

## تحقیقات غلات

دوره هفتم / شماره چهارم / زمستان ۱۳۹۶ (۵۳۱-۵۱۹)

# تجزیه QTL برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مرتبط با عملکرد دانه در گندم تحت شرایط تنش گرمای انتهایی فصل

فرامرز سهرابی چاه‌حسن<sup>۱</sup>، محمود سلوکی<sup>۲\*</sup>، براتعلی فاخری<sup>۳</sup> و نفیسه مهدی‌نژاد<sup>۴</sup>

تاریخ دریافت: ۹۵/۱۲/۱۵

تاریخ پذیرش: ۹۶/۷/۱۹

### چکیده

به منظور نقشه‌یابی نواحی ژنومی اصلی و اپیستاتیک و برهمکنش آن‌ها با محیط برای برخی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گندم، آزمایشی در قالب دو طرح آلفا لاتیس با دو تکرار در دو شرایط نرمال و تنش گرمای انتهایی فصل در مزرعه تحقیقاتی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی سیستان در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ اجرا شد. مواد گیاهی آزمایش شامل ۱۶۷ لاین خویش‌آمیخته نوترکیب به همراه والدین آن‌ها 'Babax' و 'Serim82' بودند که در آن‌ها صفات عملکرد دانه، محتوای پروتئین برگ، کربوهیدرات‌های محلول در آب، حداکثر کارایی فتوسنتز II، پایداری غشاء سیتوپلاسمی و محتوای کلروفیل برگ اندازه‌گیری شد. تجزیه QTL به روش ترکیبی بر اساس مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (MCIM) برای هر دو محیط به‌طور هم‌زمان انجام گرفت. اثر اصلی ژنوتیپ برای کلیه صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود و تفکیک متجاوز از والدین در دو جهت مثبت و منفی مشاهده شد. در تجزیه QTL به‌طور هم‌زمان برای دو محیط، در مجموع بیست و سه QTL اصلی مکان‌یابی شد و برهمکنش QTL×محیط در پنج QTL اصلی معنی‌دار شد. همچنین دو جفت QTL دارای اثر اپیستازی برای صفات مورد مطالعه شناسایی شد. اغلب QTL‌های شناسایی شده از پایداری لازم برخوردار بودند و بنابراین می‌توانند در گزینش به کمک نشانگر برای ایجاد ارقام پرمحصول و متحمل به گرما مورد استفاده قرار گیرند.

**واژه‌های کلیدی:** آثار اپیستازی، برهمکنش QTL×محیط، لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب

۱- دانش‌آموخته دکتری، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل، زابل، ایران (آدرس جدید: گروه کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران)

۲- دانشیار، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۳- استاد، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۴- استادیار، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

\* نویسنده مسئول: [mahmood.solouki@gmail.com](mailto:mahmood.solouki@gmail.com)

## مقدمه

تنش‌های غیرزنده از جمله دمای بالا، رشد و نمو گیاهان زراعی از جمله غلات را به شدت محدود نموده و باعث کاهش عملکرد آنان می‌گردد (Barnabas *et al.*, 2008). تنش گرما که به صورت دمای بالاتر از دمای مطلوب تعریف می‌شود، باعث کاهش عملکرد و کیفیت گندم می‌گردد. دماهای بالا در زمان گلدهی و تشکیل سنبله‌چه موجب کاهش تعداد دانه می‌گردد. در حالی که تنش گرما پس از گل شکفتگی و در طول دوره پر شدن دانه باعث کاهش وزن دانه و کیفیت آن می‌گردد (Rahman *et al.*, 2009). بر اساس ارزیابی سازمان جهانی تحقیقات کشاورزی، تنش گرما به عنوان اولویت برتر تحقیقاتی در بسیاری از مناطق دنیا تعیین شده است (Reynolds, 2001). در ایران سالانه ۶/۵ میلیون هکتار زیر کشت گندم می‌رود (۲/۵ میلیون هکتار آبی و ۴ میلیون هکتار دیم) که حدود ۱۰ درصد از این سطح زیر کشت (حدود ۶۵۴/۸۰۰ هزار هکتار) با تنش گرمای انتهای فصل، خصوصاً در مرحله گلدهی و دوره پر شدن دانه مواجه می‌شوند که باعث کاهش ۵ تا ۴۰ درصدی عملکرد در این مناطق می‌شود (Jalal Kamali and Duveiller, 2008). انتخاب برای تحمل تنش گرما تحت شرایط مزرعه‌ای، اغلب با قرار دادن ژنوتیپ‌ها در معرض دمای بالا به وسیله تغییر در تاریخ کاشت یا پرورش آن‌ها در شوک‌های گرمایی انجام می‌شود (Rane and Nagarajan, 2004). استفاده از صفات معین به عنوان معیار گزینش در برنامه‌های اصلاحی به سهولت ارزیابی، کم‌هزینه بودن روش غربال، وراثت‌پذیری و همبستگی آن‌ها با تحمل به تنش بستگی دارد (Vijendra Das, 2000). از آنجایی که اصلاح برای عملکرد معمولاً به دلیل وراثت‌پذیری پایین آن مشکل است، توجه به جنبه‌های دیگر مقاومت به گرما از قبیل شاخص‌های فیزیولوژیکی (پایداری غشاء سیتوپلاسمی، محتوای کلروفیل، میزان آب نسبی برگ و فلورسانس کلروفیل) به دلیل کم هزینه بودن دارای اهمیت فراوان است (Teulat *et al.*, 2001). با رشد سریع تهیه نقشه‌های پیوستگی متراکم بر اساس نشانگرهای مولکولی و یافتن جایگاه صفت مسئول تنوع کمی (QTL) و استفاده از آن برای گزینش به کمک نشانگر (MAS)، انتخاب در نسل‌های اولیه برنامه‌های اصلاحی امکان پذیر شده و کارایی آن بهبود یافته است؛ در این روش تفکیک هم‌زمان صفات فنوتیپی و

نشانگرهای مولکولی بررسی و در نهایت تعداد ژن‌ها، نوع عمل آن‌ها و مکان QTL روی ژنوم شناسایی می‌شود (Ayoub *et al.*, 2003).

