

## مکان‌یابی QTL‌های افزایشی و اپیستاتیک و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای صفات مرتبط با خصوصیات سنبله در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم نان بهاره

حمزه حمزه<sup>۱</sup>، علی اصغری<sup>۲\*</sup>، سیدابولقاسم محمدی<sup>۳</sup>، امید سفالیان<sup>۲</sup>، سلیمان محمدی<sup>۴</sup>، مجتبی نورآیین<sup>۵</sup>، معروف خلیلی<sup>۶</sup>

۱. بخش تحقیقات چغندرقد، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی همدان، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، همدان، ایران

۲. دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل، ایران

۳. استاد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران

۴. بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان غربی، ایران

۵. استادیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران

۶. دانشیار گروه اصلاح نباتات، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۱۰/۱۰ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۸/۴/۲۹

### Mapping main and epistatic QTL and their interaction with environment for traits related to spike characteristics in recombinant inbred lines of spring wheat

Hamza Hamza<sup>1</sup>, Ali Asghari<sup>2\*</sup>, Seyed Abulghasem Mohammadi<sup>3</sup>, Omid Sofalian<sup>2</sup>, Soleiman Mohammadi<sup>4</sup>, Mojtaba Nouraein<sup>5</sup>, Marouf Khalili<sup>6</sup>

1. Agricultural and Natural Resources Research Center of Hamedan, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Iran

2. Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran.

3. Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran.

4. Iran Seed and plant Improvement Research Department, West Azarbaijan Agricultural and Natural Resources Research Center, AREEO, Urmia, Iran.

6. Assistant Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, University of Maragheh, Maragheh, Iran.

7. Associate Professor, Department of Plant Breeding, Payame Noor University, Tehran, Iran

(Received: Dec. 31, 2018 - Accepted: Jul. 20, 2019)

#### Abstract

In order to mapping additive and epistatic QTL and their interaction with environment for traits related to spike characteristics using a RILs population of wheat, comprising 148 recombinant inbred lines derived from a cross between two winter wheat cultivars, 'YecoraRojo' and 'No. 49', was evaluated in two locations in Iran (Miandoab and Mahabad) during 2014-2016. A linkage map including 177 microsatellite and 51 retrotransposon markers was used in this study. Quantitative trait loci (QTL) were determined using QTL Network 2.0 software based on the CIM and mixed-linear method. In the present study, the highest broad (58.31%) and narrow-sense (29.15%) heritability was measured for spikelet number per spike and the lowest broad (51.28%) and narrow-sense (25.64%) heritability was detected for spike length. Results of QTL analysis showed that in normal condition, one QTL ( $R^2_A = 1.54\%$ ), one QTL $\times$ E ( $R^2_{AE} = 4.40\%$ ), 2 additive  $\times$  additive epistatic effects ( $R^2_{AA} = 0.44-0.4\%$ ) and 6 QTL  $\times$  QTL $\times$ E interactions ( $R^2_{AAE} = 8.24-9.7\%$ ) were significant. In water deficit condition, 1 additive  $\times$  additive interactions ( $R^2_{AA} = 4\%$ ) and 3 QTL  $\times$  QTL  $\times$  E interactions ( $R^2_{AAE} = 6.98\%$ ) were identified. In average of two conditions, two QTL ( $R^2_A = 0.78\%$ ), 1 QTL $\times$ E ( $R^2_{AE} = 5.15\%$ ), 10 additive  $\times$  additive epistatic effects ( $R^2_{AA} = 0.02-7.9\%$ ) and 14 QTL  $\times$  QTL  $\times$  E interactions ( $R^2_{AAE} = 0.86-8.92\%$ ), were significant which can be due to the high number of QTLs with low effects and also environmental effects.

#### چکیده

به منظور مکان‌یابی QTL‌های افزایشی و اپیستاتیک و اثر متقابل آنها با محیط برای صفات مرتبط با خصوصیات سنبله، ۱۴۸ لاین اینبرد نوترکیب گندم همراه با والدین YecoraRojo و No. 49 در دو ایستگاه تحقیقات کشاورزی میاندوآب و مهاباد در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی انتهای فصل طی دو سال زراعی ۱۳۹۴ و ۱۳۹۳ مورد ارزیابی قرار گرفتند. نقشه پیوستگی مورد استفاده شامل ۱۷۷ نشانگر ریز ماهواره و ۵۱ نشانگر رتروترانسپوزون بود. برای تجزیه QTL از نرم‌افزار QTL Network 2.0 استفاده شد. در بررسی حاضر بیشترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۵۸/۳۱ درصد) و خصوصی (۲۹/۱۵ درصد) برای تعداد سنبله در سنبله و کمترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۵۱/۲۸ درصد) و خصوصی (۲۵/۶۴ درصد) برای طول سنبله در شرایط نرمال مشاهده شد. نتایج تجزیه QTL نشان داد در شرایط نرمال رطوبتی یک QTL (۱/۵۴ درصد= $R^2_A$ )، یک اثر متقابل QTL در محیط (۴/۴۰ درصد= $R^2_{AE}$ )، دو اثر اپیستازی QTL $\times$  QTL ( $R^2_{AA} = 0.44-0.4$ ) و ۶ اثر متقابل QTL $\times$  QTL $\times$  E ( $R^2_{AAE} = 8.24-9.7$ ) مشاهده شد. در شرایط تنش کم‌آبی، یک اپیستازی QTL $\times$  QTL (۴ درصد= $R^2_{AA}$ ) و سه اثر QTL $\times$  QTL $\times$  E در محیط ( $R^2_{AAE} = 6.98$ ) مکان‌یابی شد. در مجموع دو شرایط نیز یک QTL (۰/۷۸ درصد= $R^2_A$ )، یک اثر متقابل QTL با محیط (۵/۱۵ درصد= $R^2_{AE}$ )، ۱۰ اپیستازی QTL $\times$  QTL ( $R^2_{AA} = 0.02-7.9$ ) و ۱۴ اثر QTL $\times$  QTL $\times$  E در محیط ( $R^2_{AAE} = 0.86-8.92$ ) مشاهده شد. در این تحقیق تعداد QTL‌های شناسایی شده برای خصوصیات مرتبط با سنبله گندم بسیار کم بودند که می‌تواند به دلیل تعداد بالای QTL با اثرهای کم و همچنین اثرات محیطی باشد.

