

مکان یابی ژن (های) کنترل کننده عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی با استفاده از نشانگرهای مولکولی

محمد سخنور^۱، سید ابوالقاسم محمدی^{۲*}، محمد مقدم واحد^۲، مظفر رostتایی^۳

تاریخ دریافت : 89/9/4 تاریخ پذیرش : 91/2/12

۱- فارغ التحصیل کارشناسی بیوتکنولوژی، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

۲- استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

۳- استادیار پژوهش، موسسه تحقیقات دیم کشور، مراغه

* مسئول مکاتبه E-mail: mohammadi@tabrizu.ac.ir

چکیده

تنش کمبود آب یکی از عوامل اصلی کاهش دهنده عملکرد گندم در اغلب نقاط جهان می‌باشد که تولید پایدار آن را چهار مشکل می‌کند. به منظور مکان یابی ژن (های) کنترل کننده عملکرد دانه و برخی از اجزای آن در گندم نان تحت شرایط دیم و آبیاری تکمیلی، 142 لاین اینترکیپ حاصل از تلاقي رقم متحمل به خشکی آذر ۲ و پرمحصول 87Zhong291 تحت شرایط دیم و آبیاری تکمیلی مورد ارزیابی قرار گرفت. صفات مورد مطالعه شامل عملکرد دانه، وزن هزار دانه و تعداد سنبلاچه در سنبله بود. چند شکلی والدین با استفاده از نشانگرهای SSR و ISSR بررسی و 24 نشانگر SSR و 16 نشانگر ISSR چند شکل برای تجزیه‌ها استفاده گردید. تجزیه پیوستگی برای انتساب این نشانگرها به نقشه قبلی جمعیت مشتمل بر 45 نشانگر SSR و AFLP انجام شد. نقشه حاصل دارای طول 1310 سانتی‌مترگان با متوسط فاصله بین دو نشانگر 19/55 سانتی‌مترگان بود. براساس مکان یابی فاصله‌ای مرکب، 10 و 18 QTL برای عملکرد دانه به ترتیب در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی مکان یابی گردید. تعداد QTL‌های شناسایی شده برای تعداد سنبلاچه در سنبله در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی به ترتیب پنج و نه QTL بود. همچنین چهار QTL در شرایط دیم و نه QTL تحت آبیاری تکمیلی برای وزن هزار دانه شناسایی شد. از QTL‌های مکان یابی شده برای وزن هزار دانه و عملکرد دانه به ترتیب دو و چهار QTL در هر دو شرایط پایدار و QTL‌های بزرگ اثر بودند. برای صفات مورد مطالعه، تعدادی از QTL‌ها مشترک بودند که ممکن است ناشی از پیوستگی ژنی یا اثر پلیوتروپی باشد. در گروه پیوستگی 2، یکی از QTL‌های مشترک شناسایی شده برای عملکرد دانه و تعداد سنبلاچه در سنبله در 18/26 (درصد)، و برای عملکرد دانه، تعداد سنبلاچه در سنبله و وزن هزار دانه (20/18 درصد) و همچنین QTL مشترک برای تعداد سنبلاچه در سنبله و وزن هزار دانه در گروه پیوستگی 3 (41/9 درصد) با تبیین بیش از 15 درصد از تغییرات فنوتیپی این صفات جزو QTL‌های بزرگ اثر بودند. برخی از نشانگرهای شناسایی شده دارای پیوستگی شدید با QTL‌ها بودند که می‌توانند برای غربال ژنوتیپ‌ها جهت گزینش لاین‌های متحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی: خشکی، گندم، مکان یابی فاصله‌ای مرکب، نشانگرهای مولکولی

Mapping of Gene(s) Controlling Grain Yield and its Components in Bread Wheat Under Rainfed and Supplementary Irrigation Conditions using Molecular Markers

M Sokhanvar¹, SA Mohammadi^{2*}, M Moghadam Vahed² and M Rostaei³

Received: 25 November 2010 Accepted: 5 May 2012

¹MSc. Student, Dept of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Iran

²Assoc Prof, Dept of Ecophysiology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Iran

³Prof, Dept of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Iran

*Corresponding author: E-mail: mohammadi@tabrizu.ac.ir

Abstract

Water deficit stress is one of the most important abiotic stress reducing wheat yield worldwide which affect its sustainable production. To map gene(s) controlling drought tolerance related traits in wheat, 142 recombinant inbred lines derived from a cross between Azar2 (drought tolerant) and 87zhong291 (high yielding) was evaluated under rainfed and supplementary irrigation conditions. The measured traits were grain yield, 1000 grain weight and number of spikelet per spike. Parental polymorphism was assessed using SSR and ISSR markers and 24 SSR marker and 16 ISSR polymorphic markers were used for analysis. Linkage analysis was performed to assign these markers to the population linkage map consisted of 45 SSR and AFLP markers. The linkage map span 1310 cM of wheat genome with 19.55 cM distance between two neighboring markers. Based on composite interval mapping, 10 and 18 QTLs were identified for grain yield, under rainfed and supplementary irrigation conditions, respectively. Under rainfed and supplementary irrigation, five and nine QTLs were mapped for number of spikelet per spike. For 1000 grain weight, four QTLs under rainfed condition and nine QTLs under supplementary irrigation were detected. Two and four QTLs detected for grain yield and 1000 grain weight, respectively, were stable under both conditions. For the studied traits, number of common QTLs were identified which could be due to gene linkage or pleiotropic gene effect. The common QTLs for grain yield and number of spikelet per spike (18.26%) as well as for grain yield, number spikelet per spike and 1000 grain weight on linkage group 2 and the common QTL for number spikelet per spike and 1000 grain weight on linkage group 3 with determining more 15% of these trait phenotypic variance were identified as major QTLs. Some of the markers were tightly linked to the QTLs which could be used for selection of drought tolerant lines.

Keywords: Composite interval mapping, Drought, Molecular markers, Wheat

دانه را کاهش می‌دهد. در بین اجزای عملکرد دانه، وزن دانه بیشترین تاثیر را بر عملکرد تحت شرایط خشک انتهایی دارد (آبه‌ی و گالاشی 1385؛ گونزالز و همکاران 2007). علاوه بر وزن دانه، بسیاری از اجزای عملکرد نیز متأثر از خشکی است. دامنه این تاثیر بستگی به مرحله‌ای از رشد دارد که کمبود آب در آن رخ می‌دهد (گونزالز و همکاران 2007). در گندم مانند سایر غلات، پرشدن دانه‌ها به فتوسنتز جاری و ذخیره کربوهیدرات‌ها در طی دوره پس از گردهافشانی و انتقال این کربوهیدرات‌ها از قسمت‌های رویشی گیاه بستگی دارد (داندا و همکاران 2004). خشکی ممکن است در طی مرحله گردهافشانی رخ دهد که اثر اصلی آن روی تعداد دانه خواهد بود (گونزالز و همکاران 2007).

