

نقشه یابی QTL های صفات مورفولوژیکی گندم

ولی اله محمدی^۱، محمدرضا قنادها^۲، عباسعلی زالی^۳، بهمن یزدی صمدی^۴ و پتربیک برن^۵
۱، ۲، ۳، ۴، استادیار و دانشیار و استادان دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، ۵، استاد دانشگاه ایالتی کلرادو آمریکا
تاریخ پذیرش مقاله ۸۳/۱/۲۶

خلاصه

نقشه‌یابی QTL علاوه بر اطلاعات بسیار مفیدی که در زمینه جایگاه و تعداد ژنهای کنترل کننده صفات کمی فراهم می‌کند، می‌تواند به‌نژادگران را در گزینش به کمک نشانگر یاری نماید. به منظور نقشه‌یابی QTL های کنترل کننده ارتفاع گیاه، طول پدانکل، طول خوشه و سطح برگ پرچم گندم، جمعیتی شامل ۱۴۴ لاین اینبرد نو ترکیب که از تلاقی واریته‌های کاز و ماتنا حاصل شده بودند در طی دو سال و دو مکان ارزیابی گردیدند. نقشه لینکاژی جمعیت با استفاده از ۱۶۶ نشانگر SSR و ۳ نشانگر AFLP ترسیم گردید که هجده گروه لینکاژی با شانزده کروموزوم گندم را پوشش می‌داد. بر اساس روش نقشه‌یابی بازه ای مرکب برای صفات ارتفاع، طول پدانکل، طول خوشه و سطح برگ به ترتیب ۳، ۲ و ۳ QTL شناسایی و مکان یابی گردیدند. سه QTL ارتفاع که روی کروموزومهای 2B، 4B و 4D قرار داشتند، در مدل برازش همزمان ۴۱٪ از واریانس فنوتیپی ارتفاع را توجیه می‌کردند. هر سه QTL ارتفاع و طول پدانکل در مکان ژنومی مشابهی شناسایی شدند که همبستگی بالای دو صفت را توجیه می‌نماید. این سه QTL در مدل برازش همزمان ۲۴/۱٪ از کل واریانس طول پدانکل را توجیه می‌کردند. QTL های طول خوشه بر روی کروموزومهای 2D و 6B مکان‌یابی شده و در مدل برازش همزمان ۱۶/۸٪ از واریانس فنوتیپی میانگین طول خوشه را توجیه می‌کردند. QTL های سطح برگ در مدل برازش همزمان ۹/۷٪ از واریانس فنوتیپی را توجیه کرده و بر روی کروموزومهای 1B، 5B و 2D قرار داشتند. برخی از QTL های شناسایی شده مانند QTL های سطح برگ برای اولین بار گزارش می‌شوند و برخی نیز نتایج تحقیقات قبلی را تایید می‌کند.

واژه‌های کلیدی: QTL، گندم، نقشه لینکاژی، AFLP، SSR، ارتفاع، طول پدانکل

مقدمه

یکی از عواملی که اصلاح گندم را محدود می‌نماید، عدم وجود اطلاعات کافی در مورد ژنهای کنترل کننده صفات کمی است (۲۹). بکارگیری نشانگرهای ملکولی در ترسیم نقشه‌های لینکاژی به میزان زیادی بر توانایی تجزیه‌های ژنتیکی در سالهای اخیر افزوده است. نشانگرهای میکروستلایت^۱ یا توالیهای ساده تکراری به دلیل پلی مورفیسم بالا، همباز بودن، مکان کروموزومی مشخص، قرار گرفتن در نواحی کد نشونده ژنوم،

سادگی و هزینه نسبتاً پایین کاربرد بسیار زیادی در تهیه نقشه‌های لینکاژی پیدا کرده‌اند (۶، ۷). تاکنون بیش از ۶۰۰ پرایمر میکروستلایت برای گندم طراحی و ساخته شده‌اند. نقشه‌یابی مکان‌های ژنی کمی^۲ (QTL) یکی از روشهایی است که در دهه اخیر برای مطالعه ژنتیکی صفات کمی توسعه یافته است. در این روش تفرق همزمان صفت کمی و نشانگرهای ملکولی بررسی میشود و در نهایت تعداد ژنها (عوامل مؤثر)، نوع عمل آنها و میزان اثر هر یک برآورده شده و مکان QTL ها روی

2 . quantitative trait loci

1 . microsatellite یا simple sequence repeat (SSR)

ژنوم شناسایی می‌گردد. از اینرو می‌توان از نتایج آن در گزینش به کمک نشانگر^۱ استفاده نمود. بعلاوه مطالعه اثر پلیوتروپی، اثر متقابل QTLها و نیز اثر QTL × محیط قابل بررسی است (۱۱)، (۱۶).

تجزیه تک عاملی^۲ (۲۳، ۲۷)، نقشه‌یابی بازه‌ای^۳ (۱۳، ۱۴) و نقشه‌یابی بازه‌ای مرکب^۴ (۱۰، ۳۳) روشهایی هستند که در نقشه‌یابی QTL جهت بررسی ارتباط نشانگر و صفت کمی معرفی شده که مورد اخیر کاملترین آنها به حساب می‌آید. در نقشه‌یابی بازه‌ای مرکب در بازه بین دو نشانگر^۵ اثر سایر نشانگرها به عنوان کوفاکتور یا نشانگر زمینه^۶ به صورت یک عبارت رگرسیونی وارد مدل می‌شود تا بخشی از واریانس صفت را که توسط QTLهای خارج از بازه مذکور توجیه می‌شود، حذف نماید (اثر زمینه ژنتیکی). در این روش QTLهای پیوسته قابل شناسایی هستند و برآورد اثرات QTLها و مکان آنها ناریب است. اطلاع دهی و بازدهی بیشتر، دقت، وضوح و توان آماری بالا از دیگر مزایای روش نقشه‌یابی بازه‌ای مرکب به شمار می‌روند (۱۶، ۳۳).

به دلایل مختلفی مانند وراثت پذیری پایین و عدم امکان گزینش تا زمان برداشت، بهنژادگران همواره به دنبال یافتن خصوصیتی بوده اند که علاوه بر وراثت پذیری بالا و همبستگی با عملکرد، گزینش آنها آسانتر باشد. ارتفاع گیاه صفتی است که در اصلاح گندم از اهمیت بسزایی برخوردار است. وارد کردن ژنهای پاکوتاهی^۷ از واریته ژاپنی Norin10 به واریته‌های تجاری در دهه ۱۹۶۰ باعث افزایش چشمگیری در عملکرد گندم گردید و به انقلاب سبز منتهی گردید. تاکنون ۲۰ ژن اصلی که در کاهش ارتفاع نقش دارند - ژنهای پاکوتاهی (Rht) - شناسایی شده‌اند (۱۸). در مراحل آخر رسیدن دانه، برگهای تحتانی عموماً خشک می‌شوند و ذخیره مواد غذایی در