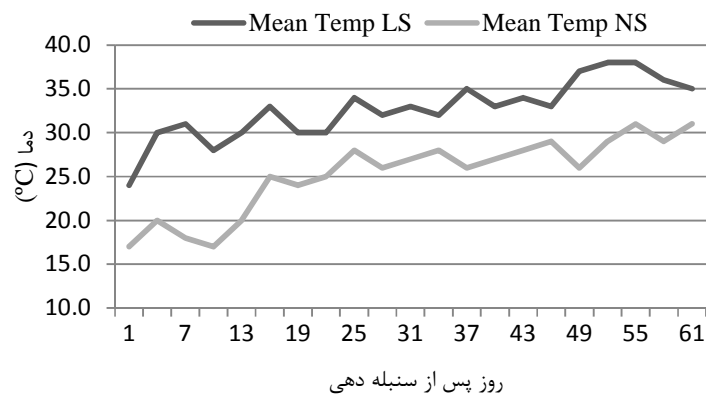
در سال‌های گذشته تحقیقات گسترده‌ای در زمینه تجزیه QTL و شناسایی نشانگرهای مرتبط با مقاومت به تنش‌های غیر زیستی مختلف مانند خشکی، شوری و سرما در گندم انجام شده است، ولی مطالعات نسبتاً کمی درباره شناسایی نشانگرهای مرتبط با مقاومت به گرما انجام شده است. در مطالعه‌ای روی این جمعیت (SeriM82/Babax) که در شرایط تنش گرما و خشکی و در مدت دو سال و در چهار مکان انجام شد، شش QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 1B، 1D، 3B، 4A، 6D و 7D شناسایی گردید (Tahmasebi *et al.*, 2016). در پژوهش دیگری روی گندم تحت شرایط دمایی کنترل شده، برای حداکثر کارایی فتوسینتیم II هشت QTL روی کروموزوم‌های 1A، 5B، 7B، 2A، 4A، 6A و 7A گزارش شده است (Azam *et al.*, 2015). در تحقیقی روی ۲۸۷ ژنوتیپ گندم طی دو سال و در دو مکان با استفاده از ۱۸۶۳ نشانگر DarT، سه جایگاه واجد QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 2D، 5B و 1B نقشه‌یابی شد (Edae *et al.*, 2013). تالوکدر و همکاران (Talukder *et al.*, 2014) QTL‌های کنترل کننده پایداری غشاء سیتوپلاسمی را روی کروموزوم‌های 7A، 2B و 1D شناسایی کردند. اغلب صفات مرتبط با تحمل به گرما دارای ماهیت کمی بوده و با تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند، از طرفی اثرات متقابل بین ژنی (اپیستازی) و اثرات متقابل این ژن‌ها با محیط نیز در توارث این صفات نقش مهمی دارد. چنین مسائلی وراثت ژنتیکی این صفات را پیچیده نموده و درک آن‌ها را با اتکا به اندازه‌گیری‌های فنوتیپی مشکل می‌نماید (Ayoub *et al.*, 2003). بنابراین شناسایی عوامل ژنتیکی کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به گرما که با سهولت بیشتری قابل تشخیص بوده و تحت تاثیر عوامل محیطی قرار نمی‌گیرند، زمینه شناسایی و ایجاد ارقام متحمل به گرما را از طریق گزینش به کمک نشانگرها به عنوان مکمل روش‌های مرسوم فراهم می‌سازد. بنابراین، هدف از این تحقیق شناسایی QTL‌های اصلی و اپیستاتیک و برهمکنش آن‌ها با محیط برای برخی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی، برآورد میزان اثر هر یک و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با این ژن‌ها

برای پیشنهاد جهت انتخاب به کمک نشانگر برای ایجاد ارقام پرمحصول و متحمل به گرما در گندم نان می‌باشد.

### مواد و روش‌ها

جمعیت مورد بررسی شامل نسل F<sub>10.11</sub> لاین‌های خویش آمیخته نوترکیب (RILs) حاصل از تلاقی دو رقم هگزپلوئید خالص بهاره و نیمه پاکوتاه گندم به نام 'Seri' (KVZ/BUHO//KAL/BB)M82، متحمل به تنش گرما و دارای جابجایی کروموزومی ناشی از چاودار روی بازوی کوتاه کروموزوم شماره یک خود (T1BL.1RS) و 'Babax' (BOW/NAC//VEE/3/BJY/COC)، با پتانسیل عملکرد بالا و بدون جابجایی کروموزومی (1BL.1BS) می‌باشد که پس از خودگشنی‌های متوالی تک بوته‌ها تا نسل F<sub>9</sub> در مرکز بین‌المللی تحقیقات ذرت و گندم (CIMMYT)، برای مطالعه صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و فنولوژیکی مرتبط با تنش‌های خشکی و گرما تهیه شده‌اند (Olivares Villegas *et al.*, 2007; Pinto *et al.*, 2010; Lopes *et al.*, 2013). این ارقام و ۱۶۷ لاین خویش آمیخته نوترکیب حاصل از تلاقی آن‌ها در قالب طرح آزمایشی آلفا لاتیس با دو تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای آخر فصل در سال زراعی

۹۵-۱۳۹۴ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی شهرستان زابل با مختصات جغرافیایی ۶۱ درجه و ۳۱ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و با ارتفاع ۴۸۳ متری از سطح دریای آزاد کشت شدند. این منطقه طبق تقسیم‌بندی آمبرژه دارای اقلیم بیابانی معتدل با متوسط بارندگی سالانه ۵۵ میلی‌متر، حداکثر درجه حرارت ۴۸/۲ و حداقل درجه حرارت ۷- درجه سلسیوس می‌باشد. کاشت برای شرایط نرمال در ۳۰ آبان صورت گرفت. هر لاین خویش آمیخته نوترکیب و والدین در کرت‌های ۶ ردیفی به طول ۳ متر و فاصله بین خطوط ۲۰ سانتی متر و با تراکم کاشت ۴۰۰ بوته در متر مربع کشت شد. در آزمایش تنش گرما، با توجه به اینکه تنش گرما در شرایط منطقه در مرحله گلدهی و بعد از آن بیشترین خسارت را به محصول وارد می‌کند، زمان کاشت بهمن‌ماه انتخاب شد تا مرحله گرده‌افشانی و مراحل بعدی نمو دانه با دمای بالا مواجه شود (کشت تأخیری). میانگین دمای هوا طی دوره پس از سنبله‌دهی در شرایط کشت به موقع ۲۵/۳ و در شرایط کشت تأخیری ۳۳ درجه سلسیوس بود (شکل ۱). یک هفته پس از گرده‌افشانی صفات پایداری غشاء سیتوپلاسمی با استفاده از روش ارایه شده توسط ریزا و همکاران (Rizza *et al.*, 1994) اندازه‌گیری شدند.



شکل ۱- متوسط دمای روزانه طی دوره پس از سنبله‌دهی در شرایط کشت نرمال و کشت تأخیری

Figure 1. Daily mean temperatures experienced during post heading period under normal sown (NS) and late sown (LS) conditions

(1973) اندازه‌گیری شدند. همچنین حداکثر کارایی فتوسینتزم II (Fv/Fm) با استفاده از دستگاه فلورومتر (Handy PEA, Hansatech Instruments Ltd, UK)

میزان قندهای محلول در آب با استفاده از روش یمن و ویلیس (Yemen and Willis, 1992) و محتوای پروتئین برگ با استفاده از روش بیتز و همکاران (Bates *et al.*, )

سانتی‌مورگان از ژنوم گندم را پوشش داد و فاصله متوسط بین نشانگرهای مجاور ۴,۴ سانتی‌مورگان بود. تجزیه QTL به‌طور هم‌زمان برای شرایط بدون تنش و تنش گرمای انتهای فصل با استفاده از نرم‌افزار QTL-NETWORK (Yang *et al.*, 2008) نسخه ۲ انجام شد. QTL‌های اصلی و اپیستاتیک و برهمکنش آن‌ها با محیط در این نرم‌افزار با استفاده از مدل مخلوط مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (MCIM=Mixed Composite Interval Mapping) شناسایی می‌شوند. برای شناسایی QTL‌ها و برآورد اندازه اثرات آن‌ها، حداقل فاصله پویس یک و اندازه پنجره ۱۰ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. همچنین برای تعیین مقدار F معنی‌دار، از ۱۰۰۰ جایگشت (Permutation) استفاده شد.

