



Meta-QTL analysis of photosynthesis-related traits, identification of candidate genes and functional pathways in rice

Shayan Kazemi-Lifshagerd¹ , Atefeh Sabouri¹ ✉, Zahra Pezeshkian² & Mohammad Mehdi Sohani³

¹ Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Iran.

² Inland Water Aquaculture Research Center, Iranian Fisheries Science Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Bandar Anzali, Iran.

³ Department of Agricultural Biotechnology, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Iran.

✉ Corresponding author. E-mail: a.sabouri@guilan.ac.ir

ABSTRACT

Introduction: Improving yield-related traits in major crops such as rice requires accurate identification of the genomic regions controlling these traits. Although many studies have reported QTLs for photosynthesis-related traits in rice, differences in mapping populations and experimental conditions have made it difficult to combine their results for practical applications. Meta-analysis provides an effective approach to integrate QTL data from different studies, identify consensus genomic regions (Meta-QTLs, MQTLs), and overcome the limitations of individual QTL mapping studies.

Materials and methods: In this study, studies reporting QTLs associated with photosynthesis-related traits in rice were first collected and reviewed. Among the 27 identified studies, 17 studies comprising 129 eligible QTLs were finally selected for the meta-analysis. A consensus map was then constructed, and MQTL regions were identified in centiMorgans (cM) according to the software guidelines. Subsequently, genes and molecular markers located within or adjacent to the MQTL regions were identified. Finally, the functional pathways of the candidate genes were analyzed using relevant bioinformatics databases and tools.

Results: A total of 32 MQTLs were identified. Chromosomes 1 and 3 each contained five MQTLs, representing the highest number, whereas chromosome 9 contained only two MQTLs. No MQTLs were detected on Chromosomes 7, 8, 10, or 11. Candidate genes within the MQTL regions were identified using online databases and bioinformatics tools. Overall, 131 gene IDs were found in 29 MQTLs. MQTL6.3 contained the largest number of candidate genes (59), while MQTL1.2, MQTL3.2, and MQTL4.3 each contained only one gene. No candidate genes were identified in MQTL12.3 or MQTL3.1. Several important genes, including *OsCML19*, *OsSTA36*, *OsRDCP4*, *OsPP2C60*, *OsSEC18*, *OsZIP54*, and *OsUCL18*, were identified as promising candidates. Gene ontology and pathway analyses indicated that environmental stresses such as cold, heat, and salinity affect photosynthesis and chlorophyll content by activating biological processes related to protein folding, cell wall metabolism, hydrogen peroxide response, and root development. In addition, molecular functions associated with transcription factor binding, nitrate reductase activity, and molybdenum cofactor binding were significantly enriched.

Conclusion: Although QTL mapping in individual studies is challenged by environmental effects, differences among parental genotypes, genetic background, and chromosome map characteristics, the QTL meta-analysis conducted in the present study provided a comprehensive chromosomal map, enabling the simultaneous analysis of the collected QTLs and the identification of significant meta-QTLs (MQTLs). Investigation of the genomic regions underlying these MQTLs led to the identification of key genes involved in stress responses, stress-responsive pathways, and their encoded protein products, ultimately revealing the identification of important biological and functional pathways at the cellular and molecular levels. These findings may improve our understanding of the molecular mechanisms underlying photosynthesis and provide a basis for more effective crop breeding. However, the results of QTL meta-analysis depend on the quality and diversity of the primary studies, including population type, marker density, statistical methods, environmental conditions, and developmental stage. In the present study, due to the limited number of studies addressing photosynthesis-related traits, all available data were included without accounting for variation in environmental conditions and developmental stages. Therefore, the identified MQTLs and candidate genes require validation in independent populations and environments through fine mapping, gene expression analysis, and molecular approaches.

Keywords: Chlorophyll content, Gene ontology, Meta-QTL, QTL mapping.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 23 Nov 2025, Revised: 21 Dec 2025, Accepted: 12 Mar 2026, Published online: 28 Mar 2026

Cite this article: Kazemi-Lifshagerd, S., Sabouri, A., Pezeshkian, Z. & Sohani, M. M. (2026). Meta-QTL analysis of photosynthesis-related traits, identification of candidate genes and functional pathways in rice. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 5(1), 87-118. DOI: [10.22126/cbb.2026.13994.1148](https://doi.org/10.22126/cbb.2026.13994.1148)





بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

شاپا الکترونیکی: ۵۱۷۰-۲۷۸۳



بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات

Homepage: <https://cbb.razi.ac.ir>

فرا تحلیل QTL های مرتبط با فتوسنتز، شناسایی ژن های کاندیدا و مسیرهای عملکردی در برنج

شایان کاظمی^۱، عاطفه صبوری^۱✉، زهرا پزشکیان^۲ و محمدمهدی سوهانی^۳

^۱ گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان، رشت، ایران.

^۲ پژوهشکده آبی پروری آب های داخلی، موسسه تحقیقات علوم شیلانی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، بندرانزلی، ایران.

^۳ گروه بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه گیلان، رشت، ایران.

✉ نویسنده مسئول. رایانامه: a.sabouri@guilan.ac.ir

چکیده

مقدمه: توسعه ای راهکارهای بهبود صفات عملکردی در محصولات استراتژیک مانند برنج، نیازمند شناسایی دقیق جایگاه های ژنتیکی مرتبط است. اگرچه پژوهش های متعددی در زمینه QTL های فتوسنتزی برنج انجام شده، اما به دلیل تفاوت در شرایط آزمایشگاهی و والدین، یکپارچه سازی نتایج جهت بهره برداری کاربردی همچنان یک چالش است. فراتحلیل داده های موجود و دستیابی به جایگاه های مشترک روی ژنوم یا متا QTL (Meta-QTL: MQTL)، راهکاری کارآمد برای عبور از محدودیت های مطالعات انفرادی و شناسایی نواحی ژنتیکی با ثبات بالا محسوب می شود.

مواد و روش ها: در این تحقیق، ابتدا مطالعات مربوط به QTL های مرتبط با صفات فتوسنتزی در برنج گردآوری و بررسی شدند. از میان ۲۷ مطالعه شناسایی شده، در نهایت ۱۷ مطالعه شامل ۱۲۹ QTL واجد شرایط برای انجام فراتحلیل انتخاب شد. سپس نقشه توافقی تهیه و بر اساس دستورالعمل نرم افزار BioMercator، نواحی MQTL بر حسب سانتی مورگان تعیین شدند. در ادامه، ژن ها و نشانگرهای مجاور نواحی متا QTL شناسایی شدند و در نهایت، مسیرهای عملکردی ژن های کاندیدا با استفاده از پایگاه های داده و ابزارهای بیوانفورماتیکی مرتبط مورد بررسی قرار گرفتند.

یافته ها: براساس نتایج در کل ۳۲ متا QTL شناسایی شدند؛ کروموزوم های ۱ و ۳ با پنج ناحیه ی متا بیشترین و کروموزوم ۹ با دو ناحیه ی متا کمترین تعداد متا QTL را داشتند. همچنین در کروموزوم های ۷، ۸، ۱۰ و ۱۱ هیچ ناحیه ی متایی شناسایی نشد. با استفاده از ابزارهای آنالیز، ژن های موجود در این نواحی متا QTL مورد شناسایی قرار گرفته و به عنوان ژن های کاندید معرفی شدند. در مجموع ۱۳۱ شناسه ی ژنی در ۲۹ متا QTL یافت شد؛ بیشترین تعداد ژن ها مربوط به MQTL6.3 با ۵۹ شناسه بود. در مقابل، متا QTL های ۱.۲، ۳.۲ و ۴.۳ هرکدام تنها یک شناسه ی ژنی داشتند و در MQTL12.3 و MQTL3.1 هیچ ژنی شناسایی نشد. از جمله ی ژن های مهم شناسایی شده می توان به *OsCML19*، *OsSTA36*، *OsRDCP4*، *OsPP2C60*، *OsSEQ18*، *OsZIP54* و *OsUCL18* اشاره کرد. تحلیل هستی شناسی و مسیرهای عملکردی این ژن ها نشان داد که تنش هایی مانند سرما، گرما و شوری، باعث تغییراتی در فتوسنتز و میزان کلروفیل می شود که در این وضعیت مسیرهای زیستی نظیر تاخوردگی پروتئین ها، متابولیسم ترکیبات دیواره سلولی، پاسخ به هیدروژن پراکسید و رشد ریشه به طور چشمگیری فعال می شوند. همچنین فعالیت های مولکولی همچون اتصال عوامل رونویسی، عملکرد نیرات ردوکتاز و ترکیب یون مولیبدن با کوفاکتور آن، تغییر بیان معناداری نشان می دهند.

نتیجه گیری: اگرچه مکان یابی QTL در مطالعات موردی با چالش هایی همچون اثرات محیطی، تفاوت والدین، زمینه ژنتیکی و نقشه کروموزومی مواجه است، فراتحلیل QTL در تحقیق حاضر با ترسیم نقشه جامع کروموزومی، امکان بررسی همزمان مجموعه QTL های جمع آوری شده را فراهم آورد و متا QTL های معنی دار شناسایی شد. بررسی نواحی ژنومی این متا QTL ها منجر به ردیابی ژن های کلیدی دخیل در پاسخ به تنش، مسیرهای فعال شده در شرایط تنش و محصولات پروتئینی حاصل از آنها انجامید و در نهایت مسیرهای مهم بیولوژیکی و عملکردی در سطح سلولی و مولکولی شناسایی شدند. این یافته ها می توانند درک سازوکارهای مولکولی فتوسنتز را بهبود بخشیده و زمینه ساز به نژادی مؤثر گیاهان باشند. با این حال، نتایج فراتحلیل به کیفیت و تنوع مطالعات اولیه (نوع جمعیت، تراکم نشانگر، روش آماری، محیط و مرحله رشد) وابسته است. در این پژوهش، به دلیل تعداد محدود مطالعات مرتبط با صفات فتوسنتزی، همه داده ها بدون در نظر گرفتن تنوع محیطی و رشدی وارد شدند؛ بنابراین متا QTL ها و ژن های کاندید معرفی شده نیازمند اعتبارسنجی در جمعیت ها و محیط های مستقل، از طریق نقشه یابی دقیق، تحلیل بیان و روش های مولکولی هستند.

واژه های کلیدی: مکان یابی QTL، متا QTL، محتوای کلروفیل، هستی شناسی ژن.

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله دریافت: ۱۴۰۴/۰۹/۳۰ **پذیرش:** ۱۴۰۴/۱۲/۲۱ **انتشار آنلاین:** ۱۴۰۵/۰۱/۰۸

استناد: کاظمی، ش.، صبوری، ع.، پزشکیان، ز. و سوهانی، م. م. (۱۴۰۵). فراتحلیل QTL های مرتبط با فتوسنتز، شناسایی ژن های کاندیدا و مسیرهای عملکردی در

برنج. *بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات*، ۵(۱)، ۸۷-۱۱۸. DOI: [10.22126/cbb.2026.13994.1148](https://doi.org/10.22126/cbb.2026.13994.1148)



© نویسندگان.

ناشر: دانشگاه رازی

مقدمه

گیاهان در تأمین انرژی و پروتئین انسان‌ها نقش ویژه‌ای دارند و از میان آنها غلات به‌ویژه گندم و برنج بیشترین سهم انرژی مصرفی را در میان گیاهان زراعی دارند. در این میان، برنج (*Oryza sativa* L.) یکی از منابع غذایی اصلی جهان به شمار می‌رود که تقریباً ۷۰ درصد مردم جهان از آن تغذیه می‌کنند. همچنین، حدود ۲۵ درصد اراضی کشت غلات متعلق به این گیاه است و در سبد غذایی خانوارها از اهمیت بالایی برخوردار است (Panesar and Kaur, 2016; Jiang et al., 2010).

افزایش تولیدات گیاهی و بهبود عملکرد دانه همواره از اهداف اصلی به‌نژادی است. صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک مانند اندازه برگ، سطح کلروفیل، کارایی فتوسنتز و سبزی‌نگی، نقش کلیدی در عملکرد دارند (Teng et al., 2004; Bing, 2006). بنابراین صفات فتوسنتزی و صفات فیزیولوژیک مرتبط با آن از دیدگاه به‌نژادی و به‌نژادی غیرزنده، به‌ویژه در برابر تنش‌هایی مانند شوری، اهمیت زیادی دارند (Sun et al., 2019).

اکثر صفات مهم زراعی، از جمله عملکرد و صفات مرتبط با فتوسنتز، ماهیتی کمی و پیچیده داشته و تحت کنترل تعداد زیادی ژن با اثرات منفرد کوچک هستند. علاوه بر این، این صفات معمولاً از وراثت‌پذیری نسبتاً پایینی برخوردار بوده و در نتیجه

میزان پیشرفت ژنتیکی حاصل از گزینش فنوتیپی برای آنها محدود است (Sabouri et al., 2010). از این‌رو، شناسایی نواحی کنترل‌کننده صفات کمی (QTLs) با استفاده از نشانگرهای مولکولی، رویکردی مؤثر برای آشکارسازی عوامل ژنتیکی مؤثر بر این صفات پیچیده و افزایش کارایی برنامه‌های اصلاحی به شمار می‌رود (Rabiei and Sabouri, 2008). تاکنون پژوهش‌های مکان‌یابی QTL متعددی در مورد صفات مرتبط با فتوسنتز انجام شده است. از جمله تنگ و همکاران (Teng et al., 2004)، در مجموع هشت QTL (*qNPR-6*، *qNPR-4*، *qCC-1*، *qCC-3*، *qSR-4*، *qTR-4*، *qTR-7*) با درصد توجیه واریانس فنوتیپی بالای ده درصد، برای صفاتی مانند میزان خالص فتوسنتزی، محتوای کلروفیل، مقاومت روزنه‌ای و میزان تعرق روی شش کروموزوم شناسایی و گزارش نمودند. همچنین در پژوهشی که به منظور شناسایی QTLهای مرتبط با پیری برگ صورت گرفت، یازده QTL در دو جمعیت BC₁F₁ شناسایی شد که تعدادی از آنها جزء QTLهای بزرگ اثر بودند (Abdelkhalik et al., 2005). در بررسی تاکایی و همکاران (Takai et al., 2010)، یک QTL در نزدیکی نشانگر RM3534 کروموزوم ۴، برای مقدار SPAD برگ پرچم در مرحله خوشه‌دهی با توجیه تغییرات فنوتیپی کل ۶۸ درصد شناسایی شد.

