مقاله علمی پژوهشی
مجله دوفصل نامه
مهندسی ژنتیک و ایمنی زیستی
ISSN 2588-5073 چاپی
ISSN 2588-5081 الکترونیکی
دوره ۱۱، شماره ۱، بهار و تابستان ۱۴۰۱
صفحه ۴۱-۲۵

https://dorl.net/dor/20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2

DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 11, Number 1
2022

http://gebsj.ir/

https://ecc.isc.ac/showJournal/23064

شناسایی ژن‌های نامزد دخیل در تحمل به خشکی ارزن دم‌روباهی با استفاده از رویکرد متاآنالیز تلفیقی

Identification of the drought tolerance involved candidate genes in foxtail millet through an integrated meta-analysis approach

فاطمه لونی[۱]، احمد اسماعیلی[۱*]، زهرا سادات شبر[۲*]، بابک ناخدا[۳]، هادی درزی رامندی[٤]

Fatemeh Loni[1], Ahmad Ismaili[1*], Zahra-Sadat Shobbar[2*], Babak Nakhoda[3], Hadi Darzi Ramandi[4]

۱- گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم آباد، ایران
۲- گروه زیست‌شناسی سیستم‌ها، ۳- گروه فیزیولوژی مولکولی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران
٤- گروه زراعت و اصلاح نبات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

1. Department of Plant Production and Genetic Engineering, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran.
2. Department of Systems Biology, 3. Department of Molecular Physiology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.
4. Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی : *Corresponding Author, Email
shobbar@abrii.ac.ir and ismaili.a@lu.ac.ir
(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۱/۲۸ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۲/۲۷)

چکیده

تنش خشکی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده تولید در بخش کشاورزی است. استفاده از گیاهان جایگزین متحمل به خشکی با کارآیی مصرف آب بالا از اهمیت به‌سزایی برخوردار است. ارزن دم‌روباهی (*Setaria italica* L.) یکی از غلات مهم غذایی و علوفه‌ای متحمل به خشکی در مناطق خشک و نیمه‌خشک است. در این مطالعه، QTLهای شناسایی شده در شرایط آبیاری معمول و تنش خشکی، از مقالات مختلف گردآوری و روی نقشه ژنتیکی تلفیقی کروموزوم‌های ارزن مکان‌یابی شدند. از مجموع هشت مطالعه مستقل، تعداد ۳۸٦ QTL مرتبط با صفات ارتفاع گیاه، کارایی مصرف آب، زیست توده، طول ریشه و طول پانیکول در ارزن دم‌روباهی جمع‌آوری شد. در شرایط آبیاری عادی و تنش خشکی به ترتیب تعداد ۲۸۷ و ۹٦ ناحیه QTL جمع‌آوری شد و روی نقشه مرجع ژنتیکی قرار گرفتند. متاآنالیز QTLها با استفاده از نرم‌افزار BioMercator در نسخه ٤/۲ صورت گرفت. در مجموع تعداد ۳۲ ناحیه متا QTL (MQTL) روی نه کروموزوم ارزن دم‌روباهی شناسایی شد که به طور میانگین فاصله اطمینان نواحی MQTL به نسبت ۳/٤ برابر کم‌تر از فاصله اطمینان QTLهای اولیه در مجموع صفات مورد بررسی بود. به‌منظور بررسی الگوی بیان ژن‌ها در نواحی MQTL، داده‌های ریزآرایه و RNA-seq موجود در پایگاه داده‌ها مورد آنالیز قرار گرفتند. از این بین تعداد ۹۵ و ۲۱۷۲ ژن دارای بیان افتراقی در شرایط خشکی به ترتیب در چهار ناحیه MQTL با CI کمتر از یک میلیون جفت باز و در تمام مناطق MQTLها شناسایی‌شدند. در آنالیز "هاب" تعداد هشت ژن کلیدی شناسایی شد که جزو گروه عوامل تنظیمی و فاکتورهای رونویسی بودند. امید است نتایج این مطالعه بتواند در راستای گزینش مبتنی بر نشانگر (MAS) و استفاده در برنامه‌های به‌نژادی ارزن دم‌روباهی با هدف معرفی ژنوتیپ‌های برتر متحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی

ارزن دم‌روباهی،
تنش خشکی،
نواحی MQTL،
ژن‌های دارای بیان افتراقی،
آنالیز هاب

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

Genetic Engineering and Biosafety Journal
Volume 11, Number 1, 2022

Abstract

Drought stress is one of the most important factors limiting production in the agricultural sector. The use of drought-tolerant alternative plants with high water use efficiency is of great importance. Foxtail millet (*Setaria italica* L.) is one of the important drought tolerant fodder and food grains in semi-arid regions. In this study, drought stress associated QTLs were collected and located on the integrated genetic map of millet chromosomes. From a total of eight studies, 386 QTLs associated with yield controlling traits including plant height, water use efficiency, plant biomass, root length and panicle length were collected in foxtail millet. Under drought stress and normal irrigation conditions, 96 and 287 QTLs were collected and projected on the reference consensus genetic map, respectively. The meta-analysis of QTLs was conducted using BioMercator software V4.2. A total of 32 meta-QTLs (MQTLs) were detected on 9 foxtail millet chromosomes with a confidence interval of 3.4 times lower than the average of the original QTLs. In order to investigate the pattern of gene expression in the MQTL regions, available microarray and RNA-seq data sets in the databases were analyzed. Based on the achieved results, 95 and 2172 differentially expressed genes at drought conditions were identified in 4 MQTLs with a CI of less than 1 Mbp and in all MQTL regions, respectively. Also, eight key genes were identified by the hub analysis which belong to transcription factors and regulatory elements. We hope that the results of this study would be useful for marker assisted selection (MAS) and foxtail millet breeding programs with the aim of development of new high yielding drought-tolerant genotypes.

Keywords: *Setaria italica* L., Drought stress, MQTL regions, Differentially expressed genes, Hub analysis.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

مقدمه

کمبود آب یکی از عوامل محدودکننده تولید گیاهان زراعی است و با توجه به وقوع مداوم خشکی و حوادث آب و هوایی غیرطبیعی در سراسر جهان، ایجاد گیاهان زراعی متحمل به خشکی از اهمیت زیادی برخوردار است (Varshney et al., 2017). ارزن دم‌روباهی با نام علمی *Setaria italica* (L.) P. Beauv یکی از قدیمی‌ترین گیاهان زراعی اهلی شده توسط بشر است. سابقه کشت ارزن دم‌روباهی نزدیک به ۷۰۰۰ سال است. این گیاه بومی چین بوده و به‌عنوان یک محصول زراعی متحمل به خشکی شناخته می‌شود. در طی زمان‌های طولانی، کشت ارزن دم‌روباهی با شرایط اقلیمی در مناطق خشک و نیمه‌خشک شمال چین سازگار شده است. تولید عملکرد مطلوب ۲ تا ۵ تن در هکتار، امکان برداشت به صورت قصیل در مرحله خمیری دانه‌ها تا ٤٠ تن در هکتار برای تهیه سیلو و تامین علوفه با کیفیت برای دام، تولید حداقل ٤٠٠٠ کیلوگرم در هکتار کاه و کلش از جمله خصوصیات مورد توجه برای ارزن دم‌روباهی است (Aghtape et al., 2011; Lata et al., 2013; Sood & Prasad, 2017). مسیر فتوسنتزی چهار کربنه (C4)، قابلیت سازگاری بالا در مناطق گرمسیری، تحمل نسبی بالا به تنش‌های خشکی و شوری، درصد بالای پروتئین، پُربرگی و خوش‌خوراکی علوفه، عدم وجود اسید پروسیک و کارآیی مصرف آب بالا در ارزن دم‌روباهی موجب شده است که این گونه در مقایسه با سایر گونه‌های گیاهی سه کربنه، گزینه مناسب‌تری برای کشت در نواحی گرم و خشک همراه با محدودیت دسترسی به آب، محسوب شود (Liu *et al*., 2016). از دلایل تحمل ارزن دم‌روباهی به شرایط کم‌آبی می‌توان به سطح برگ نسبتاً کوچک، دیواره سلولی ضخیم و توانایی تشکیل سیستم ریشه‌ای متراکم و عمیق اشاره کرد (Diao, 2005). با این حال سازوکار مولکولی آن از لحاظ تنش خشکی هنوز دقیقاً مشخص نشده است (Lata et al., 2010). یکی از مهمترین ویژگی مطلوب در ارزن دم‌روباهی فاقد گلوتن بودن این گیاه است که جایگاه ویژه‌ای در سبد غذایی بیماران مبتلا به سلیاک که

قادر به مصرف غلات حاوی گلوتن نظیر گندم، جو، و چاودار نیستند، دارد (khorasani *et al.*, 2019). هرچند ارزن دم‌روباهی به‌طور عمده با هدف تولید علوفه با کیفیت و یا تغذیه طیور و پرندگان زینتی کشت می‌شود، اما امروزه این گیاه در سراسر جهان به ویژه قاره آسیا برای مصرف انسان نیز کشت و بهره‌برداری می‌شود (Bhat et al., 2019).

ارزن دم‌روباهی، دیپلوئید (2n = 2x = 18)، خودبارور و دارای دوره رشد کوتاه (۵۰ تا ۸۰ روز) و یک ژنوم کوچک (۵۱۵ مگا باز) است (Muthamilarasan & Prasad, 2015). به همین دلیل توالی‌یابی ژنوم ارزن دم‌روباهی کامل شده (Zhang *et al.*, 2012) و به‌عنوان یک گیاه مدل ایده‌آل برای مطالعات ژنتیکی و مولکولی مطرح است (Fang et al., 2016; Hu et al., 2018). با مشخص شدن ساختار ژنوم ارزن دم‌روباهی امکان مقایسه و تفسیر ژنوم آن با سایر گیاهان فراهم آمده است. در مجموع، ۱۵۱۷ خانواده ژنی اختصاصی در ارزن دم‌روباهی وجود دارد که از این تعداد، پیش‌بینی شده است، ۵۸۶ ژن در تنش کم آبی نقش داشته باشند. این مطلب نشان‌دهنده این واقعیت است که ارزن دم‌روباهی یک منبع غنی از ژن‌ها برای تحمل به تنش و سازگاری با محیط‌های خشک و نیمه خشک است.

