصله ژنتیکی بیشترین نبود تعادل پیوستگی مربوط به کروموزوم شماره ۷ (۰/۵۰۷) و کمترین میزان به کروموزوم شماره ۲ (۰/۲۳۷) اختصاص داشت. در فاصله ۱۰-۵ سانتی مورگان بیشترین میزان مربوط به کروموزوم شماره ۳ (۰/۱۸۲) و کمترین

میانگین شاخص نبود تعادل پیوستگی ( $r^2$ ) برای هر کروموزوم در فاصله‌های ژنتیکی مختلف در جدول ۳ نشان داده شده است. جفت نشانگرهایی که در فاصله کمتر از ۵ سانتی مورگان قرار دارند و پیوستگی زیادی با یکدیگر دارند، بیشترین نبود تعادل را روی هر هفت کروموزوم با میانگین

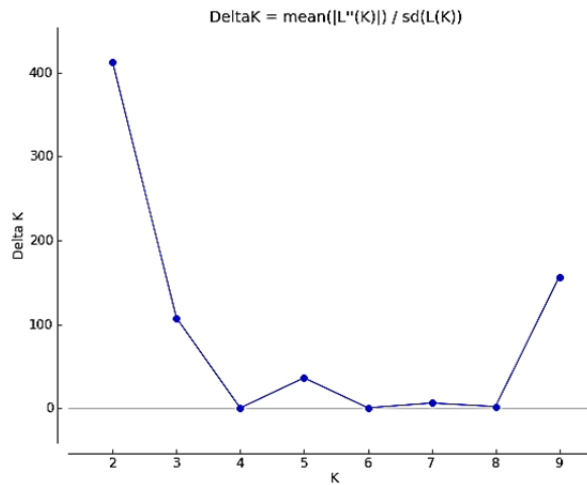
شماره ۵ و ۴ به ترتیب با مقادیر ۰/۰۲۴ و ۰/۰۴۷ اختصاص داشت (جدول ۳).

میزان مربوط به کروموزوم شماره ۲ (۰/۰۹۶) بود. در بین نشانگرهای مستقل از هم با فاصله بیش از ۵۰ سانتی مورگان، کمترین و بیشترین نبود تعادل پیوستگی به کروموزوم‌های



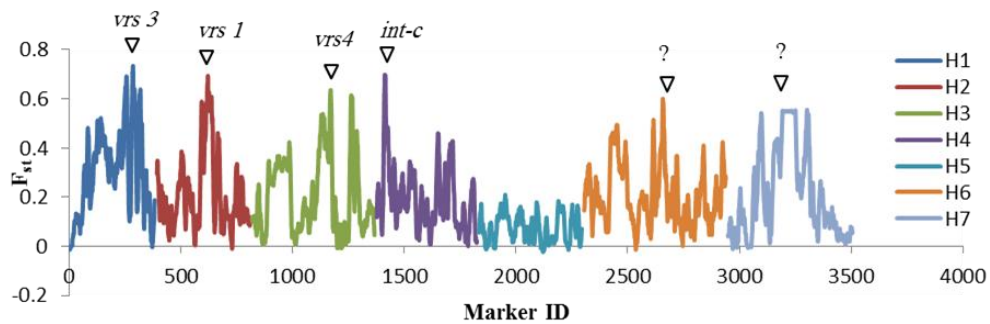
شکل ۳. نمودار درختواره‌ای مربوط به ۱۰۰ نژادگان بر پایه ۳۹۶۴ اس.ان.پی. جمعیت به دو گروه کامل مجزا تقسیم شده است. نژادگان‌های قرمز رنگ دوردیفه و نژادگان‌های سبزرنگ شش ردیفه هستند.

Fig 3. Dendrogram of 100 genotypes based on 3964 SNP. 2 row (red) and 6 row (green) sub populations



شکل ۴. تعیین زیرجمعیت‌ها با استفاده از Structure Harvester و روش Awano *et al.* (2005c). محور عمودی میزان آماره  $\Delta K$  و محور افقی شمار زیر جمعیت‌ها را نشان می‌دهد.

Fig 4. Detection of subpopulations by structure harvester and Evano *et al.* (2005) method. vertical axis displays  $\Delta K$  and horizontal axis shows subpopulation number.



