

مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده صفات فنولوژیک در گندم نان

Mapping main and epistatic effects and environmental interactions of QTLs for Phenological traits in normal and water deficit conditions in wheat

حمزه حمزه^۱، علی اصغری^{۲*}، سید ابولقاسم محمدی^۳، امید سفالیان^۴، سلیمان محمدی^۵، مجتبی نور آیین^۵

- ۱- دانشجوی دکتری، ژنتیک بیومتری، دانشگاه محقق اردبیلی، دانشگاه پیام نور مرکز مهاباد
- ۲- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه محقق اردبیلی
- ۳- استاد، گروه به نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
- ۴- بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان غربی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ارومیه
۵. استادیار، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه

Hamza H¹, Asghari A^{*2}, Mohammadi SA³, Sofalian O³, Mohammadi S⁴,
Nouraein M⁵

- 1- PhD Student, of Biometrical Genetics at the University of Mohaghegh Ardabil, PNU center of Mahabad,
- 2- Associate Professor, University of Mohaghegh Ardabil
- 3- Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Iran
- 4- Department of Seed and Plant Improvement Research, West Azerbaijan Agricultural and Natural Resources Research Center, AREEO, Urmia, Iran
- 5- Assistant Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, University of Maragheh

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: Ali_asgharii@uma.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۶/۷/۲۸ - تاریخ پذیرش: ۹۷/۷/۱۵)

چکیده

به منظور مکان‌یابی QTL‌های اصلی و اپیستاتیک و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای صفات فنولوژیک، ۱۴۸ اینبرد لاین نوترکیب گندم همراه با والدین 'YecoraRojo' و 'No. 49' در دو ایستگاه تحقیقات کشاورزی میاندوآب و مهاباد در شرایط نرمال و تنش کم‌آبی انتهایی فصل طی دو سال زراعی ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ مورد ارزیابی قرار گرفتند. نقشه پیوستگی مورد استفاده شامل ۱۷۷ نشانگر ریز ماهواره و ۵۱ نشانگر رتروترانسپوزون بود. نتایج تجزیه واریانس نشان داد بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ کلیه صفات اندازه‌گیری شده اختلاف معنی‌دار وجود داشت. تجزیه QTL بر اساس روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب نشان داد در شرایط نرمال رطوبتی دو QTL، دو اثر متقابل QTL × محیط، ۱۴ اثر اپیستازی QTL × QTL و ۱۰ اثر متقابل QTL × محیط مشاهده شد. دامنه توجیه تغییرات فنوتیپی برای QTL‌ها در محدوده ۲/۶ برای طول دوره پر شدن دانه تا ۷/۱۴ درصد برای روز تا رسیدگی متغیر بود. در شرایط تنش کم‌آبی ۶ QTL، دو اثر متقابل QTL × محیط، ۹ اپیستازی QTL × QTL و ۲ اثر QTL × QTL در محیط مکان‌یابی شد که دامنه تبیین تغییرات فنوتیپی برای QTL‌های افزایشی بین ۴/۶ تا ۱۲/۴۴ درصد به ترتیب برای طول دوره پر شدن دانه و روز تا سنبله‌دهی قرار داشت. هم‌چنین، برای روز تا سنبله‌دهی و روز تا رسیدگی فیزیولوژیک QTL‌هایی بر روی کروموزوم‌های 2A، 3A، 5A و 2B مکان‌یابی شدند که با ژن‌های مرتبط با بهاره‌سازی (VRN) و ژن‌های حساسیت به دوره نوری (Ppd) در گندم روی کروموزوم‌های مشابهی قرار داشتند.

واژه‌های کلیدی

تنش کم‌آبی
صفات فنولوژیک
نشانگرهای ریز ماهواره
رتروترانسپوزون

حساسیت وارسته‌ها به دوره نوری امکان‌پذیر است (Worland et al. 1994). (al. 1994). (Bennet et al. 2012) در ارزیابی ۳۶۸ لاین دابل هاپلوئید گندم در ۷ محیط و با استفاده از ۸۵۰ نشانگر SSR، QTL‌های معنی‌دار زیادی را برای زمان ظهور سنبله بر روی کروموزوم‌های 2BS و 2DS مکان‌یابی کردند که به ترتیب با موقعیت مکان‌های ژنی *Ppd-B1* و *Ppd-D1* انطباق داشت. آن‌ها هم‌چنین یک QTL معنی‌دار بر روی کروموزوم 5BL در موقعیتی که ژن *Vrn-B1* قبلاً در آنجا مکان‌یابی شده بود، شناسایی کردند. هر چند ژن‌های بهاره سازی و دوره نوری توانایی سازگاری به محیط‌های مختلف را به گندم اعطا می‌کند، اما سازگاری منطقه‌ای با بهره‌گیری از ژن‌های زودرسی (*Eps*) مقدور خواهد شد. این ژن‌ها سنبله‌دهی را به صورت مستقل از سیگنال‌های زیست محیطی (یا واکنش‌های بهاره‌سازی و دوره نوری) تحریک می‌کنند (Griffiths et al. 2009; Bennet et al. 2012). مطالعات قبلی نشان داده است که همه کروموزوم‌های گندم در کنترل صفت زودرسی مشارکت دارند (Bennet et al. 2012). در ارزیابی لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم مشاهده شد که QTL‌های کنترل کننده زودرسی نقش بسیار بارزتری در مقایسه با QTL‌های کنترل کننده بهاره‌سازی و دوره نوری در کنترل روز تا سنبله‌دهی داشتند (Lin et al. 2008). در تحقیقی هفت QTL روی کروموزوم‌های شماره 1B، 2D، 3A، 5A، 6B، 7B و 7D مکان‌یابی کردند که QTL موجود در کروموزوم 5A، ۱۴/۶ درصد از تغییرات روز تا سنبله‌دهی را تبیین کرد. هم‌چنین، QTL‌های کنترل‌کننده روز تا رسیدگی روی کروموزوم‌های 1B، 3B، 5A، 5B، 6B، 7A و 7B و درصد تغییرات فنوتیپی (۱۶/۸ درصد) روز تا رسیدگی را توجیه کرد (Cuthbert et al. 2008). در ارزیابی ۱۴۲ لاین اینبرد نوترکیب گندم در چهار محیط هشت QTL بر روی کروموزوم‌های 1B، 2B، 3B، 5D و 6D برای روز تا سنبله‌دهی و هفت QTL برای روز تا رسیدگی بر روی کروموزوم‌های 1B، 4B، 2A و 6D مکان‌یابی شد (Wang et al. 2009). در ارزیابی ۲۰۸ لاین الیت گندم زمستانه یک QTL بر روی بازوی کروموزوم 2B برای روز تا سنبله‌دهی مکان‌یابی شد (Kulwal et al. 2012). اثرهای افزایشی و اثرهای اپیستازی افزایشی در افزایشی