میزان دسترسی به آب از عوامل محدود کننده تولید محصولات کشاورزی است و از طرفی به عنوان یک تهدید برای امنیت غذایی در مناطق خشک محسوب می‌شود. بنابراین، توسعه ارقام جدید زراعی که عملکرد بیشتری با استفاده از آب کمتر دارند، ضروری است. بذر ارزن دم‌روباهی برای جوانه‌زنی به ۲۶ درصد وزن خود آب نیاز دارد. این میزان در سایر غلات، حداقل ۴۵ درصد وزن دانه است (Qie *et al.*, 2014). تاکنون گزارش‌های متعددی در ارتباط با صفات مرتبط با تحمل خشکی مانند ارتفاع گیاه، تعداد پنجه، طول پانیکول، عملکرد دانه، عملکرد علوفه تر و خشک، تعداد روز تا گلدهی، وزن هزار دانه، غلظت پرولین و محتوای کلروفیل در ارزن دم‌روباهی انجام شده است (Ellsworth *et al.*, 2020, Ghasemi *et al.*, 2019).

بسیاری از صفات مهم زراعی، مانند عملکرد و تحمل تنش، توسط چند ژن کنترل می‌شوند که هر کدام از این ژن‌ها کوچک اثر و تحت تاثیر محیط هستند. چنین صفاتی را کمی و مکان‌های کنترل کننده صفات کمی را Quantitative trait locus (QTL) گویند (Koh et al., 2015).

یکی از روش‌های موثر برای بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی، شناسایی مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات کمّی (QTL) و استفاده در اصلاح گیاهان زراعی از طریق گزینش به کمک نشانگر (MAS) Marker-assisted selection است.

تجزیه QTL و شناسایی QTLهای مرتبط با تحمل به خشکی در گیاهان زراعی مختلف مانند برنج (Hu et al., 2007; Venuprasad et al., 2009)، ذرت (Messmer et al., 2009)، گندم (Pinto et al., 2010)، جو (Chen et al., 2010)، سورگوم (Sanchez et al., 2002)، ارزن مرواریدی (Bidinger et al., 2007) و لوبیا (Monteros, 2006) صورت گرفته است. با وجود اینکه تاکنون تعداد زیادیQTL کنترل‌کننده صفات مربوط به عملکرد در ارزن دم‌روباهی توسط محققان در زمینه تحمل به خشکی شناسایی شده‌است (Wang et al., 2017)، هنوز به صورت دقیق نواحی مرتبط با پاسخگویی و ایجاد تحمل تنش خشکی شناسایی نشده است. باور کلی بر این است که مکان صفات کمی یا QTLها دقیق است و با نقشه‌یابی مولکولی می‌توان مکان آن‌ها را روی کروموزوم‌ها مشخص کرد. با این حال، بایستی در نظر داشت که اعتبار نتایج QTLها متأثر از بسیاری از عوامل است، از جمله ژنوتیپ‌ها، نوع جمعیت (F_2, RIL, DH و غیره)، اندازه جمعیت، تعداد نشانگرها و روش آماری مورد استفاده، پیچیدگی صفات، تفاوت در پایه ژنتیکی و محیط. در نتیجه تمامی نشانگرهای مولکولی شناسایی شده برای برنامه‌های به‌نژادی و گزینش مبتنی بر نشانگر قابل اعتماد نیستند (Noorollahi *et al.*, 2014).

از عوامل محدود کننده به‌نژادی گیاهی، نبود اطلاعات کافی در رابطه با ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی است. در صورتی که بتوان با روشی تعداد ژن‌ها، جایگاه ژنومی و سهم هرکدام از ژن‌ها در کنترل صفات کمی را مشخص کرد، امید است بتوان این صفات را نیز اصلاح کرد. استفاده از آنالیز MQTL (Meta-QTL) ما را در نزدیک شدن به این هدف کمک می‌کند. اولین گزارش

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

مطالعه به روش تجزیه MQTL توسط گلس در سال ۱۹۷٦ به‌منظور ادغام داده‌های حاصل از مطالعات مستقل ارائه شد (Glass, 1976). از آن زمان، آنالیز MQTL به یک ابزار تحقیقاتی گسترده در رشته‌هایی مانند پزشکی، داروسازی و علوم اجتماعی تبدیل شد (Wu & Hu, 2012). با استفاده از داده‌های حاصل از مجموعه بزرگی از مطالعات QTL در آزمایش‌های مختلف می‌توان تجزیه MQTL را به طور مؤثری برای تعیین تعداد و موقعیتQTLهای توافقی به کار برد. در گیاهان، مفهوم MQTL اخیراً برای صفات مختلف در شرایط تنش شوری در برنج (Mirdar Mansuri et al., 2020)، تنش‌های غیرزیستی در جو (Zhang et al., 2017)، کنترل عملکرد و صفات مربوط به عملکرد در برنج (Daryani et al., 2021; Khahani et al., 2019)، صفات مربوط به عملکرد در ذرت (Chen et al., 2017)، صفات مرتبط با تحمل به خشکی در ذرت (Almeida et al., 2013)، صفات مرتبط با زمان گلدهی در ذرت واقع در bin 10.04 و ژن کلیدی مربوط به آن *ZmCCT* (Chen et al., 2017) و صفات مرتبط با تحمل به خشکی در ارزن مرواریدی(Aghtape et al., 2011) مورد بررسی قرارگرفته است.

این روش همچنین می‌توانـد با کاهش فاصله اطمینان برای مکان ژنی، دقت و اعتبار را افـزایش دهـد. هدف اصلی از انجام این مطالعه، شناسایی دقیق نواحی ژنومی و ژن‌های مرتبط با صفات مربوط به عملکرد ارزن در شرایط نرمال رطوبتی و تنش خشکی با استفاده از روش تجزیه MQTL و داده‌های ترانسکریپتوم است. می‌توان از نتایج به دست آمده به‌منظور دستیابی به نشانگرهای اختصاصی قابل استفاده در برنامه‌های اصلاحی ارزن دم‌روباهی استفاده کرد.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری QTLهای مرتبط با صفات مورد مطالعه

از مطالعات جمع‌آوری‌شده بین سال‌های ۲۰۱۳ تا کنون، QTL ۳۸٦ برای صفات مربوط به عملکرد در شرایط تنش خشکی و نرمال از جمله ارتفاع گیاه (Plant height)، زیست توده (Biomass)، طول‌ریشه (Root length)، کارایی مصرف آب (Water use efficiency)، طول پانیکول (Panicle length)، عملکرد (Yield)، تعداد پنجه (Tillering) و تعداد گره (Node number) به دست آمد. اطلاعات مربوط به هر QTL از جمله شماره کروموزوم، نوع صفت، درصد واریانس فنوتیپی (R^2)، فاصله اطمینان هر QTL، (CI) Confidence interval ، (LOD) Logarithm of odds و موقعیت QTL روی کروموزوم استخراج شد (جدول ۱).

تهیه نقشه پیوستگی مرجع: در این مطالعه از ادغام نقشه RFLP سایت گرامینه (به آدرس https://archive.gramene.org) و نقشه پیوستگی SNP (Bennetzen et al., 2012) برای تهیه نقشه مرجع استفاده شد. کلیه QTLهای استخراج شده از مطالعات مختلف براساس نشانگرهای مشترک بین نقشه‌های پیوستگی و نقشه مرجع به نرم‌افزار BioMercator نسخه ٤/۲ انتقال داده شد (Arcade et al., 2004). نقشه مرجع مورد استفاده برای آنالیز MQTL شامل ۱۱۱٦ نشانگر (۹۹۲ SNP و ۱۲٤ SSR) بود.

تعیین نواحی اطمینان QTLهای مرتبط با صفات مرتبط با تحمل به تنش خشکی در ارزن دم‌روباهی: پس از تعیین نشانگرهای کناری و مشخص کردن نقطه اوج QTL (QTL peak) روی نقشه توافقی، مقادیر فاصله اطمینان ۹۵ درصد (CI 95%) با استفاده از رابطه زیر (با توجه به نوع جمعیت مورد استفاده) برآورد شد.

$$CI = 163 / (N \times PVE) \text{ for NILs and RILs} \quad \text{(رابطه ۱)}$$

در این روابط N اندازه جمعیت و PVE مقدار واریانس فنوتیپی که به‌صورت یک عدد اعشاری در فرمول قرار می‌گیرد. رابطه ۱ نیز برای جمعیت لاین‌های RILs و (Visscher & Goddard, 2004)NILs استفاده شد. در آخر پس از تهیه فایل ورودی QTL و نقشه ژنتیکی تمامی اطلاعات استخراج شده از گزارشات مختلف به نرم‌افزار BioMercator انتقال داده شد.

متاآنالیز QTLهای مورد بررسی: آنالیز MQTL، جهت تعیین اعتبار و برآورد فاصله اطمینان نواحی MQTL با استفاده از نرم افزار BioMercator نسخه ٤/۲ انجام شد. براساس تعداد QTL های جمع‌آوری شده روی کروموزوم‌ها، از دو روش متاآنالیز

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

استفاده شد. روش پیشنهادی Gerber و Goffient زمانیکه تعداد QTLهای اولیه کمتر از ۱۰ عدد بود، مورد استفاده قرار گرفت. برای انتخاب بهترین QTL از شاخص Akaike (AIC) information criterionاستفاده شد. نرم افزار BioMercator به ازای n ورودی QTL مرتبط با یک صفت خاص به نرم افزار ۱، ۲، ۳، ٤ و n مدل نشان می‌دهد و محتمل‌ترین آرایش احتمالی QTL را در نظر می‌گیرد. بر این اساس، بهترین مدل QTL از بین QTLهای ورودی به نرم‌افزار توسط توزیع گائوسیان (Gaussian distribution) و بر اساس کمترین مقدار AIC انتخاب می‌شود و در نهایت QTL توافقی برای مدل ارائه شده بر اساس میانگین توزیع QTLها رسم می‌شود (Swamy et al., 2011). متاآنالیز ابتدا بهترین مدل را بر اساس معیارهای انتخاب مدل از بین این موارد تعیین می‌کند. AIC, AICc, AIC3, Bayesian Information Criterion (BIC) Average Weight of Evidence (AWE) بهترین مدل QTL زمانی انتخاب می‌شود که مقادیر معیارهای انتخاب مدل حداقل در سه مدل از پنج مدل کمترین استسپس، فاصله اطمینان و موقعیت هر MQTL بر اساس بهترین مدل انتخاب شده محاسبه شد (Chardon et al., 2004).

ترسیم نواحی MQTL: موقعیت ژنتیکی نواحی QTL و MQTLهای شناسایی شده روی نه کروموزوم ارزن دم‌روباهی با استفاده از نرم‌افزار MapChart ترسیم شد.

شناسایی ژن‌های قرار گرفته در نواحی متا QTL و بررسی آن‌ها: با توجه به نشانگرهای ابتدا و انتهای هر MQTL، ژن‌های موجود در این نواحی براساس فاصله فیزیکی نشانگرها، با استفاده از پایگاه BioMart (http://plants.ensembl.org/index.html)، از ژنوم رفرنس ارزن دم‌روباهی (*Setaria italica* v2.0) استخراج شد (Bennetzen et al., 2012).