عملکرد دانه صفتی با کنترل ژنتیکی پیچیده بوده و شدیداً تحت تاثیر شرایط محیطی می‌باشد. بنابراین، مکانیابی ژن(های) کنترل کننده از چالش‌های اصلی برنامه‌های بهنژادی گندم می‌باشد. ابداع و توسعه نشانگرهای مولکولی و تهیه نقشه‌های ژنتیکی در گندم، مکانیابی ژن(های) کنترل کننده صفات کمی را امکان‌پذیر و استفاده از آن‌ها را در برنامه‌های گزینش به کمک نشانگر¹ (MAS) فراهم کرده است (بابو و همکاران 2004، کولارد و همکاران 2005). در مطالعات مختلف QTL‌های متعددی برای عملکرد دانه گندم مکانیابی شده است که بطور غیر یکنواخت در کل ژنوم توزیع شده‌اند. بیشترین تعداد QTL روی کروموزوم‌های 3B و 2B شناسایی شدند (ژانگ و همکاران 2009). گوپتا و همکاران (2007) با استفاده از چهار 2A، 1A، 1D، 3B، 2B، 7A، 4A، 4D، 2D، 1D، 3B، 2B، 4A جمعیت، QTL‌هایی روی کروموزوم‌های از گزارش کردند. کومار و همکاران (2007) با استفاده از نشانگرهای SSR در 100 لاین اینبرد نوترکیب گندم حاصل از تلاقی ارقام PH132 و WL711، شش QTL روی کروموزوم‌های 1A، 2D، 2A و 4B مکانیابی کردند. ارزیابی این جمعیت در شش محیط نشان‌دهنده اثر مقابل QTL با محیط در چهار جایگاه بود. کردنیج و همکاران (2008) در جمعیت لاین اینبرد نوترکیب F₇

مقدمه

بیش از یک سوم جمعیت جهان، بیشتر از نصف کالری و پروتئین مورد نیاز روزانه خود را از فراورده‌های گندم تامین می‌کنند و گندم یک منبع ارزان انرژی به خصوص برای مردم جهان سوم محسوب می‌شود (حسان و خالیق 2008 و سامی و همکاران 2010). در ایران نیز گندم منبع اصلی انرژی و کالری دریافتی جمعیت را تشکیل می‌دهد و سطح زیر کشت و میزان تولید آن در کشور بر اساس آمار سال 1387-88 ترتیب 6647368 هکتار و 13484465 تن بود. این آمار نشان می‌دهد که 36/75 درصد سطح کشت گندم کشور مربوط به کشت آبی و 63/25 درصد آن مربوط به کشت دیم است.

خشکی شایع‌ترین تنفس محیطی است که در حدود 32 درصد از 99 میلیون هکتار گندم کشت شده در کشورهای در حال توسعه و حداقل 60 میلیون هکتار از گندمهای کشت شده در کشورهای توسعه یافته را تحت تاثیر قرار می‌دهد (راجارام 2000). مارزا و همکاران (2006) گزارش کردند که 55 درصد از مناطق زیر کشت گندم در کشورهای در حال توسعه از خشکی متأثر می‌شوند. تولید گندم بوسیله خشکی در مناطق تحت کشت در کشورهای توسعه یافته تا 70 درصد و در کشورهای توسعه یافته تا 50 درصد کاهش می‌یابد (کیریجوی و همکاران 2007). علی‌رغم تحقیقات متعدد، هنوز خشکی چالش بزرگی در تولید محصولات زراعی از جمله گندم می‌باشد که ناشی از غیرقابل پیش‌بینی بودن، شدت، زمان وقوع، طول دوره و واکنش‌های متقابل خشکی با سایر تنفس‌های غیرزیستی می‌باشد (دبیاب و همکاران 2008).

خشکی عامل مهمی در کاهش عملکرد دانه غلات به شمار می‌آید. تاثیر خشکی بر عملکرد دانه پیچیده است و از طریق تاثیر بر فرایندهایی مانند انتقال مواد، گامت زائی، جنین زائی و تکوین آندوسپرم و دانه قابل اعمال می‌شود (بارناباس و همکاران 2008). خشکی با دخالت در مسیرهای گوناگون فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در نهایت منجر به کاهش عملکرد گندم می‌شود. وقوع تنفس در هر مرحله‌ای از رشد گیاه به نحوی وزن و تعداد دانه (یعنی اجزای اصلی عملکرد دانه) و در نهایت عملکرد

¹ Marker assisted selection

شروع ساقه دهی مزرعه پوشانده شد و از بارش باران بر آن جلوگیری به عمل آمد و در نهایت در این آزمایش 320mm باران دریافت شد. صفات مورد اندازه‌گیری شامل عملکرد دانه، وزن هزار دانه و تعداد سنبلاچه در سنبله بود.

چند شکلی والدین با استفاده از 299 جفت آغازگر SSR و 9 آغازگر ISSR ارزیابی شد و در نهایت 24 جفت آغازگر SSR و پنج آغازگر ISSR چند شکل با الگوی نواری مناسب برای غربال افراد جمعیت استفاده شد. واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز در حجم 10 میکرومتر (سیمیت، 2005) با یک چرخه واسرتسته‌سازی اولیه در دمای 94 درجه سانتی‌گراد به مدت پنج دقیقه، 35 چرخه شامل واسرتسته‌سازی در دمای 94 درجه سانتی‌گراد به مدت یک دقیقه، اتصال آغازگر در دمای 66-46 درجه سانتی‌گراد به مدت یک دقیقه، بسط در دمای 72 درجه سانتی‌گراد به مدت دو دقیقه و در نهایت یک چرخه بسط نهایی در دمای 72 درجه سانتی‌گراد به مدت هفت دقیقه انجام شد. با توجه به اینکه دمای اتصال آغازگر در مرحله اتصال، برای هر آغازگر متفاوت است، بنابراین دمای این مرحله به صورت یک محدوده دمایی ذکر شد. محصولات تکثیری با استفاده از الکتروفورز ژل پلی‌آکریلامید چهار درصد در دستگاه ژل اسکن شرکت Corbett تفکیک گردید.