صفت روز تا سنبله‌دهی صفت مهمی برای تطابق‌پذیری گندم به شرایط محیطی مختلف به خصوص محیط‌هایی با تنش کم‌آبی است (Lin et al. 2008) و صفتی است که در برنامه‌های اصلاح نباتات کلاسیک به عنوان مکانیسمی برای فرار از تنش کم‌آبی انتهای فصل و تنش یخ‌زدگی ابتدای فصل به صورت مؤثری استفاده می‌شود. به علاوه، روز تا سنبله‌دهی از وراثت‌پذیری بالا در گندم برخوردار است و انتخاب بر اساس آن معمولاً مؤثر است (Aka Edae 2013). روز تا سنبله‌دهی توسط سه گروه از مکان‌های ژنی کنترل می‌شود. از جمله ۱: نیاز به بهاره‌سازی (*VRN*)، پاسخ به فتوپریود (*Ppd*) و زودرسی (*Eps*). نیاز بذرها به سرما برای القا و تحریک سنبله‌دهی در گندم‌های زمستانه به وسیله ژن‌های *VRN* (*VRN1* و *VRN2*) کنترل می‌شوند. ژن‌های بهاره‌سازی *VRN1* و *VRN2* نقش بسیاری مهمی را در فرآیند بهاره‌سازی گندم و جو ایفا می‌کنند (Bensont et al. 2012). ژن‌های *VRN1* در گندم‌های بهاره و *VRN2* در گندم‌های با تیپ رشدی پاییزه غالب هستند (Yan et al. 2004b). در گندم ژن‌های *VRN1* را بر روی گروه همیولوگ 5 (*5AL*، *5BL* و *5DL*) مکان‌یابی کرده‌اند (Lin et al. 2008). مکان ژنی *VRN2* بر روی کروموزوم 5BL در موقعیت ۵۰ سانتی مورگان و چسبیده به ژن *Vrn-B1* واقع است اما بین مکان ژنی مذکور و مکان ژنی *VRN1* اثر اپیستازی قوی گزارش شده است (Bennet et al. 2012). ژن‌های دیگری که حساسیت صفات فنولوژیک در گندم را تنظیم می‌کنند، بر روی گروه همیولوگ ۲ قرار دارند. بر اساس میزان تأثیر، این ژن‌ها شامل *Ppd-D1*، *Ppd-B1* و *Ppd-A1* هستند که به ترتیب بر روی کروموزوم‌های 2DS، 2BS و 2AS واقع هستند (Worland et al. 1998; Beales et al. 2007; Bennet et al. 2012). گندم به طور طبیعی یک گیاه روز بلند است. انواع حساس به دوره نوری نیاز به یک دوره از روزهای طولانی برای شروع جوانه‌دهی دارند؛ اما برخی از ژنوتیپ‌های گندم نیز وجود دارند که در شرایط روز کوتاه گل می‌دهند (Griffiths et al. 2009). حساسیت به دوره نوری در گندم به وسیله آلل‌های غالب مکان‌های *Ppd-D1* و *Ppd-B1* کنترل می‌شوند. سنبله‌دهی زودهنگام تحت شرایط روز کوتاهی و روز بلندی با کم کردن

لاین و والدین در کرت‌های دوردیفی 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 به‌طور یکسان برای لاین‌ها انجام شد.

صفات فنولوژیک شامل روز تا ۵۰ درصد سنبله‌دهی (تعداد روز از زمان کاشت تا زمانی که سنبله‌های ۵۰ درصد بوته‌ها در هر لاین به‌طور کامل از غلاف برگ پرچم خارج شدند)، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک (تعداد روز از زمان کاشت تا زمانی که رنگ پدانکل در ۵۰ درصد از بوته‌های هر لاین به‌طور کامل زرد شدند) و دوره پرشدن دانه (تفاضل روز تا رسیدگی فیزیولوژیک از روز تا گرده افشانی) بودند (Aharizad et al. 2012) که در هر یک از شرایط محیطی و دو سال زراعی اندازه‌گیری شدند.

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 نشده‌است. 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; Roder et al. 1998). تجزیه QTL با برنامه QTL network 2.0 و بر اساس روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب انجام و برای QTL‌های شناسایی شده، اثر افزایشی و درصد تبیین واریانس فنوتیپی برآورد شد. با توجه به این‌که جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب یک جمعیت دائمی است، اثر متقابل QTL × QTL × محیط، QTL × QTL و QTL × QTL × محیط نیز برآورد شد.

نتایج

تجزیه واریانس مرکب داده‌ها در شرایط نرمال نشان داد اثر سال بر روز تا سنبله‌دهی و روز تا رسیدگی و اثر مکان نیز بر روز تا سنبله‌دهی معنی‌دار بود. اثر ژنوتیپ و اثر متقابل ژنوتیپ در سال

فاکتورهای اصلی هستند که بیان فنوتیپی ژن‌های پیچیده صفات و تنوع ژنتیکی در یک جمعیت را تحت تاثیر قرار می‌دهند (Liao et al. 2001). به‌طور معمول، اثرهای افزایشی در افزایشی شناسایی شده شامل هر سه نوع اثرات اپیستاتیک است که بر اساس اینکه آیا QTL درگیر اثرات اصلی خود بود یا نه، طبقه‌بندی می‌شود. این اثرات ممکن است اثر اپیستازی دو جایگاه افزایشی، بین یک جایگاه اپیستازی و یک جایگاه افزایشی و یا بین دو جایگاه اپیستازی باشند (Li 1998). (Hamze et al. 2018) در مکان‌یابی QTL‌های مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد در شرایط آبیاری نرمال سه QTL افزایشی، دو اثر متقابل QTL در محیط، ۱۰ اثر اپیستازی QTL × QTL و ۲۷ اثر متقابل QTL × QTL در محیط معنی‌دار و در شرایط تنش کم آبی سه QTL افزایشی، یک اثر متقابل QTL در محیط، هشت اثر اپیستازی QTL × QTL و ۲۰ اثر متقابل QTL × QTL در محیط معنی‌دار گزارش کردند. تحقیق حاضر به‌منظور مکان‌یابی QTL‌های اصلی و اپیستاتیک و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای صفات فنولوژیک در گندم نان 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 آمریکا ۱۴۹) و ژنوتیپ No. 49 (دیورس و پابلند به‌عنوان والد مادری با منشأ سیستان و بلوچستان) به‌همراه 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، به‌ترتیب جزو مناطق نیمه خشک کشور طبقه‌بندی شده‌اند. آزمایش در هر دو منطقه در قالب طرح آلفا لاتیس با دو تکرار و در دو شرایط نرمال آبیاری و تنش کم آبی اجرا شد. هر

وجود داشت. در شرایط تنش کم آبی اثر ژنوتیپ، اثر متقابل ژنوتیپ در سال و ژنوتیپ در مکان از لحاظ کلیه صفات مورد بررسی اختلاف معنی دار وجود داشت (جدول). میانگین والدین و میانگین لاین های اینبرد نوترکیب به همراه اشتباه استاندارد، مقادیر کمینه و بیشینه و مقدار چولگی و کشیدگی منحنی نرمال در هر دو سال مورد بررسی و در دو شرایط آبیاری نرمال و تنش کم آبی به طور جداگانه در جدول ۲ ارائه شده است.