بررسی الگوی بیان ژن‌های واقع بر نواحی متا QTL بر اساس داده‌های ریزآرایه و توالی‌یابی ترانسکریپتوم: داده‌های RNA-seq شش مطالعه مستقل و یک آزمایش ریزآرایه، از پایگاه NCBI جمع‌آوری شد (جدول ۲). از بین ژن‌های به دست‌آمده از مطالعات RNA-seq و ریزآرایه، ژن‌های دارای $|\text{fold change}| \geq 2$ یا به عبارتی $|\log \text{fold change}| \geq 1$ و adjusted P-Value≤0/05 به عنوان ژن‌های دارای بیان افتراقی در نظر گرفته شد.

دسته‌بندی ژن‌ها: دسته‌بندی ژن‌ها در بستر نرم‌افزار آنلاین VennDiagram (https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/Venn) انجام گرفت.

بازسازی شبکه برهم‌کنش پروتئینی و تعیین ژن‌های هاب: به منظور ترسیم شبکه برهم‌کنش پروتئین-پروتئین (PPIs) Protein-Protein Interactions (PPIs) networks ژن‌های پاسخ دهنده به خشکی واقع در نواحی MQTL با استفاده از نرم‌افزار STRING (https://string-db.org) مورد بررسی قرار گرفت و فهرست برهم‌کنش‌های پروتئینی دریافت شد. STRING یک پایگاه داده بیولوژیکی و ابزاری برای جستجو و بازیابی تعاملات ژن‌ها/پروتئین‌ها و پیش بینی برهم‌کنش بین پروتئین‌ها است. پایگاه داده STRING شامل اطلاعاتی از منابع متعدد، از جمله داده‌های تجربی، روش‌های پیش بینی محاسباتی و داده‌های مجموعه متون علمی است. دسترسی به این پایگاه برای عموم آزاد است و مرتباً به‌روز می‌شود. این منبع با استفاده از تعدادی سیستم طبقه‌بندی عملکردی مانند GO، Pfam و KEGG، عملکرد ژن‌های ارائه شده توسط کاربر را مشخص می‌کند. آخرین نسخه این نرم‌افزار تحت وب (Version: 11.5) حاوی اطلاعاتی در مورد ۲٤/۵ میلیون پروتئین از بیش از ۵۰۰۰ موجود زنده است. برهم‌کنش‌های پروتئینی حاصل از STRING به نرم‌افزار CYTOSCAPE 3.9.0 و افزونه سایتوهابا (Cyto-Hubba plugin) وارد شده و با استفاده از سه الگوریتم محاسباتی (Degree، Maximum Neighborhood Component (MNC) و Closeness) ژن‌های با بیشترین برهمکنش به‌عنوان ژن‌های هاب انتخاب شد.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

جدول ۱- فهرست مطالعات QTL مورد استفاده برای متاآنالیز در صفات مرتبط با تنش خشکی در ارزن دم‌روباهی

Table 1. Bibliography of QTL studies involved in drought tolerance in foxtail millet used for meta-QTL analysis

	Parents of population	Population type	Genotyping assay	Population size	Projected of initial QTLs	Reference
1	*S. italica* cultivar ‘‘Yugu1/ S. *viridis* accession ‘‘W53’’	RIL	SSR	190	12	(Qie et al., 2014)
2	*S. italica* and *S. viridis*	RIL	SSR	153	2	(Sebastian et al., 2016)
3	*S. viridis* accession, A10/ *S. italica* accession, B100	RIL	SNP	176	41	(Feldman et al., 2018)
4	*S. viridis* accession, A10/ *S. italica* accession, B100	RIL	SNP	176	19	(Ellsworth et al., 2020)
5	*S. viridis* accession, A10/ *S. italica* accession, B100	RIL	SNP	217	2	(Feldman et al., 2017), (2013)
6	*S. viridis* accession, A10/ *S. italica* accession, B100	RIL	SNP	184	244	(Mauro-Herrera & Doust, 2016)
7	Longgu7andYugu1	RIL	SNP	164	61	(Liu et al., 2020a)
8	*S. viridis* (A10) / *S. italica* (B100)	RIL	SNP	217	5	(Feldman et al., 2017), (2014)

جدول۲ – فهرست مطالعات RNA-seq و ریزآرایه‌های بررسی شده در ارزن دم‌روباهی جهت شناسایی ژن‌های مرتبط با تنش خشکی

Table 2. List of RNA-seq and microarray studies used for identification of the drought-responsive genes in foxtail millet

Reference	Type of analysis	Parents of population	Developmental stage
(XU et al., 2019)	RNAseq	*S. italica* cultivar “Damaomao” and drought-sensitive “Hongnian”	seedling
(Liu et al., 2016)	RNAseq	siago1b mutant foxtail millet variety Yugu1	seedling
(Qi et al., 2013)	RNAseq	Foxtail millet seeds of Yugu1	seedling
(Tang et al., 2017)	RNAseq	*S. italica* cultivars ‘Yugu1’ (drought-tolerant) and ‘An04’ (drought-sensitive)	seedling
(Shi et al., 2018)	RNAseq	E1 (maternal line), H1 (paternal line), F1 hybrid M79, a drought resistant variety and H1 is a drought-tolerant cultivar.	seedling
(Yi et al., 2015)	Microarray	Foxtail millet inbred line Yugu1	seedling
(Shi et al., 2018)	RNAseq	Four-leaf-stage foxtail millet	seedling

نتایج

توزیع QTLهای اولیه مرتبط با تنش خشکی روی کروموزوم‌های ارزن دم‌روباهی

جایابی QTLهای مرتبط با تنش خشکی روی کروموزوم‌های ارزن و متاآنالیز QTL انجام گرفت. برای این‌کار، از مجموع هشت مطالعه، ۳۸٦ مورد QTL مرتبط با صفات کنترل‌کننده عملکرد در ارزن دم‌روباهی جمع‌آوری شد. QTLهای استخراج شده براساس نشانگرهای ژنتیکی SSR و SNP و شامل جمعیت‌های RIL هستند. در شرایط نرمال رطوبتی تعداد ۲۸۷ QTL و در شرایط تنش خشکی ۹٦ QTL جمع‌آوری شد و روی نقشه مرجع قرار گرفت. تعداد QTLها روی هر یک از کروموزوم‌ها از ۱۵ در کروموزوم ۸ تا ۷۹ در کروموزوم ۹ متغیر بود. الگوی توزیع QTLهای جمع‌آوری شده روی کروموزوم‌های ارزن دم روباهی یکنواخت نبود (شکل ۱). از میان هشت صفت جمع‌آوری‌شده در این مطالعه صفات تعداد گره و میزان وضعیت آب به‌ترتیب کمترین (٤/۸۸ درصد) و بیشترین (۱۱/٦۵ درصد) میزان میانگین واریانس فنوتیپی را دارا بودند. کمترین و بیشترین مقدار LOD به‌ترتیب برای QTLهای مرتبط با صفات عملکرد (۲/۸۵) و ارتفاع (۷/۵٦) بود. میانگین LOD برای کلیه صفات ۵/۸ برآورد

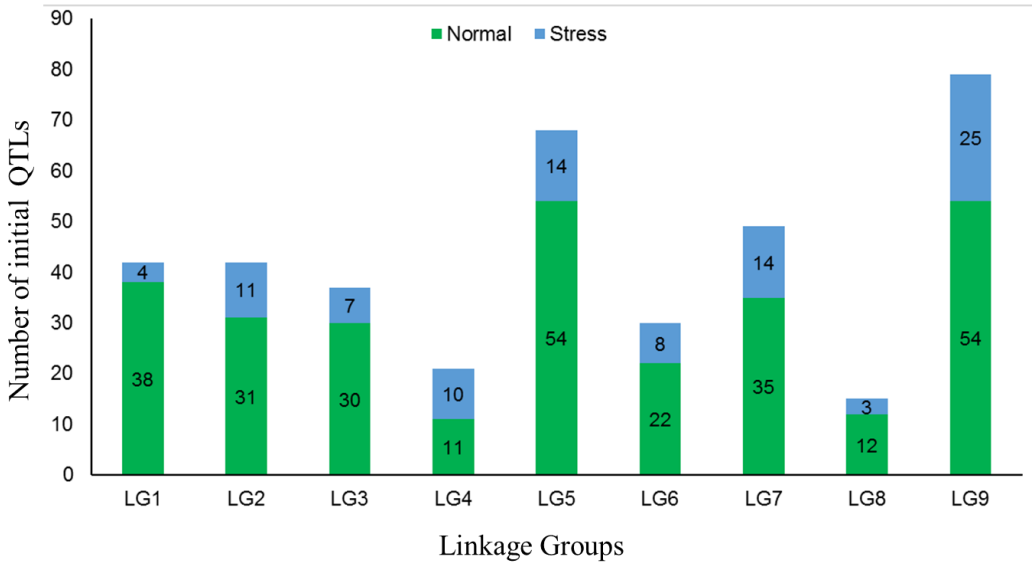
[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

شد. در این مطالعه بیش‌ترین تعداد QTL، مربوط به صفت پنجه‌زنی برآورد شد (شکل۲).

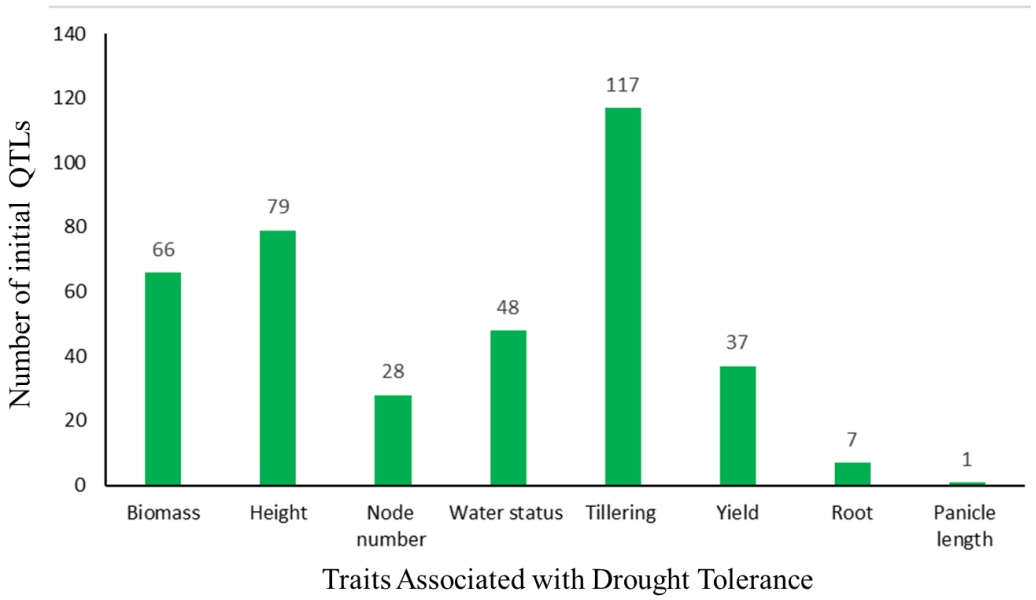
شناسایی و تعیین جایگاه MQTLهای مرتبط با تنش خشکی روی نقشه مرجع

پس از انتقال و نمایش ۳۸۶ QTL روی نقشه توافقی و متاآنالیز QTL، در مجموع ۳۲ MQTL معنی‌دار روی نه کروموزوم ارزن دم‌روباهی شناسایی شد. از MQTLهای شناسایی شده، تعداد ۱٤ MQTL دارای حداقل ۱۰ QTL اولیه و ۱۹ MQTL دربردارنده‌ی ۳ تا ۹ QTL اولیه، بودند.