تجزیه پیوستگی برای انتساب 40 نشانگر (شامل 24 نشانگر SSR و 16 نشانگر ISSR) به نقشه قبلی جمعیت با 45 نشانگر SSR و AFLP پس از آزمون انحراف از نسبت‌های متدلی با در نظر گرفتن LOD برابر 3 و حداقل فاصله بین دو نشانگر مجاور برابر 50 سانتی‌متر گان توسط نرم افزار 20 Map QTQX Manager (میر و همکاران 2002) تهیه گردید. برای تبدیل فراوانی‌های نوترکیبی به فاصله ژنتیکی بر حسب سانتی‌مترگان از تابع مکانیابی کوسامبی (کوسامبی، 1944) استفاده شد. تجزیه QTL براساس روش مکان-یابی فاصله‌ای مرکب و با استفاده از نرم‌افزار 2.5 QTLCartographer (وانگ و همکاران 2005) بر اساس LOD برابر 3 انجام گردید.

حاصل از تلاقی رقم متحمل به خشکی Tabassi و رقم حساس Taifun، چهار QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 6D 4D 3B و 7B شناسایی کردند. در مطالعه‌ای برای وزن هزار دانه، QTL هایی روی کروموزوم‌های 1B 3B 2B 1A 5B و 7A در جمعیت‌های حاصل از ارقام متحمل و حساس به خشکی مکانیابی گردید (ژانگ و همکاران 2009). لی و همکاران (2007) با استفاده از جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب F₁₄ حاصل از تلاقی ارقام گندم Chuan35050 و Shanung483 نه QTL برای وزن هزار دانه شناسایی کردند که روی کروموزوم‌های 7D 5D 6A 3B و 1D قرار داشتند و 4/7 درصد تا 19/7 درصد واریانس فنوتیپی این صفت را تبیین می‌کردند. مانیکاولو و همکاران (2008) شش QTL روی کروموزوم‌های 2A 2B و 4D برای تعداد سنبلاچه در سنبله در 144 لاین اینبرد نوترکیب F₈ حاصل از تلاقی ارقام KT19-1 و Chinese Spring شناسایی کردند.

هدف این پژوهش مکانیابی QTL‌های مرتبط با عملکرد و اجزای آن در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی برای استفاده در برنامه‌های اصلاح گندم دیم بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده شامل 142 لاین اینبرد نوترکیب (F₉) گندم حاصل از تلاقی دو رقم آذر 2 و 87Zhong291 بود (روستایی 1388). آذر 2 رقمی زمستانه و مقاوم به خشکی است. 87Zhong291 با تیپ رشدی بینابین و منشاء کشور چین یکی از لاین‌های با پتانسیل بالا برای اقلیم معتدل دیم است.

ارزیابی‌های فنوتیپی در ایستگاه تحقیقات دیم کشور واقع در مراجعه طی سال زراعی 1386-87 در قالب طرح آلفا-لاتیس با سه تکرار در شرایط دیم و آبیاری تکمیلی انجام شد. کل بارندگی فصل زراعی 380 میلی‌متر بود که در آزمایش با آبیاری تکمیلی، 40 میلی‌متر آب در زمان کاشت و 30 میلی‌متر در زمان ظهور سنبله به مزرعه داده شد. کل مقدار آب مصرف شده در این آزمایش 450 میلی‌متر (آبیاری 70mm + باران mm (380) بود ولی در آزمایش تحت تنش خشکی از مرحله

چنین ارقامی علی‌رغم داشتن دانه‌های کوچک دارای تعداد سنبله و سنبلاچه بیشتری در واحد سطح هستند که این کاهش در اندازه دانه را جبران می‌کند. بنابراین، در گزینش ارقام با وزن هزار دانه بیشتر برای محیط‌های واجد تنش باید سایر ویژگی‌های سنبله نیز مد نظر قرار گیرد. با این وجود در مطالعات متعدد تغییرات وزن هزار دانه بعنوان معیاری برای ارزیابی پاسخ به تنش خشکی استفاده و کاهش آن تحت شرایط تنش گزارش شده است (کوباتا و همکاران 1992، کوچکی و همکاران 1385، مونیری 2007، گورمانی و همکاران 2007، احمدی و بائیان 2008، نوری قنبلانی و همکاران 2009).

میانگین تعداد سنبلاچه در سنبله در آبیاری تکمیلی برابر 15/32 با دامنه 13/13-17/69 و مقدار این صفت در ارقام آذر 2 و 87Zhong291 به ترتیب برابر با 13/44 و 15/69 بود. در شرایط دیم میانگین صفت 13/22 و دامنه آن 14/88-9/06 برآورد شد. هر چند که تعداد سنبلاچه در سنبله رقم آذر 2 تغییر نکرد ولی تنش سبب کاهش مقدار این صفت در رقم 87Zhong291 (14/63) گردید. تیواری و راوات (1993)، ائورت و هونزایر (1999) و محسین و همکاران (2009) رابطه مثبت و معنی‌دار بین عملکرد دانه و تعداد سنبلاچه در سنبله گندم گزارش کردند. با توجه به همبستگی بالای این صفت با عملکرد دانه، گزینش ارقامی با تعداد سنبلاچه در سنبله بیشتر می‌تواند در افزایش عملکرد گندم موثر باشد.

تجزیه پیوستگی

براساس تجزیه پیوستگی، نشانگرها به هشت گروه پیوستگی منتب شدند. بطوريکه نقشه حاصل با 28 نشانگر SSR 27 نشانگر AFLP و 13 نشانگر ISSR 1310 سانتی‌مورگان از ژنوم گندم را با فاصله دو نشانگر مجاور برابر 19/55 سانتی‌مورگان پوشش داد.