**Keywords:** Epistatic, Marker, Spike, QTL, Wheat.

**واژه‌های کلیدی:** اپیستازی، سنبله، نشانگر، گندم، QTL.

## مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین گیاه زراعی جهان است که در سطحی معادل ۲۱۷ میلیون هکتار کشت می‌شود و میزان تولید سالیانه آن ۶۵۱ میلیون تن گزارش شده است (FAO, 2017). با توجه به افزایش روزافزون جمعیت جهان، برآورد شده است که تولید گندم در جهان تا سال ۲۰۲۰ باید به‌طور متوسط سالیانه ۲ درصد افزایش یابد تا پاسخگوی نیاز غذایی جمعیت دنیا باشد (Abdel-Ghany *et al.*, 2004). کمبود آب در بسیاری از نقاط دنیا به‌عنوان مهم‌ترین عامل محدودکننده رشد و تولید گیاهان زراعی است. بنابراین، ایجاد و استفاده از ارقام متحمل به شرایط خشکی از اهمیت زیادی برخوردار است (Gol-Abadi *et al.*, 2008). در بهنژادی و تولید ارقام پر محصول، دسترسی به تنوع ژنتیکی، اطلاع از ساختار ژنتیکی و نحوه توارث صفات ضروری است تا با بهره‌برداری صحیح از این تنوع بتوان ارقام جدید با خصوصیات مورد نظر را تولید نمود. به عبارت دیگر، تنوع ژنتیکی لازمه اصلی گزینش در برنامه‌های بهنژادی برای بهبود صفات و تولید ارقام جدید و سازگار است (Houshmand, 2003). با توجه به کاهش تنوع ژنتیکی در مواد اصلاح‌شده، انجام تلاقی بین ژنوتیپ‌هایی با خصوصیات مکمل از روش‌های متداول برای تولید جمعیت‌های در حال تفرق و ایجاد نوترکیبی‌های جدید برای رسیدن به صفات مطلوب و عملکرد بالا ضروری است. جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب که از طریق خودگشنی گیاهان  $F_2$  حاصل از تلاقی دو لاین طی چند نسل (معمولاً تا نسل  $F_8$  یا  $F_9$ ) تولید می‌شود، از جمله چنین جمعیت‌هایی می‌باشد. افراد این جمعیت‌ها به‌علت پشت سر گذاشتن چند چرخه تفرق قبل از رسیدن به هموزیگوتی، دارای ترکیبات متفاوت از ژن‌های والدینی بوده و از نظر صفات مختلف ممکن است نسبت به والدین خود برتر باشند؛ بنابراین، جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب دارای

کاربردهای مختلف از قبیل ایجاد تنوع برای انتخاب ژنوتیپ‌های برتر، تهیه نقشه‌های ژنتیکی و مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مختلف می‌باشند. (Young, 2000). در برنامه‌های به‌نژادی با هدف افزایش عملکرد انتخاب بر مبنای اجزای عملکرد بسیار مهم می‌باشد (Mohammadi and Khadambashi-Emami, 2007).

افزایش طول‌سنبله و تعداد دانه در سنبله می‌تواند راه‌کاری قابل توصیه برای افزایش تعداد دانه و شاخص برداشت در گندم باشد (Gaju *et al.*, 2009). اصلاح سنبله جهت افزایش تعداد سنبلچه و تعداد دانه از طریق اصلاح نباتات نیاز به درک درستی از ساختار ژنتیکی این صفت دارد. نواحی کروموزومی زیادی شناسایی شده‌اند که طول‌سنبله را تحت تأثیر قرار می‌دهند. (Marza *et al.*, 2006)، ده QTL برای صفت طول سنبله بر روی کروموزوم‌های 1A، 1AS، 1B، 2BL، 2BS، 3BL، 4B، 5B، 7AS و 7BS مکان‌یابی کردند. آن‌ها اظهار داشتند که QTL موجود بر روی کروموزوم 3BL در کلیه محیط‌ها خود را بروز داد و جزو QTL‌های پایدار بود. در مطالعه El-Feki *et al.* (2010) دو QTL بر روی کروموزوم‌های 1A و 1D برای هر چهار محیط مورد آزمایش برای طول‌سنبله شناسایی شد. (Ma *et al.*, 2007) ۱۳۶ لاین اینبرد نوترکیب را مورد بررسی قرار دادند و یک QTL بزرگ اثر بر روی کروموزوم 7D و یک QTL کوچک اثر بر روی کروموزوم‌های 1A، 2D، 4A، 5A و 5B مکان‌یابی کردند. همچنین، (Chu *et al.*, 2008) یک QTL بر روی کروموزوم‌های 3D، 4A و 5A مکان‌یابی کردند. (Cuthbert *et al.*, 2008) پنج QTL بر روی کروموزوم‌های 1A، 2D، 3B، 5A و 7A برای تعداد دانه در سنبله و QTL دیگر با تبیین ۱۶ درصد از تغییرات فنوتیپی طول سنبله بر روی کروموزوم شماره 5A مکان‌یابی کردند. (Wang *et al.*, 2009) هشت QTL را بر روی کروموزوم‌های شماره 1D، 3A، 4D و 6A پیدا کردند.

طبقه‌بندی شده‌اند. آزمایش در هر دو منطقه در قالب طرح آلفا لاتیس با دو تکرار و در دو شرایط عادی و تنش رطوبتی اجرا شد. هر لاین و والدین در کرت‌های دو ردیفی به طول ۲/۵ متر و فاصله بین ردیف ۲۵ سانتی‌متر با تراکم ۵۰۰ بذر در مترمربع کشت شد. آبیاری در تیمارهای تنش و بدون تنش تا مرحله ظهور سنبله، بعد از ۹۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A، بسته به دما و میزان تبخیر و تعرق انجام گرفت. برای اعمال تنش کم‌آبی، در مرحله ظهور سنبله در تیمار تنش، آبیاری قطع شد ولی در آزمایش بدون تنش تا زمان رسیدگی آبیاری ادامه یافت. کلیه مراقبت‌های زراعی به طور یکسان برای لاین‌ها انجام شد. در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک از هر لاین ۲۰ بوته به صورت تصادفی انتخاب سنبله‌ها در آزمایشگاه جدا و تعداد سنبلچه‌ها در سنبله و طول و وزن سنبله اندازه‌گیری شد.