شکل ۱- توزیع QTLهای جمع آوری شده در کروموزوم‌های مختلف ارزن دم‌روباهی

Figure 1. Distribution of the identified QTLs on the foxtail millet linkage groups



شکل۲- تعداد QTLهای مربوط به هر صفت مرتبط به تحمل به خشکی

Figure 2. Number of the original QTLs that are associated with each drought tolerance related trait

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

دامنه تغییرات میانگین واریانس فنوتیپی (PVE) MQTLها از ۳/۵۲ درصد تا ۱۳/۳۲درصد گسترده بود و بیشترین مقدار آن (۱۳/۳۲درصد) مربوط به کروموزوم شماره ۹ بود. فاصله اطمینان ۹۵ درصد برای MQTLها از ۰/۳۹ سانتی‌مورگان (cM) برای فواصل (UGSF778- UGSF779) در کروموزوم ۷ مربوط به MQTL5 تا ۱۱/۵۷cM برای فواصل (UGSF433- UGSF467) روی کروموزوم ۱ و MQTL3 مکان‌یابی شد (جدول۳). بیش‌ترین تعداد QTL مربوط به MQTL2 در کروموزوم شماره ۹ با تعداد ۲۸QTL اولیه بود و کمترین تعداد QTL مربوط به MQTL5 و MQTL3 به‌ترتیب در کروموزوم‌های شماره ۳ و ٤ با تعداد ۳QTL اولیه بود. در کروموزوم شماره۲ تعداد ۵MQTL با میانگین فاصله اطمینان ٤/۲۸ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شدند. MQTL2 در کروموزوم شماره ۲ واقع بین نشانگرهای (UGSF187- UGSF211) با صفت عملکرد در ارتباط است (شکل ۳ و جدول ۳). در کروموزوم شماره ۳ تعداد ٤MQTL با میانگین فاصله اطمینان ۵/۳۲ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. MQTL4 در کروموزوم شماره ۳ واقع بین نشانگرهای (UGSF866– UGSF858) با صفت وضعیت آب در ارتباط است. هم‌چنین، MQTL6، MQTL5 و MQTL3 به‌ترتیب واقع بین نشانگرهای (UGSG810–UGSF807)، (UGSF801–UGSF1008) و (UGSF882–UGSF781) در کروموزوم ۳ با صفت زیست توده در ارتباط هستند. در کروموزوم شماره ٤ تعداد ٤MQTL با میانگین فاصله اطمینان ٦/۹٦ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. MQTL5 در کروموزوم ٤ واقع بین نشانگرهای (UGSF981– UGSF987) با صفت عملکرد در ارتباط است. در کروموزوم شماره ۹ تعداد۵MQTL با میانگین فاصله اطمینان ۳/۰۵ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد و MQTL5 واقع بین نشانگرهای (UGSF128–UGSF125) با صفات مربوط به ریشه در ارتباط هستند. در کروموزوم شماره ۵ تعداد٤MQTL با میانگین فاصله اطمینان ٤/۹۵ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. MQTL3، MQTL4 و MQTL2 به‌ترتیب واقع بین نشانگرهای (UGSF354- UGSF359)، (UGSF365–UGSF360) و (UGSF337 – UGSF332) با صفت زیست توده در ارتباط هستند (شکل۳). در کروموزوم شماره ٦ تعداد ۳MQTL با میانگین فاصله اطمینان ٤/۸۷ سانتی‌مورگان مکان‌یابی شد. MQTL3، MQTL2، MQTL1 واقع بین نشانگرهای (UGSF732- UGSF713)، (UGSF691– UGSF686) و (UGSF701–UGSF697) با صفات ارتفاع، عملکرد و وضعیت آب در ارتباط هستند (شکل ۳ و جدول ۳).

شناسایی ژن‌های پاسخ دهنده به تنش خشکی با استفاده از داده‌های توالی یابی ترانسکریپتوم و ریزآرایه

براساس نتایج به دست‌آمده از شش مطالعه RNA-Seq در شرایط تنش خشکی، تعداد ۹۳۵٦ ژن دارای بیان افتراقی هستند که از این میان ٦۰۱٦ ژن افزایش بیان و ۳۳٤۰ ژن کاهش بیان داشت. در مطالعه ریزآرایه تحت شرایط تنش خشکی ۷٦ ژن افزایش و ۲٦ ژن کاهش بیان داشتند.

شناسایی ژن‌های واقع در نواحی MQTL و پاسخگو به تنش خشکی

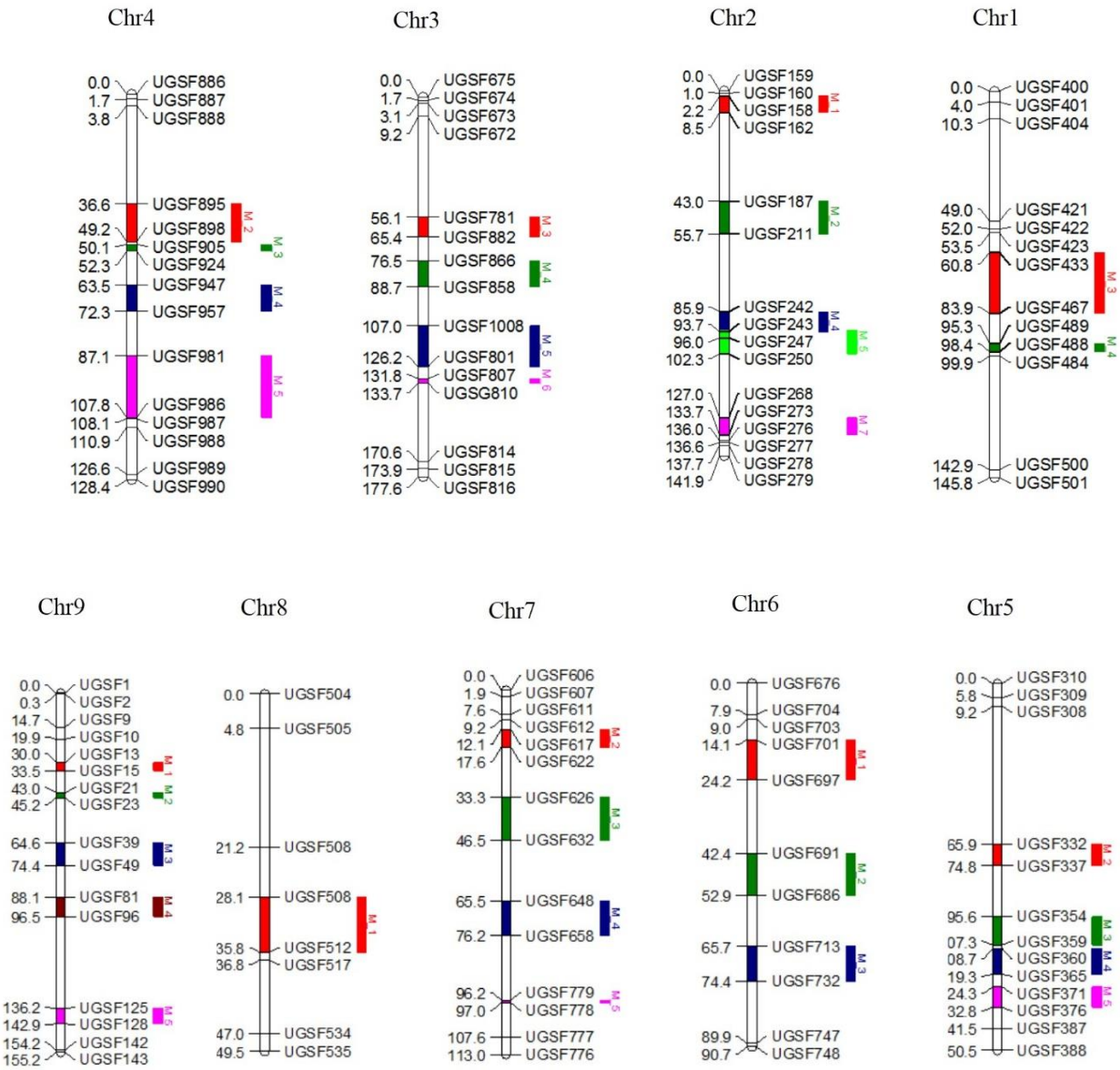
با استفاده از نمودار ون (Venn diagram)، در مجموع ۹۵ ژن مشترک بین ژن‌های واقع در نواحی MQTL با CI کمتر از ۱ مگاباز و ژن‌های پاسخ دهنده به تنش خشکی بر اساس داده های RNA-seq و ریزآرایه، و ۲۱۷۲ ژن مشترک بین ژن‌های واقع در تمام مناطق MQTL و ژن‌های با بیان افتراقی مشتق شده از داده‌های ریزآرایه و داده های RNA-seq شناسایی‌شد (شکل٤).