شکل ۵. تجزیه واریانس مولکولی و شاخص Fst. نواحی متناظر با ژن‌های مسئول دوردیفه و شش ردیفه بودن جو نشان داده شده است. AMOVA analysis and Fst index. genomic regions correspondence with ear row number loci in Fig 5 barley are shown.

جدول ۳. میانگین شاخص نبود تعادل پیوستگی در فاصله‌های ژنتیکی مختلف روی هفت کروموزوم جو.

Table 3. Linkage disequilibrium (LD) in different genetic distance on the barley chromosomes.

chromosome	Map length (CM <sup>*</sup> )	The mean of the lack of continuity equation (r2) between the pairs of markers				
		D <sup>**</sup> <5 CM	D = 5- 10 CM	D = 10- 20 CM	D= 20- 50 CM	D > 50 CM
1H	۱۳۳/۱۴	۰/۳۵۴	۰/۱۵۴	۰/۱۰۶	۰/۰۶۲	۰/۰۳۶
2H	۱۴۹/۵	۰/۲۳۷	۰/۰۹۶	۰/۰۵۳	۰/۰۳۸	۰/۰۳۳
3H	۱۵۵/۰۹	۰/۳۷۴	۰/۱۸۲	۰/۰۸۹	۰/۰۴۱	۰/۰۳۲
4H	۱۱۵/۲۳	۰/۲۵۹	۰/۱۰۰	۰/۰۷۴	۰/۰۵۲	۰/۰۴۷
5H	۱۶۹/۶۶	۰/۲۷۴	۰/۱۱۷	۰/۰۶۰	۰/۰۳۲	۰/۰۲۴
6H	۱۲۶/۶۳	۰/۲۴۹	۰/۱۱۶	۰/۰۶۳	۰/۰۳۸	۰/۰۴۵
7H	۱۴۰/۹	۰/۵۰۷	۰/۱۲۵	۰/۰۷۳	۰/۰۴۰	۰/۰۲۸

نبود تعادل گامتی کاهش می‌یابد. میزان بحرانی شاخص نبود تعادل (با احتمال ۹۰ درصد) میزان ۰/۲ در نظر گرفته

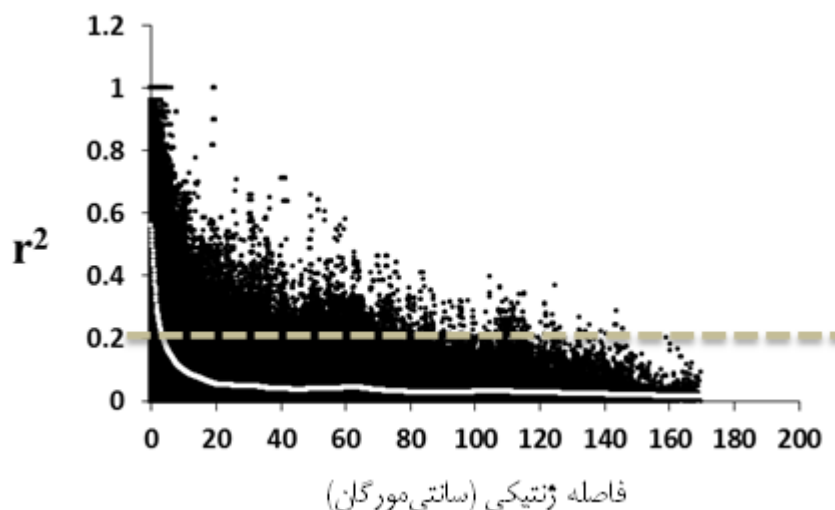
نمودار دووجهی فاصله ژنتیکی (سانتی‌مورگان) و شاخص نبود تعادل نشان داد، با افزایش فاصله ژنتیکی،



نمود تعادل در این نواحی شده است. بررسی نبود تعادل پیوستگی درون زیرجمعیت‌ها نشان داد، میانگین نبود تعادل پیوستگی برای رقم‌های دوردیفه و شش ردیفه به ترتیب ۰/۱۰ و ۰/۰۹ بود که بیشتر از میانگین کل جمعیت (۰/۰۸) است. درصد  $r^2$  معنی‌دار در رقم‌های دوردیفه (۰/۲۱) بیشتر از رقم‌های شش ردیفه (۰/۱۵) بود. همچنین نبود تعادل پیوستگی در رقم‌های دوردیفه با سرعت کمتری نسبت به رقم‌های شش ردیفه و کل جمعیت کاهش می‌یابد. در کل جمعیت کاهش نبود تعادل پیوستگی در فاصله ۴ سانتی‌مورگانی رخ داد، درحالی‌که در رقم‌های دو ردیفه این کاهش در فاصله نزدیک به ۸ سانتی‌مورگانی و در رقم‌های شش ردیفه در فاصله ۶ سانتی‌مورگانی رخ داد.