ساقه نیز ناچیز است. لذا قسمت اعظم ماده خشک در دانه‌ها پس از تلقیح ساخته می‌شود و اصولاً عملکرد بالقوه گیاه بستگی به اندازه، مدت و میزان فعالیت فتوسنتزی اندامهایی دارد که پس از ظهور خوشه سبز باقی می‌مانند. این اندامها عبارتند از پدانکل، برگ پرچم و خود سنبله. مطالعات مختلف حاکی از آنست که به دلیل شرایط نوری بهتر و نزدیکی به دانه، برگ پرچم و پوشینه‌های سنبله مهمترین منابع تولید هیدرات‌های کربن در دوره پر شدن دانه می‌باشند (۵، ۱۷). همبستگی طول پدانکل نیز با عملکرد دانه توسط محققین گزارش شده است (۱، ۱۹). مطالعات مختلفی برای شناسایی QTLهای گندم انجام گرفته است. برنر و همکاران (۲۰۰۲) در سال ۲۰۰۲ پژوهش گسترده‌ای برای شناسایی QTLهای مربوط به صفات مورفولوژیکی، مقاومت به بیماریها و آفات، عملکرد و کیفیت در جمعیت ITMI^۸ انجام دادند. در این تحقیق ۲۱۰ QTL با LOD بالاتر از ۲ تشخیص داده شدند. نامبردگان برای ارتفاع، طول پدانکل و طول خوشه به ترتیب ۲۱، ۶ و ۱۰ مکان ژنی شناسایی نمودند. شاه و همکاران (۱۹۹۹) در نقشه‌یابی ژن‌های کنترل کننده صفات مهم زراعی گندم که روی کروموزوم 3A قرار دارند، چند QTL که ارتفاع گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دادند روی این کروموزوم گزارش کرده‌اند. کلر و همکاران (۱۹۹۹) در مطالعه‌ای که به منظور شناسایی مکان‌های ژنی کنترل کننده مقاومت به ورس در گندم انجام دادند، تعداد یازده QTL برای ارتفاع گیاه شناسایی نمودند. سوردیل و همکاران (۲۰۰۳) در سال ۲۰۰۳ در مطالعه مکان‌های ژنی صفات مهم زراعی گندم، چهار QTL کنترل کننده ارتفاع گیاه را مکان‌یابی نموده‌اند.

اما به دلیل پیچیدگی ژنوم گندم هگزاپلوئید، اثر متقابل QTL با محیط و وابستگی QTLها به ساختار ژنتیکی جمعیت، مطالعات بیشتری باید صورت گیرد تا بتوان با مقایسه نقشه‌های مختلف با قطعیت مکان QTLها را شناسایی نمود. اهداف مطالعه حاضر عبارت بودند از: (۱) مکان‌یابی QTLهای مهمترین صفات مورفولوژیکی گندم در یک جمعیت لاینهای اینبرد

- 1 . marker assisted selection
- 2 . single factor analysis
- 3 . interval mapping
- 4 . composite interval mapping (CIM)
- 5 . interval
- 6 . background
- 7 . dwarfing genes

برگ تنها در ARDEC80 اندازه‌گیری شدند. سطح برگ پرچم از طریق حاصلضرب طول و عرض برگ در عدد ۰/۷ محاسبه گردید (۴). در آزمایش دیگری نیز، لاینها در گلخانه کشت شده و سطح برگ آنها به همین روش بدست آمد (گلخانه ۸۱).

تجزیه‌های آماری

تجزیه واریانس داده‌های هر یک از محیطها به وسیله برنامه Proc GLM نرم افزار SAS انجام گرفت. اثر بلوک‌های ناقص و تکرارها تصادفی در نظر گرفته شدند. وراثت پذیری، همبستگی صفات با یکدیگر و همچنین همبستگی داده‌های محیطهای مختلف برای هر یک از صفات محاسبه گردیدند. توزیع فراوانی صفات در هر یک از محیطها ترسیم شده و نرمال بودن آنها به کمک Proc univariate برنامه SAS آزمون گردید. میانگین تصحیح شده صفات برای هر یک از لاینها محاسبه و برای تجزیه QTL بکار رفت.

ارزیابی نشانگرهای ملکولی

استخراج DNA از برگ گیاهان ۱۴ روزه و به روش تای و تنکسلی (۲۸) انجام شد. از مجموع ۳۰۷ پرایمر SSR که بر روی والدین آزمایش شدند، ۱۶۶ پرایمر چند شکلی نشان داده و برای ثبت ژنوتیپی افراد جمعیت بکار رفتند. پرایمرهای SSR از منابع مختلف $gwm(22)$ ، $gdm(21)$ و $wmc(8)$ تهیه شدند. واکنش زنجیره‌ای پلی مرارز^۴ در دستگاه ۹۶ چاهک MJ PTC-100 My Research و دماهایی که در منابع برای دمای اتصال^۵ هر یک از پرایمرها توصیه شده بودند، انجام گرفت. لاینهای مورد مطالعه برای سه نوار AFLP^۶ نیز که در والدین چند شکلی نشان داده بودند، ارزیابی شدند. کلیه مراحل برش، تکثیر اولیه و تکثیر نهایی نشانگرهای AFLP مطابق مقاله وس و همکاران (۱۹۹۶) صورت گرفت. بر اساس فاصله نوارهای^۷ والدین از شیوه‌های متفاوتی برای ارزیابی پرایمرها در جمعیت استفاده گردید. محصول PCR پرایمرهایی که در یک والد تولید نوار کرده و در والد دیگر هیچ نواری تولید نمی‌کردند (حاضر /

نوترکیب^۱) بررسی ارتباط QTL‌های صفات مختلف با یکدیگر و (۳) شناسایی نشانگرهای پیوسته با صفات مورفولوژیکی جهت استفاده در گزینش به کمک نشانگر.

مواد و روشها

مواد گیاهی

رقم کاز^۲ (Jupatco F73 / Blue Jay // Urest T81) که در مرکز بین‌المللی سیمیت مکزیک آزاد شده بود با لاین مانتنا^۳ (PI372129 / 2*Pondera) که در ایالات مانتنای آمریکا ایجاد شده بود، تلاقی داده شدند و تانسل F₆ به روش نتاج تک بذر و سپس به صورت بالک پیش رفتند. تعداد ۱۴۴ لاین نوترکیب که بذر کافی تولید کرده بودند برای آزمایشات بعدی در نظر گرفته شدند. دلیل انتخاب کاز و مانتنا به عنوان والد، خصوصیات متفاوت آنها از نظر عملکرد، مقاومت به گرما و سایر صفاتی بود که در ارزیابیهای اولیه مشخص شده بود (پتريک برن: مکالمه شخصی).

ارزیابی فنوتیپی

آزمایشات مزرعه‌ای در دو ایستگاه تحقیقاتی دانشگاه ایالتی کلرادوی آمریکا بنامهای Akron و ARDEC در سالهای ۱۳۸۰ و ۱۳۸۱ انجام گردید. ۱۴۴ لاین به همراه والدین و یک رقم شاهد محلی بنام Butte86 در قالب طرح آلفالاتیس با دو تکرار کشت شدند. هر تکرار ۱۰ بلوک و هر بلوک ۱۵ کرت را شامل می‌شد، هر کرت شامل چهار خط ۳/۵ متری به فاصله ۲۰ سانتیمتر بود. کوددهی و سمپاشی مطابق معمول منطقه اعمال گردید. به منظور قرار دادن لاینها تحت شرایط مختلف محیطی به ویژه تنش خشکی و گرما در آزمایشات ARDEC80 (آبیاری ۸۰) و ARDEC81 (آبیاری ۸۱) آبیاری کامل انجام شد، اما در Akron80 (دیم ۸۰) هیچگونه آبیاری صورت نگرفت و در ARDEC81 (خشکی ۸۱) تنها یک بار در زمان پرشدن دانه آبیاری انجام شد. ارتفاع گیاه و طول خوشه (منهای ریشک) در هر چهار محیط، طول پدانکل در آزمایشات سال ۸۱ و سطح

4. PCR

5. annealing

6. Amplified Fragment Length polymorphism

7. band

1. recombinant inbred lines

2. Kaus

3. Montana (یا MTRWA116)

گرفتن حداقل $LOD=2$ ، حداکثر فاصله ۶۰ سانتی مورگان و تابع هالدین (۹) استفاده گردید. یکی از لاینها به دلیل هتروزیگوسی بیش از حد مورد انتظار از داده‌های نقشه‌یابی کنار گذاشته شد و افراد هتروزیگوت به عنوان داده‌های گمشده در برنامه وارد شدند.