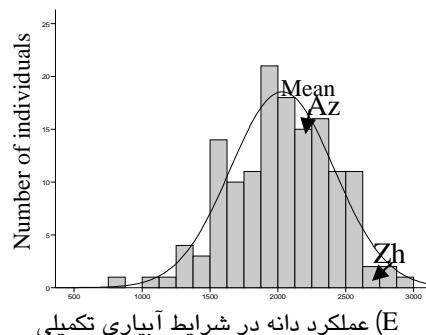
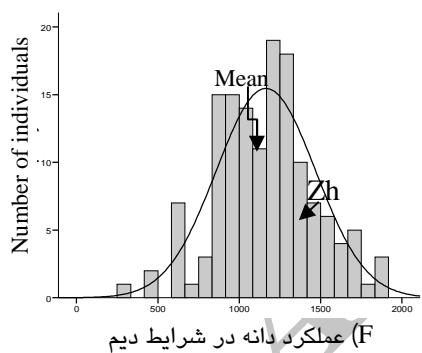
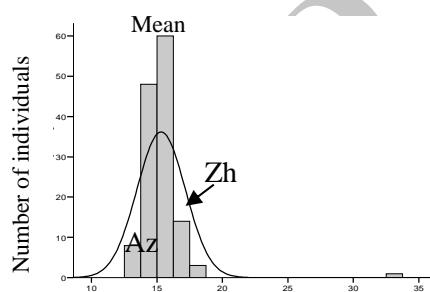
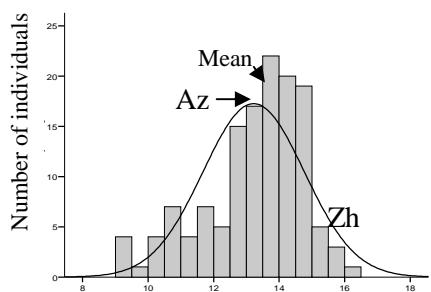
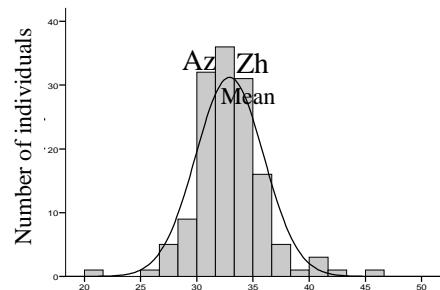
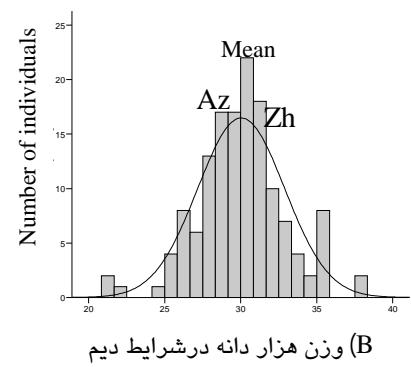
گروه پیوستگی 1، 2، 3، 4، 5، 6، 7 و 8 به ترتیب دارای 3، 17، 8، 23، 8 و 4 نشانگر بودند.

نتایج و بحث

توزیع فنوتیپی صفات

شکل 1 توزیع فنوتیپی صفات مورد مطالعه را نشان می‌دهد. در شرایط دیم، میانگین عملکرد دانه 785/73-2721/44 با دامنه 1163/60 کیلوگرم در هکتار بود و آذر 2 عملکرد دانه بیشتری 87Zhong291 (1470/80) کیلوگرم در هکتار (نسبت به 1463/96) کیلوگرم در هکتار) تولید کرد. در شرایط آبیاری تکمیلی، لاین‌ها عملکردی در محدوده 289/83-1910/43 با میانگین 00/00 کیلوگرم در هکتار تولید کردند. والدین آذر 2 و 87Zhong291 به ترتیب عملکرد دانه برابر با 2223/90 و 2741/88 کیلوگرم در هکتار داشتند. وجود لاین‌هایی با عملکرد بیشتر از والد برتر در هر دو شرایط نشان دهنده تفکیک مت加وز برای عملکرد دانه در جمعیت مورد مطالعه است که می‌توانند بعنوان ژنوتیپ‌های برتر مورد استفاده قرار گیرند. عملکرد دانه بازتابی از توانمندی گیاه در فعالیت‌های رویشی و زایشی است. لاین‌هایی که توانایی پر کردن بیشتر دانه و در نتیجه عملکرد دانه مناسبی دارند در واکنش‌های خود با محیط موفق‌تر عمل می‌کنند و توانایی بیشتر در تحمل تنش‌های محیطی از خود نشان دادند. بررسی‌ها نشان می‌دهد که گزینش برای اجزای عملکرد دانه در نسل‌های در حال تفرق موفق‌تر از گزینش مستقیم برای عملکرد می‌باشد، بنابراین عملکرد دانه بالا ارقام در شرایط تنش خشکی و گرما ناشی از توانایی حفظ پتانسیل اجزای عملکرد در حد ایده‌آل تحت تنش می‌باشد (کواری و همکاران 2006).

میانگین وزن هزار دانه افراد جمعیت در شرایط آبیاری تکمیلی و دیم به ترتیب برابر با 32/22 و 30/03 گرم بود. در شرایط آبیاری تکمیلی و دیم، آذر 2 (به ترتیب 31/66 و 28/29 گرم) وزن هزار دانه پایین‌تری نسبت به 87Zhong291 (به ترتیب 34/41 و 31/05 گرم) داشت. در هردو شرایط آزمایش، تفکیک مت加وز برای وزن هزار دانه مشاهده گردید. اگرچه وزن هزار دانه دارای وراثت پذیری بالا است ولی تحت تاثیر اجزای دیگر از قبیل تعداد و اندازه سنبله می‌باشد (ژانگ و همکاران 2009). در ارقام متحمل به خشکی مانند آذر 2 گزینش تنها بر اساس وزن هزار دانه کارآ نیست،



شکل ۱- توزیع فنتیپی صفات در جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم، (A) وزن هزار دانه در شرایط آبیاری (B) وزن هزار دانه در شرایط دیم (C) تعداد سنبلاچه در سنبله در شرایط آبیاری تکمیلی (D) تعداد سنبلاچه در سنبله در شرایط دیم (E) عملکرد دانه در شرایط دیم (F) عملکرد دانه در شرایط آبیاری تکمیلی (Az: آذر 2, Zhong291: چونگ 291, Mean: میانگین کل جمعیت)

درصد از واریانس فنتیپی عملکرد دانه را تبیین کردند. QTL واقع بین نشانگرهای PacMaca5-Xwms95 در گروه پیوستگی 2 با $R^2 = 0.26$ بیشترین اثر را داشت. اثر افزایشی منفی این QTL نشان دهنده توارث ال مطلوب در این مکان از والد 87Zhong291 به نتایج

تجزیه QTL

عملکرد دانه

تحت شرایط دیم، برای عملکرد دانه 3, 5, 2 و 1 QTL به ترتیب در گروههای پیوستگی 4, 2, 3 و 5 مکانیابی گردید. این ده QTL در مجموع 27/74

عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 2A، 3B، 6A و 2D شناسایی کردند. کردنیج و همکاران (2008) در 118 لاین اینبرد نوترکیب F₇ حاصل از تلاقی رقم متحمل به خشکی Tabassi و رقم حساس به خشکی Taifun، چهار QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 3B، 4D و 6D و 7B مکانیابی کردند.