شد و فرض بر این است که مقادیر بیشتر از حد بحرانی با پیوستگی ژنتیکی ایجاد می‌شوند. نقطه برخورد منحنی رگرسیون LOWESS با میزان بحرانی نبود تعادل به‌عنوان نقطه کاهش میانگین نبود تعادل در جمعیت تعریف می‌شود که برابر با ۴ سانتی‌مورگان است (شکل ۶). همبستگی بین  $r^2$  و فاصله ژنتیکی بین نشانگرهایی با فاصله کمتر از ۴ سانتی‌مورگان، معنی‌دار بود (-۰/۳۹) و ۵۴ درصد این نشانگرها بالاتر از حد بحرانی  $r^2$  (۰/۲) قرار داشتند.

نبود تعادل پیوستگی در طول کروموزوم نیز متغیر بود. در نواحی سانترومری که احتمال رخداد نوترکیبی کم است نبود تعادل پیوستگی افزایش می‌یابد، برعکس در نواحی تلومری رخداد نوترکیبی‌های پی‌درپی باعث کاهش میزان



شکل ۶. الگوی کاهش نبود تعادل جفت نشانگرها با افزایش فاصله ژنتیکی (سانتی‌مورگان). خط افقی (بریده‌شده) نشان‌دهنده میزان بحرانی نبود تعادل پیوستگی است و رگرسیون LOWESS (منحنی سفیدرنگ) نشان‌دهنده چگونگی کاهش نبود تعادل نشانگرها است.

Fig 6. LD ( $r^2$ ) decay of marker pairs over all chromosomes as a function of genetic distance (CM). The horizontal line indicates the 90th percentile distribution of unlinked  $r^2$ . The LOWESS fitting curve (white line) illustrates the LD decay.

شناسایی زیرجمعیت‌های موجود درون یک جمعیت یکی از مراحل اساسی در نقشه‌یابی ارتباطی است (Flint-Garcia *et al.*, 2005). نتایج بررسی‌های پیشین نشان می‌دهد، تیپ رشدی (زمستانه یا بهاره بودن)، ریخت‌شناختی سنبله (دوردیفه و شش ردیفه بودن) و منشأ جغرافیایی مهم‌ترین عامل‌های ایجاد ساختار در جمعیت‌های جو هستند (Hamblin *et al.*, 2010; Malysheva-Otto *et al.*, 2006; Rostoks *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2009). به دلیل اینکه این پژوهش محدود به رقم‌های زمستانه بود و همچنین جمعیت مورد استفاده

جمعیت مورد استفاده در این پژوهش متشکل از رقم‌های دوردیفه و شش ردیفه بود که از کشورهای اروپایی گردآوری شده بود، لذا تنوع موجود تا حدودی همسان تنوع جمعیت مورد بررسی (Kraakman *et al.*, 2004) (Zhang *et al.*, 2009) بود که به ترتیب محدود به نمونه‌های اروپا و کانادا بود. بررسی‌های مربوط به تنوع ژنتیکی جو نشان می‌دهد، جوهای زمستانه و بهاره دو خزانه ژنی متفاوت دارند، لذا به‌منظور ایجاد تعادل بین افزایش تنوع ژنتیکی و کاهش ساختار جمعیت، در این پژوهش جمعیت مورد بررسی محدود به جوهای زمستانه و رقم‌های اروپایی بود.

جوه‌های دوردیفه و شش ردیفه کامل متمایز از یکدیگرند. در جوه‌های شش ردیفه به واسطهٔ بارور شدن سنبله‌های جانبی شمار دانه در سنبله نزدیک به سه برابر و همچنین وزن هزاردانهٔ آن‌ها ۲۵ تا ۳۰ درصد کمتر از جوه‌های دوردیفه است (Nour-Mohammadi *et al.*, 2004). البته ممکن است این نواحی حاوی شکل‌های آلی جدید برای ژن *vrs* باشد که تاکنون شناخته نشده‌اند و نیاز به بررسی‌های بیشتر دارد.