شناسایی ژن‌های کلیدی در پاسخ به تنش خشکی

جهت شناسایی ژن‌های کلیدی، شبکه ژنی ژن‌های پاسخ دهنده به خشکی واقع در نواحی MQTL بازسازی شد و مورد آنالیز هاب قرار گرفت. فهرست ژن‌های هاب (Hub) دخیل در پاسخ به تنش خشکی در ارزن دم‌روباهی در جدول ٤ آمده است.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]



شکل ۳- موقعیت MQTLهای شناسایی شده برای صفات مرتبط با تنش خشکی بر روی کروموزوم های ارزن دم‌روباهی

Figure 3. MQTL positions for traits associated with the drought tolerance

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

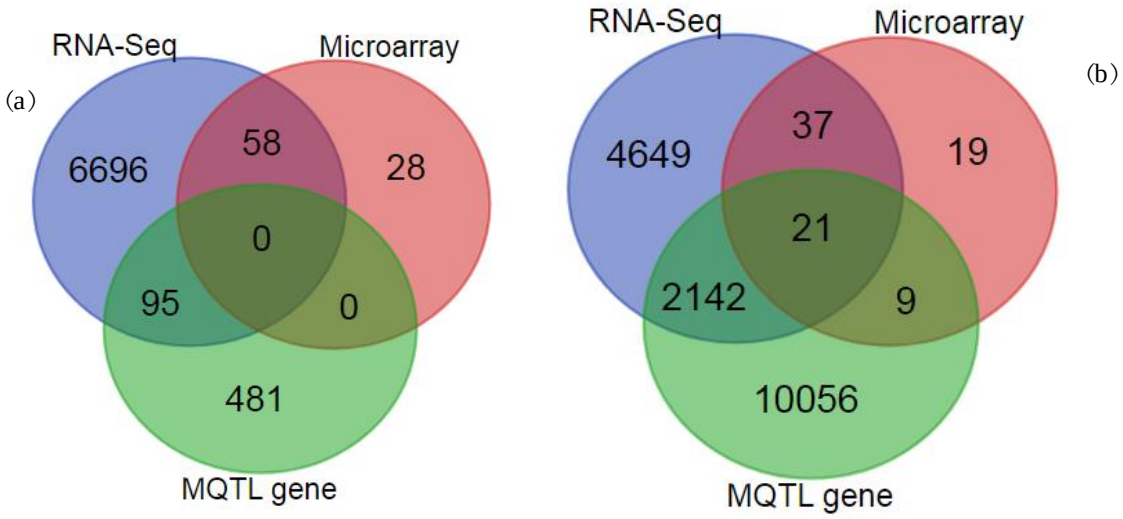
جدول ۳- مشخصات MQTLهای شناسایی شده برای صفات مربوط به تنش خشکی در ارزن دم‌روباهی

Table 3. Results of meta-analysis of the QTLs controlling drought tolerance traits in foxtail millet

	M_QTL	CI(cM)	Left marker	Right marker	Chr	QTLS	Trait	Study
1	MQTL7_5	0.39	UGSF779	UGSF778	Chr7	16	B,H,N,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Feldman et al., 2017; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
2	MQTL3_6	0.95	UGSF807	UGSG810	Chr3	11	B,N,T,Y	(Doust et al., 2009; Liu et al., 2016)
3	MQTL9_2	1.09	UGSF21	UGSF23	Chr9	28	B,H,N,T,WS,Y	(Fuller, 2006; Lata et al., 2010)
4	MQTL4_1	1.52	UGSF489	UGSF486	Chr1	13	H,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Mauro-Herrera & Doust, 2016; Qie et al., 2014)
5	MQTL9_1	1.77	UGSF13	UGSF15	Chr9	11	B,H,N,WS,Y	(Ellsworth et al., 2020; Liu et al., 2016; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
6	MQTL7_2	2.76	UGSF617	UGSF622	Chr7	13	B,T,Y,PL,R	(Liu et al., 2016; Mauro-Herrera & Doust, 2016; Qie et al., 2014)
7	MQTL2_1	3.16	UGSF158	UGSF162	Chr2	11	T,WS	(Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
8	MQTL9_5	3.33	UGSF125	UGSF128	Chr9	20	B,H,T,WS,R	(Feldman et al., 2018; Qie et al., 2014)
9	MQTL2_7	3.38	UGSF268	UGSF273	Chr2	7	H,N,WS	(Feldman et al., 2018; Feldman et al., 2017; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
10	MQTL8_1	3.84	UGSF508	UGSF512	Chr8	13	B,H,N,Y	(Liu et al., 2016; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
11	MQTL2_4	3.92	UGSF242	UGSF243	Chr2	5	B,H,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
12	MQTL9_4	4.2	UGSF81	UGSF96	Chr9	11	B,H,N,T,Y	(Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
13	MQTL5_5	4.22	UGSF371	UGSF376	Chr5	5	H,T,WS	(Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
14	MQTL6_3	4.35	UGSF713	UGSF732	Chr6	8	H,T,WS,Y	(Feldman et al., 2018; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
15	MQTL4_4	4.42	UGSF947	UGSF957	Chr4	7	T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
16	MQTL5_2	4.46	UGSF332	UGSF337	Chr5	13	B,H,N,T	(Ellsworth et al., 2020; Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016; Qie et al., 2014)
17	MQTL2_5	4.63	UGSF246	UGSF250	Chr2	7	B,H,T,WS	(Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
18	MQTL3_3	4.64	UGSF781	UGSF882	Chr3	6	B,H,Y	Feldman_(2014),Doust_(2016),Ellsworth_(2018),Liu_(2019)
19	MQTL9_3	4.89	UGSF39	UGSF49	Chr9	8	B,H,N,T,Y	(Feldman et al., 2018; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
20	MQTL6_1	5.02	UGSF701	UGSF697	Chr6	9	B,H,Y	(Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016; Qie et al., 2014)
21	MQTL6_2	5.24	UGSF691	UGSF686	Chr6	11	B,H,T,Y,WS	(Feldman et al., 2018; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
22	MQTL5_4	5.28	UGSF360	UGSF365	Chr5	6	B,T,WS,R	(Ellsworth et al., 2020; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
23	MQTL7_4	5.39	UGSF648	UGSF658	Chr7	8	H,N,T	(Ellsworth et al., 2020; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
24	MQTL5_3	5.85	UGSF354	UGSF359	Chr5	8	B,N,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
25	MQTL3_4	6.12	UGSF866	UGSF858	Chr3	5	H,WS,Y	(Ellsworth et al., 2020; Feldman et al., 2018; Liu et al., 2016; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
26	MQTL4_2	6.31	UGSF895	UGSF898	Chr4	7	H,T,WS	(Feldman et al., 2018; Feldman et al., 2017; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
27	MQTL2_2	6.34	UGSF187	UGSF211	Chr2	5	H,T,Y	(Feldman et al., 2018; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
28	MQTL7_3	6.6	UGSF626	UGSF632	Chr7	9	B,H,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Liu et al., 2020a; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
29	MQTL4_3	6.8	UGSF905	UGSF924	Chr4	3	N,T,WS	(Ellsworth et al., 2020; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
30	MQTL3_5	9.57	UGSF1008	UGSF801	Chr3	3	B,Y	(Liu et al., 2020b; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
31	MQTL4_5	10.33	UGSF981	UGSF987	Chr4	3	H,N,Y	(Liu et al., 2020b; Mauro-Herrera & Doust, 2016)
32	MQTL1_3	11.57	UGSF433	UGSF467	Chr1	11	B,H,T	(Liu et al., 2020b; Mauro-Herrera & Doust, 2016)

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]



شکل ٤- نمودار ون ژن‌های دارای بیان افتراقی Differentially expressed genes (DEGs) مشتق‌شده از RNA-seq و ریزآرایه در مقایسه با (a) ژن‌های واقع در چهار ناحیه MQTL با CI کمتر از ۱ مگاباز (b) ژن‌های واقع در تمام MQTLها

Figure 4. Venn diagram of differentially expressed genes (DEGs) derived from RNA-seq and microarray data compared to (a) the genes located in 4MQTLs regions with CI of less than 1Mb (b) all MQTLs regions

جدول ٤- فهرست ژن‌های هاب شناسایی شده در شبکه ژن‌های پاسخ دهنده به خشکی واقع در نواحی MQTL در ارزن دم‌روباهی

Table 4. List of hub genes identified in the network of drought responsive genes located in MQTL regions at *Setaria italica*.

MQTL	Algorithm	cellular location	Functional category of the gene	Gene name	*Setaria* ensemble ID	
MQTL7_5	closeness	chloroplast	metal ion binding	probable lipoxygenase 6	*LOC101783519*	**1**
MQTL7_5	closeness	chloroplast	regulation of photosynthesis	histone deacetylase 14	*LOC101766996*	**2**
MQTL7_5	closeness	cytoskeleton	ATP binding	actin-7-like	*LOC101779009*	**3**
MQTL7_5	closeness	Cytosol	RNA binding	60S ribosomal protein L3	*LOC101769426*	**4**
MQTL7_5	Degree	Nucleus	translation	ubiquitin-40S ribosomal protein S27a-2	*LOC101764267*	**5**
MQTL7_5	Degree	Mitochondrion	Oxidoreductase	2-oxoisovalerate dehydrogenase subunit alpha 2, mitochondrial	*LOC101765211*	**6**
MQTL7_5	Degree	Cytosol	translation	60S ribosomal protein L3	*LOC101769426*	**7**
MQTL7_5	Degree	Nucleus	Transcription regulation	transcription factor E2FA	*LOC101754019*	**8**

بحث

مهمترین صفات مرتبط با تحمل به خشکی در ارزن دم‌روباهی

زیست توده- در مطالعه‌ای که به‌منظور افزایش تحمل در شرایط تنش خشکی توسط میکروب‌های دارای خاصیت حل کنندگی فسفات و خواص محرک رشدی در ارزن دم‌روباهی انجام شد، میزان زیست توده، ارتفاع گیاه و محتوای کروفیل در مقایسه با شاهد افزایش داشت که نشان‌دهنده اهمیت صفت زیست توده در تحمل به تنش خشکی است (Kour et al., 2020). MQTL2 واقع بر روی کروموزوم ۹ با صفت زیست توده در ارتباط بود. همچنین در مطالعه‌ی MQTL که در شرایط نرمال رطوبتی در ارزن دم‌روباهی انجام شد، MQTL9_4 واقع بین نشانگرهای chr9_bin47- chr9_bin50 برای صفت زیست توده گزارش شد (Wang *et al.*, 2019). آنالیز متا با کاهش فاصله اطمینان، امکان یافتن مکان ژنی دقیق را برای صفت زیست توده و ارتفاع فراهم

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

می‌کند. در پژوهش حاضر، فاصله اطمینان برای صفت زیست توده، ٦/٢٤٤ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

ارتفاع- نتایج حاصل از مطالعات نشان داد که ارتفاع گیاه صفتی است که بیش از هر صفت دیگر تحت تاثیر ویژگی‌های ژنتیکی است و با محدود شدن آبیاری کاهش یافت (Mashayekhi *et al.*, 2016). در مطالعه حاضر ٧٩ QTL اولیه مربوط به صفت ارتفاع گیاه جمع‌آوری شد و ٢٤ MQTL مرتبط با ارتفاع گیاه به‌دست‌آمد. در پژوهش حاضر، فاصله اطمینان برای صفت ارتفاع گیاه ٥/٦٢ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

تعداد پنجه- کاهش تعداد پنجه در بوته در نتیجه کم‌شدن رطوبت خاک در ارزن دم روباهی گزارش شده است (Ghasemi *et al*., 2021). در پژوهش حاضر، MQTL5 واقع در کروموزوم ٧، MQTL6 واقع در کروموزوم ٣ و MQTL2 واقع در کروموزوم ٩ با صفت پنجه‌زنی در ارتباط بودند. در پژوهش حاضر، فاصله اطمینان برای صفت تعداد پنجه، ٦/٠٥ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