بر کلیه صفات مورد بررسی اختلاف معنی دار داشت. اثر متقابل ژنوتیپ در مکان نیز بر روز تا سنبله دهی معنی دار بود، در نهایت اثر متقابل سه گانه ژنوتیپ × مکان × سال تنها بر روز تا سنبله دهی معنی دار بود. بر اساس نتایج تجزیه واریانس داده ها در شرایط تنش کم آبی بین دو سال از لحاظ روز تا سنبله دهی و روز تا رسیدگی اختلاف معنی دار مشاهده شد. همچنین بین دو مکان مورد بررسی تنها از لحاظ روز تا سنبله دهی اختلاف معنی دار

جدول ۱- میانگین مربعات صفات مورد بررسی

میانگین مربعات						درجه آزادی	منابع تغییر
طول دوره پر شدن دانه		روز تا رسیدگی		روز تا سنبله دهی			
تنش کم آبی	نرمال	تنش کم آبی	نرمال	تنش کم آبی	نرمال		
۱۵۵۴۴/۸۰ ^{NS}	۱۳۴۶۸/۳۴ ^{NS}	۱۹۲۶۷/۶۰*	۱۱۶۵۷/۵۸ ^{NS}	۱۰۹/۸۸ ^{**}	۶۵/۳۳ ^{**}	۱	سال
۱۱۸۲/۰۶ ^{NS}	۹۵۳/۷۲ ^{NS}	۱۳۱۸/۸۱ ^{NS}	۱۱۹۱/۶۱ ^{NS}	۵/۷۴*	۱۳/۲۳*	۱	مکان
۸۵۰۶/۳۸ ^{NS}	۷۱۵۵/۰۶ ^{NS}	۸۵۴۴/۰۱ ^{NS}	۷۲۱۳/۷۸ ^{NS}	۰/۰۴ ^{NS}	۰/۱۲	۱	سال × مکان
۲۸۶۱/۴۲	۳۴۷۴/۸۸	۲۸۱۴/۶۷	۳۴۴۸/۴۸	۰/۶۳	۱/۷۵	۴	خطای اول
۳۶/۵۵ ^{**}	۳۹/۰۷ ^{**}	۶۰/۵۳ ^{**}	۲۹/۵۱ ^{**}	۵۵/۴۳ ^{**}	۳۲/۸۴ ^{**}	۱۴۹	ژنوتیپ
۲۳/۱۱ ^{**}	۲۶/۱۲ ^{**}	۱۳/۷۳ ^{**}	۲۱/۲۶ ^{**}	۱۰/۲۳ ^{**}	۸/۹۷ ^{**}	۱۴۹	ژنوتیپ × سال
۱۱/۷۱*	۹/۳۸ ^{NS}	۱۰/۹۴*	۹/۶۲ ^{NS}	۱/۰۷ ^{**}	۲/۰۷ ^{**}	۱۴۹	ژنوتیپ × مکان
۸/۷۰ ^{NS}	۶/۶۸ ^{NS}	۹/۱۹ ^{NS}	۶/۹۲ ^{NS}	۰/۳۹ ^{NS}	۰/۵۹ ^{**}	۱۴۹	ژنوتیپ × مکان × سال
۸/۹۸	۱۲/۵۰	۸/۶۷	۱۲/۰۸	۰/۵۲	۰/۲۷	۱۵۶	خطای دوم
۱۰/۴۴	۱۲/۴۷	۸/۸۶	۶/۴۱	۹/۹۷	۷/۷۰		ضریب تغییرات (درصد)

^{NS}، * و ** به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

جدول ۲- پارامترهای فنوتیپی برای صفات مورد بررسی در جمعیت RIL گندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49 در دو سال و دو منطقه و متوسط دو شرایط

طول دوره پر شدن دانه		روز تا رسیدگی فیزیولوژیک		روز تا سنبله دهی		پارامترها
تنش کم آبی	نرمال	تنش کم آبی	نرمال	تنش کم آبی	نرمال	
۲۶/۱۳	۲۹/۲۵	۹۶/۷۵	۱۰۱/۶۳	۷۰/۶۳	۷۲/۳۸	YecoraRojo
۳۰/۲۵	۳۲/۶۵	۱۰۴/۵	۱۰۷/۶۵	۷۴/۲۵	۷۵	No. 49
۴/۱۲	۳/۴۰	۷/۷۵	۳/۰۳	۳/۶۲	۲/۶۲	اختلاف والدین
۲۷/۷۷	۲۸/۷۰	۱۰۲/۰۴	۱۰۲/۸۳	۷۴/۲۶	۷۴/۱۳	میانگین اینبرد لاین های نوترکیب
۳۳/۲۵	۳۳/۶۳	۱۰۷/۱۵	۱۰۹/۲۵	۷۸/۷۵	۷۹/۵۰	کمینه لاین های اینبرد
۲۲	۲۳	۹۵/۵۰	۹۲/۷۵	۶۹/۲۵	۶۴/۳۸	بیشینه لاین های اینبرد
۲/۷۵	۱/۹۲	۲/۱۳	۲/۲۱	۲/۶۳	۲/۰۲	انحراف استاندارد
-۰/۵۳	-۰/۰۱	۰/۳۹	-۰/۲۵	-۰/۷۲	-۰/۳۳	چولگی
۰/۹۸	۰/۵۳	۰/۰۸	۰/۰۱	۰/۹۶	۰/۰۱	کشیدگی
۲/۴۵	۲/۸۹	۲/۴۱	۲/۸۵	۰/۵۹	۰/۴۲	حداقل اختلاف معنی دار

جدول ۳- QTL ها و اثرات متقابل QTL در محیط برای صفات مورد بررسی جمعیت RIL گندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49 در دو سال و دو