در این تحقیق جنبه‌های متفاوتی از نبود تعادل پیوستگی بررسی و نشان داده شد، نبود تعادل پیوستگی در طول کروموزوم و از کروموزومی به کروموزوم دیگر متغیر است. بررسی نبود تعادل پیوستگی در جو با استفاده از جمعیت‌های مختلف و نشانگرهای متفاوت مانند ای.اف.ال.پی، اس.اس.آر و دارت گزارش شده است. با این وجود تنها شمار کمی از بررسی‌های نبود تعادل وجود دارد که با بیش از ۱۰۰۰ نشانگر انجام شده است (Kraakman *et al.*, 2009). در این پژوهش نبود تعادل پیوستگی کل جمعیت در فاصلهٔ ۴ سانتی‌مورگانی کاهش یافت. بررسی‌های پیشین سطوح مختلفی برای کاهش نبود تعادل پیوستگی در جمعیت‌های مختلف (Caldwell *et al.*, 2006; Ramsay *et al.*, 2011; Stracke *et al.*, 2007) گزارش کرده‌اند.

Comadaran *et al.* (2009) در نتایج بررسی‌های خود گزارش کردند، کاهش نبود تعادل پیوستگی در فاصلهٔ ۳/۲ سانتی‌مورگانی رخ می‌دهد که احتمال دارد به دلیل وجود رقم‌های بومی در جمعیت مورد بررسی بوده باشد. Caldwell *et al.* (2006). نشان دادند، نبود تعادل پیوستگی در رقم‌های بومی نسبت به رقم‌های الیت با سرعت بیشتری کاهش می‌یابد این پژوهش نشان داد، میانگین نبود تعادل پیوستگی در فاصلهٔ بیش از ۵ سانتی‌مورگان ناچیز است، به طوری که شاخص  $r^2$  مربوط به ۷۴ درصد از جفت-نشانگرهای با پیوستگی زیاد (با فاصلهٔ کمتر از ۵ سانتی‌مورگان) معنی‌دار بود.

با این وجود ۱۵ درصد از جفت‌نشانگرهای مستقل (با فاصلهٔ بیش از ۵۰ سانتی‌مورگان) نبود تعادل پیوستگی معنی‌دار از خود نشان دادند. این امر بیانگر تغییرپذیری

متشکل از رقم‌های اروپایی بود، لذا ریخت‌شناختی سنبله مهم‌ترین عامل ایجاد ساختار در جمعیت بود. ساختار موجود در خزانهٔ ژنی جوه‌های زمستانه نسبت به جوه‌های بهاره بیشتر تحت تأثیر ریخت‌شناختی سنبله است (Malysheva-Otto *et al.*, 2006).

میزان شاخص‌های تنوع (PIC، نی و شانون) در بین کروموزوم‌های مختلف و همچنین در زیرجمعیت‌های مختلف متغیر بود. در بین کروموزوم‌های مختلف، کمترین میزان مربوط به کروموزوم‌های شماره ۲ و ۵ و بیشترین میزان مربوط به کروموزوم‌های شماره ۳ و ۷ بود. این نتایج با نتایج Rostoks *et al.* (2006) که کروموزوم شماره ۶ را متنوع‌ترین کروموزوم گزارش کرده‌اند، هماهنگی نداشت. میانگین شاخص‌های تنوع در رقم‌های دوردیفه کمتر از رقم‌های شش ردیفه بود که با نتایج Pasam *et al.* (2012) هماهنگی داشت. در اروپا رقم‌های دو ردیفه برای کاربردهای صنعتی و به‌ویژه تولید مالت کشت‌وکار می‌شود. کیفیت مالت صفتی کمی است و استفاده از شمار محدود والدین در برنامه‌های بهنژادی که به‌منظور افزایش کیفیت مالت انجام می‌گیرد، باعث کاهش تنوع ژنتیکی رقم‌های دوردیفه و تشکیل زیرجمعیت مجزا شده است (Melchinger *et al.*, 1994).