### نتایج و بحث

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مرکب (پس از بررسی و تأیید یکنواختی واریانس‌های خطا با استفاده از آزمون بارتلت و میسر بودن انجام تجزیه مرکب برای داده‌های دو شرایط) حاکی از معنی‌دار بودن اثر ژنوتیپ و محیط برای کلیه صفات بود (جدول ۱). بنابراین دو شرایط آزمایش تأثیر متفاوتی در بروز این صفات داشته‌اند. در سایر مطالعات انجام شده روی این جمعیت نیز برای صفات مختلف، اثر ژنوتیپ و برهمکنش ژنوتیپ×محیط معنی‌دار گزارش شده است (McIntyre *et al.*, 2010; Lopes *et al.*, 2013). اختلاف بین والدین برای صفت عملکرد دانه بسیار معنی‌دار ( $P < 0.01$ )، برای صفات محتوای پروتئین و کربوهیدرات‌های محلول معنی‌دار ( $P < 0.05$ ) و برای سایر صفات غیر معنی‌دار بود (جدول ۲). هر چند اختلاف بین والدین برای برخی صفات معنی‌دار نشد، ولی از آنجایی که اختلاف لاین‌ها برای کلیه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود، بنابراین تنوع قابل توجهی بین جمعیت مورد مطالعه برای صفات مورد بررسی وجود داشت و انجام تجزیه QTL منجر به شناسایی QTL‌های کنترل‌کننده صفات خواهد شد. میانگین والدین برای کلیه صفات مورد مطالعه در دامنه تغییرات نتاج قرار گرفتند و ژنوتیپ‌های بهتر و بدتر از هر والد به‌دست آمد. این موضوع، نشان دهنده وجود پدیده تفکیک متجاوز از والدین (Transgressive Segregation) در دو جهت مثبت و منفی بود. بهترین لاین نوترکیب خویش‌آمیخته در مقایسه با بهترین والد، مقادیر

(Baker and Rosengvist, 2004) و میزان کلروفیل برگ در ساعت ۱۰ الی ۱۲ صبح با استفاده از دستگاه کلروفیل سنج دستی (Hansatech-Model-cl-ol, Hansatech Instruments Ltd, UK (Yadava, 1989)) روی پنج بوته از هر کرت که به‌طور تصادفی انتخاب شده بودند، اندازه‌گیری شدند. سطح برداشت برای عملکرد دانه پس از حذف دو خط اول و آخر و همچنین نیم متر از هر طرف بقیه خطوط به عنوان حاشیه از کل کرت (۲ متر مربع) انجام گرفت. پس از میانگین‌گیری از داده‌های نمونه‌های هر کرت (۵ نمونه) تجزیه واریانس مرکب برای دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای آخر فصل انجام گرفت. همچنین آماره‌های توصیفی و وارث‌پذیری برای هر صفت به‌طور جداگانه محاسبه شدند. تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی به‌ترتیب با رابطه‌های (۱) و (۲) محاسبه شدند که در آن‌ها  $G_N$  و  $G_P$  به‌ترتیب تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت و منفی،  $BRIL$  و  $WRIL$  بهترین و بدترین رگه خویش‌آمیخته نوترکیب و  $B_P$  و  $W_P$  بهترین و بدترین والد می‌باشند.

$$G_P = BRIL - B_P \quad (1)$$

$$G_N = WRIL - W_P \quad (2)$$

وارث‌پذیری عمومی صفات با استفاده از رابطه (۳) محاسبه شد (Nyquist, 1991):

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2/e + \sigma_e^2/re} \quad (3)$$

که در آن  $e$  و  $r$  به ترتیب تعداد محیط‌ها و تعداد تکرارها و  $\sigma_g^2$ ،  $\sigma_{ge}^2$  و  $\sigma_e^2$  به‌ترتیب واریانس ژنتیکی، واریانس برهمکنش ژنوتیپ × محیط و واریانس محیطی هستند. همچنین همبستگی ژنتیکی بین صفات برای دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای انتهای فصل محاسبه شد. برای محاسبه وارث‌پذیری و همبستگی ژنتیکی، کلیه اجزای واریانس با استفاده از رویه MIXED نرم‌افزار SAS نسخه ۹,۱ برآورد شدند. نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی برای مکان‌یابی نواحی ژنومی صفات مورد بررسی شامل ۲۱۱ نشانگر AFLP، ۱۲۰ نشانگر SSR و ۱۴۴ نشانگر DArT با استفاده از نرم‌افزار Mapmaker/EXP 3.0 (Lincoln *et al.*, 1992) با حداقل LOD برابر ۳ توسط مک‌این‌تایر و همکاران (McIntyre *et al.*, 2010) تهیه شده است. نقشه حاصل، طول ۱۸۶۴

اصلاح آن‌ها مؤثر است. با این وجود، کارایی انتخاب بستگی به مقدار وارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد (Panse, 1957). صفات پایداری غشاء سیتوپلاسمی، محتوای پرولین و عملکرد دانه دارای وارث‌پذیری بالایی بودند، لذا در توارث این صفات احتمالاً کنترل ژنتیکی جمع‌پذیر وجود دارد و انتخاب برای اصلاح آن‌ها مؤثر است. برای سایر صفات توارث‌پذیری کم آن‌ها بیانگر این بود که احتمالاً اثرات ژنی غیر افزایشی (غالبیت و اپیستازی) سهم عمده‌ای را در توارث آن‌ها ایفا می‌نمایند.

همبستگی‌های ژنتیکی بین صفات مورد مطالعه در شرایط بدون تنش و تنش گرمای انتهایی فصل در جدول ۳ نشان داده شده است. در شرایط بدون تنش، عملکرد دانه با حداکثر کارایی فتوسینتیم II ( $r = 0.89^{**}$ ) و محتوای کلروفیل ( $r = 0.305^{**}$ ) همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت. همچنین بین عملکرد دانه و پایداری غشاء سیتوپلاسمی ( $r = -0.32^{**}$ ) همبستگی منفی و معنی‌داری وجود داشت.

بالتری را نشان داد و این مقادیر برای صفات محتوای پرولین و عملکرد دانه بسیار معنی‌دار ( $P < 0.01$ ) بود. همچنین اختلاف بین بدترین لاین‌نوترکیب خویش آمیخته و بدترین والد برای صفات عملکرد دانه، پایداری غشاء سیتوپلاسمی و محتوای کلروفیل بسیار معنی‌دار ( $P < 0.01$ ) بود (جدول ۲). پدیده تفکیک متجاوز از والدین نشان دهنده این واقعیت است که آلل‌های افزایشنده و کاهشنده زیادی بین دو لاین والدینی برای صفات مذکور توزیع شده است و ترکیب آن‌ها در نتاج به مقادیر بالاتر یا پائین‌تر از والدین منجر شده است. مک اینتایر و همکاران (McIntyre *et al.*, 2010) نیز در مطالعه نقشه یابی نواحی ژنومی مرتبط با عملکرد و اجزای آن در این جامعه تحت شرایط تنش خشکی، تفکیک متجاوز از والدین گزارش نموده اند. توارث‌پذیری صفات از ۱۸ درصد برای کربوهیدرات‌های محلول تا ۴۰ درصد برای محتوای پرولین متغیر بود (جدول ۲). با توجه به تنوع موجود برای بیشتر صفات مورد مطالعه، استنباط شد که انتخاب برای

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب صفات مورد مطالعه در ۱۶۷ لاین خویش‌آمیخته نوترکیب و والدین آن‌ها (Seri M82 و Babax)

Table 1. Combined analysis of variance for the studied traits in 167 recombinant inbred lines and their parents 'SeriM82/Babax'