در این بررسی آماره‌های میانگین، دامنه تغییرات، ضریب تنوع فنوتیپی و ژنتیکی، وراثت‌پذیری خصوصی و بازده ژنتیکی برای شدت گزینش ۵ درصد برای کلیه صفات اندازه‌گیری شد و با رویه Univariate در نرم‌افزار SAS محاسبه شدند. وراثت‌پذیری خصوصی صفات از فرمول ذیل محاسبه گردید (Houshmand, 2003).

$$h^2 =$$

$$\frac{\sigma_g^2}{\left( \sigma_g^2 + \frac{\sigma_{gyt}^2}{r} + \frac{\sigma_{gyl}^2}{rt} + \frac{\sigma_{gyl}^2}{rl} + \frac{\sigma_{git}^2}{ry} + \frac{\sigma_{git}^2}{ryl} + \frac{\sigma_{gl}^2}{ryt} + \frac{\sigma_{gl}^2}{ryl} + \frac{\sigma_{gy}^2}{rit} + \frac{\sigma_{gy}^2}{ryit} \right)}$$

که در آن‌ها  $\sigma_g^2$ ،  $\sigma_{gt}^2$ ،  $\sigma_{gl}^2$ ،  $\sigma_{gy}^2$ ،  $\sigma_{glt}^2$ ،  $\sigma_{gyl}^2$ ،  $\sigma_{gylt}^2$  و  $\sigma_e^2$  به ترتیب برابر واریانس ژنتیکی، اثرات متقابل ژنوتیپ در سال، ژنوتیپ در مکان، ژنوتیپ در شرایط، ژنوتیپ در مکان در شرایط، ژنوتیپ در سال در شرایط، ژنوتیپ در سال در مکان و ژنوتیپ در سال در مکان در شرایط بودند. با توجه به این‌که واریانس ژنتیکی بین لاین‌های خالص نوترکیب معادل دو برابر واریانس افزایشی است

McIntyre *et al.* (2010) سه QTL بر روی کروموزوم‌های 1D، 4D و 6B شناسایی کردند که در مجموع ۵-۸ درصد از تغییرات فنوتیپی طول سنبله را توجیه می‌کرد. تعداد سنبله ارتباط مستقیمی با تعداد دانه در واحد سطح دارد و جزء اصلی عملکرد دانه است. Huang *et al.* (2003) QTL‌ی را بر روی کروموزوم‌های 1BL، 2AL، 2DL، 3BS، 4DS، 5DL، 6DL و 7AS برای تعداد سنبله در مترمربع شناسایی کردند. با توجه به اهمیت نقش سنبله در تعیین عملکرد نهایی گندم نان شناسایی QTL‌های مرتبط با این صفت و استفاده از آنها در گزینش به کمک مارکر می‌تواند ما را در دستیابی به منابع ژنتیکی با عملکرد دانه بالا راهنمایی کند، بنابراین مطالعه حاضر به منظور مکان‌یابی QTL‌های افزایشی و اپیستاتیک و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای صفات مرتبط با خصوصیات سنبله در لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم نان بهاره انجام شد.

## مواد و روش‌ها

مواد گیاهی مورد استفاده شامل ۱۴۸ لاین اینبرد نوترکیب گندم نان بهاره حاصل از تلاقی رقم Yecora Rojo (زودرس و پاکوتاه به‌عنوان والد پدری با منشأ امریکا ۱۴۹) و ژنوتیپ No. 49 (دیررس و پابلند به‌عنوان والد مادری با منشأ سیستان و بلوچستان) به همراه والدین بود (Ehdaie *et al.*, 2016). جمعیت در دانشگاه ریورساید تولید و از طریق قطب علمی اصلاح مولکولی دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز در اختیار این پژوهش قرار داده شد.

ارزیابی مزرعه‌ای ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در مزرعه منابع طبیعی مهاباد و ایستگاه تحقیقات کشاورزی میان‌دوآب در سال‌های زراعی ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ انجام شد. این دو منطقه بر اساس طبقه‌بندی دو مارتن، به ترتیب جزو مناطق نیمه خشک کشور

و درصد تبیین واریانس فنوتیپی برآورد شد. با توجه به این‌که جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب یک جمعیت دائمی است، اثر متقابل QTL  $\times$  محیط، QTL  $\times$  QTL و QTL  $\times$  محیط نیز برآورد شد.

## نتایج و بحث

### تنوع صفات و پارامترهای ژنتیکی

نتایج نشان داد والد No. 49 در هر دو شرایط آبیاری نرمال تنش کم‌آبی از طول سنبله بالاتری در مقایسه با والد Yecora Rojo برخوردار بود. اگرچه والد No. 49 از وزن سنبله بالاتری برخوردار بود اما بین دو والد اختلاف معنی‌دار وجود نداشت (جدول ۱). در شرایط نرمال آبیاری والد No. 49 از تعداد سنبلچه بارور بیشتری در مقایسه با والد Yecora Rojo برخوردار بود، اما در شرایط تنش کم‌آبی این اختلاف معنی‌دار نبود. برتری والد No. 49 را می‌توان به خصوصیات ژنتیکی این ژنوتیپ نسبت داد. ژنوتیپ مذکور دیررس و پا بلند است و می‌تواند طول دوره رشد بیشتری داشته باشد و علاوه بر استفاده از طول دوره رشد بالا جهت فتوسنتز جاری فتوآسمیلات‌های ذخیره شده در ساقه را نیز در مدت زمان بیشتری به منابع انتقال دهد (Ehdaie *et al.*, 2008). در تحقیق حاضر بین ۱۴۸ اینبرد لاین نوترکیب از لحاظ خصوصیات مرتبط با سنبله اختلاف معنی‌دار در هر دو شرایط مشاهده شد. انتظار می‌رود میانگین جامعه لاین‌های خالص نوترکیب با میانگین والدین آن اختلاف معنی‌دار نداشته باشد (Maccaferri *et al.*, 2008). مقایسه متعامد میانگین والدین با میانگین لاین‌های اینبرد نوترکیب در این پژوهش نشان داد که در هر دو شرایط اختلاف معنی‌داری بین این دو گروه از لحاظ صفات مرتبط با سنبله وجود نداشت. در شرایط نرمال هر دو تفکیک متجاوز مثبت و منفی معنی‌دار برای وزن سنبله دیده شد. دو تفکیک مذکور برای طول سنبله و تعداد سنبلچه در سنبله در