بر پایهٔ تجزیهٔ واریانس مولکولی شش ناحیهٔ ژنگانی (روی کروموزوم‌های شماره ۱، ۲، ۳، ۴، ۶ و ۷) که انتظار می‌رود باعث تمایز زیرجمعیت‌ها شده باشد، شناسایی شد. جستجو در بانک‌های اطلاعاتی نشان داد، این نواحی ژنگانی متناظر با ژن‌هایی است که در ریخت‌شناختی سنبله نقش دارند. این نتایج هماهنگی خوبی با نتایج Pasam *et al.* (2012) Shahinnia *et al.* (2009) داشت تجزیهٔ واریانس مولکولی، ۴ ژن از ۵ ژن بالا را آشکار کرد و تنها ژن *vrs2* روی کروموزوم ۵ مشاهده نشد. کروموزوم شماره ۶ در فاصلهٔ ۶۳-۶۰ سانتی‌مورگانی و کروموزوم ۷ در فاصلهٔ ۷۰ سانتی‌مورگانی بیشترین میزان  $F_{st}$  را از خود نشان دادند.

مراجعه به بانک اطلاعاتی Grain Gene<sup>۱</sup> نشان داد، در این فاصله‌ها دو کیوتی‌ال مربوط به صفات شمار دانه در سنبله (QKps.BIKy-6H) و وزن دانه (QGwe.HaTR-7H.2) قرار دارد. دو صفتی که در

1. <http://www.graingenes.org>

### نتیجه گیری کلی

برای دستیابی به نتایج قابل اطمینان در برنامه‌های اصلاحی، جمعیت مورد ارزیابی باید تنوع ژنتیکی و پدیدگانی (فنونتیپی) بالایی داشته باشد. در این پژوهش ۳۵۱۴ نشانگر اس.ان.پی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت استفاده شد. نتایج این پژوهش نشان داد، نشانگرهای مورد استفاده چندریختی (پلی مورفیسیم) خوبی دارند. در این پژوهش روش‌های متفاوتی برای تعیین ساختار به کار گرفته و نشان داده شد، در جمعیت مورد بررسی این پژوهش، ریخت‌شناختی سنبله عامل ایجاد ساختار است به طوری که جمعیت بر پایه دوردیفه و یا شش ردیفه بودن به دو گروه کامل جداگانه تقسیم شدند. جفت‌نشانگرهایی که در فاصله کمتر از ۵ سانتی مورگان قرار دارند و پیوستگی زیادی با یکدیگر دارند، بیشترین نبود تعادل را بر روی هر هفت کروموزوم جو از خود نشان می‌دهند. نبود تعادل پیوستگی از کروموزومی به کروموزوم دیگر متغیر بود، افزون بر این در طول کروموزوم نیز تغییر فراوانی داشت.

دینامیک نبود تعادل در طول کروموزوم‌هاست (Pasam *et al.*, 2012) و نشان می‌دهد، افزون بر پیوستگی عامل‌های دیگری نیز بر میزان نبود تعادل در طول کروموزوم تأثیر می‌گذارند. میانگین نبود تعادل پیوستگی درون زیرگروه‌ها بیشتر از نبود تعادل موجود در کل جمعیت بود. این امر برخلاف این واقعیت است که وجود ساختار در جمعیت باعث افزایش نبود تعادل می‌شود، با این وجود می‌توان این افزایش نبود تعادل درون زیرجمعیت‌ها را به کاهش اندازه جمعیت و در پی آن افزایش خویشاوندی افراد نسبت داد. در این تحقیق نبود تعادل در رقم‌های دوردیفه با سرعت کمتری نسبت به رقم‌های شش ردیفه کاهش یافت. الگوی متفاوت کاهش نبود تعادل در زیرجمعیت‌ها احتمال دارد به دلیل تفاوت در گذشته اصلاحی<sup>۱</sup> رقم‌های دوردیفه و شش ردیفه باشد (Flint-Garcia *et al.*, 2003) به‌ویژه اینکه جمعیت مورد استفاده متشکل از رقم‌های اروپایی بودند و رقم‌های دوردیفه به دلیل کاربرد آن‌ها در صنایع مالت‌سازی بیشتر مورد توجه هستند.