منابع تغییرات Source of variation	درجه آزادی df	Mean square <sup>†</sup>			میانگین مربعات <sup>†</sup>		
		GY (g.m <sup>-2</sup> )	PRO (μg.g <sup>-1</sup> )	WSC (mg.g <sup>-1</sup> )	CHL (SPAD value)	Fv/Fm	CMS
محیط Environment (E)	1	44.61 <sup>**</sup>	336.9 <sup>**</sup>	0.6 <sup>**</sup>	5792.38 <sup>**</sup>	0.123 <sup>**</sup>	1745092 <sup>**</sup>
تکرار Replication	2	0.015 <sup>**</sup>	1371.42 <sup>**</sup>	0.05 <sup>**</sup>	1797.64 <sup>**</sup>	0.011 <sup>**</sup>	1326.74 <sup>**</sup>
بلوک Block	48	0.00024 <sup>ns</sup>	4.19 <sup>ns</sup>	0.0003 <sup>ns</sup>	57.60 <sup>ns</sup>	0.0006 <sup>ns</sup>	1.08 <sup>ns</sup>
ژنوتیپ Genotype (G)	168	0.065 <sup>**</sup>	202.94 <sup>**</sup>	0.012 <sup>**</sup>	64.66 <sup>*</sup>	0.0077 <sup>**</sup>	2161.4 <sup>**</sup>
ژنوتیپ × محیط G×E	168	0.051 <sup>**</sup>	162.76 <sup>**</sup>	0.011 <sup>**</sup>	54.06 <sup>ns</sup>	0.0063 <sup>**</sup>	1746.88 <sup>**</sup>
خطای آزمایش Error	288	0.00027	3.76	0.0002	48.98	0.0027	1.07
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)	-	3.73	5.40	0.65	24.20	4.55	0.31

<sup>ns</sup>، \* و \*\*: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

<sup>†</sup>: GY، عملکرد دانه، PRO، محتوای پرولین برگ، WSC، کربوهیدرات‌های محلول در آب، CHL، محتوای کلروفیل برگ، Fv/Fm، حداکثر کارایی فتوسینتیم II، CMS، پایداری غشاء سیتوپلاسمی.

<sup>ns</sup>، \* and \*\*: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

<sup>†</sup>: GY, grain yield; PRO, proline content; WSC, water soluble carbohydrates; CHL, chlorophyll content; Fv/Fm, maximum efficiency of photosystem II; CMS, cytoplasmic membrane stability.

جدول ۲- مقایسه صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مورد مطالعه در لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب و والدین آن‌ها

Table 2. Physiological and biochemical traits in recombinant inbred lines (RILs) compared to their parents

آماره Statistic	The studied traits <sup>†</sup>					
	GY (g.m <sup>-2</sup> )	PRO (μg.g <sup>-1</sup> )	WSC (mg.g <sup>-1</sup> )	CHL (SPAD value)	Fv/Fm	CMS
میانگین والد ۱ (باباکس) Average P <sub>1</sub> (Babax)	292.25	43.84	0.066	27.95	161	0.694
میانگین والد ۲ (سری ام ۸۲) Average P <sub>2</sub> (Seri M82)	338.5	22.31	0.072	33.25	158	0.696
تفاوت میانگین والدین $\bar{P}_1 - \bar{P}_2$	46.25**	21.52*	-0.006*	-5.3 <sup>ns</sup>	3 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>
میانگین دو والد Mid-parents ( $\bar{X}_p$ )	315.4	33.07	0.069	30.6	159.5	0.695
بدترین رگه خویش‌آمیخته Worst RIL	58.25	19.08	0.065	10.9	152	0.598
بهترین رگه خویش‌آمیخته Best RIL	416.25	62.07	0.076	40.1	164	0.716
میانگین رگه‌های خویش‌آمیخته Average RILs ( $\bar{X}_{RIL}$ )	218.5	35.22	0.069	25.93	157.28	0.666
تفاوت میانگین رگه‌ها از والدین $\bar{X}_{RIL} - \bar{X}_p$	-96.9**	2.14 <sup>ns</sup>	0 <sup>ns</sup>	-4.66 <sup>ns</sup>	-2.21 <sup>ns</sup>	-0.029 <sup>ns</sup>
تفکیک متجاوز در جهت منفی Negative transgressive segregation	-234**	-3.22 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>	-17.05**	-6 <sup>ns</sup>	-0.09**
تفکیک متجاوز در جهت مثبت Positive transgressive segregation	77.75**	18.23**	0.004*	6.85 <sup>ns</sup>	3 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>
وراثت‌پذیری (درصد) Heritability (%)	39	40	18	30	36	38

ns, \*, \*\* به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

†: GY، عملکرد دانه، PRO محتوای پرولین برگ، WSC کربوهیدرات‌های محلول در آب، CHL محتوای کلروفیل برگ، Fv/Fm حداکثر کارایی فتوسیستم II، پایداری غشاء سیتوپلاسمی.

ns, \* and \*\*: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

†: GY, grain yield; PRO, proline content; WSC, water soluble carbohydrates; CHL, chlorophyll content; Fv/Fm, maximum efficiency of photosystem II; CMS, cytoplasmic membrane stability.

مثبت و معنی‌داری گزارش کردند. همبستگی بالای بین این صفات ممکن است ناشی از هم مکان بودن QTL‌های کنترل کننده یا پیوستگی بین آن‌ها باشد. تجزیه QTL‌های اصلی و اپیستاتیک و برهمکنش آن‌ها با محیط به‌طور همزمان برای شرایط بدون تنش و تنش گرمای آخر فصل به‌ترتیب در جدول‌های ۴ و ۵ ارائه شده است. برای صفات مورد بررسی در مجموع بیست و سه QTL اصلی و دو جفت QTL دارای اثر اپیستازی شناسایی شد. برهمکنش QTL×محیط نیز در پنج QTL اصلی معنی‌دار بود.

در شرایط تنش گرما، عملکرد دانه با محتوای پرولین ( $r = 0.255^{**}$ ) و کربوهیدرات‌های محلول ( $r = 0.215^{**}$ ) همبستگی مثبت ولی با حداکثر کارایی فتوسیستم II ( $r = 0.178^{**}$ ) همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری نشان داد (جدول ۳). بنابراین در برنامه‌های اصلاحی برای ایجاد ارقام پرمحصول و مقاوم به گرمای انتهای فصل در گندم، انتخاب هر یک از این صفات می‌تواند برای افزایش عملکرد مؤثر باشد. پینتو و همکاران (Pinto *et al.*, 2010) نیز در مطالعه روی این جامعه در شرایط تنش گرما و خشکی، بین محتوای کلروفیل و کربوهیدرات‌های محلول با عملکرد دانه همبستگی

فنتوتیپی این صفت را تشریح نمودند، برای سایر QTLها معنی دار نشد (جدول ۴). همچنین یک جفت مکان ژنی با اثر اپیستازی برای این صفت نقشه‌یابی شد که حدود ۲/۷۵ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کرد (جدول ۵). فاخری و خالق بابکی (Fakheri and Khalegh Babaki, 2014) نیز در مطالعه نسل F8.9 این جمعیت (SeriM82/Babax) در شرایط تنش اسمزی، چندین QTL برای این صفت روی کروموزوم‌های 1A، 1B و 3B شناسایی کردند که همه آن‌ها برهمکنش افزایشی×محیط نشان دادند.