نقشه حاصله هجده گروه لینکژی را تشکیل می‌داد که شانزده کروموزوم گندم شامل 1A، 1B، 2A، 2B، 2D، 3D، 4B، 4D، 5A، 5B، 5D، 6B، 6D، 7A، 7B، 7D را پوشش می‌داد. یکی از گروه‌های لینکژی قابل انتساب به هیچ یک از کروموزومها نبود و برای کروموزوم 5A دو گروه لینکژی شناسایی شدند که فرض می‌شود در قسمت‌های مختلف کروموزوم قرار داشته باشند. پس از حذف مکان‌های ژنی کاملاً پیوسته (1 cM) و کنار گذاشتن کروموزوم 5D که با داشتن یک نشانگر فاقد بازه بود، نقشه‌ای شامل ۸۱ نشانگر به طول ژنومی $997/4\text{ cM}$ و متوسط تراکم $6/6\text{ cM}$ بدست آمد که برای تجزیه QTL مورد استفاده قرار گرفت.

تجزیه QTL

نقشه‌یابی QTL به وسیله برنامه PLABQTL (۳۰) و بر اساس نقشه‌یابی بازه ای مرکب انجام گرفت. کوفاکتورها از طریق دستور COV SELECT که رگرسیون گام به گام را به کار می‌برد انتخاب گردیدند. آستانه LOD برای شناسایی QTL ها برابر ۲ و حداقل فاصله پویش 2 cM در نظر گرفته شد. از آنجا که ممکن است QTL‌های فرعی ($LOD > 2$) و QTL‌های اصلی ($LOD > 3$) محیط‌های مختلف در نقطه یکسانی مکان‌یابی شوند، برنر و همکاران (۲۰۰۲) توصیه می‌کنند LOD های بیش از ۲ نیز در نظر گرفته شوند.

واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTL‌ها و نیز توسط مجموع QTL‌ها در یک مدل رگرسیون چندگانه توجیه می‌شود، محاسبه گردیدند. تجزیه QTL برای هر یک از صفات در هر یک از محیطها و نیز برای میانگین کلیه محیطها انجام

غایب) روی ژل آگارز ۱٪ قابل تفکیک بودند. هنگامیکه تفاوت اندازه نوارهای والدین بیش از ۱۵ جفت باز بود از ژل آگارز ۴٪ بسیار مرغوب^۱ SFRA (Amresco, Solon, OH, US) استفاده گردید. الکتروفورز ژل‌های آگارز در دستگاه افقی SunriseTM GibCo BRL 96 صورت گرفت. رنگ آمیزی ژلهای آگارز به وسیله اتیدیوم بروماید انجام می‌گرفت. زمانیکه نوارهای والدین بسیار بهم نزدیک بودند (کمتر از ۱۵ جفت باز) از ژل پلی اکریل امید وارشته ۶٪ (Bio Rad, Hercules, CA) و دستگاه Sequi Gen GT Sequencing Cell BioRad برای تفکیک آنها استفاده گردید. رنگ‌آمیزی این نوع ژلهای به وسیله نیترات نقره و مطابق پروتکل شرکت Promega, Madison (WI, USA) انجام شد.

چنانچه دو پرایمر دارای اتصال یکسان بوده و نوارهایی تولید می‌کردند که فاصله زیادی از هم داشتند، هر دو آنها به طور همزمان به مخلوط واکنش PCR اضافه شده و روی یک ژل تفکیک و نمرده‌دهی^۲ می‌شدند (واکنش چندگانه^۳) شرایط الکتروفورز برای ژلهای آگارز و پلی اکریل امید به ترتیب ۸۰ ولت و ۷۰ وات به مدت ۲/۵ ساعت بود. ژلهای آگارز پس از رنگ‌آمیزی در دستگاه مخصوص ثبت ژل^۴ قرار داده شده، تحت نور ماوراء بنفش و به کمک نرم‌افزار Alpha-imager تصویر برداری می‌شدند. تصویر ژل‌های پلی اکریل امید مستقیماً با استفاده از اسکنر در رایانه ذخیره می‌شد. کلیه ژلهای به کمک نرم افزار AlphaEase (Alpha Innotech corp, CA) توسط دو نفر به صورت جداگانه نمره گذاری شده و سپس نتایج مقایسه و تصحیح می‌شدند.

ترسیم نقشه لینکژی

کج شکلی تفرق^۵ تمام مکان‌های ژنی (نشانگرها) با استفاده از مربع کای آزمون شده و محدود نشانگرهایی که از نسبت‌های مندلی تبعیت نمی‌کردند، حذف گردیدند. جهت تهیه نقشه لینکژی از نرم‌افزار Mapmaker/Exps3.0 (۱۵) با در نظر

- 1 . super fine resolution agarose
- 2 . score
- 3 . multiplex
- 4 . gel documentation
- 5 . segregation distortion

6 . scan

7 . minor QTL

8 . major QTL

برابر وراثت‌پذیری خصوصی است. زیرا اثر غالبیت از تنوع ژنتیکی حذف شده است. وراثت‌پذیری صفات به ویژه طول پدانکل در محیط خشکی ۸۱ کاهش قابل توجهی پیدا کرده‌اند که نشان می‌دهد در این محیط قسمت اعظم واریانس فنوتیپی را واریانس محیطی تشکیل می‌دهد. بالاترین مقادیر وراثت‌پذیری در کلیه محیطها متعلق به ارتفاع گیاه می‌باشد که با توجه به تعداد نسبتاً کم ژنهای کنترل کننده آن منطقی به نظر می‌رسد.

QTL‌های ارتفاع گیاه

نتایج تجزیه QTL به روش نقشه‌یابی بازه ای مرکب برای صفات و محیطهای مختلف در جداول ۵ تا ۸ خلاصه شده و جایگاه ژنومی آنها در شکل ۱ نشان داده شده اند. برای صفت ارتفاع گیاه، پنج QTL در محیط آبیاری ۸۰، چهار QTL در دیم ۸۰، چهار QTL در آبیاری ۸۱ و سه QTL در خشکی ۸۱ شناسایی گردیدند. QTL‌های منفرد از ۱۰ تا ۳۶/۴٪ از کل واریانس فنوتیپی را توجیه می‌کردند. QTL‌ها در مدل برازش همزمان ۴۲/۸ (آبیاری ۸۰)، ۴۲/۱ (دیم ۸۰)، ۳۴/۵ (آبیاری ۸۱)، ۲۲/۸٪ (خشکی ۸۱) از واریانس کل را توجیه می‌کردند. هنگامیکه از میانگین کلیه محیطها به عنوان داده‌های فنوتیپی در تجزیه QTL استفاده گردید، سه QTL برای صفت ارتفاع تشخیص داده شدند که LOD آنها از آزمایشات منفرد بالاتر بود در مدل برازش همزمان ۴۱٪ از واریانس فنوتیپی ارتفاع را توجیه می‌کردند. هر سه QTL که روی کروموزومهای 2B، 4B و 4D قرار دارند، در آزمایش دیم ۸۰ و آبیاری ۸۱ نیز بدست آمده‌اند. همانطور که در شکل ۱ و جدول ۵ دیده می‌شود، نشانگر Xgwm۳۶۸ با یک QTL کنترل کننده ارتفاع پیوستگی بسیار نزدیک دارد که در کلیه آزمایشات ظاهر شده و دارای بالاترین LOD و R^2 می‌باشد. این QTL به دلیل داشتن R^2 نسبی^۳ بیش از ۲۰ یک QTL پراثر^۴ به شمار می‌رود و به احتمال قوی همان ژن پاکوتاهی Rht1 است که سوریدیل و همکاران (۲۰۰۳) نیز آنرا روی کروموزوم 4B مکان یابی نموده‌اند.