وزن هزار دانه

برای وزن هزار دانه در شرایط دیم، چهار QTL با تبیین فنتوپی 58/65 در گروه‌های پیوستگی 2 و 3 مکانیابی گردید. اثرهای افزایشی مثبت هر چهار QTL بیانگر توارث اللهای مطلوب در این جایگاه‌ها از والد آذر 2 به نتاج است (جدول 1).

در شرایط آبیاری تکمیلی برای وزن هزار دانه، شش QTL در گروه پیوستگی 2، یک QTL در گروه پیوستگی 3 و دو QTL در گروه پیوستگی 4 مکانیابی شد. از 9 QTL شناسایی شده، به ترتیب 6 QTL و 3 QTL اثر افزایشی مثبت و منفی داشتند (جدول 1). برای این صفت در شرایط آبیاری تکمیلی دو QTL بزرگ اثر بین نشانگرهای Xwmc14_2-ISSR27_3 و PacMatcc2-Xwmc44_1 به ترتیب با درصد تبیین واریانس محیطی 41/9 و 43/64 در گروه‌های پیوستگی 3 و 4 مکانیابی شد. هر دو QTL اثر افزایشی مثبت و مقادیر نزدیک به هم داشتند (جدول 2). بنابراین، والد آذر 2 در این جایگاه‌ها از ارزش بالاتری برخوردار بود و سهم بیشتری در انتقال اللهای مطلوب به نتاج داشت. وزن هزار دانه از جمله اجزای عملمرد دانه با وارثت پذیری بالا است. با توجه به اینکه رقم آذر 2 دارای تعداد سنبلاچه بیشتر می‌باشد که جبران کوچک بودن اندازه دانه را می‌کند و رقمی متحمل به تنفس خشکی می‌باشد، می‌توان از آن برای انتقال اللهای افزاینده وزن هزار دانه جهت تولید ارقام متحمل به تنفس خشکی استفاده کرد.

در گندم نان، بیشترین QTL‌های گزارش شده برای وزن هزار دانه روی کروموزوم 3B مکانیابی گردیده است. علاوه براین، نقش کروموزوم‌های 1D،

بود. شش QTL دارای اثر افزایشی منفی بودند. ولی اثر افزایشی مثبت چهار QTL، انتقال اللهای مطلوب در جایگاه‌ها را از والد آذر 2 به نتاج نشان می‌دهد (جدول 1). عملکرد دانه بالای 87Zhong291 در مقایسه با آذر 2 احتمالاً ناشی از داشتن اللهای مطلوب بیشتر است.

در شرایط آبیاری تکمیلی برای عملکرد دانه، 18 QTL مکانیابی شد که ۱، ۴، ۶، ۲، ۵ و ۸ توزیع شدند. این QTL‌ها در مجموع 60/06 درصد از واریانس فنتوپی را تبیین کردند. بیشترین تبیین واریانس فنتوپی برای این صفت مربوط به QTL واقع در بین نشانگرهای ISSR25_2-CFA2257 با 40/46 درصد بود (جدول 2). با توجه به اثر افزایشی QTL بزرگ اثر، الل والد 87Zhong291 در این جایگاه باعث افزایش بیشتر عملکرد دانه در مقایسه با ال انتقال یافته از والد آذر 2 شد. نظر به تبیین درصد بالایی از واریانس محیطی توسط این QTL‌ها در جمعیت می‌توان نتیجه گرفت که گزینش برای این صفت در شرایط آبیاری تکمیلی می‌تواند موثر باشد.

در گندم برای عملکرد دانه، QTL‌های متعددی با توزیع غیر یکنواخت در ژنوم توزیع گزارش شده است که بیشترین تعداد آن‌ها به ترتیب روی کروموزوم‌های 4A، 3B و 2B مکانیابی شده‌اند (ژانگ و همکاران 2009). گوپتا و همکاران (2007) برای عملکرد دانه، هشت QTL روی کروموزوم‌های 1D، 2D، 3B، 4A و 7A گزارش کردند. کومار و همکاران (2007) با ارزیابی جمعیت مشکل از 100 لاین اینبرد نوترکیب حاصل از تلاقی ارقام PH132 و WL711 در شش محيط، QTL‌هایی را روی کروموزوم‌های 1A، 2A، 2D، 4B و 2D شناسایی کردند. برای چهار QTL مکانیابی شده، اثر متقابل QTL و محیط مشاهده شد. لی و همکاران (2007) از 149 نشانگر و 33 SSR نشانگر ISSR برای غربال 131 لاین اینبرد نوترکیب F₁₄ حاصل از تلاقی ارقام گندم Chuan35050 و Shanung483 استفاده کردند و پنج QTL برای

نوترکیب حاصل از تلاقی ارقام PH132 و WL711 مکانیابی کردند. گوپتا و همکاران (2007) با استفاده از لاینهای اینبرد نوثرکیب حاصل از تلاقی ارقام Rye, Chinese Spring و Selection111 برای وزن دانه، سه QTL روی کروموزوم‌های 2B, 1A و 7A گزارش نمودند. زانتی و همکاران (2001) هشت QTL برای وزن هزار دانه، روی 11 کروموزوم گندم شناسایی کردند. از این QTL‌ها، یک QTL در کروموزوم 2A و دو QTL روی کروموزوم 4A بزرگ اثر بودند.