QTL ها ، QTL های مستقل حاصل از آزمایش های گوناگون با یکدیگر ادغام شده و روی یک نقشه مرجع قرار داده می شوند. این کار، امکان تخمین تعداد واقعی QTL ها یا به بیان دقیق تر، شناسایی متا QTL ها (MQTLs) را فراهم می کند و منجر به برآورد مکانی دقیق تر برای QTL های معتبر و همچنین کاهش فاصله اطمینان آنها می شود (Veisi et al., 2022; Kaur et al., 2023).

تاکنون فراتحلیل های متعددی بر روی صفات مختلف در برنج به انجام رسیده است. سلامت و همکاران (Selamat et al., 2021) در فراتحلیل QTL های مرتبط با تنش خشکی، با بررسی روی ۱۳ صفت مرتبط، از ۲۷ نقشه ژنتیکی متفاوت و ۶۵۳ QTL در برنج استفاده کردند و ۷۰ متا QTL متشکل از ۴۵۳ QTL را روی نقشه توافقی شناسایی نمودند. همچنین در نواحی MQTL1.5 و MQTL1.6 به ترتیب ۲۶۸ و ۶۴۰ ژن و در MQTL3.1، ۷۸۷ ژن گزارش کردند. آنها پس از هستی شناسی و آنالیزهای پایین دستی، تعداد محدودی از پروتئین های مسئول پاسخ به تنش خشکی را در فراتحلیل فوق شناسایی کردند که شامل ATG18A، AHK2، PID، GBF4، ABI5، MTERF، DTX48 و ITPK2 بودند.

در مطالعه فراتحلیل QTL دیگر، با بررسی ۱۱۴ QTL مرتبط با وزن دانه، سه متا QTL روی کروموزوم ۳ شناسایی شد. در این سه ناحیه در مجموع، ۱۷۹

در سایر مطالعات و پژوهش های مرتبط با مکان یابی QTL های فتوسنتز و سبزمانی که از جمعیت های طبیعی و مصنوعی مختلف استفاده شد، منجر به شناسایی نواحی ژنومی مؤثر به همراه میزان توجیه فنوتیپی آنها (R^2) و نشانگرهای مهم پیوسته به این نواحی شد (Fu et al., 2011; Zhang et al., 2014; Dai et al., 2015; Huang et al., 2015; Ye et al., 2017; Yamamoto et al., 2017; Sun et al., 2019; Dwiningsih et al., 2021).

اگرچه تاکنون QTL های مرتبط با صفات مهم زیادی شناسایی و گزارش شده اند، این QTL ها بندرت در برنامه های به نژادی به ویژه انتخاب به کمک نشانگر (MAS^1) مورد استفاده قرار گرفته اند. چون معمولاً QTL های شناسایی شده کمتر مورد اعتبارسنجی قرار می گیرند و ثبات QTL ها به دلیل تنوع ژنتیکی و محیطی محدود است. از طرفی با وجود طیف گسترده مطالعات QTL انجام شده، به دلیل تفاوت در زمینه های ژنتیکی مورد استفاده، شرایط آزمایشی و روش های مختلف ارزیابی فنوتیپی، همپوشانی این QTL ها در مطالعات مختلف اغلب محدود بوده و ارزیابی میزان همپوشانی آنها به روش های ساده دقیق نیست. در این راستا فراتحلیل QTL امکان ترکیب نتایج مطالعات مختلف و شناسایی QTL های با سازگاری گسترده را فراهم می کند. در فراتحلیل

(۱۷۹) شناسایی شده متعلق به کروموزوم ۶ بود که نشان می‌دهد این کروموزوم در کنترل این صفات، نقش عمده و مهمی را بر عهده دارد. MQTL7.4 با تغییرات فنوتیپی (R^2) ۵۱ درصد و حدود اطمینان ۲/۱ سانتی مورگان به عنوان مهم ترین ناحیه متا QTL گزارش شد (Feizi et al., 2025).

اگرچه مطالعات فراتحلیل متعددی در خصوص صفات مهم و کلیدی در برنج به انجام رسیده است، اما تاکنون هیچ فراتحلیل QTL مرتبط با صفات مرتبط با فتوسنتز در برنج گزارش نشده است. از اینرو، با توجه به اهمیت استراتژیک برنج، این مطالعه با هدف تهیه یک نقشه جامع و شناسایی متا QTL ها صفات مرتبط با فتوسنتز در برنج و شناسایی ژن های مهم طراحی و اجرا شد.

مواد و روش ها

ابتداء، تمامی مطالعات مکان یابی QTL های مرتبط با صفات فتوسنتز منتشر شده تا سال ۱۴۰۲ (2024) جمع آوری شدند. جمع آوری داده ها از طریق سایت های رسمی مانند PubMed، و Gramene و Rice، Chlorophyll QTL مانند Rice، chlorophyll QTL و *Oryza sativa* انجام شد. از بین مقالات، صرفاً مطالعاتی که اطلاعات کامل برای تهیه فایل نقشه و فایل QTL داشتند، برای انجام فراتحلیل مورد استفاده قرار گرفتند. این موارد شامل اطلاعات نقشه پیوستگی، والدین جمعیت

ژن شناسایی شد که ۲۵ مورد از آن ها نقش رشدی و نموی در گیاه برنج داشتند. همچنین مشخص شد روی متا QTL کروموزوم ۳ (MQTL3.1)، ژن های وجود دارند که در نمو دانه و در بیوسنتز آسپاراژیناز مؤثر هستند (Anilkumar et al., 2022).

در مطالعه فراتحلیل QTL ویسی و همکاران (Veisi et al., 2022) که برای شناسایی ژن های کاندید مرتبط با جوانه زنی در برنج صورت گرفت، تعداد ۶۷ QTL را مورد بررسی و فراتحلیل قرار دادند. نتایج تحقیق آنها به شناسایی ۳۲ متا QTL مرتبط با جوانه زنی در برنج منتهی شد. نواحی MQTL11.3 با توجه تغییرات فنوتیپی (R^2) ۵۴/۹ درصد و MQTL1.2 با R^2 ۳۶/۷ درصد از مهم ترین نواحی مرتبط با جوانه زنی در برنج شناسایی شدند. آنها در ناحیه MQTL11.3، ۱۲ ژن و در MQTL1.2، ۲۰ ژن را گزارش نمودند.

علاوه بر آن، در پژوهشی دیگر، ۱۹۳ QTL مستقل مرتبط با کیفیت دانه در برنج مانند محتوای آمیلوز، قوام ژل و دمای ژلاتینه شدن از ۲۶ مطالعه جمع آوری و مورد سنجش قرار گرفت و تعداد ۲۶ متا QTL برای صفات کیفیت برنج شناسایی شد. در MQTL6.2 بیشترین تعداد QTL مرتبط با هر سه صفت (۲۵) و ۲۹ ژن کلیدی و مهم شناسایی شد. همچنین بیشترین تعداد ژن کلیدی شناسایی شده (۳۹) متعلق به MQTL6.1 بود. به طور کلی بیشترین تعداد ژن

مکان یابی، نوع تلاقی انجام شده برای تشکیل جمعیت، موقعیت قرارگیری نشانگر برحسب سانتی مورگان، مکان آزمایش و سال آزمایش برای آزمایش های چند محیطی، مقدار LOD برای QTL ها، میزان واریانس توجیه شده صفت توسط QTL (R^2)، محتمل ترین موقعیت QTL هستند. طبق دستورالعمل و راهنمای استفاده از نرم افزار BioMercator (V4.2.3)، به منظور انجام فراتحلیل، دو فایل نقشه و QTL در قالب فایل متنی (.txt) تهیه شدند. برای محاسبه حدود اطمینان (CI1) برای هر مطالعه QTL، از رابطه مختص جمعیت مکان یابی مورد استفاده در همان مطالعه که توسط داروآسی و سولر (Darvasi and Soller, 1997) پیشنهاد شده بود، استفاده شد. بر این اساس، برای جمعیت تلاقی برگشتی و F2 از رابطه (۱)، جمعیت RIL از رابطه (۲) و جمعیت هاپلوئید مضاعف از رابطه (۳) استفاده شد. در این روابط N، اندازه جمعیت و R^2 مقدار واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط QTL را نشان می دهند.

پس از تهیه دو فایل مذکور، نقشه های مربوط به مطالعات مختلف فراخوانی شده و با یک نقشه رفرنس ادغام و نقشه توافقی تهیه شد. در مطالعه حاضر از نقشه رفرنس اسلام و همکاران (Islam et al., 2019) استفاده شد. این نقشه رفرنس بر اساس

نقشه های International Rice Microsatellite

$$\frac{287}{N \cdot R^2} \quad (3)$$

جدول ۱- صفات مرتبط با فتوسنتز که در فراتحلیل QTL های مرتبط با فتوسنتز پژوهش حاضر مورد استفاده قرار گرفتند

Table1-photosynthetic traits included in the current Meta-analysis of QTLs associated with photosynthesis

مخفف نام صفت	معادل انگلیسی کامل صفت	معادل فارسی صفت
Abbreviation of the trait	Full name of trait in English	Persian equivalent of the trait
RCC	Relative chlorophyll content	محتوای نسبی کلروفیل
CHLa	Chlorophyll a	کلروفیل a
DG	Degree of greenness	درجه یا میزان سبزی
RDG	Retention-degrees of greenness	درجه حفظ سبزی
CC	Chlorophyll content	محتوای کلروفیل
HSPAD	SPAD value-Heading stage	مقدار SPAD در مرحله خوشه‌دهی
RGA	Retention of green area	حفظ سطح سبز (برگ)
RRG	Relative retention of greenness	حفظ نسبی سبزی
CSFL	Cumulative SPAD values of flag leaf	SPAD تجمع یافته در برگ پرچم
TCS	Total cumulative SPAD value of four leaves	SPAD تجمع یافته کل در چهار برگ
Pn	Net photosynthetic rate	نرخ خالص فتوسنتزی
CHRF	Chlorophyll content (reduction rate)-flag leaf	محتوای کلروفیل برگ پرچم
CHRT	Chlorophyll content (reduction rate)-3 rd leaf	محتوای کلروفیل برگ سوم
DCF	Chlorophyll content of flag leaf-heading stage	محتوای کلروفیل برگ پرچم در مرحله خوشه‌دهی
DCS	Chlorophyll content of second leaves-heading stage	محتوای کلروفیل برگ دوم در مرحله خوشه‌دهی
DCFS	The average of DCF and DCS to complement the functional stay-green trait	میانگین DCF و DCS برای تکمیل صفت سبزی ماندگاری عملکردی (مکمل سبزی)
CCF	Cumulative chlorophyll content of flag leaves	محتوای کلروفیل انباشته شده برگ پرچم
CCS	Cumulative chlorophyll content of second leaves	محتوای کلروفیل انباشته شده برگ دوم
CCFS	Mean of cumulative chlorophyll contents of flag and second leaves	میانگین محتوای کلروفیل انباشته شده برگ پرچم و برگ دوم
CCFJ	Chlorophyll content at flowering	محتوای کلروفیل در دوره گل‌دهی
SPAD	SPAD value of flag leaves-heading stage	مقدار SPAD برگ پرچم در مرحله خوشه‌دهی
NPR	Net photosynthetic rate	نرخ خالص فتوسنتزی
MSPAD	SPAD value-Maturity stage	مقدار SPAD در مرحله رسیدگی
CH	Chlorophyll content-heading stage	محتوای کلروفیل در مرحله خوشه‌دهی
CM	Chlorophyll content-maturity	محتوای کلروفیل در مرحله رسیدگی

CTH	Chlorophyll content from tillering to heading stage	محتوای کلروفیل از زمان پنجه زنی تا خوشه دهی
RCRJ	Reduction in chlorophyll content	مقدار کاهش محتوای کلروفیل
CCAI	chlorophyll content at 25 DAF (day after flowering)	محتوای کلروفیل ۲۵ روز بعد گلدهی
CCAJ	chlorophyll content at 25 DAF (day after flowering)	محتوای کلروفیل ۲۵ روز بعد گلدهی
CCFJ	chlorophyll content at flowering	محتوای کلروفیل در مرحله گلدهی
RDCFS	Relative degree of chlorophyll content of flag and second leaf	نسبت محتوای کلروفیل برگ پرچم به محتوای کلروفیل دومین برگ
LCC	Leaf chlorophyll content	محتوای کلروفیل برگ
Totalchl	Total chlorophyll	مقدار کل کلروفیل
SCM	Second-leaf LCC at maturity	محتوای کلروفیل دومین برگ در زمان رسیدگی
NAA	Nitrogen accumulation account	شاخص تجمع نیتروژن
NH	Nitrogen harvest index	شاخص برداشت نیتروژن
FCH	Flag leaf chlorophyll content at heading stage	محتوای کلروفیل برگ پرچم در زمان خوشه دهی
RSC	Reduction-speed of second leaf LCC	سرعت کاهش محتوای کلروفیل دومین برگ