منطقه در شرایط نرمال رطوبتی

صفت	کروموزوم	QTL	نشانه‌های مجاور	موقعیت (cM)	اثر افزایشی A	R^2_b	AE	R^2_{AE}
روز تا سنبله‌دهی	3A	QDH2A-S	تنش کم آبی LTR6149/Sukkula.600- LTR6150/ISSR10.260	۴۳۸/۳	۲/۰۷	۰/۴۴	-	۰/۰۲
	5A	QDH5A-S	Wms359-5LTR.1/5LTR.2.550	۲/۰	۰/۷۷	۶/۵۸	-	۰/۶۶
						۰/۰۲		۰/۶۸
روز تا رسیدگی	2B	QDM2B-N	Barc128.1-Gwm388	۱۵/۱	۰/۶۵۴۴	۷/۱۴	-	۱/۱۴
	2A	QDM2A-S	تنش کم آبی Wms122-Wmc296	۱۳/۹	-۰/۹۲	۹/۶۶	$=-۰/۵۰A_{E3}$	۲/۵۰
	6A	QDM6A-S	Wms334-Gwm459	۱/۰	-۰/۹۰	۸/۷۶	-	۱/۶۴
						۰/۴۲		۴/۱۴
						۱۸		
طول دوره پر شدن دانه	3A	QGFP3A-N	5LTR.2/ISSR5.530-Gwm66.2	۵۸۸/۲	۰/۷۸	۲/۶۰	$=-۱/۲۹A_{E2}$ $=-۱/۹۲A_{E3}$	۶/۳۰
	7D	QGFP7D-S	تنش کم آبی Barc352-Wms111	۶/۰	-۰/۷۱	۶/۱۶		۱/۴۶
	2A	QGFP7D-S	Wms122-Wmc296	۱۳/۹	-۰/۶۷	۴/۴۶	$=۰/۶۳A_{E1}$ $=۰/۵۶A_{E2}$ $=-۰/۹۰A_{E3}$	۶/۰۲
						۰/۶۲		۷/۴۸
					۱۰			

همان‌طوری که مشاهده می‌شود، در هر سه صفت مورد بررسی در هر دو سال و در هر دو شرایط والدین با هم تفاوت معنی‌دار نشان دادند. به‌طوری‌که، مقادیر روز تا سنبله‌دهی، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و طول دوره پر شدن دانه در والد No. 49 بیش‌تر از والد YecoraRojo بود. با نگاهی به محدوده صفات در جمعیت اینبرد لاین‌های نوترکیب در هر دو سال آزمایش مشاهده می‌شود که در همه صفات برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش بیش‌تر یا کم‌تری داشتند که بیانگر تفکیک متجاوز برای این صفات است. 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 و نرمال بودن توزیع صفات نشان‌دهنده کمی بودن و دخالت چندین ژن در کنترل این صفات بود (جدول ۲).

تجزیه QTL: در بررسی حاضر اگرچه هیچ QTLی برای روز تا سنبله‌دهی در شرایط نرمال مکان‌یابی نشد اما هشت اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی معنی‌دار بین QTL های واقع بر کروموزوم های

2D×3A 4A×3A 5B×3A 6D×6B 6A×6B 5A×5A 1B×5B و 6A×1B شناسایی شدند. مقدار اثرات افزایشی × افزایشی آن‌ها به ترتیب ۰/۵۹، ۰/۶۹، ۰/۹۳، ۰/۵۰، ۰/۵۷، ۰/۹۵، ۰/۶۹- و ۰/۲۹ بود که در مجموع ۶۲/۵۶ درصد از تنوع کل روز تا سنبله‌دهی را توجیه کردند. مثبت بودن اثرات افزایشی در افزایشی در اپیستازی‌های بین کروموزوم‌های 5A×5A و 6A×5B نشانگر بالاتر بودن اثرات والدینی در مقایسه با اثرات اینبرد لاین‌های نوترکیب در این اپیستازی‌ها بود؛ اما منفی بودن اثرات افزایشی در افزایشی در اپیستازی‌های 5B×3A 6D×6B 2D×3A 4A×3A نشانگر بیش‌تر بودن اثرات لاین‌های اینبرد نوترکیب در مقایسه با والدین بود (Li et al. 2014) (جدول ۴، شکل ۱). برای روز تا سنبله‌دهی در شرایط تنش کم‌آبی دو QTL، روی کروموزوم‌های 3A و 5A شناسایی شدند که در بین نشانگرهای LTR6150/ISSR10.260 -LTR6149/Sukkula.600 و Wms359 -5LTR.1/5LTR.2.550 و موقعیت ۴۳۸/۳ و ۶/۵۴ و سانتی‌مورگان قرار داشتند. دو QTL، QDH5A-S و QDH2A-S

همان‌طوری که مشاهده می‌شود، در هر سه صفت مورد بررسی در هر دو سال و در هر دو شرایط والدین با هم تفاوت معنی‌دار نشان دادند. به‌طوری‌که، مقادیر روز تا سنبله‌دهی، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و طول دوره پر شدن دانه در والد No. 49 بیش‌تر از والد YecoraRojo بود. با نگاهی به محدوده صفات در جمعیت اینبرد لاین‌های نوترکیب در هر دو سال آزمایش مشاهده می‌شود که در همه صفات برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش بیش‌تر یا کم‌تری داشتند که بیانگر تفکیک متجاوز برای این صفات است. 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 و نرمال بودن توزیع صفات نشان‌دهنده کمی بودن و دخالت چندین ژن در کنترل این صفات بود (جدول ۲).

تجزیه QTL: در بررسی حاضر اگرچه هیچ QTLی برای روز تا سنبله‌دهی در شرایط نرمال مکان‌یابی نشد اما هشت اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی معنی‌دار بین QTL های واقع بر کروموزوم های

دارای اثر افزایشی آلی $2/0798$ و $1/7646$ بوده و در مجموع $19/02$ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را تبیین نمودند. در هر دو QTL آل های افزایش دهنده روز تا سنبله دهی به والد No. 49 اختصاص داشتند. نتایج نشان داد که بین دو QTL شناسایی شده و هر چهار محیط اثر متقابل دیده نشد (جدول ۴، شکل ۳). علاوه بر دو QTL مذکور، پنج اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی معنی دار برای تعداد روز تا سنبله دهی شناسایی شد. این اثرات که بین QTL های واقع بر کروموزم های $6A \times 6B$ ، $7B \times 6B$ ، $4A \times 3A$ ، $4A \times 4B$ و $1B \times 7B$ وجود داشت، به ترتیب دارای مقادیر افزایشی در افزایشی برابر $0/9695$ ، $1/4725$ ، $0/5752$ ، $0/8962$ و $0/7813$ بودند که در مجموع $67/85$ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را تبیین نمودند. در شرایط تنش کم آبی مقدار واریانس فنوتیپی اثرات اپیستازی افزایشی در افزایشی توجیه شده برای روز تا سنبله دهی در مقایسه با واریانس افزایشی بالاتر بود که بیانگر این واقعیت است که نقش اثرات اپیستازی در مقایسه با اثرات افزایشی در کنترل صفت مذکور در شرایط کم آبی چشم گیرتر است. (جدول ۴).