1. Breeding history

### REFERENCES

- Barrett, J. C., Fry, B., Maller, J. & Daly, M. (2005). Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics*, 21(2), 263-265.
- Bolot, S., Abrouk, M., Masood-Quraishi, U., Stein, N., Messing, J., Feuillet, C. & Salse, J. (2009). The 'inner circle' of the cereal genomes. *Current opinion in plant biology*, 12(2), 119-125.
- Caldwell, K. S., Russell, J., Langridge, P. & Powell, W. (2006). Extreme population-dependent linkage disequilibrium detected in an inbreeding plant species, *Hordeum vulgare*. *Genetics*, 172(1), 557-567.
- Chen, C., Li, S., Wang, S., Liu, H., Deng, Q., Zheng, A., Zhu, J., Wang, L. & Li, P. (2011). Assessment of the Genetic Diversity and Genetic Structure of Rice Core Parent Guichao 2, its Parents and Derivatives. *Plant Science*, 6, 66-76.
- Comadran, J., Thomas, W., Van Eeuwijk, F., Ceccarelli, S., Grandi, S., Stanca, A., Pecchioni, N., Akar, T., Al-Yassin, A. & Benbelkacem, A. (2009). Patterns of genetic diversity and linkage disequilibrium in a highly structured *Hordeum vulgare* association-mapping population for the Mediterranean basin. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(1), 175-187.
- Edwards, K., Mogg, R. & Henry, R. (2001). Plant genotyping by analysis of single nucleotide polymorphisms. In: R. J. Henry (Ed.). *Plant genotyping: the DNA fingerprinting of plants* (pp. 1-13). UK: CABI.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8), 2611-2620.
- Excoffier, L. & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*, 10(3), 564-567.
- Ferreira, J. R., Pereira, J. F., Turchetto, C., Minella, E., Consoli, L. & Delatorre, C. A. (2016). Assessment of genetic diversity in Brazilian barley using SSR markers. *Genetics and molecular biology*, 39(1), 86-96.
- Flint-Garcia, S. A., Thornsberry, J. M. & IV, B. (2003). Structure of Linkage Disequilibrium in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 54(1), 357-374.
- Flint-Garcia, S. A., Thuillet, A. C., Yu, J., Pressoir, G., Romero, S. M., Mitchell, S. E., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M. M. & Buckler, E. S. (2005). Maize association population: a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *The plant journal*, 44(6), 1054-1064.
- Gupta, P. K. & Varshney, R. K. (2005). Cereal genomics: an overview. *Cereal Genomics* (pp. 1-18): Springer.