(Houshmand, 2003) مقدار برآورد شده نشانگر وارث‌پذیری خصوصی صفات خواهد بود. تفکیک متجاوز برای صفات در جهت مثبت و منفی با استفاده از فرمول‌های  $GGP=BINL-BP$  و  $GGN=WINL-WP$  محاسبه گردید که در آن  $GGN$ ،  $GGP$  به ترتیب تفکیک متجاوز مثبت و منفی،  $BINL$  و  $WINL$  به ترتیب لاین‌های دارای بیشترین و کمترین ارزش و  $BP$  و  $WP$  به ترتیب والدین برخوردار از بالاترین و کمترین ارزش هستند (Houshmand, 2003). ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی با استفاده از فرمول‌های زیر محاسبه گردیدند:

$$PCV = (\sigma_p/X) \times 100$$

$$GCV = (\sigma_g/X) \times 100$$

که در آن‌ها  $\sigma_p$  و  $\sigma_g$  به ترتیب انحراف معیارهای فنوتیپی و ژنوتیپی و  $X$  میانگین صفت در کل جمعیت است. بازده ژنتیکی برای شدت گزینش ۵ درصد با استفاده از رابطه  $GC=Kh^2\sigma_p$  محاسبه شد، که در آن  $K$  دیفرانسیل گزینش استاندارد شده (۲/۰۶۵) برای ۵ درصد گزینش،  $\sigma_p$  انحراف معیار فنوتیپی و  $h^2$  وارث‌پذیری خصوصی صفات است (Houshmand, 2003).

برای تجزیه QTL از نقشه پیوستگی موجود جمعیت متشکل بر ۱۷۷ نشانگر ریزماهواره و ۵۱ نشانگر رتروترانسپوزون استفاده شد. در این نقشه، ۲۰۲ نشانگر در ۳۶ گروه پیوستگی با طول نقشه ۶۹۱/۳۶ سانتی‌مورگان قرار دارند و ۲۶ نشانگر به هیچ گروه پیوستگی منتسب نشده است. بر اساس نقشه‌های پیوستگی ارائه شده برای گندم، ۳۴ گروه پیوستگی با ۱۹ کروموزوم از ۲۱ کروموزوم گندم مطابق دارند و متوسط فاصله دو نشانگر مجاور در نقشه برابر ۳/۴۲ سانتی‌مورگان است (Roder *et al.*, 1995). تجزیه QTL با برنامه QTL network 2.0 و بر اساس روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب انجام و برای QTL‌های شناسایی شده، اثر افزایشی

دیده شد. در بررسی حاضر بیشترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۵۸/۳۱ درصد) و خصوصی (۲۹/۱۵ درصد) برای تعداد سنبلچه در سنبله و کمترین مقدار وراثت‌پذیری عمومی (۵۱/۲۸ درصد) و خصوصی (۲۵/۶۴ درصد) برای طول سنبله در شرایط نرمال مشاهده شد (جدول ۱). بالاترین بازده‌گزینش نیز در این تحقیق به تعداد سنبلچه در سنبله در هر دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کم‌آبی اختصاص داشت. با توجه به پایین بودن مقادیر وراثت‌پذیری خصوصی برای صفات مرتبط با خصوصیات سنبله در تحقیق حاضر می‌توان اظهار داشت در کنترل صفات مذکور نقش اثرات افزایشی بارز نبود بنابراین گزینش بر اساس صفت مذکور احتمالاً متمرکز نمی‌باشد. در این مطالعه، مقادیر چولگی و کشیدگی منحنی‌های توزیع نرمال کمتر از یک بود که بیانگر نرمال بودن توزیع داده‌های مورد بررسی بود. پیوسته بودن نرمال بودن توزیع صفات نشان‌دهنده کمی بودن و دخالت چندین ژن در کنترل این صفات بود.

شرایط تنش کم‌آبی معنی‌دار بود. در تحقیق حاضر تفکیک متجاوز مثبت و معنی‌دار برای طول سنبله در شرایط آبیاری نرمال و وزن سنبله در شرایط تنش کم‌آبی دیده شد. همچنین برای تعداد سنبلچه در سنبله تفکیک متجاوز منفی و معنی‌دار دیده شد. معنی‌دار شدن تفکیک متجاوز در جهت مثبت و منفی در مورد هر دو والد مبین این واقعیت است که آل‌های افزایش‌دهنده صفات در بین والدین پخش شده‌اند و در برخی از نتاج تعداد بیشتری آل منفی یا مثبت نسبت به والدین جمع شده‌اند. در تحقیق حاضر ضرایب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی قابل قبولی برای صفات مرتبط با خصوصیات سنبله در هر دو شرایط مشاهده شد. تنوع بالا بین ژنوتیپ‌ها امکان بهبود صفات در آینده را فراهم می‌آورد و به‌طور خاص میزان تنوع ژنتیکی در تعیین سودمندی انتخاب مؤثر است (Subhashchandra *et al.*, 2009). بالاترین تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی در شرایط تنش کم‌آبی و برای وزن سنبله برآورد شد کمترین مقدار تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی نیز در صفت طول سنبله

جدول ۱. پارامترهای آماری و تنوع صفات مورد مطالعه در ۱۴۸ لاین اینبرد نوترکیب گندم نان بهاره حاصل از تلاقی (Yecora No. 49 × Rojo) برای خصوصیات مرتبط با سنبله در دو سال و دو مکان و تحت شرایط آبیاری نرمال