برای حداکثر کارایی فتوسنتز II پنج QTL اصلی روی کروموزوم‌های 3A، 3B، 5B، 6B و 1D نقشه‌یابی شد که در مجموع ۴۴/۳۲ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. کلیه QTLها به جز  $QFv/Fm3B$  و  $QFv/Fm6B$  که دارای اثر افزایشی مثبت بود و آلل‌های آن‌ها از والد باباکس (Babax) به نتاج انتقال یافتند، دارای اثر افزایشی منفی بودند و آلل‌های آن‌ها از والد سری‌ام ۸۲ (Seri M82) به نتاج انتقال یافتند. برهمکنش افزایشی×محیط به جز برای  $QFv/Fm1D$  که در هر دو محیط مورد بررسی معنی دار شد و ۳/۳۷ درصد از تنوع فنوتیپی را پوشش داد، برای سایر QTLها معنی دار نشد (جدول ۴). برای این صفت یک جفت QTL با اثر اپیستازی نیز شناسایی شد که دارای اثر متقابل معنی دار با هر دو محیط مورد بررسی بودند و توانستند ۱/۸۸ درصد از تنوع این صفت را پوشش دهند (جدول ۵). در پژوهشی روی گندم تحت شرایط دمایی کنترل شده، برای صفت مذکور هشت QTL روی کروموزوم‌های 1A، 2A، 4A، 6A و 7A و نیز شش جفت QTL اپیستاتیک گزارش شده است (Azam et al., 2015). یک QTL اصلی ( $Qcms4B$ ) برای توجیه تنوع پایداری غشاء سیتوپلاسمی شناسایی شد که حدود ۸/۴۹ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کرد. این QTL دارای اثر افزایشی مثبت و آلل آن از والد سری‌ام ۸۲ (Seri M82) به نتاج انتقال یافته بود. برهمکنش افزایشی×محیط برای  $Qcms4B$  در هیچ یک از محیط‌های مورد بررسی معنی دار نشد. همچنین هیچ QTL دارای اثر اپیستازی برای این صفت شناسایی نشد. تالوکدر و همکاران (Talukder et al., 2014) QTLهای کنترل کننده این صفت را روی کروموزوم‌های 7A، 2B و 1D شناسایی کردند. گوپتا و همکاران (Gupta et al., 2015) نیز یک QTL برای

در تجزیه همزمان دو محیط برای عملکرد دانه پنج QTL اصلی روی کروموزوم‌های 1B، 2B و 2D شناسایی شد که حدود ۴۱/۰۹ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند. برهمکنش افزایشی×محیط به جز برای  $Qgy1B$  که در هر دو محیط مورد بررسی معنی دار شد، برای سایر QTLها معنی دار نشد (جدول ۴). بنت و همکاران (Bennett et al., 2012) در بررسی یک جمعیت دابل هاپلوئید گندم در شرایط تنش خشکی، چهار QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 2A، 2D، 2B و 1B شناسایی کردند که با نتایج این تحقیق هم‌خوانی داشت. لویز و همکاران (Lopes et al., 2013) نیز در بررسی این جمعیت (SeriM82/Babax) در شرایط گرما و خشکی، QTLهای کنترل کننده عملکرد دانه را روی کروموزوم‌های 4B، 4A، 5A و 6B نقشه‌یابی کردند که همه آن‌ها برهمکنش افزایشی×محیط نشان دادند. برای محتوای پروتئین شش QTL اصلی روی کروموزوم‌های 5A، 6A، 2B و 5B نقشه‌یابی شد که حدود ۵۴/۸۷ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را تبیین کردند. کلیه QTLها به جز  $Qpro5B$  و  $Qpro6A$  که دارای اثر افزایشی مثبت بودند و آلل‌های آن‌ها از والد باباکس (Babax) به نتاج انتقال یافتند، دارای اثر افزایشی منفی و آلل‌های آن‌ها از والد سری‌ام ۸۲ (Seri M82) به نتاج انتقال یافته بودند. برهمکنش افزایشی×محیط به جز برای  $Qpro6A$  که در هر دو محیط مورد بررسی معنی دار شد و ۲ درصد از تنوع فنوتیپی را پوشش داد، برای سایر QTLها معنی دار نشد (جدول ۴). همچنین مهدی نژاد (Mahdinejad, 2014) در بررسی این جامعه در شرایط نرمال و تنش اسمزی، سه جایگاه واجد QTL روی کروموزوم‌های 3A و 3B برای توجیه تنوع محتوای پروتئین برگ نقشه‌یابی کردند که هر دو اثر متقابل QTL×محیط نشان دادند. چهار QTL اصلی روی کروموزوم‌های 1A، 3A، 3B و 1D برای کربوهیدرات‌های محلول نقشه‌یابی شد که حدود ۳۱/۵۳ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه کردند. کلیه QTLها به جز  $Qwsc1A$  که دارای اثر افزایشی منفی بود و آلل آن از والد باباکس (Babax) به نتاج انتقال یافته بود، دارای اثر افزایشی مثبت و آلل‌های آن‌ها از والد سری‌ام ۸۲ (Seri M82) به نتاج انتقال یافته بودند. برهمکنش افزایشی×محیط به جز برای  $Qwsc3A$  و  $Qwsc1A$  که در هر دو محیط مورد بررسی معنی دار شد و ۱/۷۵ درصد از تنوع

دو یا چند صفت را کنترل می‌کند. بنابراین وقتی یک صفت گرینش می‌شود، موجب کاهش یا افزایش سایر صفات همبسته خواهد شد. در این تحقیق، QTL‌های عملکرد دانه (*Qgy1B*) و محتوای کلروفیل (*Qchl1B*) از موقعیت یکسانی روی کروموزوم 1B برخوردار بودند. همچنین QTL کربوهیدرات‌های محلول (*Qwsc1D*) که در موقعیت ۹/۰ سانتی‌مورگانی کروموزوم 1D شناسایی شد، با QTL حداکثر کارایی فتوسیستم II (*QFv/Fm1D*) تقریباً هم‌مکان بود. QTL‌های عملکرد دانه، وزن هزار دانه و کربوهیدرات‌های محلول نیز در مجاورت نشانگر wPt-0021 روی کروموزوم 3B شناسایی شدند. بنابراین همبستگی بین صفات به‌ویژه عملکرد دانه و محتوای کلروفیل و نیز کربوهیدرات‌های محلول با حداکثر کارایی فتوسیستم II از این طریق قابل توجیه است. پینتو و همکاران (Pinto *et al.*, 2010) نیز چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف مرتبط با عملکرد دانه در این جمعیت گزارش کردند.

این صفت روی کروموزوم 3B شناسایی کردند. برای محتوای کلروفیل دو QTL اصلی روی کروموزوم‌های 1B و 2B شناسایی شد که حدود ۱۷/۳۵ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند. اثر افزایشی *Qchl2B* منفی و آلل آن از والد باباکس (Babax) و اثر افزایشی *Qchl1B* مثبت و آلل آن از والد سری‌ام ۸۲ (Seri M82) به نتاج انتقال یافته بود. برهمکنش افزایشی×محیط برای این QTL‌ها در هیچ یک از محیط‌های مورد بررسی معنی‌دار نشد (جدول ۴). همچنین هیچ QTL دارای اثر اپیستازی برای این صفت شناسایی نشد. طهماسبی و همکاران (Tahmasebi *et al.*, 2016) نیز در مطالعه روی این جمعیت (*SeriM82/Babax*) در شرایط تنش گرما و خشکی، چهار QTL برای این صفت روی کروموزوم‌های 1B، 2D، 3B و 7D شناسایی کردند که تا حدودی با نتایج این تحقیق مطابقت داشت.