شد. به منظور بررسی پیوستگی بین QTL‌ها و یا وجود اثر پلیوتروپی، QTL‌های صفات مختلف با یکدیگر مقایسه گردید.

نتایج و بحث

تجزیه فنوتیپی

شکل ظاهری توزیع فراوانی صفات و همچنین آماره شاپیرو-ویلک^۱ نرم افزار SAS نشان داد که اغلب صفات از توزیع نرمال برخوردارند (فرض اولیه تجزیه QTL). اگرچه برخی صفات در برخی محیطها اندکی از توزیع نرمال انحراف داشتند (به دلیل حجم زیاد اشکال و داده‌ها از ارائه آنها خودداری شده است) از تبدیل داده‌ها استفاده نگردید. زیرا همانطور که ماتسلر و همکاران (۱۹۹۶) در مقاله خود متذکر شده‌اند، تبدیل داده‌ها انتهای چوله توزیع را به سمت مرکز فشرده کرده، باعث می‌شود تفاوت لاینها از نظر مقادیر صفت به شکل ناصحیح درآید و نتیجتاً از قدرت شناسایی QTL کاسته شود.

در تمامی صفات تفکیک متجاوز^۲ در توزیع فراوانی‌ها مشاهده گردید. تفکیک متجاوز بیانگر آنست که آلهای هر دو والد در نمود صفات دخالت دارند و ترکیب آنها به مقادیر بالاتر و یا پایین‌تر از والد‌ها می‌انجامد.

میانگین و دامنه صفات مختلف در والدین و لاینهای نوترکیب در جدول ۱ خلاصه شده‌اند. این جدول گویای آنست که والدین و همچنین جمعیت لاینها از نظر صفات مورد مطالعه متفاوت بوده و تنوع دارند. بعلاوه نتایج تجزیه واریانس (جدول ۲) با معنی‌دار شدن MS کلیه صفات وجود تنوع در جمعیت را اثبات می‌نماید. بنابراین فرض وجود تنوع در جمعیت که برای انجام تجزیه QTL ضروری است، برقرار می‌باشد.

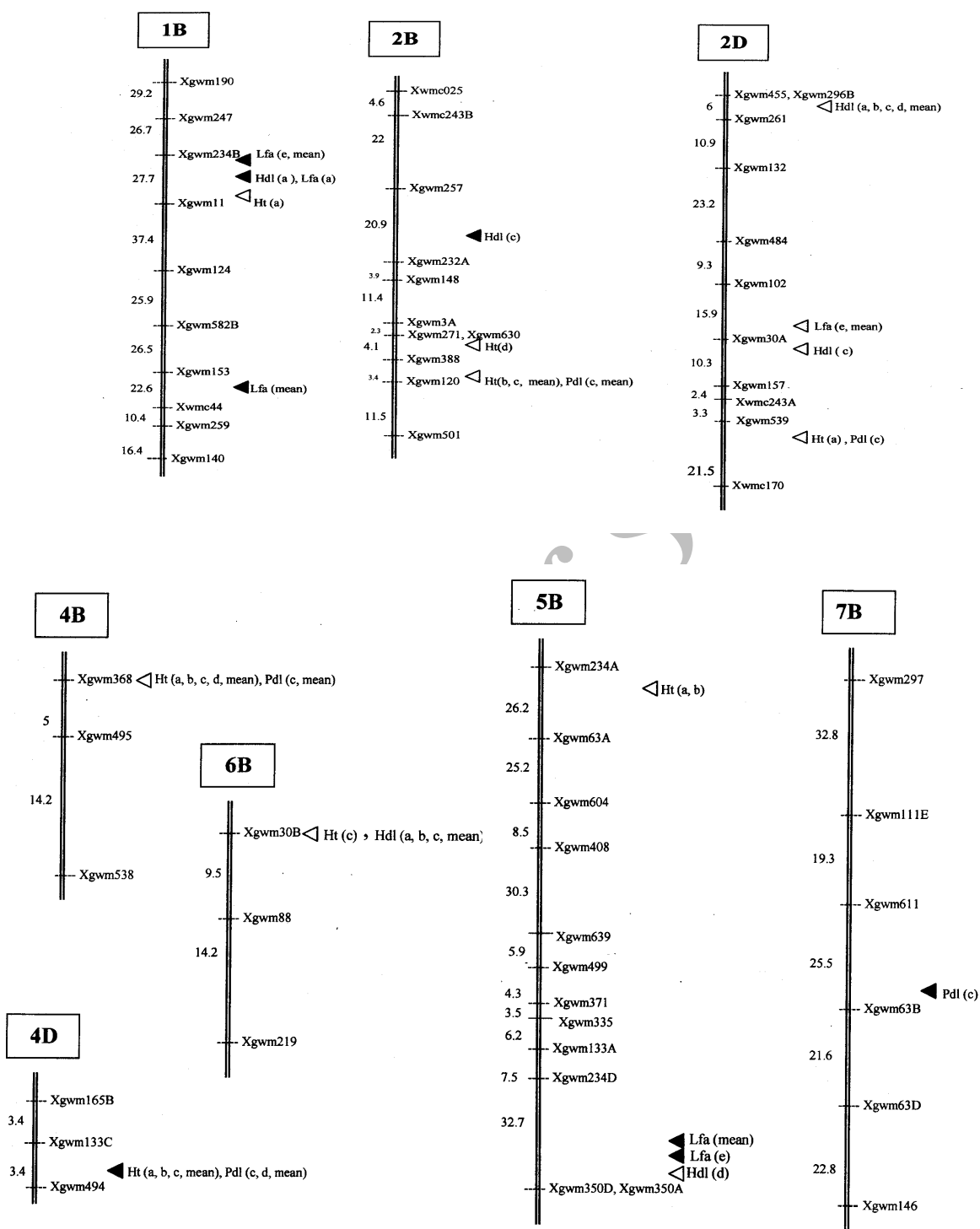
از مقادیر بالای وراثت‌پذیری صفات (جدول ۳) چنین استنباط می‌شود که داده‌های فنوتیپی یادداشت برداری شده اساس قابل اعتمادی برای تجزیه QTL هستند. خاطر نشان می‌شود از آنجا که لاینهای بکار رفته در آزمایش F_9 بوده و از هموزیگوسی بالایی برخوردار بودند، این وراثت‌پذیری تقریباً

3 . Partial R^2

4 . QTL with major effects

1 . Shapiro-Wilk

2 . transgressive segregation



شکل ۱- مکان QTL های صفات مورفولوژیکی روی نقشه لینکاژی ۱۴۳ لاین اینبرد نوترکیب حاصل از تلاقی واریته های کاز و مانتا (a, b, c, d, e) و (mean) به ترتیب آزمایشات آبیاری ۸۰، دیم ۸۰، آبیاری ۸۱، خشکی ۸۱، گلخانه ۸۱ و میانگین محیطها را نشان می دهند. مثلث سیاه رنگ و یا تو خالی نشان دهنده آن است که آلل افزایش دهنده صفت به ترتیب از کاز یا مانتا به ارث می رسد. Ht, Pdl, Hd1 و Lfa به ترتیب ارتفاع، طول پدانکل، طول خوشه و سطح برگ می باشند. QTL های با فاصله کمتر از ۵ سانتی متر مورگان در یک نقطه نشان داده شده اند.