2D و 6B نیز در کنترل وزن هزار دانه مهم گزارش شده است. پاتیل و همکاران (2008) برای وزن هزار دانه، یک QTL بین نشانگرهای Xgwm71.2–Xubc835.4 در کروموزوم 2A در دو شرایط محیطی متفاوت مکانیابی کردند که نسبت بالایی از واریانس صفت را تبیین کرد. این QTL از والد بومی Bhalegaon 4 به نتاج منتقل شده بود. ژانگ و همکاران (2009) دو QTL برای وزن هزار دانه روی کروموزوم‌های 2B و 2D در جمعیت لاینهای اینبرد

جدول ۱- جایگاه، گروه پیوستگی، اثر افزایشی و درصد تبیین واریانس فتوتیپی QTL‌های مرتبط با عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان تحت شرایط دیم

QTL	اثر (درصد)	اثر افزایشی	LOD	گروه پیوستگی	فاصله از نشانگر سمت چپ (cM)	نشانگرهای مجاور	صفت
0/43	0/022	3/83	2	39/8	ISSR5_2-Xgwm389		
0/46	-0/73	3/85	2	3/2	Xgwm389-PactMacc1		
0/91	-0/87	3/00	2	33/2	PactMacc1-CFA18		
0/37	-0/76	5/17	2	3/8	BARc113-PactMacg5		
18/26	-0/83	3/26	2	3/9	PacMaca5-Xwms95	عملکرد دانه	
0/70	0/091	4/73	3	1/8	Xgwm666-ISSR25_2		
2/91	-0/15	4/19	3	8/7	ISSR25_2-CFA2257		
0/86	0/028	3/23	4	0/0	0-PactMgaa2		
0/20	-0/16	3/07	4	43/3	PactMag2-276		
0/65	0/013	4/67	5	4/0	Xwmc24-Xwmc44_2		
18/75	1/42	3/24	2	6/8	ISSR27_2-Barc113		
5/76	1/79	5/59	2	15/8	Barc113- PactMaca5	وزن هزار	
8/35	3/11	6/20	2	1/9	PactMaca5-Xwms95	دانه	
25/79	3/71	10/00	3	10/00	Xwmc14_2- ISSR27_3		
0/08	0/05	3/55	2	27/8	ISSR5_2-Xgwm389		
3/10	0/34	3/70	2	11/8	ISSR5_2-Xgwm389	تعداد	
10/38	0/57	4/53	2	3/8	ISSR27_2-BARC113	سنبلچه در	
20/18	1/93	6/11	2	18/8	BARC113-PactMaca5	سنبله	
0/013	-0/02	5/93	4	5/3	PactMacg2-276		

جدول 2- جایگاه، گروه پیوستگی، اثر افزایشی و درصد تبیین واریانس فتوتیپی QTL‌های مرتبط با عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان در شرایط آبیاری تکمیلی

QTL	اثر (درصد)	اثر افزایشی	LOD	گروه پیوستگی	فاصله از نشانگر سمت چپ (cM)	نشانگرهای مجاور	صفت
1/53	0/04	3/15	8	3/3	CFA2185-PaccMagc4		
0/22	0/01	6/54	5	1/3	Xwmc44_2-PactMaca3		
0/19	-1/06	5/06	4	صفر	0-PactMgaa2		
0/48	-0/02	3/72	4	41/3	PactMacg2-276		
0/34	0/07	4/27	4	17/9	PactMacc2-Xwmc44_1		
0/27	-0/04	4/11	4	1/6	Xwmc47_1-ISSR27_4		
0/10	0/01	3/08	4	9/2	Xgwm160-PactMaca1		
0/25	-0/01	4/47	4	29/6	PactMacg1-Xwms144		
1/90	0/14	3/04	3	11/8	ISSR27_3-Xgwm666		
0/29	0/06	5/70	3	1/8	Xgwm666-ISSR25_2		
40/46	-0/49	4/62	3	1/7	ISSR25_2-CFA2257		
2/71	-0/18	5/60	3	1/9	CFA2257- PacgMccg		
4/56	-0/12	4/26	3	21/9	CFA2257- PacgMccg		
0/10	0/03	5/43	3	31/6	PactMact1-Xwmc388	عملکرد دانه	
0/10	0/01	6/12	2	39/8	ISSR5_2-Xgwm389		
0/62	0/03	5/01	2	33/2	PactMacc1-CFA18		
0/64	0/03	4/48	2	3/8	Barc113-PactMaca5		
5/43	0/03	3/16	2	3/9	PactMaca5-Xwms95		
3/66	0/64	3/29	2	37/8	ISSR5_2-Xgwm389		
0/32	-0/46	3/35	2	3/1	PacctMgc-CFA2114		
0/94	0/32	3/49	2	3/8	ISSR27_2-Barc113		
0/95	0/31	3/58	2	21/8	ISSR27_2-Barc113		
4/82	-1/80	4/42	2	1/8	BARC113-PactMaca5		
0/16	0/32	3/46	2	1/4	ISSR11_1-Xgwm276		
41/91	5/42	7/32	3	10	Xwmc14_2-ISSR27_3	وزن هزار دانه	
43/64	5/57	4/21	4	10	PacMatcc2-Xwmc44_1		
2	-0/62	3/01	4	3/2	Xgwm160-PactMaca1		
0/47	0/18	36/2	2	1/8	Barc113-PactMaca5		
12/80	-2/42	36/6	2	4/9	PactMaca5-Xwms95		
0/95	-0/54	37	3	2	Xwmc14_2-ISSR27_3		
0/31	-0/50	37/16	3	23/8	ISSR27_3-Xgwm666		
0/40	-0/36	36/43	3	5/9	CFA2257-PacgMccg		
0/08	-0/19	36	4	1/7	Xwmc44_1-PagMcac6	تعداد	
0/25	-0/24	37	4	17/1	PaggMcac1-Xwmc47_1	سنبلچه در	
0/03	-0/06	36/97	4	1/3	Xwmc47_2-PaggMcac3	سنبله	
1/56	-0/26	36/95	8	2	54-PatMcta		

کردند. لی و همکاران (2007) پنج QTL برای تعداد سنبلاچه در سنبله روی کروموزوم‌های 5D، 6B، 7A و 2A هشت QTL برای تعداد سنبلاچه‌های عقیم در سنبله، در کروموزوم‌های 1A، 4A، 6B و 7A و 7D و یک QTL برای تعداد کل سنبلاچه در سنبله، روی کروموزوم 5D شناسایی کردند. QTL‌های شناسایی شده در مجموع 27/63 تا 67/33 درصد از واریانس فنتیپی صفات را تبیین کردند. دیاب و همکاران (2007) 19 QTL برای تعداد سنبلاچه در سنبله در 14 کروموزوم گندم نان مکان‌یابی نمودند.