پارامترها	طول سنبله (cm)		وزن سنبله (gr)		تعداد سنبلچه در سنبله	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
Yecora Rojo No. 49	7.06	6.75	1.60	1.12	22.48	18.03
میانگین والدین	8.28	7.08	1.7	1.22	26.78	18.23
اختلاف والدین	7.67	6.91	0.62	1.16	24.63	18.12
بهترین لاین	-1.22	-0.33	-0.02	-0.11	-4.29	-0.20
بدترین لاین	9.12	7.66	2.08	1.81	27.09	20.66
میانگین لاین‌ها	6.88	5.78	1.06	0.94	16.74	11.40
دامنه تغییرات	7.92	6.68	1.54	1.21	23.24	17.33
میانگین والدین - نتاج	2.24	1.89	1.03	0.87	10.35	9.26
تفکیک متجاوز مثبت	-0.25	0.23	0.06	-0.04	1.39	0.79
تفکیک متجاوز منفی	0.84	0.59	0.47	0.59	0.31	2.44
ضریب تنوع فنوتیپی (% PCV)	-0.18	-0.97	-0.54	-0.28	-5.75	-6.63
ضریب تنوع ژنوتیپی (% GCV)	7.06	7.47	11.58	78.61	12.01	12.63
وراثت‌پذیری عمومی % $h^2_b$	5.06	5.39	8.59	58.51	9.05	9.65
وراثت‌پذیری خصوصی % $h^2_n$	51.28	52	55.03	55.39	56.73	58.31
بازده‌گزینشی (% $Gc_{5\%}$ )	25.64	26	27.52	27.69	28.36	29.15
کشیدگی	0.14	0.13	0.05	0.05	0.74	0.62
چولگی	0.54	0.25	0.61	0.21	0.89	0.84
حداقل اختلاف معنی‌دار* (% $LSD_{5\%}$ )	0.12	-0.19	0.92	0.88	-0.23	0.38
	0.47	0.43	0.16	0.31	1.70	1.59

## تجزیه QTL

## طول سنبله

در شرایط آبیاری نرمال یک QTL (QSL2D-N) روی کروموزوم شماره 2D برای طول سنبله مکان‌یابی شد. این QTL در مجاورت نشانگرهای 3.LTR.105- Gwm473 و در موقعیت ۲۱/۵ سانتی‌مورگان قرار داشت. مقدار اثر افزایشی این QTL برابر ۲/۲۳- و مقدار توجیه واریانس فنوتیپی آن برابر ۱/۵۴ درصد بود. الل افزایش دهنده این جایگاه از طریق والد Yecora Rojo در نتاج به ارث رسیده بود (جدول ۴). همچنین، یک اثر متقابل QTL در محیط معنی‌دار نیز برای طول سنبله در شرایط آبیاری نرمال مشاهده شد که این اثر ۴/۴۰ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را تبیین کرد. با توجه به بالاتر بودن درصد تبیین واریانس فنوتیپی QTL در محیط در مقایسه با اثر افزایشی QTL می‌توان نتیجه گفت که QTL شناسایی شده برای طول سنبله نسبت به شرایط محیطی حساس بود. همچنین، برای طول سنبله دو اثر اپیستازی بین QTL‌های واقع روی کروموزوم‌های 5B×3A و 5B×3A شناسایی شد که مقدار اثر افزایشی× افزایشی این دو اپیستازی به ترتیب برابر ۰/۰۵۱۷- و ۰/۰۵۶۰ بود که نقش لاین‌های اینبرد نوترکیب در اپیستازی 5B×3A بارزتر از نقش والدین بود اما در اپیستازی 5B×3A نقش اثرات والدینی چشم‌گیرتر بود (Li et al., 2014) اثرات مذکور در مجموع ۰/۸۴ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند (جدول ۲، شکل ۱). در این بررسی یک QTL روی کروموزوم شماره 2D برای طول سنبله در متوسط دو

شرایط آبیاری نرمال و تنش کم‌آبی مکان‌یابی شد. QTL مذکور در بین نشانگرهای Wms515- Gwm349 و در موقعیت ۲۱/۵ سانتی‌مورگان قرار داشت. مقدار اثر افزایشی این QTL برابر ۱/۱۳- و مقدار توجیه واریانس فنوتیپی آن برابر ۰/۷۸ درصد بود. الل افزایش‌دهنده در این جایگاه از طریق والد No. 49 به نتاج به ارث رسیده بود.

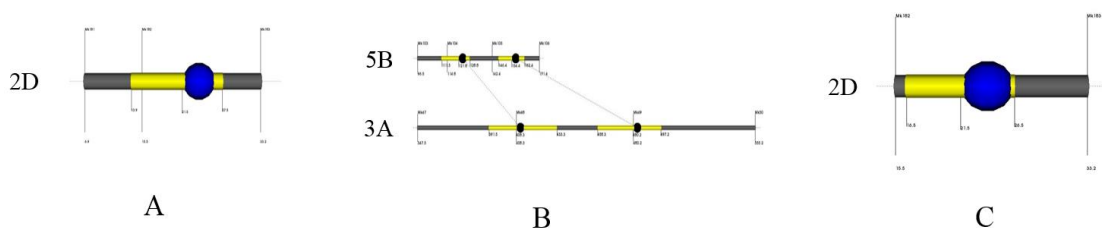
برای طول سنبله در متوسط دو شرایط یک اثر متقابل QTL در محیط معنی‌دار شناسایی شد که ۵/۱۵ درصد از تغییرات فنوتیپی طول سنبله را تبیین کرد. مقدار  $R^2$  فنوتیپی این اثر متقابل در مقایسه با اثر افزایشی QTL به مراتب بیشتر بود. لذا، می‌توان گفت که QTL، QSL2D-C نسبت به شرایط محیطی حساس بود. Mohammadi et al. (2005) دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2D و 6B برای صفت طول سنبله مکان‌یابی کردند که ۱۶/۸ درصد تغییرات این صفت را تبیین نمودند. در مطالعه‌ای دیگر QTL‌هایی برای طول سنبله بر روی کروموزوم‌های 1A، 1B، 1D، 2D، 4A، 5A و 5D شناسایی شد. (Gupta et al., 2007). Yu et al. (2012) نوزده QTL اصلی و ۱۱ اثر متقابل افزایشی در افزایشی برای طول سنبله در ارزیابی لاین‌های دابل‌هاپلوئید گندم در شرایط تنش کم‌آبی مشاهده نمودند. Neumann et al. (2011) هفت QTL روی کروموزوم‌های شماره 2B، 2D، 3A، 3B، 5B، 6B و 7A شناسایی کردند. همچنین، در مطالعه Ma et al. (2007) QTL‌های بزرگ اثری روی کروموزوم‌های 1A، 2D، 4A، 5A و 5B مکان‌یابی کردند.