معیار اصلی انتخاب مدل در نظر گرفته شد و مدلی با کمترین مقدار AICc به عنوان مدل بهینه برای تعیین تعداد کلاسترهای QTL در هر کروموزوم انتخاب شد. به منظور شناسایی ژن های حاضر در نواحی متا QTL های تعیین شده، از سایت ensemble plant (<https://plants.ensembl.org>) استفاده شد و ژن های حاضر و دخیل در فرآیند فتوسنتز و صفات مرتبط شناسایی شدند. برای بررسی هستی شناسی و شناسایی مسیرهای عملکردی ژن های منتخب، از سامانه DAVID برخط (<https://davidbioinformatics.nih.gov>) استفاده شد. هستی شناسی ژن های موجود در نواحی متا QTL در سه دسته فرآیندهای بیولوژیکی،

پس از انجام فراتحلیل QTL ها، به منظور تعیین تعداد بهینه کلاسترهای QTL در هر کروموزوم، مدل های مختلف با تعداد متفاوتی از کلاسترها مورد بررسی قرار گرفتند. برای مقایسه و انتخاب مدل مناسب، شاخص های Akaike Information Criterion (AIC)، Corrected Akaike Information Criterion (AICc)، Bayesian Information Criterion (BIC) و Average Weight of Evidence (AWE) بررسی شدند. این معیارها با در نظر گرفتن میزان برازش و پیچیدگی مدل، مناسب ترین تعداد کلاسترهای QTL را تعیین می کنند. در اغلب موارد، مطابقت قابل توجهی بین شاخص های مختلف در انتخاب مدل بهینه مشاهده می شود. با این حال، در مطالعه حاضر AICc به عنوان

صفات مرتبط در گذشته توسط پژوهشگران متفاوتی صورت گرفته است (Xing et al., 2002; Teng et al., 2004; Abdelkhalik et al., 2005; Bing et al., 2006; Yoo et al., 2007; Zhao et al., 2008; Hu et al., 2009; Gholizadeh et al., 2009; Fu et al., 2011; Takai et al., 2010; Jiang et al., 2012; Takai et al., 2012; Ujiie et al., 2012; Dai et al., 2015; Lim et al., 2015; Yamamoto et al., 2017; Ye et al., 2017; Adachi et al., 2019; Sun et al., 2019; Barik et al., 2020; Jang et al., 2022).

مطالعه به منظور شناسایی متا-QTL های مرتبط با فتوسنتز، از ۱۲۹ QTL استفاده شد که مستخرج از ۱۲ مطالعه که روی ۳۰ صفت مرتبط با فتوسنتز بودند. این مطالعات، شامل ۱۱ جمعیت لاین های خویش آمیخته نو ترکیب (RIL1)، سه جمعیت تلاقی برگشتی (BC2)، دو جمعیت هاپلوئید مضاعف (DH3) و یک جمعیت F₂ بودند. براساس این مطالعات، کروموزوم های ۹، ۳ و ۴ بیشترین تعداد QTL فتوسنتز و کروموزوم های ۱۰ و ۱۱ هرکدام با یک QTL کمترین تعداد QTL را نشان دادند. QTL مکمل سبزمانی (DCFS) با تعداد ۱۳ QTL، محتوای کلروفیل برگ پرچم در مرحله خوشه دهی (DCF) با تعداد ۱۱ QTL، QTL محتوای کلروفیل

عملکردهای مولکولی و اجزای سلولی مورد بررسی قرار گرفت.

سپس شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین مرتبط با این ژن ها از طریق نرم افزار سایتواسکیپ (Cytoscape V3.10.0)، بررسی شد و افزونه cytoHubba در این نرم افزار برای شناسایی ژن های کلیدی با بیان معنادار استفاده شد. Cytoscape، یک نرم افزار منبع باز بوده و به منظور بررسی شبکه های مولکولی، برهمکنش ها، ادغام شبکه ها و تصویرسازی شبکه ها و مسیرها از آن استفاده می شود (Saito et al., 2012).

نتایج و بحث

شناسایی متا-QTL های صفات مرتبط با فتوسنتز

محتوای کلروفیل به دلیل همبستگی معنی دار و مثبتی که با عملکرد دانه دارد از پارامترهای مهم در مطالعات مکان یابی های QTL محسوب می شود. یکی از صفات فیزیولوژیک مهم در اندازه گیری سبزمانی، محتوای نسبی کلروفیل می باشد که باعث افزایش فتوسنتز می شود. این همبستگی در شرایط تنش شوری نیز گزارش شده است (Barik et al., 2020; Jang et al., 2022). سبزمانی، با تاخیر در زرد شدن برگ، می تواند فعالیت فتوسنتزی و سبزی برگ را حفظ کند و در نهایت باعث افزایش عملکرد دانه در غلات شود (Yoo et al., 2007). مطالعه و پژوهش پیرامون محتوای کلروفیل و مکان یابی QTL های فتوسنتز و

1 .Recombinant Inbred Line

2 . Back Cross

3 . Double Haploid

MQTL1.2 و بیشترین تعداد ژن (۵۹) متعلق به MQTL6.3 بود.

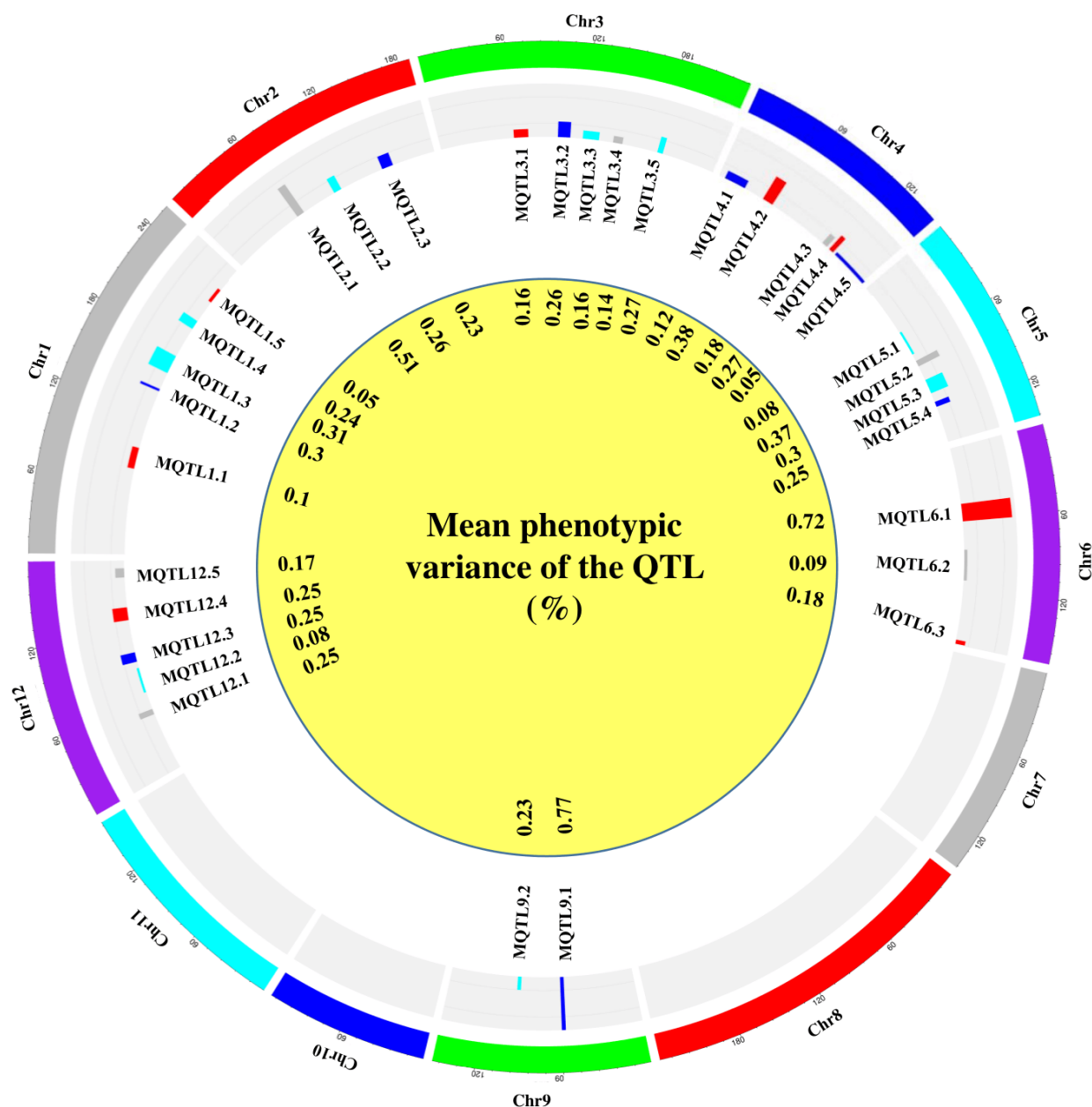
دامنه R^2 در پنج متا QTL شناسایی شده کروموزوم ۱، بین ۵ تا ۳۱ درصد بود (جدول ۲). نشانگر RM3475 که به عنوان نزدیک ترین نشانگر به MQTL1.3 شناسایی شد، در پژوهش باریک و همکاران (Barik *et al.*, 2019) به صفت پتانسیل جوانه زنی بی هوازی (AG) و صفات بنیه اولیه گیاهچه در زیر خاک غرقاب، پیوسته بود و توانست در غربال ژنوتیپ های متحمل کارآمد باشد.

میزان R^2 در این سه متا QTL شناسایی شده برای کروموزوم ۲ بین ۲۳ تا ۵۱ درصد متغیر بود (جدول ۲). نزدیک ترین نشانگر ریزماهواره به موقعیت دقیق MQTL2.1، RM8030 بود. این نشانگر در پژوهش گو و همکاران (Gu *et al.*, 2014) به عنوان نشانگر مرتبط با عملکرد برنج تحت شرایط نرمال آبیاری گزارش شد.

برگ دوم در مرحله خوشه دهی (DCS) با ۱۰ QTL، QTL محتوای کلروفیل (CC) با تعداد ۱۰ بیشترین تعداد QTL و بیشترین توزیع را در بین ۱۲ کروموزوم برنج داشتند. MQTL ها و نحوه توزیع دایره ای آن ها روی ۱۲ کروموزوم برنج در شکل ۱ ارائه شده است. نقشه توافقی تشکیل شده دارای طول ۱۸۵۱/۵ سانتی مورگان و ۱۸۴۶۴ نشانگر بود و در مجموع، ۳۲ متا QTL روی ۸ کروموزوم برای صفات مرتبط با فتوسنتز شناسایی شد (شکل ۲ و ۳).

شایان ذکر است با توجه به هدف مطالعه حاضر که شناسایی MQTL های پایدار و مشترک مرتبط با صفات فتوسنتزی بود، نه بررسی اختصاصی اثر هر تنش یا مرحله رشدی، و با توجه به محدود بودن تعداد مطالعات QTL مرتبط با صفات فتوسنتزی در برنج، تمامی مطالعات واجد شرایط، صرف نظر از مرحله رشدی گیاه و شرایط محیطی (از جمله شرایط معمول و تنش)، در فرا تحلیل وارد شدند تا تعداد کافی QTL برای انجام یک فرا تحلیل معتبر فراهم شود.

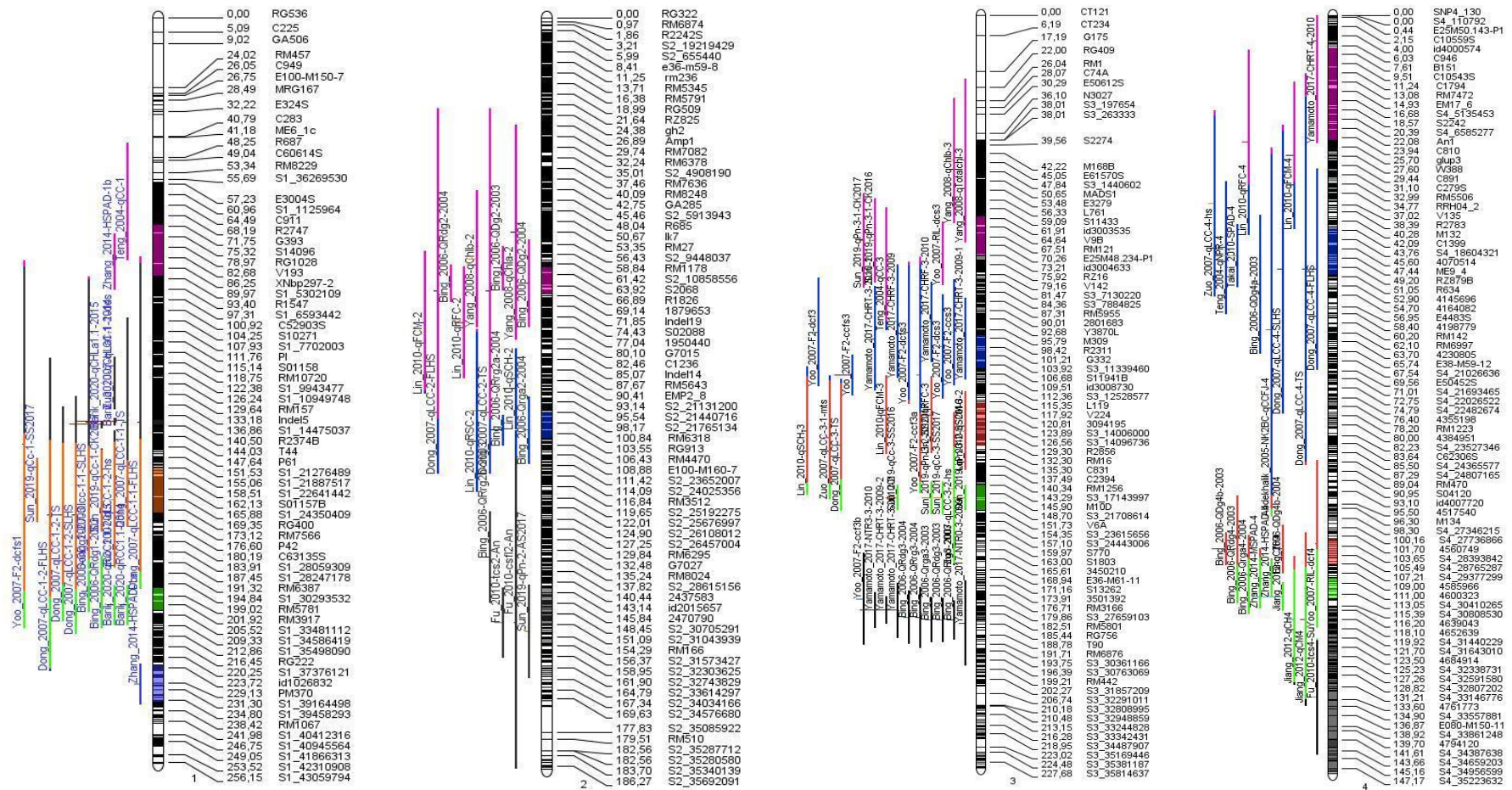
طبق نتایج، کروموزوم های ۱، ۳، ۴ و ۱۲، پنج، کروموزوم های ۲ و ۶، سه، کروموزوم ۵، چهار، و کروموزوم ۹، دو متا QTL شناسایی شد. کروموزوم های شماره ۷، ۸، ۱۰ و ۱۱ فاقد نواحی متا شناسایی شدند. بیشترین مقدار R^2 (۷۷ درصد) و بیشترین تعداد QTL (۲۵) متعلق به MQTL9.1، کمترین حدود اطمینان (۱/۸۷ سانتی مورگان) متعلق به