همبستگی معنی‌دار بین صفات می‌تواند به دلیل پیوستگی (Linkage) شدید بین آن‌ها یا چند اثره (Pleiotropy) بودن یک QTL باشد که در این حالت، یک QTL به‌طور هم‌زمان

جدول ۳- همبستگی‌های ژنتیکی بین صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مورد مطالعه در لاین‌های نوترکیب گندم و والدین آن‌ها تحت شرایط بدون تنش (زیر قطر) و تنش گرما (بالای قطر)

Table 3. Genetic correlations among the studied physiological and biochemical traits in wheat recombinant inbred lines and their parents for non-stress (below diagonal) and stress (above diagonal) conditions

صفت Trait <sup>†</sup>	GY (g.m <sup>-2</sup> )	PRO (μg.g <sup>-1</sup> )	WSC (mg.g <sup>-1</sup> )	CHL (SPAD value)	Fv/Fm	CMS
عملکرد دانه GY (g.m <sup>-2</sup> )	1	0.26**	0.22*	-0.18 <sup>ns</sup>	0.78**	-0.19*
محتوای پرولین PRO (μg.g <sup>-1</sup> )	-0.17 <sup>ns</sup>	1	0.22*	0.34**	0.22*	0.24*
کربوهیدرات‌های محلول WSC (mg.g <sup>-1</sup> )	-0.16 <sup>ns</sup>	0.14 <sup>ns</sup>	1	0.27**	-0.11 <sup>ns</sup>	0.31**
محتوای کلروفیل CHL (SPAD value)	0.305**	0.33**	0.40**	1	-0.14 <sup>ns</sup>	0.29**
حداکثر کارایی فتوسیستم II Fv/Fm	0.89**	-0.14 <sup>ns</sup>	-0.54**	0.13 <sup>ns</sup>	1	0.35**
پایداری غشاء سیتوپلاسمی CMS	-0.32**	0.11 <sup>ns</sup>	0.29**	0.37**	0.31**	1

<sup>ns</sup>، \* و \*\*: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

<sup>†</sup>: GY، عملکرد دانه، PRO، محتوای پرولین برگ، WSC، کربوهیدرات‌های محلول در آب، CHL، محتوای کلروفیل برگ، Fv/Fm، حداکثر کارایی فتوسیستم II، CMS، پایداری غشاء سیتوپلاسمی.

<sup>ns</sup>، \* and \*\*: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

<sup>†</sup>: GY, grain yield; PRO, proline content; WSC, water soluble carbohydrates; CHL, chlorophyll content; Fv/Fm, maximum efficiency of photosystem II; CMS, cytoplasmic membrane stability.



جدول ۴- آثار افزایشی و برهمکنش افزایشی × محیط QTLهای شناسایی شده برای صفات مورد بررسی در جمعیت لاینهای خویش آمیخته نوترکیب گندم

Table 4. Additive and additive × environment interaction effects of the identified QTLs for the studied traits in wheat recombinant inbred lines population

صفت <sup>†</sup>	نام QTL	فاصله نشانگری	موقعیت QTL	دامنه تغییرات	اثر افزایشی	R <sup>2</sup> <sub>a</sub>	AE <sub>1</sub> <sup>b</sup>	AE <sub>2</sub> <sup>c</sup>	R <sup>2</sup> <sub>ae</sub> <sup>d</sup>
Trait <sup>†</sup>	QTL name	Marker interval	QTL position (CM)	Range	Additive effect (A)				
GY (g.m <sup>-2</sup> )	<i>Qgy1B</i>	agc/cta-3-wPt-0944	2	0.0-11.2	2.1**	7.95	0.01 <sup>ns</sup>	-0.01 <sup>ns</sup>	1.22
	<i>Qgy1B</i>	agg/ctg-3-aac/ctc-6	82.6	78.6-84.6	-0.5**	8.11	-0.03*	0.03*	1.51
	<i>Qgy2B</i>	aac/cta-1-wPt-0615	14.8	9.1-23.6	4.0**	9.09	0.02 <sup>ns</sup>	-0.02 <sup>ns</sup>	1.43
	<i>Qgy2B</i>	agg/cac-7-gwm301	91.1	89.7-98.9	2.2**	7.95	0.001 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>	0.81
	<i>Qgy2D</i>	wPt-6657-gdm035	1	0.0-6.0	-0.2**	7.99	-0.001 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.71
PRO (μg.g <sup>-1</sup> )	<i>Qpro2B</i>	wPt-7750-agg/cat-7	26.9	26.1-29.2	-1.60**	8.71	-0.001 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.01
	<i>Qpro5A</i>	aac/ctc-12-gwm304	38.8	37.3-39.8	-0.53**	7.91	-1.21 <sup>ns</sup>	1.23 <sup>ns</sup>	1.48
	<i>Qpro5B</i>	acc/ctc-3-gwm133	7.0	0.0-8.9	2.02**	10.95	-0.001 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.01
	<i>Qpro6A</i>	aca/caa-5-wPt-7599	46.9	30.9-53.8	-0.61**	8.70	-1.50*	1.52*	2.00
	<i>Qpro6A</i>	aca/ctg-8-agg/cta-5	36.4	33.8-43.0	-1.40**	8.79	0.46 <sup>ns</sup>	-0.46 <sup>ns</sup>	0.02
	<i>Qpro6A</i>	wPt-2260-aca/cac-8	19.0	18.8-19.3	1.11*	9.81	-0.97 <sup>ns</sup>	1.02 <sup>ns</sup>	1.02
WSC (mg.g <sup>-1</sup> )	<i>Qwsc1A</i>	wPt-8016-wPt-8644	98.1	88.6-115.1	-0.001 <sup>ns</sup>	7.05	-0.005*	0.005*	0.77
	<i>Qwsc1D</i>	acc/ctc-5-acc/ctc-5	9.0	0.0-9.0	0.003*	8.68	0.001 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>	0.04
	<i>Qwsc3A</i>	agg/cag-13-aca/cta-5	47.4	40.1-49.4	0.001 <sup>ns</sup>	7.01	0.003*	-0.004*	0.98
	<i>Qwsc3B</i>	wPt-2757-barc147	86.8	86.0-87.7	0.004**	8.79	-0.003 <sup>ns</sup>	0.003 <sup>ns</sup>	0.80
(Fv/Fm)	<i>QFv/Fm1D</i>	wPt-7953-agg/cta	14.6	5.0-19.4	-0.08**	11.2	0.07**	-0.07**	3.37
	<i>QFv/Fm3A</i>	act/cag-6-wPt-9268	0.0	0.0-13.2	-0.05**	7.45	-0.01 <sup>ns</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	0.12
	<i>QFv/Fm3B</i>	aag/ctc-9-wPt-8238	141.2	134.0-	0.05**	8.9	-0.02 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.21
	<i>QFv/Fm5B</i>	wPt-0103-gwm371	13.9	142.2	-0.04*	7.63	0.03 <sup>ns</sup>	-0.03 <sup>ns</sup>	0.23
	<i>QFv/Fm6B</i>	wPt-8412-agg/cat-8	62.2	10.5-13.9	0.06**	9.14	-0.02 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	0.21
					48.4-67.1				
CMS	<i>Qcms4B</i>	wPt-0391-act/ctc-6	43.8	37.3-46.8	0.06**	8.49	-2.43 <sup>ns</sup>	0.39 <sup>ns</sup>	1.96
CHL (SPAD value)	<i>Qchl1B</i>	agc/cta-3-wPt-0944	1	0.0-14.2	0.95**	9.15	0.001 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>	0.03
	<i>Qchl2B</i>	gwm301a-acc/ctg-3	98.9	86.9-98.9	-0.80**	8.20	0.55 <sup>ns</sup>	-0.55 <sup>ns</sup>	0.56

ns، \* و \*\*: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪.

†: GY، عملکرد دانه، PRO، محتوای پرولین برگ، WSC، کربوهیدرات‌های محلول در آب، CHL، محتوای کلروفیل برگ، Fv/Fm، حداکثر کارایی فتوسنتز، CMS، پایداری غشاء سیتوپلاسمی.