13. Hamblin, M. T., Close, T. J., Bhat, P. R., Chao, S., Kling, J. G., Abraham, K. J., Blake, T., Brooks, W. S., Cooper, B. & Griffey, C. A. (2010). Population structure and linkage disequilibrium in US barley germplasm: implications for association mapping. *Crop Science*, 50(2), 556-566.
14. Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
15. Jacoby, W. G. (2000). Loess:: a nonparametric, graphical tool for depicting relationships between variables. *Electoral Studies*, 19(4), 577-613.
16. Jain, S. M., Brar, D. S. & Ahloowalia, B. S. (2002). *Molecular Techniques in Crop Improvement*. Kluwer Academic Pub.
17. Kanazin, V., Talbert, H., See, D., DeCamp, P., Nevo, E. & Blake, T. (2002). Discovery and assay of single-nucleotide polymorphisms in barley (*Hordeum vulgare*). *Plant molecular biology*, 48(5-6), 529-537.
18. Kraakman, A. T., Niks, R. E., Van den Berg, P. M., Stam, P. & Van Eeuwijk, F. A. (2004). Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics*, 168(1), 435-446.
19. Laurentin, H. (2009). Data analysis for molecular characterization of plant genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 56(2), 277-292.
20. Malysheva-Otto, L. V., Ganai, M. W. & Röder, M. S. (2006). Analysis of molecular diversity, population structure and linkage disequilibrium in a worldwide survey of cultivated barley germplasm (*Hordeum vulgare* L.). *BMC genetics*, 7(1), 6.
21. Mandel, J. R., Nambeesan, S., Bowers, J. E., Marek, L. F., Ebert, D., Rieseberg, L. H., Knapp, S. J. & Burke, J. M. (2013). Association Mapping and the Genomic Consequences of Selection in Sunflower. *PLoS genetics*, 9(3), e1003378.
22. Mayer, K. F., Taudien, S., Martis, M., Šimková, H., Suchánková, P., Gundlach, H., Wicker, T., Petzold, A., Felder, M. & Steuernagel, B. (2009). Gene content and virtual gene order of barley chromosome 1H. *Plant Physiology*, 151(2), 496-505.
23. Melchinger, A. E., Graner, A., Singh, M. & Messmer, M. M. (1994). Relationships among European barley germplasm: I. Genetic diversity among winter and spring cultivars revealed by RFLPs. *Crop Science*, 34(5), 1191-1199.
24. Nasu, S., Suzuki, J., Ohta, R., Hasegawa, K., Yui, R., Kitazawa, N., Monna, L. & Minobe, Y. (2002). Search for and analysis of single nucleotide polymorphisms (SNPs) in rice (*Oryza sativa*, *Oryza rufipogon*) and establishment of SNP markers. *DNA research*, 9(5), 163-171.
25. Nour-Mohammadi, G., Siadat, A. & Kashani, A. (2004). *Cereal Crops* (Vol. 1). Iran. Shahid Chamran University.
26. Pasam, R. K., Sharma, R., Malosetti, M., van Eeuwijk, F. A., Haseneyer, G., Kilian, B. & Graner, A. (2012). Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biology*, 12(1), 16.
27. Pasam, R. K., Sharma, R., Walther, A., Özkan, H., Graner, A. & Kilian, B. (2014). Genetic diversity and population structure in a legacy collection of spring barley landraces adapted to a wide range of climates. *PLoS One*, 9(12), e116164.
28. Paschou, P., Ziv, E., Burchard, E. G., Choudhry, S., Rodriguez-Cintron, W., Mahoney, M. W. & Drineas, P. (2007). PCA-correlated SNPs for structure identification in worldwide human populations. *PLoS genetics*, 3(9), 1672-1686.
29. Pritchard, J. K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
30. Ramsay, L., Comadran, J., Druka, A., Marshall, D. F., Thomas, W. T., Macaulay, M., MacKenzie, K., Simpson, C., Fuller, J. & Bonar, N. (2011). INTERMEDIUM-C, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene TEOSINTE BRANCHED 1. *Nature genetics*, 43(2), 169-172.
31. Rostoks, N., Ramsay, L., MacKenzie, K., Cardle, L., Bhat, P. R., Roose, M. L., Svensson, J. T., Stein, N., Varshney, R. K. & Marshall, D. F. (2006). Recent history of artificial outcrossing facilitates whole-genome association mapping in elite inbred crop varieties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(49), 18656-18661.
32. Schulte, D., Close, T. J., Graner, A., Langridge, P., Matsumoto, T., Muehlbauer, G., Sato, K., Schulman, A. H., Waugh, R. & Wise, R. P. (2009). The international barley sequencing consortium—at the threshold of efficient access to the barley genome. *Plant Physiology*, 149(1), 142-147.
33. Shahinnia, F., Ebrahim Sayed-Tabatabaei, B., Sato, K., Pourkheirandish, M. & Komatsuda, T. (2009). Mapping of QTL for intermedium spike on barley chromosome 4H using EST-based markers. *Breeding science*, 59(4), 383-390.

34. Sreenivasulu, N., Graner, A. & Wobus, U. (2008). Barley genomics: an overview. *International journal of plant genomics*, 2008, 1-13.
35. Stracke, S., Presterl, T., Stein, N., Perovic, D., Ordon, F. & Graner, A. (2007). Effects of introgression and recombination on haplotype structure and linkage disequilibrium surrounding a locus encoding Bymovirus resistance in barley. *Genetics*, 175(2), 805-817.
36. Tondelli, A., Xu, X., Moragues, M., Sharma, R., Schnaithmann, F., Ingvarsdson, C., Manninen, O., Comadran, J., Russell, J. & Waugh, R. (2013). Structural and temporal variation in genetic diversity of European spring two-row barley cultivars and association mapping of quantitative traits. *The plant genome*, 6(2), 1-14.
37. Wicker, T., Narechania, A., Sabot, F., Stein, J., Vu, G. T., Graner, A., Ware, D. & Stein, N. (2008). Low-pass shotgun sequencing of the barley genome facilitates rapid identification of genes, conserved non-coding sequences and novel repeats. *BMC genomics*, 9(1), 518.
38. Wicker, T., Schlagenhauf, E., Graner, A., Close, T., Keller, B. & Stein, N. (2006). 454 sequencing put to the test using the complex genome of barley. *BMC genomics*, 7(1), 275.
39. Yeh, F. C., Yang, R., Boyle, T., Ye, Z. & Mao, J. X. (1999). POPGENE, version 1.32: the user friendly software for population genetic analysis. *Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada*.
40. Zhang, L. Y., Marchand, S., Tinker, N. A. & Belzile, F. (2009). Population structure and linkage disequilibrium in barley assessed by DArT markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(1), 43-52.