در مطالعه حاضر برای روز تا رسیدگی فنولوژیک در شرایط نرمال یک QTL ($QDM2B-N$) روی کروموزوم 2B، در بین نشانگرهای $Barc128.1 - Gwm388$ و در موقعیت $15/1$ سانتی مورگان شناسایی شد. میزان اثر افزایشی و R^2 این QTL به ترتیب برابر $0/65$ و $7/14$ برآورد شد (جدول ۳، شکل ۳). آل افزایش دهنده روز تا سنبله دهی از والد No. 49 در این QTL به اشتراک گذاشته شد. در این مطالعه، $QDM2B-N$ با هیچ یک از محیط های مورد بررسی اثر متقابل معنی دار نشان نداد که بیانگر این نکته است که این QTL نسبت به تغییرات محیطی حساس نمی باشد. علاوه بر QTL مذکور، یک اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی معنی دار بین QTL های واقع بر کروموزم های $5B \times 1B$ برای روز تا رسیدگی فنولوژیک شناسایی شد. مقدار اثر افزایشی در افزایشی این اپیستازی برابر $0/63$ - و مقدار تبیین تغییرات فنوتیپی آن برابر $5/30$ درصد بود (جدول ۴، شکل ۳). با توجه به منفی بودن مقدار ارزش افزایشی در افزایشی می توان گفت که نقش اثرات ترکیب چشمگیرتر از اثرات والدینی در این اثر اپیستازی بوده است. با توجه به اینکه در شرایط نرمال

رطوبتی میزان تغییرات فنوتیپی توجیه شده توسط اثرات افزایشی QTL بیش تر از اثرات اپیستازی QTL بود، پس می توان گفت که در کنترل صفت روز تا رسیدگی فنولوژیک نقش اثرات افزایشی QTL بارزتر از اثرات اپیستازی بود. همچنین، میزان تغییرات فنوتیپی توجیه شده توسط اثر متقابل اپیستازی افزایشی در افزایشی در محیط کمتر از میزان تغییرات فنوتیپی توجیه شده توسط اثرات اپیستازی QTL بود که نشان می دهد اپیستازی شناسایی شده در شرایط نرمال نسبت به تغییرات محیطی خیلی حساس نیست. در شرایط تنش کم آبی برای روز تا رسیدگی فنولوژیک دو QTL ($QDM2A-S$ و $QDM6A-S$) روی کروموزوم های $2A$ و $6A$ مابین نشانگرهای $Wms122 - Wms296$ و $Gwm459 - Wms334$ در موقعیت های $13/9$ و 1 سانتی مورگان شناسایی شدند. میزان اثر افزایشی این QTL ها به ترتیب برابر $0/9290$ - و $0/9041$ - برآورد شد (جدول ۳، شکل ۴) و آل های افزایش دهنده از طریق والد $YecoraRojo$ در این QTL ها به اشتراک گذاشته شد. این دو QTL $18/42$ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را تبیین کردند. در این بررسی اثر متقابل QTL $QDM2A-S$ در محیط E3 (سال دوم محیط میان دو آب) معنی دار بود و $2/50$ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را تبیین نمود. این اثر متقابل به این معنی است که QTL مذکور موجب افزایش روز تا رسیدگی در محیط مذکور شده است. با این وجود مقدار R^2_{AE} به مراتب کمتر از R^2_A بود که بیانگر تأثیر محدود محیط بر روی QTL های مذکور است. دو اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی بین QTL های واقع بر کروموزم های $2B \times 5A$ و $2D \times 6B$ با مقادیر اثرات افزایشی در افزایشی به ترتیب برابر $0/92$ و $0/71$ و R^2_{AA} برابر $22/54$ درصد برای روز تا رسیدگی فنولوژیک معنی دار بود (جدول ۴، شکل ۴). وجود علامت مثبت در این اثرات اپیستازی بیانگر نقش بارزتر اثرات والدینی در مقایسه با اثرات لاین های نوترکیب در این اپیستازی ها بود.

جدول ۴- اثرات افزایشی در افزایشی QTLها و اثرات متقابل QTL×QTL در محیط برای صفات مورد بررسی جمعیت RILگندم حاصل از تلاقی Yecora Rojo × No. 49 در دو سال و دو منطقه در شرایط نرمال رطوبتی

صفت	کرموزوم I	نشانیگر مجاور	موقعیت (cM)	کرموزوم J	نشانیگر مجاور	موقعیت (cM)	AA	R ² _{AA}	AAE	R ² _{AAE}
نرمال										
	5A	LTR6149/Nikita.740-'Barc330'	۳۱۴/۲	5A	Gwm194-Gwm410	۳/۰	۰/۵۹	۱۱/۷۶	-	۰/۲۰
	6B	Wms58-'Sukkula/ISSR4.200'	۴۱/۸	6A	5LTR.2/ISSR9.170-Wmc256	۱۵/۴	۰/۶۹	۱۳/۶۰	-	۰/۲۲
	6B	Gwm219-'Sukkula/ISSR10.400'	۱۴۸/۰	6D	Gwm325-Wmc748	۵/۰	۰/۹۳	۶/۴۶	-	۰/۱۶
	3A	Gwm2-'Wmc627'	۳/۶	5B	Wmc524-Wmc410	۱۴۲/۴	-۰/۵۰	۶/۷۲	-	۰/۱۶
	3A	Wmc640-'Wmc505-'	۲۰/۸	4A	Gwm160-Barc78	۱/۰	-۰/۵۷	۱۰/۹۲	-	۰/۴۶
	3A	Sukkula/ISSR4.590-'Sukkula/ISSR10.600'	۲۱۲/۶	2D	Wmc445-5LTR.2/ISSR9.240	۷۷/۱	-۰/۹۵	۱۱/۰۸	-	۰/۳۶
	5B	Wmc28-'Gwm604'	۴/۰	1B	Psp3000-5LTR.2/ISSR5.190	۱/۰	-۰/۶۹	۷/۹۰	-	۰/۰۶
	1B	Sukkula/ISSR7.920-'Sukkula/ISSR4.100'	۳۴/۵	6A	Wms334-Gwm459	۰/۰	۰/۲۹	۷/۷۲	-	۰/۱۸
								۶۲/۵۶		۱/۸
تنس کم آبی										
	6B	Barc24'-Wms88'	۶۱/۷	6A	Wmc786-5LTR.2/ISSR9.170	۳/۰	-۰/۹۶	۸/۲۲		۰/۲۲
	6B	Barc178'-Barc24'	۹۳/۵	7B	Cfa2174.2-Wms573	۲/۰	۱/۴۷	۱۰/۰۲		۰/۲۶
	3A	Sukkula/ISSR4.590-Barc164'	۱۶۱/۳	4A	Barc170-Gwm397	۴/۳	-۰/۵۷	۵/۰۴		۰/۰۶
	4B	Mk84-Mk85	۶۷	4A	Wms610-'Cfa2256'	۳۷/۰	۰/۸۹	۹/۴۸		۰/۱۶
	7B	Mk158-Mk159	۷۱/۴	1B	Wmc44-Sukkula/ISSR7.230	۰/۰	۰/۷۸	۱۴/۱۶		۰/۶۱
								۴۶/۵۸		۱/۳۱
نرمال										
	5B	Sukkula/Nikita.130- Wmc410	۱۱۹/۸	1D	Gwm337-Wms106	۲۶/۸	-۰/۶۳	۵/۳۰	==۰/۵۰AA _{EB}	۲/۲۸
تنس کم آبی										
	5A	Wms154'-Gwm443'	۰/۰	2B	Wms120-Gwm66.1	۳۱/۸	۰/۹۲	۱۱/۸۸	-	۰/۷۶
	6B	Wmc388'-Barc134'	۴/۰	2D	Wmc18-'Wms515	۱۱/۹	۱/۷۱	۱۰/۶۶	-	۰/۵۶
								۲۲/۵۴		۱/۳۲