(a) تنوع توجیه شده توسط اثر افزایشی، (b) برهمکنش اثر افزایشی و شرایط بدون تنش (E<sub>1</sub>)، (c) برهمکنش اثر افزایشی و شرایط تنش گرما (E<sub>2</sub>)، (d) تنوع توجیه شده توسط برهمکنش اثر افزایشی و محیط.

ns، \* and \*\*: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

†: GY, grain yield; PRO, proline content; WSC, water soluble carbohydrates; CHL, chlorophyll content; Fv/Fm, maximum efficiency of photosystem II; CMS, cytoplasmic membrane stability.

a) Percentage of phenotypic variance explained by additive effect of QTL, b) Additive by environment interaction under non-stress conditions (E<sub>1</sub>), c) Additive by environment interaction under heat stress conditions (E<sub>2</sub>), d) Percentage of phenotypic variance explained by additive and environment interaction.

جدول ۵- اپیستازی افزایشی در افزایشی (AA) و برهمکنش آن با محیط (AAE) در مکان‌های ژنی شناسایی شده برای صفات مورد بررسی در جمعیت لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب گندم

Table 5. Additive by additive epistasis (AA) and epistasis  $\times$  environment interaction (AAE) effects of identified QTLs for the evaluated traits in wheat recombinant inbred lines population

صفت Trait	QTLi QTLj	Marker interval i Marker interval j	QTLi Position (CM) QTLj Position (CM)	Range	AA <sup>a</sup>	R <sup>2</sup> <sub>aa</sub> <sup>b</sup>	AAE <sub>1</sub> <sup>c</sup>	AAE <sub>2</sub> <sup>d</sup>	R <sup>2</sup> <sub>aae</sub> <sup>e</sup>
WSC (mgg <sup>-1</sup> )	<i>Qwsc1A</i> <i>Qwsc3A</i>	wPt-8016-wPt-8644 agc/cag-13-aca/cta-5	98.1 47.4	88.6-115.1 40.1-49.4	-0.0005**	2.75	0.001 <sup>ns</sup>	-0.001 <sup>ns</sup>	0.13
Fv/Fm	<i>QFv/Fm1D</i> <i>QFv/Fm7B</i>	wPt-7953-agg/cta aca/cag-4-acg/cta-9	14.6 15.1	5.0-19.4 3.0-15.1	-0.004*	1.88	0.006*	-0.006*	1.91

<sup>ns</sup>, \* و \*\*: به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵٪ و ۱٪ درصد.

(a) اپیستازی افزایشی در افزایشی، (b) تنوع توجیه‌شده توسط اپیستازی AA، (c) و (d) به ترتیب برهمکنش اپیستازی AA با محیط بدون تنش و تنش گرمایی، (e) تنوع توجیه‌شده توسط برهمکنش اپیستازی AA با محیط.

<sup>ns</sup>, \* and \*\*: Not-significant and significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

a) Additive by additive epistasis, b) Percentage of phenotypic variance explained by AA epistatic effect, c and d) Interaction of AA epistasis with non-stress and heat stress environments, respectively, e) percentage of phenotypic variance explained by AA epistasis and environment interaction.

### نتیجه‌گیری کلی

از آن‌ها دارای برهمکنش معنی‌دار با محیط نبودند و به عبارت دیگر، QTL‌های یکسانی برای صفت مربوطه تحت دو شرایط مورد بررسی حاصل شد. بنابراین، می‌توان گفت که گزینش به کمک نشانگر در این جامعه از کارایی لازم برخوردار است و می‌توان از این QTL‌ها و نشانگرهای پیوسته با آن‌ها در گزینش به کمک نشانگر در جهت ایجاد ارقام پرمحصول و متحمل به گرما استفاده کرد. همچنین، دو QTL اپیستاتیک نیز برای کربوهیدرات‌های محلول و حداکثر کارایی فتوسینتیم II در این مطالعه نقشه‌یابی شد. بنابراین، باید برهمکنش بین آلل‌های مکان‌های ژنی کنترل‌کننده این صفات نیز در مطالعات بعدی جهت استفاده در انتخاب به کمک نشانگر و نیز انتقال و هرمی کردن ژن‌های مربوطه مد نظر قرار گیرند. در پایان خاطر نشان می‌شود که شناسایی نواحی ژنومی صفات مورد بررسی، آغازی برای یک راه طولانی است و برای اینکه بتوان از این QTL‌ها جهت اصلاح ارقام زراعی استفاده کرد، نیاز به آزمایش‌های تکمیلی زیادی در سال‌ها، مکان‌ها و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت است.

یکی از مهم‌ترین اهداف اصلاح گندم، ایجاد ژنوتیپ‌هایی با عملکرد بالا و کیفیت مطلوب است که در محیط‌های مختلف از پایداری لازم برخوردار باشند. در واقع دو روش اصلی برای دستیابی به پایداری یک رقم وجود دارد: اول، شناسایی QTL‌های پایدار یا QTL‌های دارای حداقل برهمکنش با محیط که در گزینش به کمک نشانگر مفید باشند و دوم، ایجاد ارقام با سازگاری وسیع از طریق هرمی کردن QTL‌های مختلفی که هر یک به شرایط محیطی متفاوتی سازگاری داشته باشند. تحقیق حاضر از معدود گزارش‌های تجزیه QTL مرتبط با صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در گندم نان تحت شرایط تنش گرما می‌باشد. در این مطالعه، ویژگی‌هایی ارزیابی شدند که می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی برای افزایش مقاومت گیاه و حفظ عملکرد در مناطق مستعد تنش گرما مورد استفاده قرار گیرند. بر اساس نتایج، در مجموع بیست و سه QTL اصلی برای صفات مورد بررسی شناسایی شد که تعداد هجده عدد

### References

- Ayoub, M., Armstrong, E., Bridger, G., Fortin, M. G. and Mather, D. E. 2003. Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. *Crop Science* 43: 556-561.
- Azadi, A., Mardi, M., Majidi Hervan, E., Mohammadi, S. A., Moradi, F., Tabatabaee, M. T., Pirseyedi, S. M., Ebrahimi, M., Fayaz, F., Kazemi, M., Ashkani, S., Nakhoda, B. and Mohammadi Nejad, G. 2014. QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Molecular Biology Reporter* 33: 102-120.
- Azam, F., Chang, X. and Jing, R. 2015. Mapping QTL for chlorophyll fluorescence kinetics parameters at seedling stage as indicators of heat tolerance in wheat. *Euphytica* 202: 245-258.