شکل ۱- نمودار دایره‌ای متا-QTLهای شناسایی شده برای صفات مرتبط با فتوسنتز و توزیع آن‌ها در ۱۲ کروموزوم برنج. شماره هر کروموزوم در بخش بیرونی دایره نمایش داده شده و نوار بیرونی بیانگر طول نسبی هر کروموزوم بر حسب سانتی‌مورگان (cM) است. مستطیل‌های رنگی داخل دایره محل قرارگیری متا-QTLهای شناسایی شده را بر روی هر کروموزوم نشان می‌دهند. نام هر متا-QTL در کنار موقعیت

متناظر آن درج شده و مقادیر میانگین واریانس فنوتیپی (PVE, %) مربوط به هر متا-QTL در حلقه داخلی دایره نمایش داده شده‌اند.

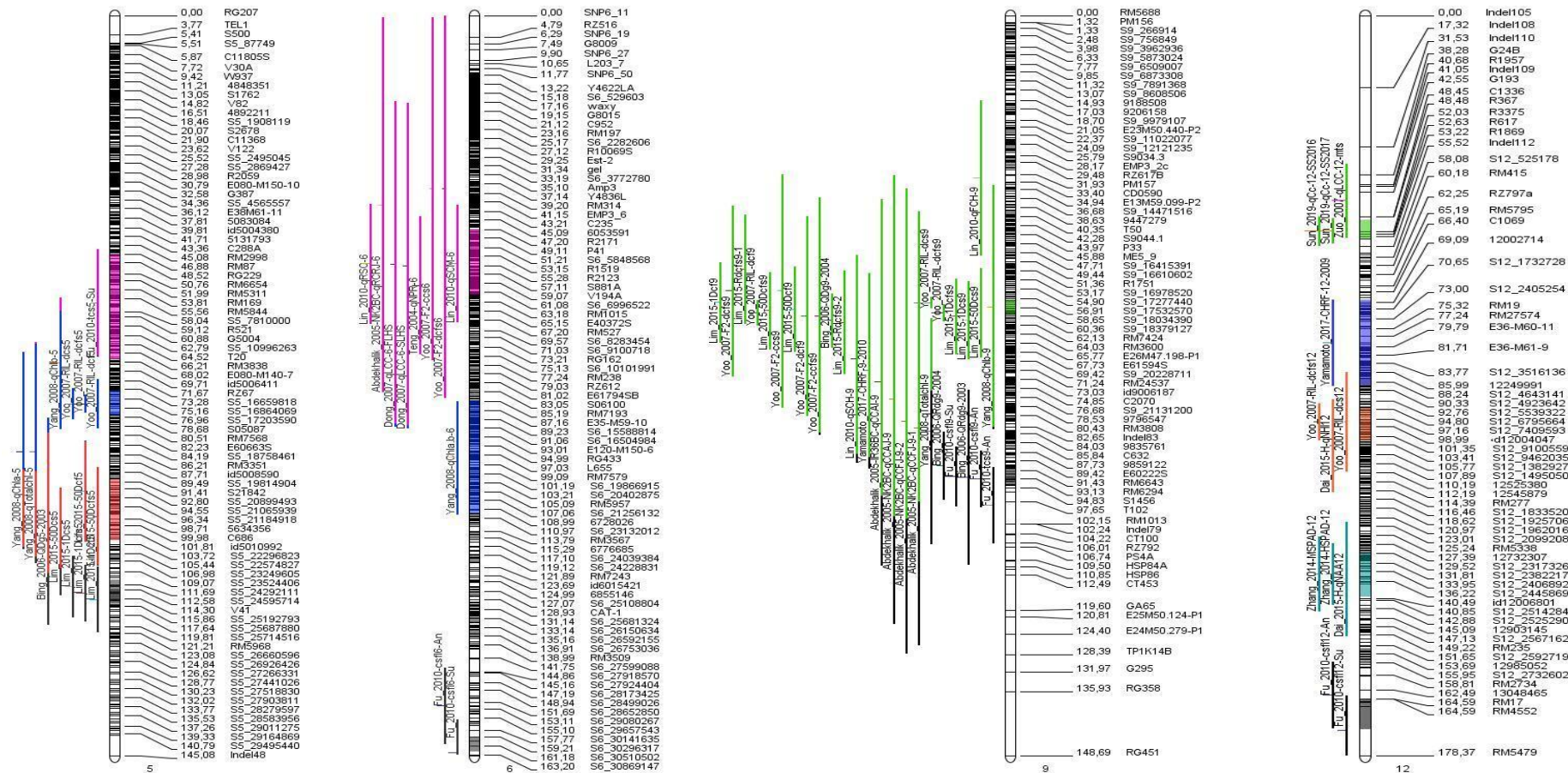
Figure 1- Circos plot illustrating the distribution of the identified Meta-QTLs (MQTLs) of photosynthesis-related traits across the 12 rice chromosomes. Chromosome numbers are shown outside the circle, and the outer ring represents the relative length of each chromosome in cM. Colored rectangles within the circle indicate the positions of the identified MQTLs on each chromosome. The name of each MQTL is displayed adjacent to its corresponding position, while the mean phenotypic variance explained (PVE, %) for each MQTL is presented in the inner ring of the circle.



شکل ۲- شمای کلی متاQTLهای (MQTLs) حاصل از فراتحلیل QTLهای صفات مرتبط با فنوسنتز کروموزومهای برنج. از چپ به راست به ترتیب کروموزومهای ۱، ۲،

۳ و ۴ را نشان می‌دهند. قسمت‌های رنگی هر کروموزوم یک MQTL را نشان می‌دهد. خطوط رنگی سمت چپ هر کروموزوم نشان دهنده QTLهای مطالعات مختلف می‌باشند.

Figure 2- Schematic representation of meta-QTLs (MQTLs) derived from the meta-analysis of QTLs associated with photosynthesis-related traits across the rice chromosomes. From left to right, chromosomes 1, 2, 3, and 4 are shown, respectively. The colored regions on each chromosome represent individual MQTLs. The colored lines to the left of each chromosome indicate QTLs identified in different studies.



شکل ۳- شمای کلی متا-QTLهای (MQTLs) حاصل از فراتحلیل QTLهای صفات مرتبط با فتوسنتز کروموزومهای برنج. از چپ به راست به ترتیب کروموزومهای ۵، ۶، ۹ و ۱۲ را نشان می‌دهند. قسمت‌های رنگی هر کروموزوم یک MQTL را نشان می‌دهد. خطوط رنگی سمت چپ هر کروموزوم نشان دهنده QTLهای مطالعات مختلف می‌باشند.

Figure 3- Schematic representation of meta-QTLs (MQTLs) derived from the meta-analysis of QTLs associated with photosynthesis-related traits across the rice chromosomes. From left to right, chromosomes 5, 6, 9, and 12 are shown, respectively. The colored regions on each chromosome represent individual MQTLs. The colored lines to the left of each chromosome indicate QTLs identified in different studies.

جدول ۲ - اطلاعات متا QTL های (MQTLs) حاصل از فرا تحلیل QTL های صفات مرتبط با فتوسنتز در برنج

Table 2-Information on meta-QTLs (MQTLs) identified through the meta-analysis of QTLs associated with photosynthesis-related traits in rice

شماره کروموزوم Chr.	Meta-QTL	شاخص AICc	QT L mod el	Meta- QTL peak position (cM)	Meta-QTL CI range (cM)	Meta- QTL CI 95% (cM)	نشانگرهای حد واسط Markers interval	فاصله فیزیکی متا QTL (جفت باز) Meta-QTL physical distance (bp)	Mean phenotypic variance of the QTL (%)	تعداد QTL No. of origins QTL	تعداد ژن ها No. of genes
1	MQTL1.1	217.43	5	80.4	71.65 – 89.15	17.5	RM576 - E25M48.190-P1	8,138,458-16,095,252	0.1	5	6
	MQTL1.2			139.5	138.57-140.44	1.87	S1_17545743 - R530	24,407,031-30,502,629	0.3	12	1
	MQTL1.3			162.73	154.97 – 170.49	15.52	S1_21887517 - id1016674	23,971,321-27,080,956	0.31	10	3
	MQTL1.4			200.35	196.54 – 204.17	7.63	S1_31076665 - PM423	34,862,041-38,202,659	0.24	11	3
	MQTL1.5			229.4	223.08 – 235.72	12.64	S1_38035395 - S1_39578656	41,813,528-42,923,549	0.05	2	5
2	MQTL2.1	162.52	3	65.44	62.2 – 68.68	6.48	S10847A - R1521	17,436,262 - 28,171,165	0.51	10	2
	MQTL2.2			101.51	98.175 – 104.845	6.67	S2_21749834 - S2_22529400	23,837,109 - 25,141,391	0.26	8	2
	MQTL2.3			146.88	142.19 – 151.57	9.38	S2_29401210 - S2_31117728	31,980,076 - 34,057,190	0.23	4	2
3	MQTL3.1	360.2	5	67.53	61.62-73.44	11.82	E37-M59-3-S3_6011601	4,828,338-6,807,354	0.16	9	0
	MQTL3.2			102.77	97.695-107.845	10.15	W580-V218A	12,928,253-14,981,256	0.26	16	1
	MQTL3.3			124.76	118.115-131.405	13.29	V224-RM16	24,624,002-23,126,256	0.16	10	2
	MQTL3.4			147.05	143.205-150.895	7.69	S3_17143997- S3_22480825	17,143,997-22,480,825	0.14	9	2
	MQTL3.5			182.68	180.365-184.995	4.63	S3_27843566-RM1230	27,843,566-32,753,589	0.27	10	0
4	MQTL4.1	218.78	5	15.4	6.31 - 24.49	18.18	S4_1966593-RM5424	1,966,593-20,427,708	0.12	7	2
	MQTL4.2			46.32	41.78 – 50.87	9.09	4044134-RG214	18,444,943-32,487,098	0.38	10	3
	MQTL4.3			104.84	102.34 – 107.33	4.99	RM3276 -RM1100	30,496,500-31,442,472	0.18	10	1
	MQTL4.4			111.98	109.95 – 114.01	4.06	RM6909 – RM349	31,875,539-32,499,619	0.27	11	5
	MQTL4.5			132.76	116.42 – 149.11	32.69	S4_30862338 – S4_35501387	30,862,338-35,501,387	0.05	3	3
5	MQTL5.1	128.02	4	57.26	46.88 – 67.65	20.77	RM87-E10916S	17,624,185-18,854,867	0.08	3	2

				76.15	73.67 – 78.64	4.97	S5_16671007-S05087	21,309,979-23,761,464	0.37	9	3
				97.03	91.06 – 103	11.94	S5_20461863- S5_22296823	25,208,346-26,781,565	0.3	6	2
				112.82	110.695 – 114.95	4.25	RM6972-S5_25133353	25,346,041-25,133353	0.25	8	4
6		115.27	3	54.47	47.27-61.67	14.4	RM2615-S6_7137088	5,970,899-7,869,013	0.72	8	5
				97.52	85.025-110.15	24.99	RM541 -6737662	19,910,922-25,214,659	0.09	3	2
				160.91	159.24-162.58	3.34	S6_30296317- S6_30869147	30,296,317—30,869,147	0.18	2	59
9		223.49	2	58.72	57.275-60.165	2.89	RM5652-RM328	14731280-16527170	0.77	25	7
				93.11	91.65-94.57	2.92	RM6643-RM1026	21405830-22304358	0.23	14	4
12		146.92	5	51.54	49.25-53.83	4.58	R367-C443	4,053,131-12,239,832	0.25	3	3
				78.92	68.525-89.315	20.79	RM3483-RM6998	1,611,769-4,745,301	0.08	1	2
				98.62	94.695-102.545	7.85	RM3455-RM3103	4,919,619-7,461,871	0.25	3	3
				134.76	129.46-140.06	10.6	RM309-RM1015	21,454,591-22,406,889	0.25	3	0
				168.41	164.665 -172.155	7.49	RM4552-RM5479	27019670-24446246	0.17	2	1