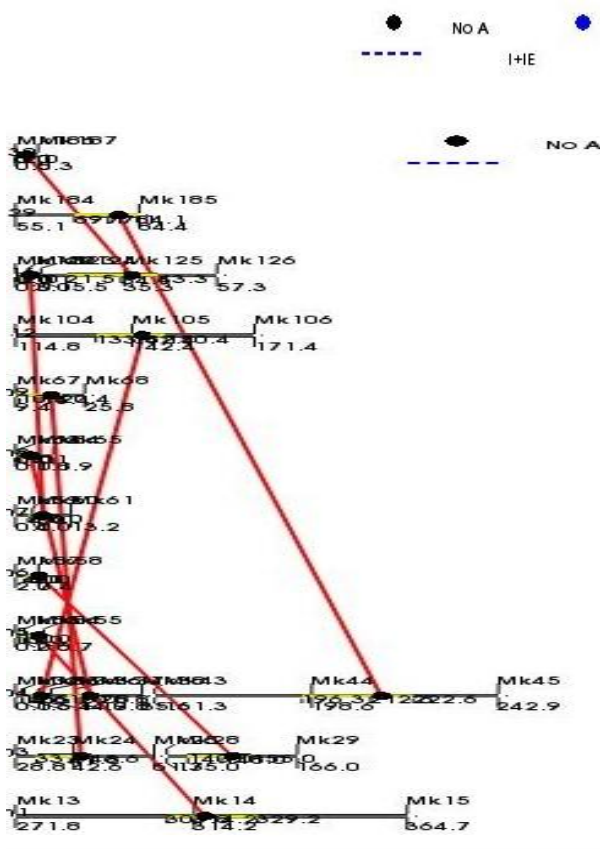
روز تا سینه‌دهی

روز تا رسیدگی

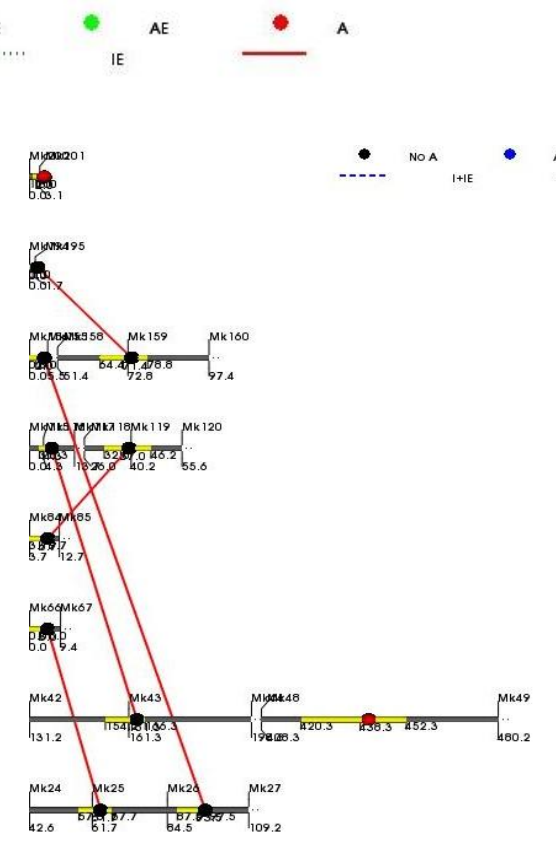
ادامه جدول ۴-

R^2_{AAE}	AAE	R^2_{AA}	AA	موقعیت (Cm)	نشانیگر مجاور	کرموزوم J	موقعیت (Cm)	نشانیگر مجاور	کرموزوم I	صفت
نرمال										
۴/۰۸	=-۰/۵۶AA _{E4}	=۰/۴۷AA _{E3}	۱/۳۲	-۰/۶۷	۵۱/۲	Gwm349-Wmc445	2D	۲۰۴/۵	5LTR.2/Nikita.770- '3.LTR.180	6B
۴/۲۸	=-۰/۴۷AA _{E4}	=۰/۵۶AA _{E3}	۲/۵۶	-۰/۵۲	۳۸/۹	Cfa2263-Wms372	2A	۱۲/۱	Barc128.1-'Gwm388'	2B
۲/۴۰		=-۰/۶۵AA _{E3}	۰/۱۶	-۰/۵۱	۵۴/۴	Gwm333-Wms297	7B	۰/۰	Barc134-'Wmc388'	6B
۳/۵۸		=-۰/۵۲AA _{E3}	۰/۶۲	-۰/۸۸	۱۳/۳	Psp2999-Wmc336	31	۶/۰	Barc134-'Wmc388'	6B
۶/۸۴	=-۰/۷۹AA _{E2}	=-۰/۹۷AA _{E1} =۱/۰۶AA _{E3}	۲/۰۲	۰/۷۵	۷۹/۱	Wmc445-5LTR.2/ISSR9.240	2D	۱۶۲/۳	Wms131-'5LTR.1/Nikita.700'	1B
۲۳/۴۶			۶/۵۸							
تنش کم آبی										
۲/۳۴			۳/۳۶	-۰/۷۰	۱۸/۹	Wmc405-Gwm276	7A	۴۷/۶	Wms566'-Wmc505'	3A
۳/۱۲		=۰/۶۲A _{E2} =-۰/۶۵A _{E3}	۳/۵۶	-۰/۸۴	۷۸/۶	Wmc89.2- LTR6150/ISSR10.380	4A	۷۶/۲	LTR.105.3'-Gwm501'	2B
۵/۴۶			۶/۹۲							

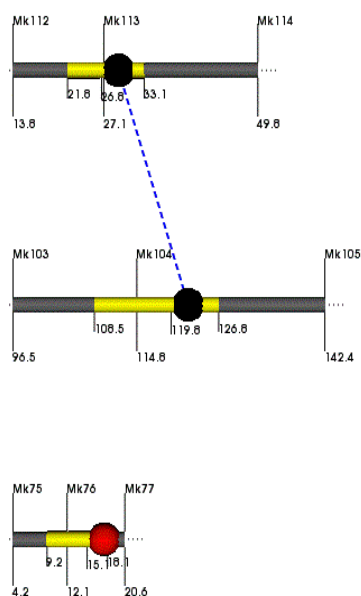
طول دوره پر شدن دانه



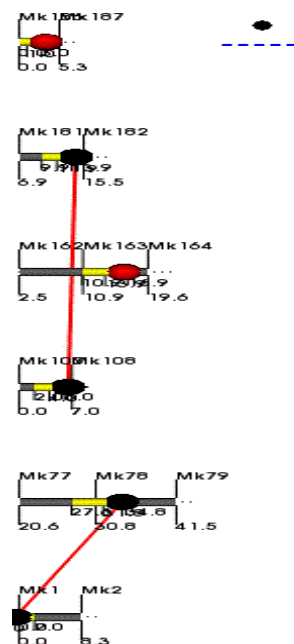
شکل ۱- محل قرار گیری QTL های مرتبط با روز تا رسیدگی و ایستازی بین آنها در شرایط آبیاری نرمال