QTL‌های مشترک

در این بررسی، در مجموع 57 QTL مرتبط با صفات مورد مطالعه شناسایی گردید که جایگاه کروموزومی برعی از این QTL‌ها مشترک بود. بدین ترتیب که در گروه‌های پیوستگی 2، 3 و 4 های QTL مشترک برای تعداد سنبلاچه در سنبله و وزن هزار دانه، در گروه پیوستگی 2 برای عملکرد دانه و تعداد سنبلاچه در سنبله و نهایتاً برای صفات عملکرد دانه، تعداد سنبلاچه در سنبله و وزن هزار دانه QTL‌های مشترک در گروه‌های پیوستگی 2 و 4 شناسایی شدند(جدول 3).

تعداد سنبلاچه در سنبله

برای تعداد سنبلاچه در سنبله در شرایط دیم، پنج QTL در گروه‌های پیوستگی 2 و 4 شناسایی گردید. QTL مکان‌یابی شده در گروه پیوستگی 4 دارای اثر افزایشی منفی بود که نشان می‌دهد افراد مشابه با والد 87Zhong291 در این جایگاه دارای ارزش بالاتر بودند. QTL‌های گروه‌های پیوستگی 2 اثر افزایشی مثبت داشتند. بنابراین افراد دارنده ال و ال آذر 2 در این مکان، تعداد سنبلاچه در سنبله بیشتری را دارا بودند. این QTL‌ها در مجموع 33/75 درصد واریانس فنتیپی را تبیین کردند (جدول 1). برای تعداد سنبلاچه در سنبله در شرایط آبیاری تکمیلی، 9 QTL در گروه‌های پیوستگی دو، سه، چهار و هشت شناسایی شدند و کلیه QTL‌ها به غیر از یک مورد دارای اثرهای افزایشی منفی بودند که نشان می‌دهد والد 87Zhong291 دارای ال مطلوب در این جایگاه‌ها است. این QTL‌ها در مجموع 16/85 درصد از اثرات واریانس فنتیپی صفت را تبیین کردند. QTL موجود در بین نشانگرهای PactMaca5-Xwms95 در گروه پیوستگی 2 با مقدار R^2 برابر 12/8، بیشترین اثر را در بین بقیه داشت (جدول 2). این QTL بزرگ، اثر افزایشی منفی نشان داد. اثر افزایشی منفی حاکی از آن است که والد 87Zhong291 در انتقال ال‌های افزاینده تعداد سنبلاچه در سنبله نقش بیشتری داشته است.

مانیکاولو و همکاران (2008) در یک جمعیت متشکل از 144 لاین اینبرد نوترکیب F_8 با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره شش QTL روی کروموزوم‌های 2B و 4D برای سنبلاچه در سنبله شناسایی

جدول 3- مکان کروموزومی، فاصله از نشانگر سمت چپ (cM) و درصد تبیین واریانس فنوتیپی QTL‌های مشترک برای صفات مورد مطالعه

) QTL	اثر درصد	فاصله از نشانگر سمت چپ (cM)	گروه پیوستگی	نشانگرهای مجاور	صفت
2/6	4/9	2	PactMaca5-Xwms95		
18/26	3/9				تعداد سنبلاچه در سنبله
0/31	23	3	ISSR27_3-Xgwm666		عملکرد دانه
1/90	18				وزن هزار دانه
3/8	3/2	4	Xgwm160-PactMaca1		عملکرد دانه
0/1	9/2				
3/1	11/8	2	ISSR5_2-Xgwm389		
0/43	40				تعداد سنبلاچه در سنبله
3/6	38/8				عملکرد دانه
0/013	5/3	4	PactMacg2-276		وزن هزار دانه
0/2	15/3				
4/9	43/3				
20/18	2	2	Barc113-PactMaca5		
0/37	1/8				
4/8	3/8				
10/38	3/8	2	ISSR27_2-BARC113		
0/9	3/8				
0/95	2	3	Xwmc14_2-ISSR27_3		تعداد سنبلاچه در سنبله
41/9	10				وزن هزار دانه
0/03	1/3	4	Xwmc47_2-PaggMcac3		
5/2	34/3				

87Zhong291 می باشد. جایگاه مشترک برحی از QTL‌های مکان یابی شده بیانگر پیوستگی ژنی یا اثر پلیوتروپیک است، در نتجه در گزینش براساس صفات مورد بررسی باید جهت همبستگر آنها مد نظر قرار گیرد.

سپاسگزاری

از قطب علمی اصلاح مولکولی غلات دانشگاه تبریز برای تامین اعتبار پژوهه و موسسه تحقيقات دیم کشور جهت ارزیابی های مزرعه ای سپاسگزاری می شود.

نتیجه گیری

در مجموع در جایگاه های شناسایی شده تحت آبیاری تكميلي بيشتر الاهای مطلوب از والد 87Zhong291 و در شرایط دیم از والد آذر2 به نتاج منتقل شده بود. اغلب QTL‌های مکان یابی شده برای تعداد سنبلاچه در سنبله و کلیه QTL‌های وزن هزار دانه در شرایط دیم اثرهای افزایشی مثبت داشتند که نشان دهنده نقش آذر2 به عنوان یک رقم متحمل به خشکی است. بر عکس اثر افزایشی اغلب QTL‌ها عملکرد دانه تحت این شرایط نشانگر وجود الاهای مناسب در والد

منابع مورد استفاده

ابهری ع و گالشی س، 1385. اثر تنفس خشکی انتهايی بر بنيه بذر ژنوتیپ‌های گندم نان. مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی. جلد چهاردهم، شماره 3، صفحات 40-53.

بی نام، 1388. آمارنامه وزارت جهاد کشاورزی (نتایج طرح آمارگیری نمونه‌های گندم و جو سال زراعی). معاونت امور برنامه ریزی، اقتصادی و بین المللی دفتر آمار و فناوری اطلاعات وزارت جهاد کشاورزی.

روستایی م، 1387-1388. مطالعه ژنتیکی تحمل به تنفس خشکی در گندم بر اساس خصوصیات مورفوفیزیولوژیک و نشانگرهای مولکولی. دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات.

کوچکی ار، یزدان سپاس ۱ و نیکخواه حر، 1385. اثر تنفس خشکی آخر فصل روی عملکرد دانه و برخی صفات مورفوولوژیکی در ژنوتیپ‌های گندم. مجله علوم زراعی ایران، جلد هشتم، شماره 29، صفحات 14-1.

Ahmadi H and Baielan B, 2008. Heritability of drought tolerance in wheat. *J. Agric. Environ. Sci.* 3: 632-63.