جدول ۳- اطلاعات QTL های اولیه و صفات مرتبط به آنها در متا-QTL های (MQTLs) مرتبط با فتوسنتز شناسایی شده در برنج

Table 3- nformation on the initial QTLs and their associated traits within the identified photosynthesis-related meta-QTLs (MQTLs) in rice

chr	MQTL (No. of QTL)	منابع	صفات* مرتبط با QTL های اولیه
1	MQTL1.1 (5)	Zhang <i>et al.</i> , 2014- Teng <i>et al.</i> , 2004- Dong <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007	HSPAD- CC- LCC- DCFS
	MQTL1.2 (12)	Zuo <i>et al.</i> , 2007- Barik <i>et al.</i> , 2020- Dong <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Sun <i>et al.</i> , 2019	LCC- CHLa- LCC- DCFS- CC
	MQTL1.3 (10)	Dong <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Sun <i>et al.</i> , 2019- Dong <i>et al.</i> , 2007	LCC- DCFS-CC
	MQTL1.4 (11)	Dong <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Barik <i>et al.</i> , 2020- Bing <i>et al.</i> , 2006	LCC- DCFS- RCC- Rdg-
	MQTL1.5 (2)	Zhang <i>et al.</i> , 2014- Dong <i>et al.</i> , 2007	HSPAD- LCC
2	MQTL2.1 (10)	Lin <i>et al.</i> , 2010- Bing <i>et al.</i> , 2006- Yang <i>et al.</i> , 2008- Dong <i>et al.</i> , 2007	RFC- Dg- Chla- Rdg- Chlb- FCM- LCC- RSC
	MQTL2.2 (8)	Lin <i>et al.</i> , 2010- Dong <i>et al.</i> , 2007- Bing <i>et al.</i> , 2006- Fu <i>et al.</i> , 2011	FCM- LCC- RSC- rga- SCH- Rrg-csfl
	MQTL2.3 (4)	Fu <i>et al.</i> , 2011- Sun <i>et al.</i> , 2019- Bing <i>et al.</i> , 2006	csfl- Pn-tcs-QRrg
3	MQTL3.1 (9)	Sun <i>et al.</i> , 2019- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Yang <i>et al.</i> , 2008- Teng <i>et al.</i> , 2004- Yamamoto <i>et al.</i> , 2017	Pn- dcs- Chlb- Total chl- CC- CHRF- dcfs- ccf
	MQTL3.2 (16)	Teng <i>et al.</i> , 2004- Yamamoto <i>et al.</i> , 2017- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Lin <i>et al.</i> , 2010- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Dong <i>et al.</i> , 2007	CC- CHRF- CHRT- dcf- ccfs- dcs- dcfs- ccf- FCM- RFC- SCH- LCC- dcs- dcfs- ccf- FCM- RFC- SCM- SCH- LCC-
	MQTL3.3 (10)	Yoo <i>et al.</i> , 2007- Lin <i>et al.</i> , 2010- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Dong <i>et al.</i> , 2007	
	MQTL3.4 (9)	Yoo <i>et al.</i> , 2007- Lin <i>et al.</i> , 2010- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Dong <i>et al.</i> , 2007- Sun <i>et al.</i> , 2019	ccf- SCH- LCC- Pn- CC
	MQTL3.5 (10)	Zuo <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Yamamoto <i>et al.</i> , 2017- Bing <i>et al.</i> , 2006	LCC- ccf- CHRT- Rrg- rga- Rdg- NTR0- NTR3
4	MQTL4.1 (7)	Yamamoto <i>et al.</i> , 2017- Lin <i>et al.</i> , 2010- Dong <i>et al.</i> , 2007- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005	CHRT- RFC-FCM-LCC- CCFJ
4	MQTL4.2 (10)	Lin <i>et al.</i> , 2010- Dong <i>et al.</i> , 2007- Zuo <i>et al.</i> , 2007- Takai <i>et al.</i> , 2010- Bing <i>et al.</i> , 2006- Teng <i>et al.</i> , 2004- Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005	RFC- FCM- LCC- SPAD- FLHS-Dg- NPR- CCFJ
	MQTL4.3 (11)	Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005- Bing <i>et al.</i> , 2006- Dong <i>et al.</i> , 2007- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Jiang <i>et al.</i> , 2012- Zhang <i>et al.</i> , 2014	CCFJ- Dg- Rdg- dcf- rga- CM- MSPAD- CH- HSPAD

	MQTL4.4 (11)	Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005- Bing <i>et al.</i> , 2006- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Jiang <i>et al.</i> , 2012- Zhang <i>et al.</i> , 2014	CCFJ- Dg- Rdg- dcf- rga- CM- MSPAD-CTH- CH- HSPAD
	MQTL4.5(3)	Jiang <i>et al.</i> , 2012-Fu <i>et al.</i> , 2011	CM-CH-tcs
	MQTL5.1 (3)	Yang <i>et al.</i> , 2008- Fu <i>et al.</i> , 2011	Tcs-Chlb-Totalchl
5	MQTL5.2 (9)	Yang <i>et al.</i> , 2008- Lim <i>et al.</i> , 2015- Bing <i>et al.</i> , 2006- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Fu <i>et al.</i> , 2011	Chlb-Chla- Totalchl- Dcf- Dcfs- Dg- Dcs-tcs
	MQTL5.3 (6)	Yang <i>et al.</i> , 2008- Lim <i>et al.</i> , 2015- Bing <i>et al.</i> , 2006	Chla- Totalchl- Dg- Dcf-Dcs-Dcfs
	MQTL5.4(8)	Lim <i>et al.</i> , 2015- Bing <i>et al.</i> , 2006- Yang <i>et al.</i> , 2008	Dcfs-Dcf-Dcs-Dg-Totalchla-Chla
	MQTL6.1 (8)	Yoo <i>et al.</i> , 2007- Lin <i>et al.</i> , 2010- Teng <i>et al.</i> , 2004- Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005- Dong <i>et al.</i> , 2007-	ccs- RSC- NPR- dcfs- SCM- RCRJ- LCC-
6	MQTL6.2 (3)	Dong <i>et al.</i> , 2007- Yang <i>et al.</i> , 2008	LCC- Chla
	MQTL6.3 (2)	Fu <i>et al.</i> , 2011	csfl
	MQTL9.1 (25)	Lim <i>et al.</i> , 2015- Lin <i>et al.</i> , 2010- Yoo <i>et al.</i> , 2007- Bing <i>et al.</i> , 2006- Yang <i>et al.</i> , 2008- Yamamoto <i>et al.</i> , 2017- Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005	Dcf- FCH- ccs- Dcfs- Rdcs- Dcs- Dg- ccfs- Chlb- SCH- CHRF- CCAI- CCAJ- CCFJ- Total chl
9	MQTL9.2 (14)	Yoo <i>et al.</i> , 2007- Yang <i>et al.</i> , 2008- Lin <i>et al.</i> , 2010- Yamamoto <i>et al.</i> , 2017- Abdelkhalik <i>et al.</i> , 2005- Bing <i>et al.</i> , 2006- Fu <i>et al.</i> , 2011	ccfs- Chlb- SCH- CHRF- CCAI- CCAJ- CCFJ- Totalchl- Rdg- csfl- tcs
	MQTL12.1 (3)	Sun <i>et al.</i> , 2019- Zuo <i>et al.</i> , 2007	CC- LCC-
12	MQTL12.2 (1)	Yamamoto <i>et al.</i> , 2017	CHRF
	MQTL12.3 (3)	Yoo <i>et al.</i> , 2007- Dai <i>et al.</i> , 2015	NH-dcs-dcfs
	MQTL12.4 (3)	Dai <i>et al.</i> , 2015- Zhang <i>et al.</i> , 2014	NAA- MSPAD- HSPAD
	MQTL12.5(2)	Fu <i>et al.</i> , 2011	csfl

Relative chlorophyll content (RCC), Chlorophyll a (CHLa), Degree of greenness (DG), Retention-degrees of greenness (RDG), Chlorophyll content (CC), SPAD value-Heading stage (HSPAD), Retention of green area (RGA), Relative retention of greenness (RRG), Cumulative SPAD values of flag leaf (CSFL), Total cumulative SPAD value of four leaves (TCS), Net photosynthetic rate (Pn), Chlorophyll content (reduction rate)-flag leaf (CHRF), Chlorophyll content (reduction rate)-3rd leaf (CHRT), Chlorophyll content of flag leaf-heading stage (DCF), Chlorophyll content of second leaves-heading stage (DCS), The average of DCF and DCS to complement the functional stay-green trait (DCFS), Cumulative chlorophyll content of flag leaves (CCF), Cumulative chlorophyll content of second leaves (CCS), Mean of cumulative chlorophyll contents of flag and second leaves (CCFS), Chlorophyll content at flowering (CCFJ), SPAD value of flag leaves-heading stage (SPAD), Net photosynthetic rate (NPR), SPAD value-Maturity stage (MSPAD), Chlorophyll content-heading stage (CH), Chlorophyll content-maturity (CM), Chlorophyll content from tillering to heading stage (CTH), Reduction in chlorophyll content (RCRJ), chlorophyll content at 25 DAF (day after flowering) (CCAI), chlorophyll content at 25 DAF (day after flowering) (CCAJ), chlorophyll content at flowering (CCFJ), Relative degree of chlorophyll content of flag and second leaf (RDCFS), Leaf chlorophyll content (LCC), Total chlorophyll (Totalchl), Second-leaf LCC at maturity (SCM), Nitrogen accumulation account (NAA), Nitrogen harvest index (NH), Flag leaf chlorophyll content at heading stage (FCH), Reduction-speed of second leaf LCC(RSC).

نتایج فراتحلیل نشان داد نزدیک ترین نشانگر ریزماهواره در MQTL5.4، RM3321 می باشد. چن و همکاران (Chen et al., 2020) در پژوهشی که به منظور شناسایی فرآیند مرگ سلولی و مکان یابی ژن های مرتبط با آن در برنج صورت گرفت، عنوان کردند در فرآیند مرگ سلولی ژن های زیادی تغییر بیان معناداری داشتند که یکی از این ژن ها، ژن *PIR1* می باشد. طول ژن *PIR1* ۴۹۸ کیلو جفت باز بوده و در حدفاصل نشانگرهای RM3321 و RM3616 در کروموزوم ۵ برنج شناسایی شده است و به نظر می رسد در فرآیند مرگ سلولی، این ژن به وسیله انبوهی از ژن ها کنترل می شود.

شناسایی ژن های کاندیدای متا QTL ها

فهرست ژن های شناسایی شده در هر ناحیه متا QTL روی ۱۲ کروموزوم برنج در جدول ۴ نشان داده شده است. چهار ژن از شش ژن شناسایی شده در MQTL1.1 جزء ژن های *Oshsp*^۲ بودند. این دسته از ژن ها که به صورت گروهی روی کروموزوم ۱ در برنج قرار دارند، نقش مهمی در پاسخ به تنش های گرمایی محیط ایفا می کنند.

در پژوهش گوان و همکاران (Guan et al., 2005)، گزارش شده به نظر می رسد بیان خیلی کم *Oshsp17.9B* در حالت تنش گرمایی علت عدم فعالیت ژن های مسئول در پاسخ به تنش (HSE) باشد.

در متا QTL های کروموزوم ۶، بالاترین R^2 به MQTL6.1 (۷۲ درصد) اختصاص داشت که در حدفاصل نشانگرهای RM2615 و S6_7137088 قرار داشت. اوکادا و یاماساکی (Okada and Yamasaki., 2019) عنوان کردند، نشانگر RM2615 روی کروموزوم ۶ با سفیدی دانه برنج مرتبط است. این صفت در ارقام برنج ساکی ۱ بسیار حایز اهمیت است. ارقام برنج ساکی، انواع خاصی از برنج ژاپنی هستند و اختصاصاً برای فرآیند دم کردن و تولید ساکی با کیفیت بالا ایده آل می باشند. در کروموزوم ۹، MQTL9.1 در موقعیت ۵۸/۷۲ سانتی مورگان قرار دارد. این ناحیه در حدفاصل نشانگرهای

1 . Sake-brewing rice cultivars

بخش KEGG انجام شد اما مسیر معناداری شناسایی نشد.

یکی از ژن‌های فعال در مسیر بیولوژیکی توسعه ریشه، *OsNPC2* (OS01G0955000) می‌باشد. آنزیم فسفولیپاز C (PLC) در برنج به دو دسته اصلی فسفاتیدیل اینوزیتول مخصوص فسفولیپاز C (PI- PLC) و فسفولیپازهای C نامعلوم (NPC2) تقسیم می‌شوند که دسته دوم خود شامل پنج نوع *OsNPC1* تا *OsNPC5* می‌باشند و تمامی آنها در غشای پلاسمایی قرار دارند و در طویل شدن مزوکوتیل و رشد سلولی نقش موثری دارند (Singh et al., 2013; Yang et al., 2021a).

علاوه بر نقش در تنش‌های دمایی، شواهدی وجود دارد که نشان می‌دهد این ژن‌ها با سایر فرآیندهای فیزیولوژیک مرتبط هستند. تحت شرایط رطوبت غیرقابل پیش بینی و در مرحله رسیدگی، جوانه زنی قبل از برداشت (PHS^1) باعث کاهش عملکرد و کاهش کیفیت دانه می‌شود.