جدول ۳- ضریب همبستگی صفات براساس میانگین کلیه محیطها

صفت	ارتفاع گیاه	طول پدانکل	طول خوشه
طول پدانکل	۰/۷۷***		
طول خوشه	۰/۱۲	۰/۱۲	
سطح برگ پرچم	۰/۱۸	۰/۱۵	۰/۳۵***

*** معنی‌دار در سطح ۰/۰۰۱

جدول ۴- ضریب همبستگی داده‌های محیطهای مختلف

صفت	حداقل	میانگین	حداکثر
ارتفاع گیاه	۰/۶۶	۰/۸۲	۰/۹۲
طول پدانکل	-	۰/۵۲*	-
طول خوشه	۰/۵۴	۰/۶۵	۰/۷۹
سطح برگ پرچم	-	۰/۳۵*	-

* ضریب همبستگی دو محیط

با مشاهده اثرات افزایشی می‌توان نتیجه گرفت که کاز (واریته نیمه پاکوتاه) دارنده آلل پا کوتاهی Rht1 می‌باشد. محتمل‌ترین QTL بعدی روی کروموزوم 4D و بسیار نزدیک به نشانگر Xgwm۴۹۴ قرار دارد. این QTL به استثنای آزمایش خشکی ۸۱ در تمامی محیطهای دیگر و همچنین میانگین محیطها با LOD بیش از ۳ ظاهر شده است. به احتمال قوی این QTL ژن پاکوتاهی Rht2 می‌باشد که سوریدیل و همکاران (۲۰۰۳) گزارش کرده‌اند. اثرات افزایشی نشان دهنده آنست که آلل پاکوتاهی Rht2 در والد مانتنا قرار دارد. وجود QTL دیگری روی کروموزوم 2B قطعی به نظر می‌رسد، این QTL که با نشانگر Xgwm۱۲۰ پیوستگی نزدیکی دارد، دارای LOD و R² بالایی است و علاوه بر میانگین داده‌ها در آزمایشات آبیاری ۸۱ و دیم ۸۰ نیز شناسایی شده است. در مجموع از آنجا که QTLها در شرایط محیطی مختلف در نقاط یکسانی ظاهر شده‌اند، می‌توان نتیجه گرفت که اثر متقابل QTL × محیط در مورد صفت ارتفاع چندان قابل توجه نیست.

در مطالعات برنر و همکاران (۲۰۰۲) نیز یک QTL روی کروموزوم 2B ظاهر شده است که محققین به دلیل پایین بودن LOD و عدم تظاهر در کلیه محیطها در فهرست نهایی QTLها گزارش نکرده‌اند. نتایج آزمایش تری و همکاران (۱۹۹۲) نیز

جدول ۱- میانگین، دامنه تغییرات و اشتباه معیار صفات مختلف در والدین و لاین‌های نوترکیب

صفت	والدین			لاینهای نوترکیب	
	کاز	مانتتا	میانگین	دامنه	میانگین
ارتفاع گیاه (cm)					
آبیاری ۸۰	۸۱/۹۳±۰/۴۵	۹۷/۷۸±۰/۴۵	۹۵/۱۹±۱۵/۴۵	۱۲۷-۵۸/۴	۹۵/۱۹±۱۵/۴۵
دیم ۸۰	۶۳/۱۳±۲/۴۳	۷۸/۰۵±۲/۴۳	۷۵/۳۱±۰/۰۲	۹۸/۲-۴۳/۸	۷۵/۳۱±۰/۰۲
آبیاری ۸۱	۵۲/۵±۳/۰۲	۷۰/۰±۳/۰۲	۷۰/۹۱±۰/۰۲	۹۷/۵-۴۰/۱	۷۰/۹۱±۰/۰۲
خشکی ۸۱	۴۶/۷۵±۳/۲۸	۵۸/۵۰±۳/۰۳	۵۸/۰۹±۰/۰۲	۹۵/۴-۳۵/۲	۵۸/۰۹±۰/۰۲
طول پدانکل (cm)					
آبیاری ۸۱	۱۷/۴۳±۱/۱۹	۳۲/۰۲±۰/۹۲	۲۸/۷۷±۰/۰۲	۴۴/۴-۱۰/۶	۲۸/۷۷±۰/۰۲
خشکی ۸۱	۱۳/۴۳±۱/۳۹	۲۲/۹۳±۱/۳۹	۲۱/۱۲±۰/۰۱	۹۰-۷/۲	۲۱/۱۲±۰/۰۱
طول خوشه (mm)					
آبیاری ۸۰	۹۰/۳۵±۱/۳۳	۱۰۲/۶±۱/۳۲	۹۶/۰۴±۰/۰۲	۱۱۲-۷۵/۴	۹۶/۰۴±۰/۰۲
دیم ۸۰	۷۹/۲±۳/۱۹	۸۷/۱۵±۳/۱۹	۸۷/۶۴±۰/۰۲	۱۰۳-۶۹/۹	۸۷/۶۴±۰/۰۲
آبیاری ۸۱	۷۸/۰۳±۲/۷۹	۹۶/۶۳±۲/۱۶	۸۸/۵۶±۰/۰۲	۱۰۴-۶۶/۹	۸۸/۵۶±۰/۰۲
خشکی ۸۱	۸۱/۳۵±۵/۲۹	۸۲/۹۵±۵/۲۹	۸۶/۰۲±۰/۰۲	۱۰۹-۱۲/۹	۸۶/۰۲±۰/۰۲
سطح برگ پرچم (cm ²)					
آبیاری ۸۰	۱۸/۷۱±۰/۶۷	۲۴/۶۷±۰/۶۷	۲۲/۲۸±۰/۰۱	۱۱-۱۶/۴	۲۲/۲۸±۰/۰۱
گلخانه ۸۱	۱۴/۹۸±۰/۸۲	۳۱/۰۸±۱/۳۳	۲۶/۵۶±۰/۷۷	۱۲-۶/۸	۲۶/۵۶±۰/۷۷

جدول ۲- میانگین مربعات حاصل از تجزیه واریانس صفات (MS)، ضریب تغییرات (CV) به همراه وراثت‌پذیری (h²) و حدود اعتماد آن

صفت	در چهار محیط (CI)			
	CI	h ²	CV	MS*
ارتفاع گیاه (cm)				
آبیاری ۸۰	۰/۹۵-۰/۹۷	۰/۹۶	۲۹/۴	۴۴۰/۸۶
دیم ۸۰	۰/۸۷-۰/۹۳	۰/۹۰	۶/۷۲	۲۶۸/۶۸
آبیاری ۸۱	۰/۸۶-۰/۹۲	۰/۸۹	۹/۰۸	۳۸۴/۴۹
خشکی ۸۱	۰/۵۱-۰/۷۳	۰/۶۴	۱۵/۱۳	۲۱۷/۶۲
طول پدانکل (cm)				
آبیاری ۸۱	۰/۶۲-۰/۸	۰/۷۲	۱۳/۴۷	۲۸/۸۷
خشکی ۸۱	۰/۱۶-۰/۶۳	۰/۲۶	۱۸/۳۷	۳۴/۹۶
طول خوشه (mm)				
آبیاری ۸۰	۰/۸۷-۰/۹۳	۰/۹	۳/۰۲	۸۶/۰۰
دیم ۸۰	۰/۷۹-۰/۸۸	۰/۸۴	۴/۱۳	۸۴/۸۲
آبیاری ۸۱	۰/۶۸-۰/۸۲	۰/۷۶	۵/۱۱	۸۶/۳۶
خشکی ۸۱				
سطح برگ پرچم (cm ²)				
آبیاری ۸۰	۰/۴۱-۰/۶۶	۰/۵۵	۱۲/۶۱	۱۱۷۴۴/۶۹
گلخانه ۸۱	۰/۶۲-۰/۷۶	۰/۶۹	۲۱	۲۴۸۰/۰۱