جدول ۲. QTL‌ها و اثرهای متقابل QTL در محیط برای طول سنبله در جمعیت RIL گندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49

شماره کروموزوم	نام QTL	نشانگرهای مجاور	موقعیت (cM)	اثر افزایشی A	$R^2_b$	AE	$R^2_{AE}$
آبیاری نرمال							
2D	QSL2D-N	3.LTR.105-Gwm473	21.5	-2.233	1.54	AE <sub>3</sub> = 4.54	4.40
متوسط دو شرایط							
2D	QSL2D-C	Wms515-Gwm349	21.5	-1.131	0.78	AE <sub>3</sub> = -5.41	5.15

جدول ۳. اثرهای افزایشی در افزایشی QTL‌ها و اثرهای متقابل QTL × QTL در محیط برای طول سنبله در جمعیت RIL گندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49

کروموزوم I	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	کروموزوم J	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	AA	$R^2_b$	AAE	$R^2_{AAE}$
آبیاری نرمال									
3A	LTR6149/Sukkula.600-LTR6150/ISSR10.260	408.3	5B	Sukkula/Nikita.130-Wmc410	121.8	-0.051	0.4	AAE <sub>1</sub> = -0.13 AAE <sub>2</sub> = -0.128 AAE <sub>4</sub> = -0.138 AAE <sub>3</sub> = 0.152	8.24
3A	LTR6150/ISSR10.260-5LTR.2/ISSR5.530	480.2	5B	Wmc410-Wmc524	154.4	0.056	0.44	AAE <sub>4</sub> = -0.168 AAE <sub>5</sub> = 0.225	9.7
							0.84		17.94



شکل ۱. محل QTL‌های مرتبط با طول سنبله و اپیستازی آن‌ها در شرایط آبیاری نرمال (A و B)، و متوسط دو شرایط (C)

اینبرد نوترکیب بارزتر از اثرات والدینی بودند. این چهار اثر اپیستازی در مجموع ۱۵/۹ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را تبیین کردند. در این مجموع دو شرایط پنج اثر متقابل QTL × QTL در محیط معنی‌دار مکانیابی شدند که در مجموع ۱۲/۶ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را تبیین نمودند. با توجه به بالاتر بودن مقدار  $R^2_{AA}$  فنوتیپی در مقایسه با  $R^2_{AAE}$  می‌توان گفت اپیستازی‌های شناسایی شده نسبت به تغییرات محیطی حساس نبودند.

#### تعداد سنبله در سنبله

در بررسی حاضر اگرچه برای تعداد سنبله در سنبله در میانگین دو شرایط QTL مکان‌یابی نشد اما در کنترل صفت مذکور شش اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی نقش داشتند. این اثرهای اپیستازی بین QTL‌های کروموزوم‌های 5A × 7A، 2B × 6B، 4B × 6B، 2A × 3A، 7D × 5B و 6A × 1B قرار داشتند که به ترتیب دارای اثرهای افزایشی در افزایشی برابر با ۰/۰۶۲۳، ۰/۷۱۸۴، ۰/۱۴۵۵، ۰/۱۷۵۶،

#### وزن سنبله

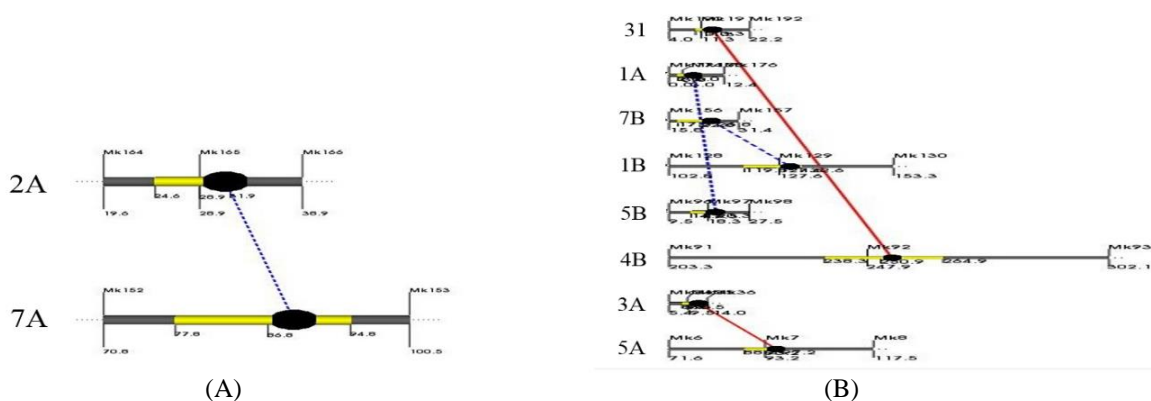
تحت شرایط تنش کم‌آبی اگرچه برای وزن سنبله QTL مکان‌یابی نشد اما در کنترل این صفت یک اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی بین QTL‌های واقع روی کروموزوم‌های 2A × 7A مشاهده شد (جدول ۴، شکل ۲). این اثر اپیستازی دارای مقادیر اثر افزایشی در افزایشی برابر ۰/۰۴۵- بود و ۴ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را توجیه کرد. برای این صفت سه اثر متقابل QTL × QTL در محیط با مقدار  $R^2_{AAE}$  برابر ۶/۹۸ درصد شناسایی شد که بیان‌گر حساسیت اثر اپیستازی شناسایی شده برای صفت مذکور در شرایط تنش کم‌آبی است. در متوسط دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کم‌آبی در کنترل وزن سنبله چهار اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی بین QTL‌های واقع روی کروموزوم‌های 1A × 5B، 31 × 4B، 3A × 5A و 7B × 1B نقش داشتند. مقادیر اثر افزایشی در افزایشی برای این اثرها به ترتیب ۰/۰۲۰، ۰/۰۳۳، ۰/۰۳۳- و ۰/۰۲۶- بود که به غیر از اپیستازی QTL‌های واقع روی کروموزوم‌های 3A × 5A، نقش اثرهای لاین‌های