هستی‌شناسی و مسیرهای عملکردی ژن‌های شناسایی شده

پس از شناسایی ژن‌های موجود در نواحی متا-*QTL*ها، هستی‌شناسی و مسیرهای عملکردی ژن‌های شناسایی شده مورد بررسی قرار گرفت. براساس نتایج، ژن‌های شناخته شده در فرآیندهای بیولوژیکی "توسعه ریشه"، "الیگومریزه کردن کمپلکس پروتئین"، "پاسخ به هیدروژن پروکسید"، "پیش پروتئین"، "فرآیند متابولیکی مونوکربوکسیلیک اسید"، "فرآیند متابولیکی نیترات"، "توسعه سیستم ریشه"، "پاسخ به گرما"، "پاسخ به تنش شوری" و "فرآیند کاتابولیک ماکرومولکول‌های دیواره سلولی" نقش فعالی داشتند.

علاوه بر آن، بیان این ژن‌ها با عملکرد مولکولی "فعالیت عامل رونویسی اتصال DNA"، "فعالیت نیترات ردوکتاز"، "اتصال یون مولبدن" و "فعالیت سیستم کربوکسی پپتیداز" مرتبط بود. بررسی مسیرهای مهم ژن‌های منتخب با استفاده از DAVID

(مرتبط با فتوسنتز روی کروموزوم های برنج MQTL (QTL) جدول ۴- لیست شناسه های ژنی و ژن های منتخب شناسایی شده در هر متا

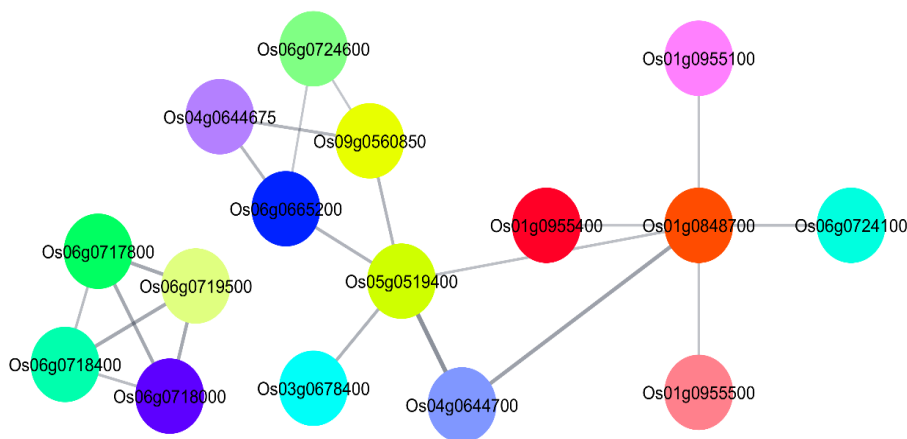
Table 4- List of identified gene IDs and selected genes within each photosynthesis-related meta-QTL (MQTL) across the rice chromosomes.

کروموزوم	MQTL	شناسه ژنی (نام ژن)	کروموزوم	MQTL	شناسه ژنی (نام ژن)	کروموزوم	MQTL	شناسه ژنی (نام ژن)
Chr		Gene ID (Gene name)	Chr		Gene ID (Gene name)	Chr		Gene ID (Gene name)
1	MQTL1.1	Os01g0135900 (<i>Oshsp17.9B</i>)	6	MQTL6.1	Os06g0664800	6	MQTL6.3	Os06g0725800
		Os01g0136000 (<i>Oshsp16.9C</i>)			Os06g0664900			Os06g0725000 (<i>OsStr9</i>)
		Os01g0136050			Os06g0665000			Os06g0719500 (<i>OsZIP54</i>)
		Os01g0136100 (<i>Oshsp16.9A</i>)			Os06g0665100			Os06g0725300
		Os01g0136200 (<i>Oshsp16.9B</i>)			Os06g0665200			Os06g0724650 (<i>SIP1</i>)
		Os01g0136300		MQTL6.2	Os06g0594600			Os06g0724500 (<i>OsWD40-135</i>)
	MQTL1.2	Os01g0282251			Os06g0594650			Os06g0722700
	MQTL1.3	Os01g0645900 (<i>OsSultr5</i>)		MQTL6.3	Os06g0719900			Os06g0725350
		Os01g0646000			Os06g0720400			Os06g0722450
		Os01g0646300 (<i>OsSLRL1</i>)			Os06g0722201			Os06g0720100
	MQTL1.4	Os01g0848766			Os06g0724300			Os06g0720900 (<i>BZIP55</i>)
		Os01g0848550			Os06g0724600			Os06g0726300 (<i>NAC95</i>)
		Os01g0848700 (<i>OsSTA36</i>)			Os06g0720500			Os06g0722650
	MQTL1.5	Os01g0955400 (<i>OsCML23</i>)			Os06g0726100 (<i>Chit3*</i>)			Os06g0717900
		Os01g0955050			Os06g0720000			Os06g0720601
		Os01g0955100 (<i>OsCML31</i>)			Os06g0719600			Os06g0722600
		Os01g0955000 (<i>OsNPC2</i>)			Os06g0717800 (<i>OsPP2C60</i>)			Os06g0718300
		Os01g0955500 (<i>OsCML19</i>)			Os06g0723900			Os06g0725100 (<i>OsGELP89</i>)
2	MQTL2.1	Os02g0770500 (<i>OsWRKY32</i>)			Os06g0724800 (<i>OsHHLH155</i>)	9	MQTL9.1	Os09g0560900
		Os02g0770600			Os06g0725250			Os09g0560500
	MQTL2.3	Os02g0783700			Os06g0720301			Os09g0560800
		Os02g0783650			Os06g0723650			Os09g0560850
3	MQTL3.2	Os03g0577800			Os06g0725550			Os09g0560700
	MQTL3.3	Os03g0678400 (<i>OsRDCP4</i>)			Os06g0726200 (<i>Chit1*(Chi1)</i>)			Os09g0560600
		Os03g0678800			Os06g0725200 (<i>OsGELP90</i>)			Os09g0561000
	MQTL3.4	Os03g0776400			Os06g0722300		MQTL9.2	Os09g0439050
		Os03g0776900 (<i>OsDjC35</i>)			Os06g0725500			Os09g0439100
4	MQTL4.1	Os04g0192350			Os06g0724100			Os09g0439150

		Os04g0192775	Os06g0724200			Os09g0439200 (<i>TIFY10C</i>)
	MQTL4.2	Os04g0461000 (<i>Os-MYB39</i>)	Os06g0718400 (<i>OsUCL18</i>)	12	MQTL12.1	Os12g0152750
	MTL4.3	Os04g0608100 (<i>Galk2</i>)	Os06g0725700			Os12g0152800 (<i>OsStr19</i>)
	MQTL4.4	Os04g0644675	Os06g0721600			Os12g0152900 (<i>OsZIP83</i>)
		Os04g0644700	Os06g0725400		MQTL12.2	Os12g0194266
		Os04g0644750	Os06g0724000 (<i>BZIP56</i>)		MQTL12.4	Os12g0638200 (<i>OsPTR2</i>)
		Os04g0644800 (<i>OsCBSCLC5</i>)	Os06g0720700			Os12g0638100
		Os04g0644900 (<i>OsNTMC2T2.1</i>)	Os06g0718100 (<i>OsEXPA29</i>)			Os12g0638300
5	MQTL5.1	Os05g0386000	Os06g0722100			
		Os05g0386100	Os06g0724400 (<i>OsDNLZ1</i>)			
		Os05g0386201	Os06g0726400 (<i>SBE1</i>)			
	MQTL5.2	Os05g0452900	Os06g0721900			
		Os05g0453100	Os06g0724700			
	MQTL5.3	Os05g0519200	Os06g0718000			
		Os05g0519300	Os06g0725900 (<i>OsFtsH1</i>)			
		Os05g0519400 (<i>OsSec18</i>)	Os06g0726600 (<i>OsMac1</i>)			
		Os05g0519500 (<i>OsWD40-120</i>)	Os06g0723400			

۱۶ ژن ارتباطات بیش‌تری با هم‌دیگر در شبکه نشان دادند (شکل ۴).

شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین رسم شد و بر اساس خروجی نرم افزار،



شکل ۴ - شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین شناسه‌های ژنی منتخب حاصل از فراتحلیل QTL‌های مرتبط با فتوسنتز در برنج

Figure 4- Protein-protein interaction network of candidate Gene IDs derived from the the meta-analysis of photosynthesis-related QTLs in rice

Os06g0717800 (*OsPP2C60*), Os06g0719500 (*OsZIP54*), Os06g0718400 و Os06g0718000 (*OsUCL18*) جزء ژن های منتخب بودند. در فراتحلیل‌های مربوط به QTL صفات مختلف در برنج، کروموزوم ۶ دارای تعداد QTL‌ها، MQTL‌ها و ژن‌های کلیدی شناسایی شده بیشتری در مقایسه با سایر کروموزوم‌ها بود (Feizi et al., 2025; Veisi et al., 2022) و با نتایج فراتحلیل پژوهش حاضر نیز مطابقت داشت.

در میان ژن‌های شناسایی شده، گروهی از ژن‌ها بودند که در بخش بساک بالغ برنج بیان می‌شوند و به عنوان

بر اساس شکل ۵، در فرآیند فراتحلیل QTL‌های فتوسنتز، مجموعه‌ای از ژن‌ها در شبکه برهمکنش پروتئین-پروتئین شناسایی شدند. در کروموزوم ۱، ژن‌های Os01g0955100 (*OsCML31*), Os01g0848700 (*OsSTA36*), Os01g0955500 (*OsCML19*), Os01g0955400 (*OsCML23*), کروموزوم ۳، ژن Os03g0678400 (*OsRDCP4*), کروموزوم ۴، ژن‌های Os04g0644675 و Os05g0519400، کروموزوم ۵، ژن Os05g0519400 (*OsSEC18*), کروموزوم ۹، ژن Os09g0560850 و کروموزوم ۶ ژن‌های Os06g0724100, Os06g0724600, Os06g0665200,

پروتون-سولفات در غشای سلول های ریشه را انجام می دهند و به پنج دسته تقسیم می شوند. انتقال همزمان پروتون - سولفات برای حداقل دو دسته از این گروه تایید شده است (Buchner et al., 2004). *OsSultr5;1* در کروموزوم یک به همراه *OsSultr5;2* در گروه پنج ناقلان سولفات قرار می گیرند. مشخص شده ناقلان سولفات حاضر در گروه پنج در آرابییدوپسیس (*Arabidopsis*) به عنوان ناقلان مولیبدات (molybdate) ایفای نقش می کنند (Kumar et al., 2011). همچنین، شفیق و همکاران (Shafique et al., 2024) گزارش کردند که القای بیان ژن های *OsSULTR3;5*, *OsSULTR1;1*, *OsSULTR2;1* و *OsSULTR5;1* زخم های طولانی تری در شرایط *Xoc* ایجاد می کنند. *Xoc* باعث ایجاد رگبرگ باکتریایی در برنج شده و تهدیدی جدید برای امنیت غذایی به شمار می رود.

همچنین ژن (*Os01g0646300*) *OsSLRL1*، روی کروموزوم یک (MQTL1.3) شناسایی شد. هورمون های جیبرلین (GA) به کمک پروتئین های DELLA، بر محدودیت های رشد غلبه می کنند. تنها ژن DELLA در برنج، *OsSLRL1* می باشد. پروتئین های DELLA به عنوان مهارکننده های اصلی مسیرهای سیگنال دهی هورمون جیبرلین عمل کرده و از طریق تنظیم متقابل سیگنال های فیتوهورمونی مختلف، در کنترل رشد و نمو گیاه و ایجاد مقاومت در برابر عوامل بیماری زا نقش اساسی دارند. مشخص شده خاموش شدن *OsSLRL1*، سطوح ترکیبات سازنده مرتبط با دفاع، فنولیک اسیدها،

OsSTA11 نامگذاری شده اند. این ژن ها براساس موقعیت کروموزومی، از ۱ تا ۲۹۱ شماره گذاری شده اند. نتایج هستی شناسی ژن های *OsSTA* در پژوهش لینگ و همکاران (Ling et al., 2015) نشان می دهد که آنها در فرآیندهای متابولیکی و سلولی مهم برای نمو بساک و دانه گرده برنج، شرکت دارند.

خانواده پروتئینی کامودولین (CaM12) و شبه کامودولین (CML13) به عنوان یکی از عوامل تنظیمی مهم در گیاهان شناخته می شوند. این ژن ها با تغییر فعالیت پروتئین های هدف و تنظیم غلظت کلسیم سیتوزولی به محرک های مختلف محیطی پاسخ می دهند. نتایج فرا تحلیل نشان داد که ژن های CML با الگوهای بیانی بافت ویژه، در تنظیم فرآیندهای رشد، پاسخ به تنش های غیرزیستی، و شبکه های تنظیم رونویسی وابسته به کلسیم نقش دارند. این یافته ها بیانگر اهمیت محوری ژن های CML در فرایندهای تنظیمی و فیزیولوژیکی مرتبط با پاسخ به تنش و سیگنال دهی کلسیم در برنج است (Chinpongpanich et al., 2012; Boonburapong and Buaboocha, 2007; Asif et al., 2022).