- Baker, N. R. and Rosengvist, E. 2004.** Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany** 55: 1607-1621.
- Barnabas, B., Jager, K. and Feher, A. 2008.** The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. **Plant Cell Environment** 31: 11-38.
- Bates, I. S., Waldem, R. P. and Teare, I. D. 1973.** Rapid determination of free proline for water stress studies. **Plant and Soil** 39: 205-207.
- Bennett, D., Izanloo, A., Reynolds, M., Kuchel, H., Langridge, P. and Schnurbusch, T. 2012.** Genetic dissection of grain yield and physical grain quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water limited environments. **Theoretical and Applied Genetics** 125: 255-271.
- Campbell, B. T., Baenziger, P. S., Gill, K. S., Eskridge, K. M., Budak, H., Erayman, M., Dweikat, I. and Yen, Y. 2003.** Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. **Crop Science** 43: 1493-1505.
- Edae, E. A., Byrne, P. F., Manmathan, H., Haley, S. D., Moragues, M., Lopes, M. S. and Reynolds, M. P. 2013.** Association mapping and nucleotide sequence variation in five drought tolerance candidate genes in spring wheat. **Plant Genome** 6: 1-13.
- Fakheri, B. A. and Khalegh Babaki, A. 2014.** Mapping genomic regions controlling physiological and morphological traits associated with seedling stage of bread wheat under normal and osmotic stress conditions. **Iranian Journal of Field Crop Science** 45:119-133. (In Persian with English Abstract).
- Gupta, M., Chawla, V., Garg, P., Yadav, N., Munjal, R. and Sharma, B. 2015.** Genetic analysis of yield and heat stress related traits in wheat (*Triticum aestivum* L) using microsatellite markers. **Journal of Applied and Natural Science** 7 (2): 739-744.
- Gupta, P. K., Balyan, H. S., Kulwal, P. L., Kumar, N., Kumar, A., Mir, R. R., Muhan, A. and Kumar, J. 2007.** QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat. **Journal of Zhejiang University Science B** 8: 807-814.
- Jalal Kamali, M. R. and Duveiller, E. 2008.** Wheat production and research in Iran: A success story. International Symposium on Wheat Yield Potential: Challenges to International Wheat Breeding. Mexico, D.F. CIMMYT.
- Lincoln, S., Daly, M. and Lander, E. 1992.** Constructing genetics maps with MAPMAKER/EXP 3.0. Whitehead Institute Technical Report, Whitehead Institute, Cambridge.
- Lopes, M. S., Reynolds, M. P., McIntyre, C. L., Mathews, K. L., Jalal Kamali, M. R., Mossad, M., Feltaous, Y., Tahir, I. S. A., Chatrath, R., Ogonnaya, F. and Baum, M. 2013.** QTL for yield and associated traits in the Seri/Babax population grown across several environments in Mexico, in the West Asia, North Africa, and South Asia regions. **Theoretical and Applied Genetics** 126: 971-984.
- Mahdinejad, N. 2014.** Mapping genomic regions of physiological and morphological traits of wheat under salinity conditions. Ph. D. Dissertation, University of Tehran, Iran. (In Persian).
- Mason, R. E., Mondal, S., Beecher, F. W., Pacheco, A., Jampala, B., Ibrahim, A. M. and Hays, D. B. 2010.** QTL associated with heat susceptibility index in wheat (*Triticum aestivum* L.) under short-term reproductive stage heat stress. **Euphytica** 174: 423-436.
- McIntyre, C. L., Mathews, K. L., Rattey, A., Chapman, S. C., Drenth, J., Ghaderi, M., Reynolds, M. P. and Shorter, R. 2010.** Molecular detection of genomic regions associated with grain yield evaluated under irrigated and rainfed conditions. **Theoretical and Applied Genetics** 120: 527-541.
- Nyquist, W. E. 1991.** Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. **Critical Reviews in Plant Sciences** 10: 235-322.
- Olivares Villegas, J. J., Reynolds, M. P. and McDonald, G. K. 2007.** Drought adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. **Functional Plant Biobiology** 34: 189-203.
- Panse, V. G. 1957.** Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. **Indian Journal of Genetics** 17: 317-328.
- Pinto, R. S., Reynolds, M. P., Mathews, K. L., McIntyre, C. L., Olivares Villegas, J. J. and Chapman, S. C. 2010.** Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. **Theoretical and Applied Genetics** 121: 1001-1021.
- Rahman, M. A., Chikushi, J., Yoshida, S. and Karim, A. J. M. S. 2009.** Growth and yield components of wheat genotypes exposed to high temperature stress under control environment. **Bangladesh Journal of Agricultural Research** 34: 361-372.

- Rane, J. and Nagarajan, S. 2004.** High temperature index for field evaluation of heat tolerance in wheat cultivars. *Agricultural Systems* 79: 243-255.
- Reynolds, M. P., Ortiz Monasterio, J. I. and McNab, A. 2001.** Application of physiology in wheat breeding. Mexico, D. F., CIMMYT.
- Rizza, F., Crossatti, C., Stancan, M. and Cattivelli, L. 1994.** Studies for assessing the influences of hardening on cold tolerance of barley genotypes. *Euphytica* 75: 131-138.
- Tahmasebi, S., Heidari, B., Pakniyat, H. and McIntyre, C. L. 2016.** Mapping QTLs associated with agronomic and physiological traits under drought and terminal- heat stress conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome* 60 (1): 26-45.
- Talukder, S. K., Babar, M. A., Vijayalakshmi, K., Poland, J., Prasad, P. V. V., Bowden, R. and Fritz, A. 2014.** Mapping QTL for the traits associated with heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *MBC Genetics* 1597: 1-13.
- Teulat, B., Borries, C. and This, D. 2001.** New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth chamber under two water regimes. *Theoretical and Applied Genetics* 103: 161-170.
- Vijendra Das, L. D. 2000.** Problem facing plant breeding. CBS Publishers. 896 p.
- Yadava, U. 1989.** A rapid and nondestructive method to determine chlorophyll in intact leaves. *Horticultural Science* 21: 1449-1450.
- Yang, J., Hu, C., Hu, H., Yu, R., Xia, Z., Ye, X. and Zhu, J. 2008.** QTL Network: Mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics* 24 (5): 721-723.
- Yemen, E. W. and Willis, A. J. 1954.** The estimation of carbohydrates in plant extracted by anthrone. *Biochemical Journal* 57: 508-514.



University of Guilan  
Faculty of Agricultural  
Sciences

**Cereal Research**  
Vol. 7, No. 4, Winter 2018 (519-531)

## **QTL analysis of some physiological and biochemical traits associated with grain yield in wheat under terminal heat stress**

**Faramarz Sohrabi Chah-Hassan<sup>1</sup>, Mahmood Solouki<sup>2\*</sup>, Baratali Fakheri<sup>3</sup> and Nafiseh Mehdinejad<sup>4</sup>**

Received: March 5, 2017

Accepted: October 11, 2017

### **Abstract**

To identify the genomic regions with main, epistatic, and QTL×environment (Q×E) interaction effects for some of the physiological and biochemical traits of wheat, an experiment was conducted at Research Farm of Agricultural and Natural Resources Research Center of Sistan, Iran, in 2015-16 growing season. The experiment was carried out using two alpha lattice designs with two replications under non-stress and terminal heat stress conditions. Plant materials were 167 recombinant inbred lines and their parents ('SeriM82' and 'Babax') and six traits including grain yield (GY), proline content (PRO), water soluble carbohydrates (WSC), maximum efficiency of photosystem II (Fv/Fm), cytoplasmic membrane stability (CMS) and chlorophyll content (CHL) were measured. QTL analysis was conducted by Mixed-Model based composite interval mapping (MCIM) method. There were significant differences among the genotypes for all studied traits and transgressive segregations in both directions were also observed. Using mixed linear model, a total of 23 main-effect QTLs were detected. The Q×E interaction was significant in five main-effect QTLs and two epistatic QTLs were also detected for studied traits. The most of mapped QTLs appear to be quite stable. Therefore, can be used in marker-assisted selection (MAS) in order to produce high-performance and heat tolerant wheat genotypes.

**Keywords:** Epistatic effects, QTL×environment interaction, Recombinant inbred lines

---

1. Graduated Ph. D., Dept. of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran (current address: Dept. of Agriculture, Payam-e-Noor University, Tehran, Iran)

2. Assoc. Prof., Dept. of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

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

4. Assist. Prof., Dept. of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

\* Corresponding author: [mahmood.solouki@gmail.com](mailto:mahmood.solouki@gmail.com)