Mergoum (2013) یک QTL بزرگ اثر بر روی کروموزوم 5A شناسایی نمودند که در حدود ۲۷ درصد از تغییرات تعداد سنبلچه در سنبله را تبیین نمود. Neumann *et al.* (2011) دو QTL برای تعداد سنبلچه در سنبله بر روی کروموزوم‌های 4A و 6B شناسایی کردند. هشت QTL اصلی، چهار اثر QTL در محیط، ۱۲ اثر افزایشی در افزایشی و دو اثر QTL×QTL در محیط در ارزیابی لاین‌های دابل‌هپلوئید گندم برای تعداد سنبلچه در سنبله در مطالعه Yu *et al.* (2012) مکان‌یابی شدند.

۰/۵۰۷۵ و ۰/۵۸۹۵ بودند که در مجموع ۱۹/۵۲ درصد از کل تغییرات فنوتیپی صفت تعداد دانه در سنبله را تبیین نمودند (جدول ۵، شکل ۳). مقادیر مثبت اثرهای افزایشی در افزایشی بیان‌گر نقش بیشتر اثرهای والدینی در ایستازی و مقادیر منفی بیان‌گر نقش بارزتر اثرهای اینبردلاین‌های نوترکیب در مقایسه با اثرهای والدینی بود. برای تعداد دانه در سنبله ۹ اثر متقابل QTL×QTL با محیط معنی‌دار شد. مقادیر  $R^2_{AAE}$  برای این اثرها برابر ۲۳/۵۲ درصد بود که نشان‌دهنده حساسیت اثرهای QTL×QTL نسبت به تغییر شرایط محیطی بود (جدول ۴، شکل ۳).

جدول ۴. اثرهای افزایشی در افزایشی QTLها و اثرهای متقابل QTL × QTL در محیط برای وزن سنبله در جمعیت RIL گندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49

کروموزوم I	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	کروموزوم J	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	AA	$R^2_b$	AAE	$R^2_{AAE}$
تنش کم‌آبی									
$AAE_1 = -0.05$									
7A	Gwm282-Gwm63	86.8	2A	Wms339-Cfa2263	29.8	-0.0453	4.0	$AAE_2 = 0.05$	6.98
$AAE_4 = 0.04$									
متوسط دو شرایط									
5A	Barc1-Gwm129-	93.2	3A	Barc67-Gwm674	9.5	0.0207	2.64	$AAE_5 = 0.02$	3.4
4B	Gwm6-Sukkula/ISSR7.390	250.9	31	Psp2999-Wmc336	11.3	-0.0332	5.48	-	1.48
5B	Gwm371-Gwm213	17.5	1A	Wmc333- Gwm135-	3.0	-0.0330	2.24	$AAE_7 = 0.026$	2.24
$AAE_1 = 0.04$									
1B	Wmc216.2-Wms131	127.6	7B	Wms400-Wms46	22.8	-0.0267	5.54	$AAE_7 = 0.06$	5.54
$AAE_8 = -0.03$									
								15.9	12.6

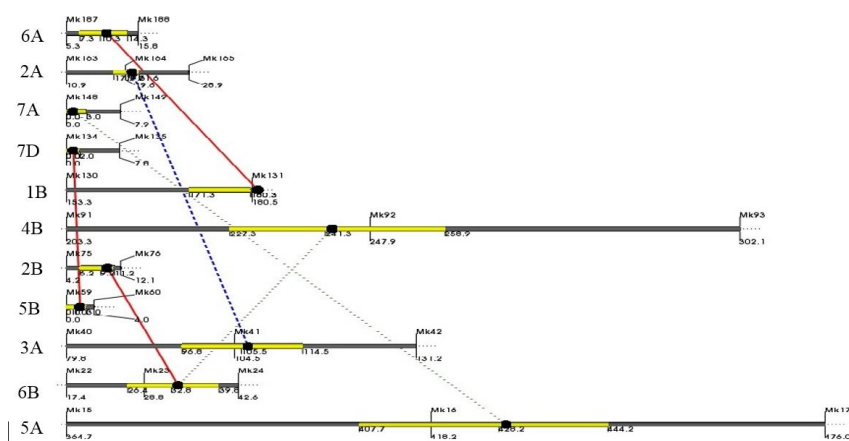


شکل ۲. محل ایستازی‌های مرتبط با تخصیص مواد فتوسنتزی به سنبله در تنش کم‌آبی (A) و متوسط دو شرایط (B)



جدول ۵. اثرهای افزایشی در افزایشی QTL‌ها و اثرهای متقابل QTL × QTL در محیط برای تعداد سنبلچه در سنبله در جمعیت Yecora Rojo × No. 49 گندم حاصل از تلاقی RIL

کروموزوم I	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	کروموزوم J	نشانه‌گر مجاور	موقعیت (cM)	AA	R <sup>2</sup> <sub>b</sub>	AAE	R <sup>2</sup> <sub>AAE</sub>
متوسط دو شرایط									
								AAE <sub>1</sub> = -0.81	
								AAE <sub>3</sub> = 0.61	
5A	Gwm617-Wmc327	428.2	7A	Cfa2174.1-Wmc405	0.0	-0.0623	0.30	AAE <sub>4</sub> = 1	8.92
								AAE <sub>6</sub> = -0.97	
								AAE <sub>8</sub> = 0.68	
6B	Wms58-Sukkula/ISSR4.200	32.8	2B	Gwm374-Barc128.1	9.2	0.7164	7.9	-	0.86
6B	Wms58-Sukkula/ISSR4.200	32.8	4B	Wms149-Gwm6	241.3	-0.1455	0.02	AAE <sub>1</sub> = -0.54	5
								AAE <sub>2</sub> = 0.62	
3A	Wms285-Wmc3	105.5	2A	Wmc296-Wms339	19.6	0.1756	0.14	AAE <sub>4</sub> = -0.44	6.66
								AAE <sub>6</sub> = -0.51	
5B	Barc59-Wmc28	1.0	7D	Barc352-Wms111	0.0	0.5075	6.06	-	1.12
1B	Wms131-5LTR.1/Nikita.700	180.3	6A	Gwm459-Sukkula/Nikita.450	10.3	0.5895	2.18	-	0.96
							19.52		23.52



شکل ۳. محل QTL‌های مرتبط با تعداد سنبلچه در سنبله و اپیستازی آن‌ها در متوسط دو شرایط

همچنین اثرات محیطی باشد، بنابراین گزینش به کمک مارکر برای این صفت مثر ثمر نخواهد بود.