طول پانیکول- در مقایسه‌ای که میان نتایج حاصل از بررسی میزان آبیاری و طول پانیکول در سورگوم انجام شد، نشان داده شد که کاهش آبیاری باعث کاهش طول پانیکول در سورگوم می‌شود (Sarshad *et al.*, 2020). هم‌چنین، نتایج حاصل از پژوهشی درباره تاثیر خشکی بر عملکرد ارزن دم‌روباهی، کاهش طول پانیکول را در شرایط تنش خشکی نشان‌داد (Ghasemi *et al*., 2021). در پژوهش حاضر، MQTL2 واقع در کروموزوم ٧ با صفت طول پانیکول در ارتباط بود به طوری که فاصله اطمینان برای صفت طول پانیکول ٥/٢١ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

طول ریشه- در مطالعه‌ای که به بررسی تاثیر تنش خشکی بر روی صفات مختلف صورت گرفت، صفت طول ریشه در ارزن دم‌روباهی بیش‌ترین حساسیت نسبت به تنش خشکی را نشان داد (Qie et al., 2014). در پژوهش حاضر، MQTL4 واقع در کروموزوم ٥، MQTL5 واقع در کروموزوم ٩ و MQTL2 واقع در کروموزوم٧ با صفت طول ریشه در ارتباط بودند و فاصله اطمینان برای صفت طول ریشه ٤/٣٨ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

عملکرد- ماده خشک تجمع یافته در اندام‌ها هنگام برداشت گیاه را عملکرد بیولوژیک گویند. کاهش تولید ماده خشک ارزن در شرایط خشکی می‌تواند به‌دلیل کاهش میزان جذب آب و عناصرغذایی، کاهش سطح برگ، کاهش طول رشد گیاه و فتوسنتز است. در مطالعه‌ای که به بررسی عملکرد و اجزای عملکرد ژنوتیپ‌های مختلف ارزن تحت دو رژیم آبیاری صورت گرفت، وزن خشک کل گیاه در شرایط تنش خشکی کاهش یافت (Mashayekhi *et al.*, 2016). در پژوهش حاضر، فاصله اطمینان برای صفت عملکرد بیولوژیک، ٤/١٥ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

در مطالعه‌ای که جهت شناسایی QTLهای مرتبط با عملکرد انجام شد، ٤٧ QTL بر روی ٩ کروموزوم ارزن دم‌روباهی مکان‌یابی شد (Liu et al., 2020a). در پژوهش حاضر، میزان فاصله اطمینان در MQTLهای مربوط به صفت عملکرد ٤/٦١ برابر نسبت به QTLهای اولیه در کروموزوم‌های ارزن دم‌روباهی کاهش‌داشت. همچنین، میزان فاصله اطمینان در MQTL2 مربوط به صفت عملکرد در کروموزوم شماره ٩، ٧/٤٩ برابر نسبت به QTLهای اولیه در ارزن دم‌روباهی کاهش داشت. MQTL6 واقع در کروموزوم ٣ و MQTL2 در کروموزوم ٧ به ترتیب با فاصله اطمینان ٠/٤٧ و ١/٣٨ سانتی‌مورگان کم‌ترین میزان فاصله اطمینان را داشتند.

کارایی مصرف آب- برخی خصوصیات فیزیولوژیک و موفولوژیک ارزن دم‌روباهی مانند: سطح برگ کم، ضخیم بودن دیواره سلولی و توانایی تشکیل سیستم ریشه‌ای متراکم، موجب بهبود کارایی مصرف آب در ارزن دم‌روباهی می‌شود در پژوهش حاضر، فاصله اطمینان برای صفت کارایی مصرف آب، ٦/٢٤١ برابر نسبت به QTLهای اولیه کاهش داشت.

کاهش فاصله اطمینان MQTLها در مقایسه با میانگین QTLهای اولیه

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

نتایج پژوهش حاضر ۳/٤۰ برابر کاهش فاصله اطمینان MQTL در مقایسه با میانگین QTLهای اولیه را نشان داد. بیش‌ترین کاهش مقدار CI از QTL ها در کروموزوم ۷ مشاهده شد به‌طوری‌که در MQTL5 میزان CI، ۳۹/۷۵ برابر کوچک‌تر از میانگین CI در QTLهای اولیه بود. در میان MQTLهای شناسایی شده در شرایط تنش، سه MQTL دارای کوچکترین CI و واریانس فنوتیپی (R2) قابل توجه بودند:

۱) MQTL7_5 (CI=۰/۳۹ cM)، از تعداد QTL ۱٦ اولیه واقع بین نشانگرهای (UGSF778-UGSF779) با مقدار واریانس فنوتیپی (R^2) برابر ۸/۱۷ درصد یافت شد.

۲) MQTL3_6 (CI=۰/۹۵ cM) از تعداد QTL ۱۱اولیه واقع بین نشانگرهای (UGSF807- UGSG810) با مقدار واریانس فنوتیپی (R^2) برابر ۷/۵۰ درصد یافت شد.

۳) MQTL9_2 (CI=۱/۰۹ cM) از تعداد QTL۲۸ اولیه واقع بین نشانگرهای (UGSF21-UGSF23) با مقدار واریانس فنوتیپی (R^2) ۱۳/۳۲ درصد، به دست¬آمد.

نقش ژن‌های هاب شناسایی شده در ارزن دم‌روباهی

تنظیم بیان ژن نقش مهمی در انواع فرآیندهای زیستی دارد. بسیاری از ژن‌های تنظیم‌کننده، فاکتورهای رونویسی را رمزگذاری می‌کنند که بیان ژن را با اتصال به توالی‌های تنظیمی ژن‌های هدف خود، القا می‌کنند (Verkest et al., 2014). براساس نتایج به‌دست‌آمده در پژوهش حاضر، یکی از ژن‌های کلیدی دخیل در تحمل به تنش خشکی، ژن *LOC101754019* است. این ژن در Uniprot در بخش فرآیندهای زیستی به‌عنوان عامل رونویسی معرفی شده است و در بخش عملکرد مولکولی DNA-binding transcription factor activity برای آن عنوان شده است. این ژن باعث بیان transcription factor E2FA می‌شود که به‌عنوان یک تنظیم‌کننده مثبت در تقسیم سلولی و رشد در آرابیدوپسیس نقش دارد (De Veylder et al., 2002). تقسیم سلولی یک فرآیند بسیار منظم است که برای رشد و نمو مناسب گیاه باید تمایز سلولی به‌خوبی انجام شود (Del Pozo et al., 2007). علاوه‌براین، این ژن در ناحیه MQTL5 واقع در کروموزوم ۷ واقع است و با صفاتی مانند زیست‌توده، تعداد گره، وضعیت آب، ارتفاع گیاه و پنجه‌زنی در ارتباط است.

از جمله ژن‌های کلیدی دیگری که در این پژوهش شناسایی شدند، ژن *LOC101783519* (probable lipoxygenase 6) است که در Uniprot در بخش عملکرد مولکولی metal ion binding برای آن عنوان شده است. در گیاهان ژن‌های لیپواکسیژناز نقش مهمی در تحمل به تنش‌های غیرزیستی و زیستی دارند (Rai et al., 2021). لیپواکسیژناز گیاهی نوعی دی اکسیژناز حاوی آهن "غیر هم" است که از طریق اکسیداسیون لیپیدهای مختلف در فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه به‌ویژه در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی شرکت می‌کند. این ژن در پاسخ به تنش‌های مختلف از جمله خشکی در ارزن دم‌روباهی نقش دارد. هم‌چنین این ژن در ناحیه MQTL5 واقع در کروموزوم ۷ مکان‌یابی شده‌است. در مطالعه‌ای که به‌منظور شناسایی خانواده لیپواکسیژناز (*LOX*: Lipoxygenase) در ارزن دم‌روباهی انجام‌شد، در مجموع ۱۲ گروه LOX که از نظر روابط فیلوژنتیکی به سه زیرگروه تقسیم می‌شوند، شناسایی‌شد. از این میان تنها *SiLOX7* در دو رقم متحمل Qinhuang2 (QH2) و Yugu1 (YG1) افزایش بیان داشت، این مسئله نشان می دهد که *SiLOX7* نقش مهمی در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی در ارزن دم‌روباهی دارد (Zhang et al., 2021).

تغییرات هیستون در گیاه نوعی تنظیم اپی‌ژنتیکی در گیاهان است که باعث مقاومت گیاه نسبت به تغییرات محیطی از جمله تنش شوری و خشکی می‌شود. یکی دیگر از ژن‌های کلیدی شناسایی‌شده در این پژوهش ژن (*Histone deacetylase 14*) *LOC101766996* (MQTL5: Chr7) است که تحت تنش خشکی کاهش بیان یافته است که در Uniprot بخش عملکرد بیولوژیکی regulation of photosynthesis برای آن عنوان شده‌است، نتایج مطالعات گذشته نشان می‌دهد، تنش خشکی باعث کاهش بیان ژن‌های فتوسنتزی می‌شود (Heidari et al., 2016). هم‌چنین در پژوهشی دیگر مشخص شد در آرابیدوپسیس HDA9histone (deacetylase 9) نوعی پروتئین کروماتین جدید است که با تنظیم سطوح استیلاسیون هیستون، می تواند بیان تعداد زیادی از ژن‌های

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]
[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

پاسخ‌دهنده به تنش شوری و خشکی در آرابیدوپسیس را به‌طور منفی تنظیم کند (Zheng et al., 2016). همچنین مشخص‌شد، در شرایط تنش خشکی بخشی از فعالیت ژنوم به ژن *LOC101779009* (MQTL5: Chr7) مرتبط با هم‌ایستایی انرژی (Energy homeostasis)، (اتصال به ATP) اختصاص دارد. این ژن در این پژوهش دارای بیان افزایشی است. همچنین برای عملکرد این ژن در Uniprot نقش آن در جریان سیتوپلاسمی، تقسیم سلولی و رشد سلول‌ها عنوان شده‌است.

نتایج حاصل از مطالعات نشان می‌دهد که ژن‌های دخیل در انتقال ATP-binding cassette (ABC) در آرابیدوپسیس به‌واسطه‌ی انتقال ABA و پاسخ‌های مربوط به این هورمون در افزایش تحمل به خشکی دخیل هستند (Kuromori et al., 2011). یکی دیگر از ژن‌های مهم کلیدی شناسایی شده در این پژوهش، ژن *LOC101769426* است که در Uniprot نقش عملکرد مولکولی RNA binding برای آن عنوان شده‌است. RNA-binding proteins (RBPs) نقش مهمی در تنظیم فرآیندهای پس از رونویسی RNA در پاسخ به قرار گرفتن گیاه در شرایط تنش خشکی یا حضور ABA دارند. علاوه‌براین، این ژن در ناحیه MQTL5 واقع در کروموزوم ۷ مکان‌یابی شده است. در پژوهشی که برای مشخص شدن نقش ژن RBPs در آرابیدوپسیس تحت تنش غیرزیستی یا ABA انجام‌شد، میزان بیان RBPs به‌طرز معناداری کاهش یافت (Jung et al., 2013).