* کلیمه MSها در سطح ۰/۰۰۱ معنی‌دارند

را توجیه می‌کنند. اثرات افزایشی گویای آنست که آللهای والد مانتنا در هر دو QTL باعث افزایش طول خوشه می‌شوند. برنر و همکاران (۲۰۰۲) نیز روی کروموزومهای 2D و 6B مکانهایی برای طول خوشه شناسایی کرده‌اند. اما راجع به اینکه این QTLها همانهایی هستند که در مطالعه حاضر تشخیص داده شده اند نمی‌توان قضاوت نمود.

QTLهای سطح برگ پرچم

برای سطح برگ پرچم در مزرعه یک QTL، در گلخانه سه QTL و در میانگین داده‌ها چهار QTL قابل تشخیص است که در مدل برازش همزمان به ترتیب ۵/۴، ۹/۷ و ۸/۳ از واریانس فنوتیپی را توجیه می‌کنند (جدول ۸). QTLهای انفرادی از ۱۰/۵ تا ۱۵/۹ کل واریانس سطح برگ را توجیه می‌کردند. سه QTL هم در داده‌های گلخانه و هم در میانگین داده‌ها ظاهر شده‌اند که می‌توان از آنها با قطعیت بیشتری به عنوان مکان‌های ژنی کنترل کننده سطح برگ پرچم معرفی نمود. یک QTL روی کروموزوم 1B که در مجاورت نشانگر ۲۳۴B Xgwm قرار گرفته و در مزرعه نیز ظاهر شده است. این مکان ژنی ۱۵/۹ از واریانس میانگین داده‌ها، ۱۱/۴ از واریانس سطح برگ در گلخانه و ۱۱/۲ از واریانس فنوتیپی داده‌های مزرعه را توجیه می‌کند. با توجه به اثرات افزایشی در می‌یابیم که آلل افزایشنده این QTL در کاز قرار دارد. دو QTL دیگر روی کروموزومهای 2D و 5B و به ترتیب در کنار نشانگرهای ۳۰A Xgwm و Xgwm۳۵۰D قرار گرفته‌اند. این دو نیز QTLهای فرعی می‌باشند که هیچ یک R^2 بالاتر از ۲۰٪ ندارند. آلل افزایشنده QTL اول از مانتنا و آلل افزایشنده QTL اخیر از کاز به ارث می‌رسد. این QTLها در داده‌های مزرعه آشکار نشده‌اند که نشاندهنده تفاوت محیطهای مزرعه و گلخانه است. این موضوع از همبستگی پایین داده‌های گلخانه و مزرعه (جدول ۴) نیز قابل استنباط بود. تاکنون پژوهشی در زمینه QTLهای سطح برگ گندم گزارش نشده است. اما کلرو همکاران (۱۹۹۹) هشت QTL را برای عرض برگ شناسایی کرده‌اند که سه مورد از آنها روی کروموزومهای 1B، 2D و 5B قرار داشته‌اند.

بطور کلی در این مطالعه برای صفات ارتفاع، طول پدانکل، طول خوشه و سطح برگ پرچم به ترتیب ۳، ۳، ۲ و ۳ QTL شناسایی گردید که علاوه بر میانگین محیطها در حداقل یکی از

وجود QTL روی کروموزوم 2B را تایید می‌نماید. گفتنی است مطالعاتی که با استفاده از رگه‌های جایگزین کروموزومی انجام شده، نشان می‌دهد تمامی ۲۱ کروموزوم گندم در تظاهر صفت ارتفاع دخالت دارند (۲۵). ورنلد و همکاران (۱۹۸۶) گزارش کرده‌اند که نشانگر Xgwm۲۶۱ روی کروموزوم 2D با ژن پاکوتاهی Rht8 پیوستگی دارد. اما عدم شناسایی این QTL در پژوهش حاضر نشان می‌دهد که Rht8 در جمعیت مورد مطالعه چند شکلی نداشته است.

QTLهای طول پدانکل

نکته جالب توجه در مورد QTLهای طول پدانکل - که قبلا در هیچ یک از مطالعات گزارش نشده - آنست که QTLهای میانگین طول پدانکل دقیقا همانهایی هستند که به عنوان QTLهای ارتفاع شناسایی شده‌اند و از نظر اثر افزایشی نیز در همان جهت عمل می‌کنند (جدول ۶). این نتیجه هنگامی منطقی‌تر به نظر می‌رسد که همبستگی صفات (جدول ۳) را بررسی نماییم. همبستگی بسیار بالا و معنی‌داری بین ارتفاع و طول پدانکل دیده می‌شود (۰/۷۷) که می‌تواند از پلیوتروپی یا پیوستگی ژنهای کنترل کننده دو صفت (کلاستر QTLها) ناشی گردد. در مدل برازش همزمان ۲۴/۱٪ از کل واریانس طول پدانکل توسط این QTLها توجیه می‌شود. البته تمامی QTLهای طول پدانکل و ارتفاع مشترک نیستند که این موضوع کامل نبودن همبستگی را منعکس کرده، نشان می‌دهد ژنهای مستقلی نیز در بروز دو صفت دخالت دارند. برنر و همکاران (۲۰۰۲) برای طول پدانکل یک QTL روی کروموزوم 6A گزارش کرده‌اند که در جمعیت مورد مطالعه در حال تفکیک نبوده است.

QTLهای طول خوشه

علاوه بر QTLهایی که تنها در برخی محیطها ظاهر شده‌اند، شرکت دو QTL در بروز طول خوشه قطعی است (جدول ۷). یک QTL روی کروموزوم 2D قرار گرفته که با نشانگر Xgwm۲۶۱ پیوستگی دارد. سوردیل و همکاران (۲۰۰۳) نیز دقیقا همین QTL و نشانگر را برای طول خوشه در یک جمعیت دیگر گزارش کرده‌اند که بر قابل اعتماد بودن این نتیجه می‌افزاید. QTL دیگر با نشانگر Xgwm۳۰B پیوستگی داشته و روی کروموزوم 6B قرار دارد. این دو QTL در مدل برازش همزمان ۱۶/۸٪ از واریانس فنوتیپی میانگین طول خوشه

جدول ۵ - QTL‌های شناسایی شده برای ارتفاع گیاه در محیط‌های مختلف و میانگین کلیه محیط‌ها
اثر افزایشی مثبت یا منفی نشان می‌دهد که آلل افزایشنده به ترتیب از ماتنتا یا کاز به ارث می‌رسد