شکل ۲- محل قرار گیری QTL های مرتبط با روز تا رسیدگی و ایستازی بین آنها در شرایط تنش کم آبی



شکل ۳- محل قرار گیری QTL های مرتبط با روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و ایستازی بین آنها در شرایط آبیاری نرمال



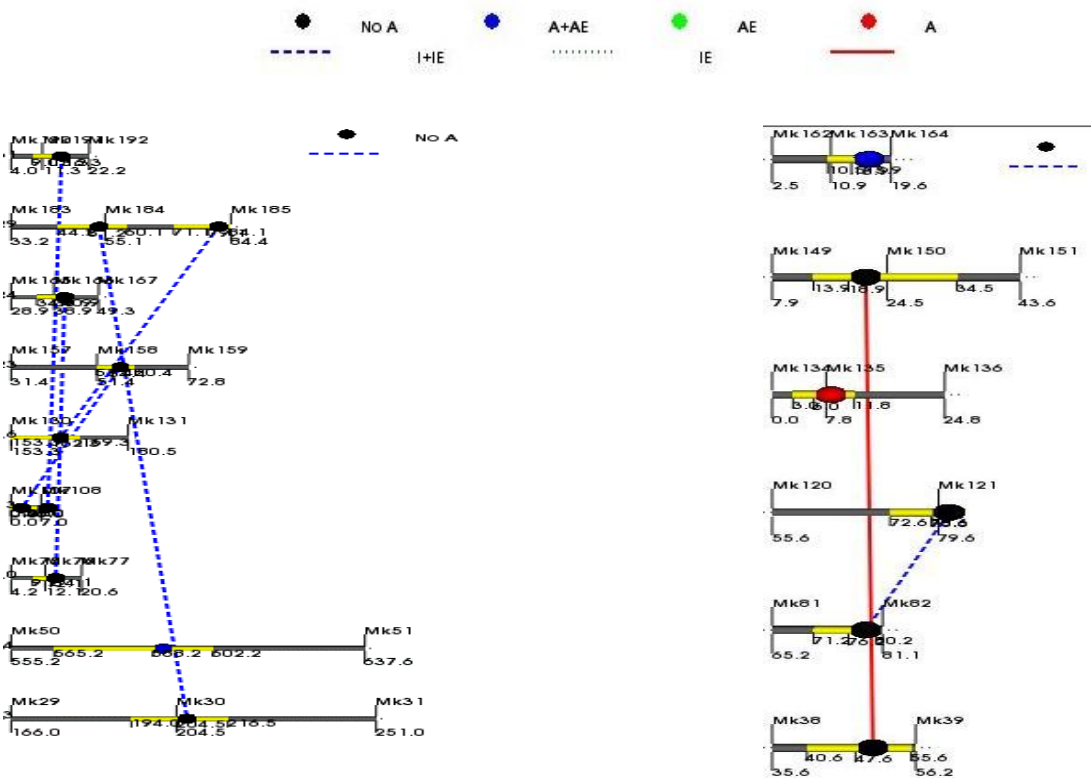
شکل ۴- محل قرار گیری QTL های مرتبط با روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و ایستازی بین آنها در شرایط تنش کم آبی

۵). با توجه به بالاتر بودن مقدار R^2_{AE} در مقایسه با R^2_A می توان گفت QTL شناسایی شده برای طول دوره پر شدن دانه نسبت به شرایط محیطی حساس است. در شرایط نرمال رطوبتی برای طول دوره پر شدن دانه پنج اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی معنی دار بین QTL های واقع بر کروموزم های 2A×2B، 2D×6B، 7B×6B، 31×6B و 1D×1B با مقادیر اثر افزایشی در افزایشی برابر ۰/۶۷، ۰/۵۲، ۰/۵۱، ۰/۸۸- و ۰/۷۵ مکان یابی شدند که در مجموع ۶/۵۸ درصد از تغییرات طول دوره پر شدن دانه را تبیین نمودند (جدول ۳، شکل ۵).

لازم به ذکر است که به غیر از اثر اپیستازی 1D×1B اثر اینبردهای لاین های نوترکیب در اپیستازی بارزتر از نقش تیپ های والدینی بود. در تحقیق حاضر نه اثر متقابل افزایشی در افزایشی در محیط معنی دار برای طول دوره پر شدن دانه مشاهده شد که در مجموع ۲۳/۴۶ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت را تبیین نمودند.

لازم به ذکر است که در تحقیق حاضر مقدار واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط اثرات افزایشی QTL ها کمتر از اثرات اپیستازی افزایشی در افزایشی QTL ها بود. می توان اظهار داشت که در شرایط تنش کم آبی نقش اثرات اپیستازی در کنترل صفت مذکور بارزتر از اثرات افزایشی QTL ها است.

در شرایط نرمال رطوبتی برای صفت طول دوره پر شدن دانه یک QTL بر روی کروموزوم 3A شناسایی شد که این QTL (QGFP3A) بین نشانگرهای Gwm66.2-5LTR.2/ISSR5.530- و در موقعیت ۵۸۸/۲ سانتی مورگان واقع بود. مقدار ارزش افزایشی و R^2_A آن به ترتیب برابر ۰/۷۸ و ۲/۶۰ درصد بود. الل های افزایش دهنده در این جایگاه از طریق والد No. 49 به نتاج به ارث رسیده بود. تحت شرایط نرمال دو اثر متقابل QTL در محیط شناسایی شدند که در مجموع ۶/۳۰ درصد از تغییرات فنوتیپی طول دوره پر شدن دانه را تبیین نمودند (جدول ۳، شکل



شکل ۵- محل قرارگیری QTL های مرتبط با طول دوره پر شدن دانه و اپیستازی بین آن ها در شرایط آبیاری نرمال

شکل ۶- محل قرارگیری QTL های مرتبط با طول دوره پر شدن دانه و اپیستازی بین آن ها در شرایط تنش کم آبی

بحث

در مطالعه حاضر بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ اثر بر کلیه صفات اختلاف معنی‌دار وجود داشت که بیانگر وجود تنوع از لحاظ صفات مورد بررسی در جمعیت مورد مطالعه بود. هم‌چنین اثر متقابل ژنوتیپ در سال برای کلیه صفات و اثر متقابل ژنوتیپ در مکان برای کلیه صفات روز تا رسیدگی و طول دوره پر شدن دانه در شرایط آبیاری نرمال معنی‌دار بود. بنابراین، شرایط محیطی متفاوت در مکان و سال، منجر به تاثیر متفاوت بر صفات مختلف شده است. (De Vita et al. 2006). در مطالعه ۲۰ ژنوتیپ گندم در سه سال زراعی و در شرایط بدون آبیاری گزارش کردند که اثر ژنوتیپ، سال و اثر متقابل ژنوتیپ در محیط برای صفت روز تا سنبله‌دهی، معنی‌دار بود و ژنوتیپ‌ها در شرایط محیطی مختلف عکس العمل‌های متفاوتی نشان دادند.