در این تحقیق تعداد QTL‌های شناسایی شده برای خصوصیات مرتبط با سنبله گندم بسیار کم بودند که می‌تواند به دلیل تعداد بالای QTL با اثرهای کم و

## REFERENCES

Abdel-Ghany HM, Nawar AA, Ibrahim ME, El-Shamarka A, Selim MM, Fahmi AI (2004) Using tissue culture to select for drought tolerance in bread wheat. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress Brisbane, Australia, 26 Sep -1 Oct.

Chu CG, Xu SS, Friesen TL, Faris JD (2008) Whole genome mapping in a wheat doubled haploid population using SSRs and TRAPs and the identification of QTL for agronomic traits. Mol. Breed. 22: 251-266.

Cuthbert JL, Somers DJ, Brule-Babel AL,

- Brown PD, Crow GH (2008) Molecular mapping of quantitative trait loci for yield and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 117: 595-608.
- Ehdaie B, Alloush GA, Waines JG (2008) Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.* 106: 34-43.
- El-Feki W (2010) Mapping quantitative trait loci for bread making quality and agronomic traits in winter wheat under different soil moisture levels. Ph.D. dissertation, Colorado State University, U.S.A
- FAO. (2017). FAOSAT agricultur data. Agricultural production 2009. FAO. Rome. Fao. Org. Accessed 22 Apr 2012.
- Gaju O, Reynolds MP, Sparkes DL, Foulkes MJ (2009) Relationships between large-spike phenotype, grain number, and yield potential in spring wheat. *Crop Sci.* 49: 961-973.
- Gol-Abadi M, Arzani A, Mirmohammady Maibody SAM (2008) Genetic analysis of some morphological traits in durum wheat by generation mean analysis under normal and drought stress conditions. *Seed Plant Improve J.* 24(1): 99-116. (In Farsi)
- Ehdaie B, Mohammadi SA, Nouraein M (2016) QTLs for root traits at mid-tillering and for root and shoot traits at maturity in a RIL population of spring bread wheat grown under well-watered conditions. *Euphytica*, 211: 17-38.
- Li X, Xia X, Xiao Y, He Z, Wang D, Trethowan R, Wang H, Chen X (2014). QTL mapping for plant height and yield components in common wheat under water-limited and full irrigation environments. *Crop Pasture.* 66: 660-670.
- Subhashchandra B, Lohithaswa HC, Desai AS, Hanchinal RR (2009) Assessment of genetic variability and relationship between genetic diversity and transgressive segregation in tetraploid wheat. *Karnat. J. Agric. Sci.* 22: 36-38.
- Gupta PK, Balyan HS, Kulwal PL, Kumar N, Kumar A, Mir RR, Muhan A, Kumar J (2007) QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat.: *J Zhejiang Univ. Sci. B*, 8: 807-814.
- Houshmand S (2003) The genetical analysis of quantitative traits. *ShahreKord Univ. Pub.* 462Pp.
- Huang XQ, Coster H, Ganal MW, Roder MS (2003) Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 106: 1379-1389.
- Ma ZQ, Zhao DM, Zhang CQ, Zhang ZZ, Xue SL, Lin F, Kong ZX, Tian DG, Luo QY (2007) Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F<sub>2</sub> populations. *Mol. Genet Genomics.* 277: 31-42.
- Marza, F, Bai GH, Carver BF, Zhou WC (2006) Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark. *Theor. Appl. Genet.* 112: 688-698.
- McIntyre CL, Mathews KL, Rattey A, Chapman SC, Drenth J, Ghaderi M, Reynolds M, Shorter R (2010) Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theor. Appl. Gene.* 120: 527-541.
- Mergoum M, Harilal VE, Simsek S, Alamri MS, Schatz BG, Kianian SF, Elias E, Kumar A, Bassi FM (2013) Agronomic and quality QTL mapping in spring wheat. *Czech. J. Genet. Plant.* 1: 19-33.
- Mohammadi SH, Khadambashi-Emami M (2007) Graphical analysis for grain yield of wheat and its components

- using diallelcrosse. *Seed and Plant Journal*. 24(3): 475-486. (In Farsi).
- Mohammadi V, Ghanadha MR, Zali AA, Yazdi-Samadi B, Byrne P (2005) Mapping QTLs for morphological traits in wheat. *J. Agr. Sci.* 36: 145-157.
- Neumann K, Kobiljski B, Dencic S, Varshney RK, Borner A (2011) Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breed.* 27: 37-58.
- Roder MS, Plaschke J, Konig SU, Borner A, Sorrells ME, Tanksley SD, Ganai MW (1995) Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat. *Bol. Genet. Genomics*. 246:327-333.
- Wang RX, Hai L, Zhang XY, You GX, Yan CS, Xiao SH (2009) QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai X Yu8679. *Theor. Appl. Genet.* 118: 313-325.
- Young ND (2000) Construction of plant genetic linkage map with DNA markers, In: R.L. Phyllips and J.K. Vasil, (eds), *DNA-Based Markers in Plants*. Kluwer Academic Publications. pp. 31- 47.
- Yu LX, Liu SX, Anderson JA, Singh RP, Jin Y, Dubcovsky J, Brown-Guidera G, Bhavani S, Morgounov A, He ZH, Huerta-Espino J, Sorrells ME (2012) Haplotype diversity of stem rust resistance loci in uncharacterized wheat lines. *Mol. Breed.* 30: 613-614.