ژن *LOC101764267* از ژن‌های هاب شناسایی شده در این پژوهش است که عملکرد مولکولی آن در Uniprot، RNA binding و نقش آن در ترجمه عنوان شده‌است و در ناحیه MQTL5 واقع در کروموزوم ۷ مکان‌یابی شده‌است (Feldman et al., 2018; Mauro-Herrera & Doust, 2016). عوامل رونویسی با اتصال به پروموتورها و برهمکنش با کمپلکس RNA پلی‌مراز و یا سایر پروتئین‌های واسطه باعث فعال‌شدن و یا خاموش‌شدن بیان ژن می‌شوند. تعدادی از عوامل رونویسی از جمله *OsNAC6* و *OsNAC5* در برنج کلون شده‌اند و عملکرد تحمل به خشکی آن‌ها در اتصال به پروموتور Ubiquitin و افزایش تحمل به خشکی در سطح ژنومی و پروتئینی مورد بررسی قرارگرفته‌است (Nakashima et al., 2007; Song et al., 2011).

نتیجه گیری کلی

در این پژوهش، در مجموع ۳۸۶ QTL برای صفات مرتبط با تحمل به تنش خشکی در ارزن دم‌روباهی از جمله ارتفاع گیاه، کارایی مصرف آب، عملکرد، زیست توده، تعداد پنجه، طول ریشه و طول پانیکول جمع آوری شد و مورد متاآنالیز QTL قرار گرفت. ۳۲ ناحیه MQTL معنی‌دار روی ۹ کروموزوم ارزن دم‌روباهی شناسایی شدند که فاصله اطمینان آن‌ها به‌طور میانگین ۳/۴۰ برابر کوچک‌تر از میانگین فاصله اطمینان QTLهای اولیه است. ژن‌های واقع در نواحی MQTL شناسایی و از میان آنها ۲۱۷۲ ژن دارای بیان افتراقی در شرایط خشکی بر اساس داده‌های ریزآرایه و RNA-seq موجود در پایگاه داده‌ها مشخص شدند. شبکه برهم کنش پروتئین- پروتئین این ژن‌های پاسخ دهنده به خشکی واقع در نواحی MQTL بازسازی و در آنالیز هاب تعداد هشت ژن کلیدی شناسایی شد که همگی در ناحیه MQTL7_5 (MQTL5: Chr7) قرار داشتند و با صفات زیست‌توده، تعداد گره، وضعیت آب، ارتفاع گیاه و پنجه‌زنی مرتبط بودند. امید است با انجام پژوهش‌های بیشتر، این ژن‌های کاندید و نواحی MQTL بتوانند برای مهندسی ژنتیک و به‌نژادی مبتنی بر MQTL با هدف بهبود پتانسیل عملکرد در محیط‌های مواجه با کم‌آبی در ارزن دم‌روباهی و حتی سایر غلات مورد استفاده قرار گیرند.

سپاسگزاری

این پژوهش بخشی از پروژه تحقیقاتی مصوب پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی با **شماره مصوب: ۱۲-۰۵-۰۵-۰۱۷-۹۸۰۱۹۷-۹۶۰۶۲** است. کلیه مراحل این پروژه در پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران انجام شده است که بدینوسیله مورد تشکر و قدردانی قرار می‌گیرند.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

منابع

Aghtape, A. A., Ghanbari, A., Sirousmehr, A., Siahsar, B., Asgharipour, M., & Tavssoli, A. 2011. Effect of irrigation with wastewater and foliar fertilizer application on some forage characteristics of foxtail millet (Setaria italica). *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry, 3*(3), 34-42.

Almeida, G. D., Makumbi, D., Magorokosho, C., Nair, S., Borem, A., Ribaut, J. M., Babu, R. 2013. QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theor Appl Genet, 126*(3), 583-600. doi: 10.1007/s00122-012-2003-7.

Arcade, A., Labourdette, A., Falque, M., Mangin, B., Chardon, F., Charcosset, A., & Joets, J. 2004. BioMercator: integrating genetic maps and QTL towards discovery of candidate genes. *Bioinformatics, 20*(14), 2324-2326.

Bennetzen, J. L., Schmutz, J., Wang, H., Percifield, R., Hawkins, J., Pontaroli, A. C., Grimwood, J. 2012. Reference genome sequence of the model plant Setaria. *Nature biotechnology, 30*(6), 555-561

Bhat, S., Nandini, C., Srinathareddy, S., & Jayarame, G. 2019. Proso millet (Panicum miliaceum L.)-a climate resilient crop for food and nutritional security: A Review. *Environment Conservation Journal, 20*(3), 113-124.

Bidinger, F., Nepolean, T., Hash, C., Yadav, R., & Howarth, C. 2007. Quantitative trait loci for grain yield in pearl millet under variable postflowering moisture conditions. *Crop science, 47*(3), 969-980.

Chardon, F., Virlon, B., Moreau, L., Falque, M., Joets, J., Decousset, L., Charcosset, A. 2004. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome. *Genetics, 168*(4), 2169-2185.

Chen, G., Krugman, T., Fahima, T., Chen, K., Hu, Y., Röder, M., Korol, A. 2010. Chromosomal regions controlling seedling drought resistance in Israeli wild barley, Hordeum spontaneum C. Koch. *Genetic Resources and Crop Evolution, 57*(1), 85-99.

Chen, L., An, Y., Li, Y.-x., Li, C., Shi, Y., Song, Y., Li, Y. 2017. Candidate loci for yield-related traits in maize revealed by a combination of metaQTL analysis and regional association mapping. *Frontiers in plant science, 8*, 2190.

Darvasi, A., & Soller, M. 1997. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location. *Behavior genetics, 27*(2), 125-132.

Daryani, P., Darzi Ramandi, H., Dezhsetan, S., Mirdar Mansuri, R., Hosseini Salekdeh, G., & Shobbar, Z.-S. (2021). Pinpointing genomic regions associated with root system architecture in rice through an integrative meta-analysis approach. *Theoretical and Applied Genetics*, 1-26.

De Veylder, L., Beeckman, T., Beemster, G. T., de Almeida Engler, J., Ormenese ,S., Maes, S., Engler, G. 2002. Control of proliferation, endoreduplication and differentiation by the Arabidopsis E2Fa–DPa transcription factor. *The EMBO journal, 21*(6), 1360-1368.

Del Pozo, J. C., Diaz-Trivino, S., Cisneros, N., & Gutierrez, C. 2007. The E2FC-DPB transcription factor controls cell division, endoreplication and lateral root formation in a SCFSKP2A-dependent manner. *Plant signaling & behavior, 2*(4), 273-274.

Diao, X. 2005. Advances in foxtail millet biotechnology and its future directions. *Journal of Hebei Agricultural Sciences, 9*(4), 61-68.

Doust, A. N., Kellogg, E. A., Devos, K. M., & Bennetzen, J. L. 2009. Foxtail millet: a sequence-driven grass model system. *Plant physiology, 149*(1), 137-141.

Ellsworth, P. Z., Feldman ,M. J., Baxter, I., & Cousins, A. B. 2020. A genetic link between leaf carbon isotope composition and whole-plant water use efficiency in the C4 grass Setaria. *The Plant Journal, 102*(6), 1234-1248.

Fang, X., Dong, K., Wang, X., Liu, T., He, J., Ren, R ,. Li, M. 2016. A high density genetic map and QTL for agronomic and yield traits in Foxtail millet [Setaria italica (L.) P. Beauv.]. *BMC genomics, 17*(1), 1-12.

Feldman, M. J., Ellsworth, P. Z., Fahlgren, N., Gehan, M. A., Cousins, A. B., & Baxter, I. 2018. Components of water use efficiency have unique genetic signatures in the model C4 grass Setaria. *Plant physiology, 178*(2), 699-715.

Feldman, M. J., Paul, R. E., Banan, D., Barrett, J. F., Sebastian, J., Yee, M.-C., Dinneny, J. R. 2017. Time dependent genetic analysis links field and controlled environment phenotypes in the model C4 grass Setaria. *PLoS genetics, 13*(6), e1006841.

Fuller, D. Q. 2006. A Millet Atlas: Some Identification Guidance. London: University College London.

Ghasemi,. A, Arfania,. A. 2021. The effect of drought stress and planting date on morphophysiological traits and yield in two varieties of millet. J. of Soil Management and Sustainable Production, Vol. 11(1). [In Persian].

Ghasemi,. A, Khaze,. M,. Fanai,. H. 2019. The effect of drought stress on Grain Yield and Yield Components of Foxtail Millet (Setaria italica). Journal of Environmental Stresses in Crop Sciences by University of Birjand. 12 (2), 413-401. [In Persian].

Gholipour, Ghasem., Parmon, Ebadi., A. 2016. Components of different genotypes of grain of bread wheat . Crop Physiology Journal, 128-111: (31). [In Persian].

Heidari, M., Shobbar, Z.-S., Koobaz, P., & Heydari, M. J. 2016. Comparative analysis of rice leaves transcriptome under control and drought stress conditions using EST data. *Crop Biotechnology, 6*(14), 1-15.

Hu, H., Mauro-Herrera, M., & Doust, A. N. 2018. Domestication and improvement in the model C4 grass, Setaria. *Frontiers in plant science, 9*, 719.

Hu, S.-P., Hua, Y., Zou, G.-H., Liu, H.-Y., Liu, G.-L., Mei, H.-W., Luo, L.-J. 2007. Relationship between coleoptile length and drought resistance and their QTL mapping in rice. *Rice Science, 14*(1), 13-20.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

Jung, H. J., Kim, M. K., & Kang, H. 2013. An ABA-regulated putative RNA-binding protein affects seed germination of Arabidopsis under ABA or abiotic stress conditions. *Journal of plant physiology*, *170*(2), 179-184.

Khahani, B., Tavakol, E., & Shariati, V. 2019. Genome-wide meta-analysis on yield and yield-related QTLs in barley (Hordeum vulgare L.). *Molecular breeding*, *39*(4), 56.

khorasani S ., Aalami, M. 2019. Millet: Forgotten grain-A valuable food for the future Journal of Food Science & Technology (2008-8787) 16, no. 95 .[In Persian].

Koh, H.-J., Kwon, S.-Y., & Thomson, M. 2015. Current technologies in plant molecular breeding. *A guide book of plant molecular breeding for researchers: Springer*.

Kour, D., Rana, K. L., Yadav, A. N., Sheikh, I., Kumar, V., Dhaliwal, H. S., & Saxena, A. K. 2020. Amelioration of drought stress in Foxtail millet (Setaria italica L.) by P-solubilizing drought-tolerant microbes with multifarious plant growth promoting attributes. *Environmental Sustainability*, *3*(1), 23-34.