آزمایش	مکان*	نشانگرهای مجاور	LOD	R ²	اثر افزایشی
آبیاری ۸۰					
	(۸۲)1B	Xgwm234B-Xgwm11	۲/۶۲	۱۲/۴	۴/۳۳
	(۸۲)2D	Xgwm539-Xwmc170	۲/۷۹	۱۳/۲	۸/۳
	4B(۰)	Xgwm368-Xgwm495	۸/۲۵	۳۶/۴	۷/۶
	4D(۶)	Xgwm133C-Xgwm494	۴/۷	۲۱/۵	-۵/۷
	(۱۰) 5B	Xgwm234A-Xgwm63A	۲/۰۳	۱۰	۴/۲
				۴۲/۸**	
۸۰ دیم					
	2B(۷۲)	Xgwm388-Xgwm120	۲/۰۹	۱۰/۱	۲/۹
	4B(۰)	Xgwm368-Xgwm495	۶/۷	۳۰/۶	۶/۱۴
	4D(۶)	Xgwm133C-Xgwm494	۴/۷	۲۱/۵	-۵/۷
	5B(۸)	Xgwm234A-Xgwm63A	۲/۴	۱۱/۵	۳/۹
				۴۲/۱	
آبیاری ۸۱					
	2B(۷۲)	Xgwm388-Xgwm120	۳/۵	۱۶/۳	۴
	4B(۲)	Xgwm368-Xgwm495	۵/۱	۲۴/۴	۵/۶
	4D(۶)	Xgwm133C-Xgwm494	۳/۹	۱۸/۲	-۴/۶
	6B(۰)	Xgwm30B-Xgwm88	۲/۱۱	۱۰/۵	۲/۷
				۳۴/۵	
خشکی ۸۱					
	2B(۶۶)	Xgwm271-Xgwm388	۲/۸	۱۳/۲	۳/۵
	4B(۰)	Xgwm368-Xgwm495	۲/۵	۱۲/۷	۳/۵
	ناشناخته	Xwmc105A-Xwmc105B	۲/۳	۱۱/۹	-۳/۴
				۲۲/۸	
میانگین					
	2B(۷۲)	Xgwm388-Xgwm120	۴	۱۸/۳	۵/۱
	4B(۰)	Xgwm368-Xgwm495	۸/۷	۳۷/۹	۶/۶
	4D(۶)	Xgwm133C-Xgwm494	۳/۴	۱۵/۹	-۳/۹
				۴۱	

* اعداد داخل پرانتز فاصله QTL تا ابتدای کروموزوم را به سانتی مورگان نشان می‌دهد
** درصدی از واریانس فنوتیپی که توسط مجموع QTL‌ها در مدل برازش همزمان توجیه می‌شود

جدول ۶ - QTLهای شناسایی شده برای طول پدانکل

اثرافزایشی	R ²	LOD	نشانه‌های مجاور	مکان	آزمایش
۱/۴	۱۰/۳	۲/۱	Xgwm539-Xwmc170	2D(۸۲)	آبیاری ۸۱
۱/۶	۱۰/۶	۲/۲	Xgwm388-Xgwm120	2B(۷۲)	
۲/۷	۳۱	۶/۶	Xgwm368-Xgwm495	4B(۲)	
-۱/۷	۱۶/۱	۳/۳	Xgwm133c-Xgwm494	4D(۶)	
-۱/۷	۱۲/۷	۲/۶	Xgwm611-Xgwm63B	7B(۷۰)	
	۲۹/۹				
					خشکی ۸۱
-۲/۵	۱۲/۷	۲/۶	Xgwm133c-Xgwm494	4D(۶)	
	۰/۲				
					میانگین
۱/۳	۱۰/۲	۳/۰۲	Xgwm388-Xgwm120	2B(۷۲)	
۱/۵	۱۶/۴	۴/۶	Xgwm368-Xgwm495	4B(۰)	
-۲/۹	۱۹	۴/۱	Xgwm133c-Xgwm494	4D(۶)	
	۲۴/۱				

جدول ۷ - QTLهای شناسایی شده برای طول خوشه

اثرافزایشی	R ²	LOD	نشانه‌های مجاور	مکان	آزمایش
					آبیاری ۸۰
-۲/۶	۱۱/۴	۲/۴	Xgwm234B-Xgwm11	1B(۷۲)	
۱/۹	۱۰/۳	۲/۱۷	Xgwm455-Xgwm261	2D(۲)	
۲/۲۶	۱۴/۹	۳/۱۱	Xgwm30B-Xgwm88	6B(۲)	
	۱۶				
					دیم ۸۰
۱/۹	۱۰/۵	۲/۲	Xgwm455-Xgwm261	2D(۲)	
۲/۵	۱۸/۹	۴/۰۱	Xgwm30B-Xgwm88	6B(۰)	
	۱۷/۷				
					آبیاری ۸۱
-۲/۷	۱۱/۹	۳/۶	Xgwm257-Xgwm232A	2B(۴۲)	
۱/۹	۹/۳	۲/۸۱	Xgwm455-Xgwm261	2D(۶)	
۳/۷۲	۱۳/۵	۲/۸۳	Xgwm30A-Xgwm157	2D(۷۲)	
۲/۰۴	۱۱/۹	۲/۳۹	Xgwm30B-Xgwm88	6B(۰)	
	۱۷				
					خشکی ۸۱
۲/۴	۱۰/۴	۲/۱۴	Xgwm455-Xgwm261	2D(۰)	
۲/۴	۱۰/۲	۲/۱۱	Xgwm234D-Xgwm350D	5B(۱۵۰)	
	۸/۳				
					میانگین
۱/۹۵	۱۱/۶	۳/۶	Xgwm455-Xgwm261	2D(۴)	
۲/۱۴	۱۶/۹	۳/۶	Xgwm30B-Xgwm88	6B(۰)	
	۱۶/۸				

جدول ۸ - QTL‌های شناسایی شده برای سطح برگ پرچم

اثرافزایشی	R ²	LOD	نشانه‌های مجاور	مکان	آزمایش
					آبیاری ۸۰
-۱/۱۴	۱۱/۲ ۵/۴	۲/۳۵	Xgwm234B-Xgwm11	1B(۷۰)	
					گلخانه ۸۱
-۳/۱	۱۱/۴	۲/۳۳	Xgwm234B-Xgwm11	1B(۵۸)	
۳/۳	۱۳/۹	۲/۸۹	Xgwm102-Xgwm30A	2D(۶۴)	
-۳/۸	۱۲/۹ ۹/۷	۲/۶۶	Xgwm234D-Xgwm350D	5B(۱۴۴)	
					میانگین
-۲/۳	۱۵/۹	۳/۴۲	Xgwm234B-Xgwm11	1B(۶۲)	
-۱/۸	۱۰/۵	۲/۱۶	Xgwm153-Xwmc44	1B(۱۸۰)	
۱/۷	۱۲	۲/۵	Xgwm102-Xgwm30A	2D(۶۲)	
-۲/۳۱	۱۲/۱ ۸/۳	۲/۶	Xgwm234D-Xgwm350D	5B(۱۳۸)	

QTL‌های گندم موثر واقع شود. برخی از QTL‌ها مانند QTL‌های سطح برگ پرچم نیز برای اولین بار گزارش می‌شوند. نتایج بدست آمده در این پژوهش می‌تواند در گزینش به کمک نشانگر بکار گرفته شود. اما از آنجا که مقادیر ضرایب تبیین قابل توجه نیستند، این گزینش باید با گزینش فتوتیپی توأم گردد. بعلاوه نتایج نشان داد که جمعیت کاز × مانتا برای شناسایی QTL‌های گندم یک جمعیت در حال تفرق مناسب به شمار می‌رود.