همچنین ژن (*Os01g0645900*) *OsSultr5*، از دیگر ژن های شناسایی شده در MQTL1.3 می باشد. مجموعه ژن های انتقال دهنده سولفات عملیات انتقال همزمان

11 *Oryza sativa* mature anther-preferentially expressed genes

12 calmodulin

13 Calmodulin-like

برنج باعث افزایش تحمل گیاه به کمبود آب می‌شود و این عملیات برای افزایش مقاومت ارقام برنج به خشکی مهم می‌باشد (Bae et al., 2011).

در ناحیه MQTL6.3 کروموزوم ۶ نیز ژن‌های Os06g0719500 و Os06g0717800 (*OsPP2C60*) (*OsZIP54*) شناسایی شدند. ژن *OsPP2C60* در برنج از اعضای خانواده پروتئین فسفاتاز 2C (PP2C) می‌باشد و نقش مهمی در پاسخ به تنش‌های محیطی مانند خشکی، شوری و سرما دارند. PP2C‌ها نقش تنظیم کنندگی منفی در مسیرهای پروتئین کیناز به ویژه در مسیرهای سیگنال‌دهی آبسازیک اسید (ABA) دارند (Xue et al., 2008).

در خصوص ژن دیگر این ناحیه، پژوهش یانگ و همکاران (Yang et al., 2021b) با انجام توالی‌یابی و بررسی‌های لینکاژی روی QTL qCTS6، موفق به شناسایی ژن کاندید *OsZIP54* در برنج شدند. ژن *OsZIP54*، که عامل رونویسی bZIP را کد می‌کند، نقش مهمی در پاسخ گیاه برنج به تنش سرما دارد. القای این ژن در شرایط سرمایی افزایش می‌یابد و به‌عنوان یکی از کلیدهای تنظیمی در ایجاد تحمل سرما در جوانه زنی برنج شناخته می‌شود.

ژن *OsUL18*، از دیگر ژن‌های شناسایی شده بر روی کروموزوم ۶ می‌باشد. *OsUCL18* که یکی از اعضای خانواده ژنی فایتوسیانیین (Phytocyanin) است و در انتقال الکترون نقش مهمی را برعهده دارند. بیان ژن این‌گونه ژن‌ها توسط تنش‌های محیطی مختلف تنظیم

لیگنین و سلولز و همچنین مقاومت برنج به گیاهخواری *Nilaparvata lugens* (یک نوع پاتوزن) در آزمایشگاه و مزرعه را افزایش می‌دهد. به نظر می‌رسد این افزایش مقاومت به علت اختلال در مسیرهای بیوسنتزی اتیلن و اسید جاسمونیک ۱۴ و همچنین افزایش سطح لیگنین و سختی غلاف‌های برگ باشد (Xue et al., 2021; Zhang et al., 2017a).

در بررسی کروموزوم ۳، ژن *OsRDCP4* که در سایت ensemble plant با شناسه ژنی Os03g067840015 شناخته می‌شود، از ژن‌های شناسایی شده در ناحیه MQTL3.3 کروموزوم ۳ بود. این دسته از ژن‌ها نقش موثری در افزایش تحمل برنج به خشکی دارند. مشخص شده ژن *OsRDCP1*، حلقه لیگاز یوبی‌کوئین ۱۶ حاضر در فرآیند ubiquitination را کد می‌کند و در فرآیند پس از ترجمه باعث پایداری پروتئین و فعالیت آن می‌شود. این ژن به‌عنوان بخشی از خانواده بزرگ پروتئین‌های حاوی دامنه حلقه می‌باشد و در پاسخ به استرس‌های متعددی دخالت دارد. مسیر پروتئوزومی یوبیکوئین در مسیرهای مختلفی مانند پاسخ به هورمون‌ها، چرخه سلولی، انتقال پروتئین‌ها و پاسخ به استرس‌های محیطی نقش مهمی دارند و بیان بسیاری از پروتئین‌های یوکاریوتی را کنترل می‌کنند. همچنین نتایج تحقیق نشان می‌دهد افزایش بیان ژن *OsRDCP1* در

14 Jasmonic acid

15 . Gene stable ID

16 . RING E3 ubiquitin ligase

می شوند و به نظر می رسد در مکانیسم های سازگاری گیاه نقش داشته باشند (Ma et al., 2011). همچنین، فعالیت ژن *OsUCL18* با تنظیم هومئوستازی عنصر مس بر عملکرد فتوسنتز اثر گذاشته و از طریق کنترل پروتئین های پلاستوسیاینین، انتقال الکترون را به طور مستقیم تحت تأثیر قرار می دهد (Zhang et al., 2017b).

باید خاطر نشان نمود، اگرچه فرا تحلیل QTL روشی کارآمد برای افزایش دقت مکان یابی نواحی ژنومی مرتبط با صفات پیچیده است، نتایج آن همچنان به کیفیت و ویژگی های مطالعات اولیه وابسته است. تفاوت در نوع جمعیت های مورد مطالعه، تراکم نشانگرها، روش های آماری، شرایط محیطی و مراحل رشدی می تواند بر دقت MQTL های شناسایی شده تأثیر بگذارد. در این پژوهش، به دلیل محدود بودن مطالعات QTL مرتبط با صفات فتوسنتزی، تمامی مطالعات واجد شرایط، صرف نظر از شرایط محیطی و مراحل رشدی، در فرا تحلیل وارد شدند. از این رو، نواحی MQTL و ژن های کاندید معرفی شده در این پژوهش نیازمند اعتبارسنجی در جمعیت ها و محیط های مستقل هستند. پیشنهاد می شود در مطالعات آینده، اعتبارسنجی نتایج از طریق نقشه یابی دقیق، تحلیل بیان ژن و سایر روش های مولکولی و آزمایشگاهی انجام شود. همچنین، نشانگرهای پیوسته با MQTL های پایدار می توانند پس از تأیید نهایی، در برنامه های گزینش به

کمک نشانگر و به نژادی برنج برای بهبود کارایی فتوسنتز مورد استفاده قرار گیرند.

نتیجه گیری کلی

نخستین فرا تحلیل QTL های صفات مرتبط با فتوسنتز در برنج در این تحقیق صورت گرفت. این فرا تحلیل، منجر به شناسایی ژن هایی شد که در مسیرهای بیولوژیکی مرتبط با پاسخ به تنش های محیطی (از جمله شوری، سرما و گرما)، رشد ریشه و فرآیندهای دیواره سلولی نقش فعال دارند. به نظر می رسد انجام برخی از مطالعات مکان یابی QTL در شرایط تنش، عامل شناسایی ژن های مؤثر در مقاومت به تنش باشد. در این تحقیق از ۲۷ مطالعه QTL صفات مرتبط با فتوسنتز و ۳۱ صفت مرتبط با فتوسنتز استفاده شد که باعث شناسایی ۳۲ MQTL در ۸ کروموزوم شد. بیشترین تعداد ژن های کلیدی شناسایی شده (۵۹) در MQTL6.3، بالاترین تعداد QTL (۲۵) و بالاترین R^2 (۷۷ درصد) در MQTL9.1 گزارش شدند. همچنین کمترین حدود اطمینان (۱/۸۷ سانتی مورگان) در MQTL1.2 مشاهده شد. به علاوه، بررسی برهمکنش پروتئین-پروتئین منجر به شناسایی ۱۶ ژن مهم و کلیدی شد که تعدادی از آنها مانند *OsSTA36*، *OsCML19*، *OsSEC18*، *OsRDCP4*، *OsCML23*، *OsCML31* و *OsZIP54* در تمامی تنش های محیطی مورد مطالعه نقش موثری داشتند.

References

- Abdelkhalik, A. F., Shishido, R., Nomura, K., & Ikehashi, H. 2005. QTL-based analysis of leaf senescence in an indica/japonica hybrid in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110, 1226-1235. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-1955-2>
- Adachi, S., Yamamoto, T., Nakae, T., Yamashita, M., Uchida, M., Karimata, R., Ichihara, N., Soda, K., Ochiai, T., Ao, R., Otsuka, C., Nakano, R., Takai, T., Ikka, T., Kondo, K., Ueda, T., Ookawa, T., & Hirasawa, T. 2019. Genetic architecture of leaf photosynthesis in rice revealed by different types of reciprocal mapping populations. *Journal of Experimental Botany*, 70(19), 5131-5144. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz303>
- Asif, S., Kim, E.G., Jang, Y.H., Jan, R., Kim, N., Asaf, S., Lubna., Farooq, M., & Kim, K.M. 2022. Identification of the *OsCML4* gene in rice related to salt stress using QTL analysis. *Plants*, 11(19), 2467. <https://doi.org/10.3390/plants11192467>
- Anilkumar, C., Sah, R. P., Muhammed Azharudheen, T. P., Behera, S., Singh, N., Prakash, N. R., Sunitha, N. C., Devanna, B. N., Marndi, B. C., Patra, B. C., & Nair, S. K. 2022. Understanding complex genetic architecture of rice grain weight through QTL-meta analysis and candidate gene identification. *Scientific Reports*, 12(1), 13832. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-17402-w>
- Bae, H., Kim, S. K., Cho, S. K., Kang, B. G., & Kim, W. T. 2011. Overexpression of *OsRDCP1*, a rice RING domain-containing E3 ubiquitin ligase, increased tolerance to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Science*, 180(6), 775-782. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.02.008>
- Barik, S. R., Pandit, E., Mohanty, S. P., Deepak Kumar, N. & Sharat Kumar, P. 2020. Genetic mapping of physiological traits associated with terminal stage drought tolerance in rice. *BMC Genetics*, 21, 76. <https://doi.org/10.1186/s12863-020-00883-x>
- Barik, J., Kumar, V., Lenka, S. K., & Panda, D. 2019. Genetic potentiality of lowland indigenous indica rice (*Oryza sativa* L.) landraces to anaerobic germination potential. *Plant Physiology Reports*, 24, 249-261. <https://doi.org/10.1007/s40502-019-00441-3>
- Bing, Y. U. E., Wei-Ya, X. U. E., Li-Jun, L. U. O., & Yong-Zhong, X. I. N. G. 2006. QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationships with yield and yield traits in rice. *Acta Genetica Sinica*, 33(9), 824-832. [https://doi.org/10.1016/s0379-4172\(06\)60116-9](https://doi.org/10.1016/s0379-4172(06)60116-9)
- Boonburapong, B., & Buaboocha, T. 2007. Genome-wide identification and analyses of the rice calmodulin and related potential calcium sensor proteins. *BMC Plant Biology*, 7, 4. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-7-4>
- Buchner, P., Takahashi, H., & Hawkesford, M. J. 2004. Plant sulphate transporters: co-ordination of uptake, intracellular and long-distance transport. *Journal of Experimental Botany*, 55(404), 1765-1773. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh206>
- Chen, X., Mei, Q., Liang, W., Sun, J., Wang, X., Zhou, J., Wang, J., Zhou, Y., Zheng, B., Yang, Y., & Chen, J. 2020. Gene mapping, genome-wide transcriptome analysis, and WGCNA reveals the molecular mechanism for triggering programmed cell death in rice mutant *pir1*. *Plants*, 9(11), 1607. <https://doi.org/10.3390/plants9111607>
- Chinpongpanich, A., Limruengroj, K., Phean-O-Pas, S., Limpaseni, T., & Buaboocha, T. 2012. Expression analysis of calmodulin and calmodulin-like genes from rice, *Oryza sativa* L. *BMC Research Notes*, 5, 1-12. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-5-625>
- Dai, G. J., Cheng, S. H., Hua, Z. T., Zhang, M. L., Jiang, H. B., Feng, Y., Shen, X. H., Su, Y. A., He, N., Ma, Z. B., Ma, X. Q., Hou, S. G., & Wang, Y. R. 2015. Mapping quantitative

- trait loci for nitrogen uptake and utilization efficiency in rice (*Oryza sativa* L.) at different nitrogen fertilizer levels. *Genetics and Molecular Research*, 14, 10404-10414. <https://doi.org/10.4238/2015.september.8.1>
- Darvasi, A. & Soller, M. 1997. A Simple Method to Calculate Resolving Power and Confidence Interval of QTL Map Location. *Behavior Genetics*, 27, 125-132. <https://doi.org/10.1023/A:1025685324830>
- De Leon, T.B., Linscombe, S. & Subudhi, P.K. 2016. Molecular Dissection of Seedling Salinity Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.) Using a High-Density GBS-Based SNP Linkage Map. *Rice*, 9, 52. <https://doi.org/10.1186/s12284-016-0125-2>
- Dong, Y.J., 2007. Quantitative trait loci for leaf chlorophyll content at two developmental stages of rice (*Oryza sativa* L.), *Communications in Biometry and Crop Science*, 2, 1-7.
- Dwiningsih, Y., Kumar, A., Thomas, J., Ruiz, C., Alkahtani, J., Baisakh, N., & Pereira, A. 2021. Quantitative trait loci and candidate gene identification for chlorophyll content in RIL rice population under drought conditions. *Indonesian Journal of Natural Pigments*, 3(2), 54-54. <https://doi.org/10.33479/ijnp.2021.03.2.54>
- Feizi, N., Sabouri, A., Abedi, A., & Bakhshipour, A. 2025. Meta-analysis of quantitative trait loci associated with grain quality traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 47, 29 <https://doi.org/10.1007/s11738-025-03780-x>
- Fu, J.D., Yan, Y.F., Kim, M.Y., Lee, S.H. & Lee, B.W. 2011. Population-specific quantitative trait loci mapping for functional stay-green trait in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome*, 54(3): 235-243. <https://doi.org/10.1139/g10-113>
- Gu, J., Yin, X., Zhang, C., Wang, H., & Struik, P. C. 2014. Linking ecophysiological modelling with quantitative genetics to support marker-assisted crop design for improved yields of rice (*Oryza sativa*) under drought stress. *Annals of Botany*, 114(3), 499-511. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu127>
- Guan, J.C., Jinn, T.L., Yeh, C.H., Feng, S.P., Chen, Y.M., & Lin, C.Y. 2004. Characterization of the genomic structures and selective expression profiles of nine class I small heat shock protein genes clustered on two chromosomes in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Molecular Biology*, 56, 795-809. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-5182-z>
- Gimhani, D.R., Gregorio, G.B., Kottarachchi, N.S., & Samarasinghe, W.L. 2016. SNP-based discovery of salinity-tolerant QTLs in a biparental population of rice (*Oryza sativa*). *Molecular Genetics and Genomics*, 291:2081-2099. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1241-9>
- Hu, S. P., Zhou, Y., Zhang, L., Zhu, X. D., Li, L., Luo, L. J., Liu, G. L., & Zhou, Q. M. 2009. Correlation and quantitative trait loci analyses of total chlorophyll content and photosynthetic rate of rice (*Oryza sativa*) under water stress and well-watered conditions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 51(9), 879-888. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2009.00846.x>
- Huang, L., Dai, L., Wang, L., Leng, Y., Yang, Y., Xu, J., Hu, J., Rao, Y., Zhang, G., Zhu, L., Dong, G., Guo, L., Qian, Q., & Zeng, D. 2015. Genetic dissection for chlorophyll content of the top three leaves during grain filling in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 34, 381-391. <https://doi.org/10.1007/s00344-014-9474-5>
- Islam, M. S., Ontoy, J., & Subudhi, P. K. 2019. Meta-analysis of quantitative trait loci associated with seedling-stage salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants*, 8(2), 33. <https://doi.org/10.3390/plants8020033>