Kuromori, T., Sugimoto, E., & Shinozaki, K. 2011. Arabidopsis mutants of AtABCG22, an ABC transporter gene, increase water transpiration and drought susceptibility. *The Plant Journal*, *67*(5), 885-894.

Langdale, J. A. 2011. C4 cycles: past, present, and future research on C4 photosynthesis. *The Plant Cell*, *23*(11), 3879-3892.

Lata, C., Gupta, S., & Prasad, M. 2013. Foxtail millet: a model crop for genetic and genomic studies in bioenergy grasses. *Critical reviews in biotechnology*, *33*(3), 328-343.

Lata, C., Jha, S., Dixit, V., Sreenivasulu, N., & Prasad, M. 2011. Differential antioxidative responses to dehydration-induced oxidative stress in core set of foxtail millet cultivars [Setaria italica (L.)]. *Protoplasma*, *248*(4), 817-828.

Lata, C., Sahu, P. P., & Prasad, M. 2010. Comparative transcriptome analysis of differentially expressed genes in foxtail millet (Setaria italica L.) during dehydration stress. *Biochemical and biophysical research communications*, *393*(4), 720-727.

Liu ,T., He, J., Dong, K., Wang, X., Wang, W., Yang, P., Yang, T. 2020a. QTL mapping of yield component traits on bin map generated from resequencing a RIL population of foxtail millet (Setaria italica). *BMC genomics*, *21*(1), 141.

Liu, X., Tang, S., Jia, G., Schnable, J. C., Su, H., Tang, C., Diao, X. 2016. The C-terminal motif of SiAGO1b is required for the regulation of growth, development and stress responses in foxtail millet (Setaria italica (L.) P. Beauv). *Journal of experimental botany*, *67*(11), 3237.

Mashayekhi, S, Khajoeinejad. GH, Mohammadinejad, Gh. 2016. Evaluation of Yield and Yield Components of Different Millet Genotypes under Two Irrigation Regimes. Iranian Journal of Field Crops Research. Vol. 14, No. 1, Spring. 2016, p. 120-132. [In Persian].

Mauro-Herrera, M., & Doust, A. N. 2016. Development and genetic control of plant architecture and biomass in the panicoid grass, Setaria. *PloS one*, *11*(3), e0151346.

Messmer, R., Fracheboud, Y., Bänziger, M., Vargas, M., Stamp, P., & Ribaut, J.-M. 2009. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theoretical and Applied Genetics*, *119*(5), 913-930.

Mirdar Mansuri, R., Shobbar, Z.-S., Babaeian Jelodar, N., Ghaffari, M., Mohammadi, S. M., & Daryani, P. 2020. Salt tolerance involved candidate genes in rice: an integrative meta-analysis approach. *BMC plant biology*, *20*(1), 1-14.

Monteros, M. 2006. Identification and confirmation of QTL conditioning drought tolerance in Nepalese soybean. Paper presented at the The 11th Biennial Conference on the Molecular and Cellular Biology of the Soybean, August 5-8, Lincoln, NE, 2006.

Muthamilarasan, M., Khan, Y., Jaishankar, J., Shweta, S., Lata, C., & Prasad, M . 2015. Integrative analysis and expression profiling of secondary cell wall genes in C4 biofuel model Setaria italica reveals targets for lignocellulose bioengineering. *Frontiers in plant science*, *6*, 965.

Nakashima, K., Tran, L. S. P., Van Nguyen, D ,.Fujita, M., Maruyama, K., Todaka, D., Yamaguchi-Shinozaki, K. 2007. Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice. *The Plant Journal*, *51*(4), 617-630.

Noorollahi, H,. Shariati, V. 2014. Meta-QTL analysis for grain related traits on chromosomal group 5 in wheat (*Triticum aestivum* L.). The First International and 13th National Genetics Congress.

Pinto, R. S., Reynolds, M. P., Mathews, K. L., McIntyre, C. L., Olivares-Villegas, J.-J., & Chapman, S. C. 2010. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics*, *121*(6), 1001-1021.

Qi, X ,.Xie, S., Liu, Y., Yi, F., & Yu, J. 2013. Genome-wide annotation of genes and noncoding RNAs of foxtail millet in response to simulated drought stress by deep sequencing. *Plant Molecular Biology*, *83*(4-5), 459-473.

Qie, L., Jia, G., Zhang, W., Schnable , J., Shang, Z., Li, W., Zhi, H. 2014. Mapping of quantitative trait locus (QTLs) that contribute to germination and early seedling drought tolerance in the interspecific cross Setaria italica× Setaria viridis. *PloS one*, *9*(7), e101868 .

Quraishi, U .M., Murat, F., Abrouk, M., Pont, C., Confolent, C., Oury, F. X., Delcour, J. A. 2011. Combined meta-genomics analyses unravel candidate genes for the grain dietary fiber content in bread wheat (Triticum aestivum L.). *Functional & integrative genomics*, *11*(1), 71-83.

Rai, A.N., Mandliya, T., Kulkarni, P., Rao, M. and Suprasanna, P., 2021. Evolution and Transcriptional Modulation of Lipoxygenase Genes Under Heat, Drought, and Combined Stress in Brassica rapa. *Plant Molecular Biology Reporter*, *39*, pp.60-71.

Sachdev, N., Goomer, S., & Singh, L. R. 2021. Foxtail millet: a potential crop to meet future demand scenario for alternative sustainable protein. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *101*(3), 831-842.

Sanchez, A., Subudhi, P., Rosenow, D., & Nguyen, H. 2002. Mapping QTLs associated with drought resistance in

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]

sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). *Plant Molecular Biology*, *48*(5), 713-726.

Sarshad, A., Talei, D., Torabi, M., Rafiei, F. and Nejatkhah, P., 2020. Effect of irrigation cut at different stages of growth on yield, yield components and grain quality of different cultivars of sorghum seeds.

Sebastian, J., Yee, M.-C., Viana, W. G., Rellán-Álvarez, R., Feldman, M., Priest, H. D., Baxter, I. 2016. Grasses suppress shoot-borne roots to conserve water during drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(31), 8861-8866.

Shi, W., Cheng, J., Wen, X., Wang, J., Shi, G., Yao, J., Hou, L., Sun, Q., Xiang, P., Yuan, X. and Dong, S., 2018. Transcriptomic studies reveal a key metabolic pathway contributing to a well-maintained photosynthetic system under drought stress in foxtail millet (Setaria italica L.). *PeerJ*, *6*, p.e4752.

Song, S.-Y., Chen, Y., Chen, J., Dai, X.-Y., & Zhang, W.-H. 2011. Physiological mechanisms underlying OsNAC5-dependent tolerance of rice plants to abiotic stress. *Planta*, *234*(2), 331-345.

Swamy, B. M., Vikram, P., Dixit, S., Ahmed, H., & Kumar, A. 2011. Meta-analysis of grain yield QTL identified during agricultural drought in grasses showed consensus. *BMC genomics*, *12*(1), 319.

Tang, S., Li, L., Wang, Y., Chen, Q., Zhang, W., Jia, G., Diao, X. 2017. Genotype-specific physiological and transcriptomic responses to drought stress in Setaria italica (an emerging model for Panicoideae grasses). *Scientific reports*, *7*(1), 1-15.

Upadhyaya, H., Sharma, S., Gowda, C., Reddy, V. G., & Singh, S. 2011. Developing proso millet (Panicum miliaceum L.) core collection using geographic and morpho-agronomic data. *Crop and Pasture Science*, *62*(5), 383-389.

Varshney, R. K., Shi, C., Thudi, M., Mariac, C., Wallace, J., Qi, P., Rathore, A. 2017. Pearl millet genome sequence provides a resource to improve agronomic traits in arid environments. *Nature biotechnology*, *35*(10), 969-976.

Venuprasad, R., Dalid, C., Del Valle, M., Zhao, D., Espiritu, M., Sta Cruz, M., Atlin, G. 2009. Identification and characterization of large-effect quantitative trait loci for grain yield under lowland drought stress in rice using bulk-segregant analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, *120*(1), 177-190.

Verkest, A., Abeel, T., Heyndrickx, K. S., Van Leene, J., Lanz, C., Van De Slijke, E., Van Breusegem, F. 2014. A generic tool for transcription factor target gene discovery in Arabidopsis cell suspension cultures based on tandem chromatin affinity purification. *Plant physiology*, *164*(3), 1122-1133.

Visscher, P. M., & Goddard, M. E. 2004. Prediction of the confidence interval of quantitative trait loci location. *Behavior genetics*, *34*(4), 477-482.

Wu, X.-L., & Hu, Z.-L. 2012. Meta-analysis of QTL mapping experiments *Quantitative Trait Loci (QTL)*. Pp.145-171.

XU, B.-q., GAO, X.-l., GAO, J.-f., Jing, L., Pu, Y., & FENG, B.-l. 2019. Transcriptome profiling using RNA-seq to provide insights into foxtail millet seedling tolerance to short-term water deficit stress induced by PEG-6000. *Journal of Integrative Agriculture*, *18*(11), 2457-2471.

Yi, F., Chen, J., & Yu, J. 2015. Global analysis of uncapped mRNA changes under drought stress and microRNA-dependent endonucleolytic cleavages in foxtail millet. *BMC plant biology*, *15*(1), 241.

Yu, T.-F., Zhao, W.-Y., Fu, J.-D., Liu, Y.-W., Chen, M., Zhou, Y.-B., Xi, Y.-J. 2018. Genome-wide analysis of CDPK family in foxtail millet and determination of SiCDPK24 functions in drought stress. *Frontiers in plant science*. *9*, p.651.

Zhang, J., Liu, T., Fu, J., Zhu, Y., Jia, J., Zheng, J., Wang, G. 2007. Construction and application of EST library from Setaria italica in response to dehydration stress. *Genomics*, *90*(1), 121-131.

Zhang, Q., Zhao, Y., Zhang, J., Li, X., Ma, F., Duan, M., Li, H. 2021. The Responses of the Lipoxygenase Gene Family to Salt and Drought Stress in Foxtail Millet (Setaria italica). *Life*, *11*(11), 1169.

Zheng, Y., Ding, Y., Sun, X., Xie, S ,.Wang, D., Liu, X., Zhou, D.-X. 2016. Histone deacetylase HDA9 negatively regulates salt and drought stress responsiveness in Arabidopsis. *Journal of experimental botany*, *67*(6), 1703-1713.

Zhu, X.-G., Long, S. P., & Ort, D. R. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current opinion in biotechnology*, *19*(2), 153-15.

[Downloaded from gebsj.ir on 2026-11-01]

[DOR: 20.1001.1.25885073.1401.11.1.5.2]