محیطها نیز ظاهر شده بودند. اغلب QTL‌ها در محیطهای مختلف پایدار بودند. نتایج بار دیگر این فرضیه را تقویت نمود که ژنها به طور یکسان روی ژنوم توزیع نشده و اکثر ژنها در نواحی خاصی متمرکزند (۲۶). به عنوان مثال، QTL‌های شناسایی شده برای طول پدانکل و ارتفاع در نقاط مشابهی قرار گرفته بودند. بعضی از QTL‌های شناسایی شده با مطالعات سایر محققین مطابقت می‌نماید که می‌تواند در شناسایی قطعی

REFERENCES

- Bessonova, E.I. 1989. Correlation between yield characters and length of the uppermost internode in wheat. *Wheat Breed Abs.* 6(4): 402.
- Borner, A., E. Schumann, A. Furste, H. Coster, B. Leithold, M.S. Roder & W.E. Weber. 2002. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat. *Theor Appl Genet* 105: 921-936.
- Falconer, D.S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. 3rd Edition. Longman House. UK.
- Fowler, C.W. & D.C. Rasmusson. 1969. Leaf area relationships and inheritance in barley. *Crop Sci.* 9: 729-734.
- Gardner, F.P., R.B. Pearce, & R.L. Michael. 1984. *Physiology of Crop Plants*. 2nd Edition. 489 p.
- Goldstein D.B. & C. Schlotterer. 2000. *Microsatellites, Evolution and Application*. Oxford University press.
- Gupta, P.K. & R.K. Varshney. 2000. The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica* 113: 163-185.
- Gupta, P.K., H.S. Balyan, K.J. Edwards, P. Isaac, V. Korzun, M. Roder, M. Gautier, P. Joudrier, A. Schlatter, J. Dubcovsky, R. De La Pena, M. Khairallah, G. Penner, M. Hayden, P. Sharp, B. Keller, R. Wang, J. Hardouin, P. Jack, & P. Leroy. 2002. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat. *Theor Appl Genet* 105: 413-422.
- Haldane, J.B.S. 1919. The recombination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linkage factors. *J Genet* 8: 299-309.

10. Jansen, E.C. 1993. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. *Genetics* 135: 205-211.
11. Kato, K., H. Miura, & S. Sawada. 2000. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet* 101: 1114-1121.
12. Keller, M., C. Karutz, J. Schmid, P. Stamp, M. Wenzeler, B. Keller, & M. Messmer. 1999. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat \times spelt population. *Theor Appl Genet* 98: 1171-1182.
13. Knott, S.A. & C.S. Haley. 1992. Maximum likelihood mapping of quantitative trait loci using full-sib families. *Genetics* 132: 1211-1222.
14. Lander, E.S. & D. Botstein. 1989. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121: 185-199.
15. Lander, E.S., P. Green, J. Abrahamson, A. Barlow, M.J. Daly, S.E. Lincoln, & Newberg. 1987. MAPMAKER; an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics* 1: 174-181.
16. Liu, B.H. 1998. *Statistical Genomics; Linkage, mapping and QTL analysis*. CRC Press. LLC. USA.
17. Lupton, F.G.H., R.H. Oliver, & R. Rucher-baver. 1974. An analysis of the factors determining yield in crosses between semi-dwarf and taller wheat varieties. *J. Agric. Sci.* 82: 483-496.
18. McIntosh, R.A., G.E. Hart, & M.D. Gale. 1995. Catalogue of gene symbols for wheat. In Li ZS, ZY Xin (Eds) *Proc 8th Int Wheat Genet Symp.* 20-25 July, 1993, Beijing, China, pp 1333-1500.
19. Mohiuddin, S.H. & L.I. Croy. 1980. Flag leaf area and peduncle area duration in relation to winter wheat grain yield. *Agronomy J.* 72: 229-231.
20. Mutschler, M.A., R.W. Deorge & S.C. Liu. 1996. QTL analysis of pest resistance in the wild tomato; QTLs controlling acylsuger level and composition. *Theor Appl Genet* 92: 709-718.
21. Pestsova, E., M.W. Ganal & M.S. Roder. 2000. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome* 43: 689-697.
22. Roder, M.S., V. Korzun & K. Wendehake. 1998. A microsatellite map of wheat. *Genetics* 149: 2007-2023.
23. Sax, K. 1923. The association of size differences with seed coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* 8: 552-560.
24. Shah, M.M., K.S. Gill, P.S. Baenziger, Y. Yen, S.M. Kaeppler & H.H. Ariyaratne. 1999. Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat. *Crop sci* 39: 1728-1732.
25. Snape, J.W., C.N. Law & A.J. Worland. 1977. Whole-chromosome analysis of height in wheat. *Heredity* 38: 25-36.
26. Sourdille, P., T. Cadalen, H. Guyomarc'h, J. W. Snape, M.R. Perretant, G. Charmet, C. Boeuf, S. Bernard & M. Bernard. 2003. An update of the Courtot \times Chinese spring intervarietal molecular marker linkage map for QTL detection of agronomic traits in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 106: 530-538.
27. Stuber, C.W., M.D. Edwards & J.F. Wendel. 1987. Molecular marker facilitated investigation of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* 27: 639-648.
28. Tai, T. & S. Tanksley. 1990. A rapid and inexpensive method for isolation of total DNA from dehydrated plant tissue. *Plant molecular biology report*: 8(4) 297-303.
29. Terry, G.B., P.S. Baenziger & R. Morris. 1992. Chromosomal location of wheat quantitative trait loci affecting agronomic performance of seven traits using reciprocal chromosome substitutions. *Crop Sci* 32: 621-627.
30. Utz, H.F. & A.E. Melchinger. 1996. PLABQTL –A computer program to map QTL. Version 1.1. Institute Pflanzenzuechtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik. Universität Hohenheim. Stuttgart. Germany
31. Vos, P., R. Hogers, & M. Bleeker. 1995. AFLP- a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic acids Res* 23: 4407-4414.
32. Worland, A.J. & C.N. Law. 1986. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. *Z Pflanzenzuecht* 96: 331-345.
33. Zeng, Z.B. 1994. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136: 1457-1468.

Mapping QTLs for Morphological Traits in Wheat

V. MOHAMMADI¹, M. R. GHANADHA², A. A. ZALI³
B. YAZDI-SAMADI⁴, AND P. BYRNE⁵

1, 2, 3, 4, Assistant Professor, Associate Professor, and Professors, Faculty of Agriculture,
University of Tehran, 5, Professor, Colorado State University (USA)

Accepted, April. 14, 2004

SUMMARY

Mapping quantitative trait loci (QTLs) not only provides important useful information on the number and location of the loci that control quantitative trait, but can also be used in marker assisted selection as well. In this study, QTLs controlling plant height, peduncle length, head length and flag leaf area were mapped and characterized in a segregating population of 144 recombinant inbred lines derived from the cross of Kauz and Montana. The traits were assessed in field trials at two locations in 2001 and 2002. Not all traits were scored in each experiment. One hundred and sixty six SSR and 3 AFLP markers were used to construct a linkage map containing 18 linkage groups and covering 16 chromosomes in wheat. Using the method of composite interval mapping 3,3,2 and 3 QTLs were detected for height, peduncle length, head length and leaf area, respectively. Located on chromosome 2B, 4B and 4D, the QTLs for plant height explained 41% of the phenotypic variance in a simultaneous fit. The QTLs for peduncle length and plant height were exactly located at the same regions reflecting high correlation between the two traits. The three QTLs contributed 24.1% to the phenotypic variation in peduncle length. The QTLs for head length were located on chromosome 2D and 6B explaining 16.8% of the phenotypic variance. Contributing 9.7% to the phenotypic variance, the QTLs for leaf area were located on chromosomes 1B, 5B and 2D. Some of the detected QTLs are being reported for the first time and some are in agreement with the previous studies.

Key words: QTL, Wheat, Linkage map, SSR, AFLP, Height, Peduncle length