- Jang, Y. H., Park, J. R., Kim, E. G., & Kim, K. M. 2022. *OsbHLHq11*, the basic helix-loop-helix transcription factor, involved in regulation of chlorophyll content in rice. *Biology*, 11(7), 1000. <https://doi.org/10.3390/biology11071000>
- Jiang, S. K., Zhang, X. J., Zheng-Jin, X. U., & Wen-Fu, C. H. E. N. 2010. Comparison between QTLs for chlorophyll content and genes controlling chlorophyll biosynthesis and degradation in japonica rice. *Acta Agronomica Sinica*, 36(3), 376-384. [https://doi.org/10.1016/s1875-2780\(09\)60036-5](https://doi.org/10.1016/s1875-2780(09)60036-5)
- Jiang, S., Zhang, X., Zhang, F., Xu, Z., Chen, W., & Li, Y. 2012. Identification and fine mapping of *qCTH4*, a quantitative trait loci controlling the chlorophyll content from tillering to heading in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Heredity*, 103(5), 720-726. <https://doi.org/10.1093/jhered/ess041>
- Kaur, S., Das, A., Sheoran, S., & Rakshit, S. 2023. QTL Meta-Analysis: An Approach to Detect Robust and Precise QTL. *Tropical Plant Biology*, 16(4), 225-243. <https://doi.org/10.1007/s12042-023-09335-z>
- Kumar, S., Asif, M. H., Chakrabarty, D., Tripathi, R. D., & Trivedi, P. K. 2011. Differential expression and alternative splicing of rice sulphate transporter family members regulate sulphur status during plant growth, development and stress conditions. *Functional & Integrative Genomics*, 11, 259-273. <https://doi.org/10.1007/s10142-010-0207-y>
- Lin, D., Zhang, J., Zuo, H., Xu, J. Luo, L. & Dong, Y. 2010. Mapping quantitative trait loci associated with leaf senescence during maturation of rice (*Oryza sativa* L.). *Asian Journal of Plant Sciences*. 9(1), 51-57.
- Lim, J. H., & Paek, N. C. 2015. Quantitative trait locus mapping and candidate gene analysis for functional stay-green trait in rice. *Plant Breeding and Biotechnology*, 3(2), 95-107. <https://doi.org/10.9787/PBB.2015.3.2.095>
- Ling, S., Chen, C., Wang, Y., Sun, X., Lu, Z., Ouyang, Y., & Yao, J. 2015. The mature anther-preferentially expressed genes are associated with pollen fertility, pollen germination and anther dehiscence in rice. *BMC Genomics*, 16, 1-17. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1305-y>
- Ma, H., Zhao, H., Liu, Z., & Zhao, J. 2011. The phytoeyanin gene family in rice (*Oryza sativa* L.): genome-wide identification, classification and transcriptional analysis. *PLOS One*, 6(10), e25184. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025184>
- McCouch, S.R., Teytelman, L., Xu, Y., Lobos, K.B., Clare, K., Walton, M., Fu, B., Maghirang, R., Li, Z., Xing, Y., Zhang, Q., Kono, I., Yano, M., Fjellstrom, R., DeClerck, G., Schneider, D., Cartinhour, S., Ware, D. & Stein, L. 2002. Development and mapping of 2240 new SSR Markers for rice (*Oryza sativa* L.). *DNA Research*. 9(6), 199-207. <https://doi.org/10.1093/dnares/9.6.199>
- Okada, S., & Yamasaki, M. 2019. Validation of a quantitative trait locus for the white-core expression rate of grain on chromosome 6 in a brewing rice cultivar and development of DNA markers for marker-assisted selection. *Breeding Science*, 69(3), 401-409. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.18166>
- Panesar, P. S., & Kaur, S. 2016. Rice: types and composition. In: Caballero B, Finglas PM, Toldrá F, editors. *Encyclopedia of Food and Health*. Oxford: Academic Press, 646-652. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384947-2.00596-1>
- Rabiei, B. & Sabouri, H. 2008. Mapping Genes Controlling Quantitative Traits. Guilan, University of Guilan Press. 193 pages. [In Persian]
- Sabouri, A., Toorchi, M., Rabiei, B., Aharizad, S., Moumeni, A., & Singh, R. 2010. Identification and mapping of QTLs for agronomic traits in *indica-indica* cross of rice

- (*Oryza sativa* L.). Cereal Research Communications, 38(3), 317-326. <https://doi.org/10.1556/CRC.38.2010.3.2>
- Saito, R., Smoot, M. E., Ono, K., Ruscheinski, J., Wang, P. L., Lotia, S., Pico, A. R., Bader, G. D., & Ideker, T. 2012. A travel guide to Cytoscape plugins. Nature Methods, 9(11), 1069-1076. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2212>
- Selamat, N., & Nadarajah, K. K. 2021. Meta-analysis of quantitative traits loci (QTL) identified in drought response in rice (*Oryza sativa* L.). Plants, 10(4), 716. <https://doi.org/10.3390/plants10040716>
- Shafique, M. S., Yapei, L., Man, L., Hongjie, W., Ruyi, S., Chunlian, W., & Zhiyuan, J. 2024. Coevolution unveiled: Sulfate transporters mediate rice resistance and susceptibility to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*. Plant Biotechnology Journal, 22(9), 2632-2634. <https://doi.org/10.1111/pbi.14377>
- Singh, A., Kanwar, P., Pandey, A., Tyagi, A. K., Sopory, S. K., Kapoor, S., & Pandey, G. K. 2013. Comprehensive genomic analysis and expression profiling of phospholipase C gene family during abiotic stresses and development in rice. PLOS One, 8(4), e62494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062494>
- Sun, J., Xie, D., Zhang, E., Zheng, H., Wang, J., Liu, H., Yang, L., Zhang, S., Wang, L., & Zou, D. 2019. QTL mapping of photosynthetic-related traits in rice under salt and alkali stresses. Euphytica, 215, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2470-x>
- Takai, T., Kondo, M., Yano, M., & Yamamoto, T. 2010. A quantitative trait locus for chlorophyll content and its association with leaf photosynthesis in rice. Rice, 3, 172-180. <https://doi.org/10.1007/s12284-010-9047-6>
- Takai, T., Arai-Sanoh, Y., Iwasawa, N., Hayashi, T., Yoshinaga, S., & Kondo, M. 2012. Comparative Mapping Suggests Repeated Selection of the Same Quantitative Trait Locus for High Leaf Photosynthesis Rate in Rice High-Yield Breeding Programs. Crop Science, 52(6), 2649-2658. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.03.0179>
- Teng, S., Qian, Q., Zeng, D., Kunihiro, Y., Fujimoto, K., Huang, D., & Zhu, L. 2004. QTL analysis of leaf photosynthetic rate and related physiological traits in rice (*Oryza sativa* L.). Euphytica, 135(1), 1-7. <https://doi.org/10.1023/b:euph.0000009487.89270.e9>
- Ujiie, K., Kashiwagi, T., & Ishimaru, K. 2012. Identification and functional analysis of alleles for productivity in two sets of chromosome segment substitution lines of rice. Euphytica, 187, 325-337. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0660-x>
- Veisi, Sh., Sabouri, A., & Abedi, A. 2022. Meta-analysis of QTLs and candidate genes associated with seed germination in rice (*Oryza sativa* L.). Physiology and Molecular Biology of Plants. 28(8): 1587-1605. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01232-1>
- Vishnukiran, T., Neeraja, C. N., Jaldhani, V., Vijayalakshmi, P., Raghuveer Rao, P., Subrahmanyam, D., & Voleti, S. R. 2020. A major pleiotropic QTL identified for yield components and nitrogen content in rice (*Oryza sativa* L.) under differential nitrogen field conditions. PLOS One, 15(10), e0240854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240854>
- Xing, Y., Tan, Y., Hua, J. P., Sun, X., Xu, C., & Zhang, Q. 2002. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice. Theoretical and Applied Genetics, 105(2), 248-257. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0952-y>
- Xue, H., Gao, X., He, P., & Xiao, G. 2022. Origin, evolution, and molecular function of DELLA proteins in plants. The Crop Journal, 10(2), 287-299. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.06.005>

- Xue, T., Wang, D., Zhang, S., Ehling, J., Ni, F., Jakab, S., Zheng, C., & Zhong, Y. 2008. Genome-wide and expression analysis of protein phosphatase 2C in rice and Arabidopsis. BMC Genomics, 9, 1-21. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-550>
- Yamamoto, T., Suzuki, T., Suzuki, K., Adachi, S., Sun, J., Yano, M., Ookawa, T. & Hirasawa, T. 2017. Characterization of a genomic region that maintains chlorophyll and nitrogen contents during ripening in a high-yielding stay-green rice cultivar. Field Crops Research, 206: 54-64. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.03.001>
- Yang, D., Liu, X., Yin, X., Dong, T., Yu, M., & Wu, Y. 2021. Rice non-specific phospholipase C6 is involved in mesocotyl elongation. Plant and Cell Physiology, 62(6), 985-1000. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcab069>
- Yang, G., Tu, S., Li, S., Feng, L., Kong, J., Li, H., & Li, Y. 2008. Analysis of quantitative trait loci underlying the traits related to chlorophyll content of the flag leaf in rice. Frontiers of Biology in China, 3(4), 443-448. <https://doi.org/10.1007/s11515-008-0093-z>
- Yang, L., Wang, J., Han, Z., Lei, L., Liu, H. L., Zheng, H., Xin, W., & Zou, D. 2021. Combining QTL-seq and linkage mapping to fine map a candidate gene in *qCTS6* for cold tolerance at the seedling stage in rice. BMC Plant Biology, 21(1), 278. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03076-5>.
- Ye, W., Hu, S., Wu, L., Ge, C., Cui, Y., Chen, P., Xu, J., Dong, G., Guo, L., & Qian, Q. 2017. Fine mapping a major QTL *qFCC7* L for chlorophyll content in rice (*Oryza sativa* L.) cv. PA64s. Plant Growth Regulation, 81, 81-90. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0188-5>.
- Yoo, S. C., Cho, S. H., Zhang, H., Paik, H. C., Lee, C. H., Li, J., Yoo, J. H., Lee, B. W., Koh, H. J., Seo, H. S., & Paek, N. C. 2007. Quantitative trait loci associated with functional stay-green SNU-SG1 in rice. Molecules & Cells (Springer Science & Business Media BV), 24(1), 83-94. [https://doi.org/10.1016/s1016-8478\(23\)10759-x](https://doi.org/10.1016/s1016-8478(23)10759-x)
- Zhang, G. H., Li, S. Y., Wang, L., Ye, W. J., Zeng, D. L., Rao, Y. C., Peng, Y. L., Hu, J., Yang, Y. L., Xu, J., Ren, D. Y., Gao, Z. Y., Zhu, L., Dong, G. J., Hu, X. M., Yan, M. X., Guo, L. B., Li, C. Y., & Qian, Q. 2014. *LSCHL4* from japonica cultivar, which is allelic to *NAL1*, increases yield of indica super rice 93-11. Molecular Plant, 7(8): 1350-1364. <https://doi.org/10.1093/mp/ssu055>.
- Zhang, J., Luo, T., Wang, W., Cao, T., Li, R., & Lou, Y. 2017. Silencing *OsSLR1* enhances the resistance of rice to the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. Plant, Cell & Environment, 40(10), 2147-2159. <https://doi.org/10.1111/pce.13012>.
- Zhang, J. P., Yu, Y., Feng, Y. Z., Zhou, Y. F., Zhang, F., Yang, Y. W., Lei, M. Q., Zhang, Y. C., & Chen, Y. Q. 2017. MiR408 regulates grain yield and photosynthesis via a phytocyanin protein. Plant Physiology, 175(3), 1175-1185. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01169>.
- Zhao, X. Q., Xu, J. L., Zhao, M., Lafitte, R., Zhu, L. H., Fu, B. Y., Gao, Y. M., & Li, Z. K. 2008. QTLs affecting morph-physiological traits related to drought tolerance detected in overlapping introgression lines of rice (*Oryza sativa* L.). Plant Science, 174(6), 618-625. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.03.009>