Babu R, Nair SK, Prasanna BM and Gupta HS, 2004. Integrating marker-assisted selection in crop breeding – Prospects and challenges. *Curr. Sci.* 5: 607-619.

Barnabás B, Jäger K and Fehér A, 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* 31: 11-38.

Chandra D, Islam MA and Barma NCD, 2004. Variability and interrelationship of nine quantitative characters in F_5 bulks of five wheat crosses. *Pak. J. Biol. Sci.* 6: 1040-1045.

Collard BCY, Jahufer MZZ, Brouwer JB and Pang ECK, 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169-196.

CIMMYT, 2005. Laboratory protocols: CIMMYT Applied Molecular Genetics Laboratory. 3rd ed. CIMMYT. Mexico, D. F.

Dhanda SS, Sethi GS and Behi RK, 2004. Indicate of drought tolerance in wheat genotype at early stages of plant growth. *Agron. Crop Sci.* 190: 6-12.

Diab AA, Fahmy AH, Hassan OS, Nachit MM and Momtaz OA, 2007. Identification of chromosomal region and genetic contribution of gene controlling yield and other agronomic traits in durum wheat grown under different Egyptian environmental conditions. *World J. Agri. Sci.* 3: 401-422.

Ewert F and Honermeier B, 1999. Spikelet initiation of winter triticale and winter wheat in response to nitrogen fertilization. *Europ. J. Agron.* 11: 107-113.

Gonzales A, Martin I and Luise A, 2007. Response of barley genotypes to terminal soil moisture stress: Phenology, growth and yield. *Aust. J. Agri. Res.* 58: 29-37.

- Gupta PK, Balyan HS, Kulwal PL, Kumar N, Kumar A, Mir RR, Muhan A and Kumar J, 2007. QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat. *J. Zhejiang Univ. Sci. B* 8: 807-814.
- Gurmani RUR, Khan SJ, Saqib ZA, Khan R, Shakeel A and Ullah M, 2007. Genetic evaluation of some yield and yield related traits in wheat. *Pak. J. Agri. Sci.* 44: 6-11.
- Hassan SE and Khaliq I, 2008. Quantitative inheritance of some physiological traits for spring wheat under two different population densities. *Pak. J. Bot.* 40: 581-587.
- Kirigwi FM, Ginkelvan M and Brown-Guedina G, 2007. Marker associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Mol. Breed.* 20: 401-413.
- Kobata TJ, Palta A and Saide MB, 1992. Rate of development of post-anthesis water deficit and grain filling of spring wheat. *Crop Sci.* 32: 1238-1242.
- Kordenaeij A, Nasrollah Nejad AA, Shojaeian AA and Lelley T, 2008. Mapping QTLs for yield and yield components under drought stress in bread wheat. In: Appels, R., Eastwood, R., Lagudah, E., Langridge, P., Mackay, M. and McIntyre, L (Eds.). The 11th International Wheat Genetics Symposium. Sydney University Press. Pp. 342-415.
- Kosambi DD, 1944. The estimation of map distances from recombination values. *Ann. Eugen.* 12: 172-175.
- Kumar A and Sharma SC, 2007. Genetics of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications* 1: 43–52.
- Li S, Jia J, Wei X, Zhang X, Li L, Chen H, Fan Y, Sun H, Zhao X, Lei T, Xu Y, Jiang F, Wang H, and Li Z, 2007. An intervarietal genetic map and QTL analysis for yield traits in wheat. *Mol. Breed.* 20: 167-178.
- Manickavelu A, Kawaura K, Imamura H, Mori M and Ogihara Y, 2008. Construction of SSR linkage map and QTL mapping for spike characters in common wheat RIL population. The 11th International Wheat Genetics Symposium Proceedings. Sydney University Press. Pp: 1-4.
- Marza V, Bai GH, Carver BF and Zhou WC, 2006. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840- Clark. *Theor. Appl. Genet.* 112: 688-698.
- Meer JM, Manly KF and Cudmore R, 2002. Map manager software for genetic mapping of mendelian markers and quantitative trait loci. Roswell park cancer institute.
- Mohsin T, Khan N and Nasir Naqvi F, 2009. Heritability, phenotypic correlation and path coefficient studies for some agronomic characters in synthetic elite lines of wheat. *J. Food Agric. Environ.* 7: 278-282.
- Munir M, Chowdhry MA and Malik TA, 2007. Correlation studies among yield and its components in bread wheat under drought conditions. *Int. J. Agri. Biol.* 2: 287-290.
- Nouri-Ganbalani A, Nouri-Ganbalani G and Hassanpanah D, 2009. Effects of drought stress condition on the yield and yield components of advanced wheat genotypes in Ardabil, Iran. *J. Food. Agri. Environ.* 7: 228-234.

- Patil RM, Oak MD, Tamhankar SA and Rao VS 2008. Mapping QTLs for quality characters in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. Durum). Mol. Breed. 21: 485-496.
- Quarrie SA, Pekic Quarrie S, Radosevic R, Rancic D, Kaminska A, Barnes JD, Leverington M, Ceoloni C and Dodig D, 2006. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: From the QTL to candidate genes. J. Exp. Bot. 26: 1-11.
- Rajaram S, 2000. International wheat breeding: Past and present achievements and future directions. Oregon State University Extension Service, Special Report 1017. Pp. 49-79.
- Sami UA, Khan AS, Raza A and Sadique S, 2010. Gene action analysis of yield and yield related traits in spring wheat (*Triticum aestivum*). Int. J. Agric. Biol. 12: 125-128.
- Simons KJ, Fellers JP, Trick HN, Zhang Z, Tai YS, Gill BS and Faris JD, 2006. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. Genetics 172: 547-555.
- Taba S, Van Ginkel M, Hoisington D and Poland D, 2004. Operations Manual. Wellhausen-Anderson Plant Genetic Resources Center, CIMMYT, El Batán, Mexico: Pp. 4-6.
- Wang S, Basten CJ and Zeng ZB, 2005. Windows QTL Cartographer 2.5 Raleigh Department of Statistics, North Carolina State University, USA.
- Zanetti S, Winzeler M, Feuillet C, Keller B and Messmer N, 2001. Genetic analysis of bread making quality in wheat and spelt. Plant Breed. 120: 13-9.
- Zhang LY, Liu DC, Guo XL, Yang WL, Sun JZ, Wang D and Zhang A, 2009. Distribution in genome of quantitative trait loci (QTL) for yield and yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 119: 43-52.