بر اساس نتایج تجزیه QTL، برای روز تا سنبله‌دهی در شرایط نرمال هشت اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی معنی‌دار شناسایی شد که در مجموع ۶۲/۵۶ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. در شرایط تنش کم‌آبی نیز QTL‌هایی بر روی کروموزوم‌های شماره 3A و 5A مکانیابی شد که در مجموع ۱۹/۰۲ درصد از تغییرات این صفت را تبیین نمودند. هم‌چنین در این شرایط پنج اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی معنی‌دار با مقدار R^2 فنوتیپی ۴۶/۸۵ درصد شناسایی شد. روز تا سنبله‌دهی در مزرعه تحت تاثیر اثرات متقابل عوامل ژنتیکی مسئول حساسیت به فتوپریود (*Ppd*)، بهاره‌سازی (*Vrn*) و زود رسی (*Eps*) قرار می‌گیرد (Dubcovsky et al. 2006; Shindo et al. 2003).

گزارشات زیادی درباره نقشه یابی روز تا سنبله دهی در گندم وجود دارند (Keller et al. 1999). ۱۰ QTL مختلف روی کروموزوم‌های 4A، 2A، 2B، 3A، 4B، 5B، 7B، 2A، 2B، 3A، 4A، 5A و 7A شناسایی کردند. (Huang et al. 2003). روی کروموزوم‌های 6A، 5B، 5A، 3B، 2A و QTL‌هایی را شناسایی کردند. (Cuthbert et al. 2008). QTL‌هایی را بر روی کروموزوم‌های شماره 3A و 5A مکان‌یابی کردند که QTL موجود در کروموزوم 5A ۱۴/۶ درصد از تغییرات روز تا سنبله‌دهی را تبیین کرد. هم‌چنین در مطالعاتی جداگانه بر روی گندم QTL‌های بر روی کروموزوم‌های 2A، 3A و 5A برای روز تا سنبله‌دهی مکان‌یابی

در مقایسه مقدار توجیه واریانس فنوتیپی توجیه شده توسط اثرات افزایشی QTL‌ها و اثرات اپیستازی افزایشی در افزایشی، مشاهده شد که در کنترل طول دوره پر شدن دانه در شرایط نرمال سهم اثرات افزایشی QTL و اثرات اپیستازی افزایشی تقریباً مساوی است. هم‌چنین، میزان R^2_{AAE} در مقایسه با R^2_{AA} به مراتب بالاتر بود که بیانگر حساسیت زیاد اثرات اپیستازی افزایشی در افزایشی نسبت به تغییرات محیطی است. در شرایط تنش کم‌آبی دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2A و 7D در کنترل طول دوره پر شدن دانه نقش داشتند.

این دو QTL (QGFP7D-S و QGFP7D-S) در بین نشانگرهای Wms122-Wmc296 و Barc352-Wms111 و در موقعیت‌های ۶/۰ و ۱۳/۹ سانتی‌مورگان قرار داشتند (جدول ۳، شکل ۶). مقادیر اثر افزایشی آلی این دو QTL به ترتیب برابر ۰/۷۱- و ۰/۶۷- برآورد شد که آل‌های افزایش دهنده از طریق والد YecoraRojo در این QTL‌ها به اشتراک گذاشته شده بود. این دو QTL در مجموع ۱۰/۶۲ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را تبیین نمودند. برای طول دوره پر شدن دانه سه اثر متقابل QTL در محیط معنی‌دار بود که این سه اثر متقابل در مجموع ۶/۰۲ درصد از تغییرات فنوتیپی را تبیین نمودند. هم‌چنین، دو اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی بین QTL‌های واقع بر کروموزوم‌های 3A×7A و 2B×4A با مقادیر اثرات افزایشی در افزایشی به ترتیب برابر ۰/۷۰- و ۰/۸۴- شناسایی شدند که در مجموع ۶/۹۲ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را به خود اختصاص دادند (جدول ۴، شکل ۶). وجود علامت منفی در این اثرات اپیستازی بیانگر نقش بارزتر اثرات لاین‌های نوترکیب در مقایسه با اثرات تیپ‌های والدینی بود. هم‌چنین، برای طول دوره پر شدن دانه در این بررسی دو اثر متقابل افزایشی در افزایشی در محیط معنی‌دار بود که این دو اثر ۳/۱۲ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت مذکور را به خود اختصاص دادند. در شرایط تنش کم‌آبی مقادیر R^2_{AAE} کمتر از مقادیر R^2_{AA} بود که نشان می‌دهد، اثرات اپیستازی نسبت به تغییرات شرایط محیطی حساسیت کمی دارند. هم‌چنین، مقادیر R^2_{AA} کمتر از مقادیر R^2_A بود که نشان‌دهنده نقش چشمگیرتر اثرات افزایشی QTL‌ها در مقایسه با اثرات اپیستازی افزایشی در افزایشی QTL‌ها بود.

طول دوره پر شدن دانه نقش داشتند. (Cuthbert et al. 2008) در ارزیابی لاین‌های دابل هاپلوئید مشتق شده از دو والد گندم بهار چندین QTL را بر روی کروموزوم‌های 2D, 3A, 5A, 5B و 7D برای طول دوره پر شدن دانه مکان‌یابی کردند که در حدود ۳/۹ تا ۷/۲ درصد از تغییرات فنوتیپی طول دوره پر شدن دانه را تبیین نمودند.

عدم شناسایی QTL‌های مشترک بین آزمایش حاضر و تحقیقات سایر محققان به دلایل مختلفی از قبیل وجود اثر متقابل ژنوتیپ × محیط، خطاهای آزمایشی، عدم پوشش کامل ژنومی، نوع جمعیت نقشه‌یابی و عدم چندشکلی در مکان‌های کروموزومی مورد نظر در جمعیت حاضر ارتباط داشته است. در مقابل وجود موقعیت‌های مشابه برای QTL‌های مختلف در آزمایش‌های مختلف، نشانه کنترل ژنتیکی مشابه صفات در زمینه‌های ژنتیکی متفاوت بود (Blanco et al. 2006)

در مطالعه حاضر برای صفات روز تا سنبله دهی، QTL‌های روی کروموزوم‌های 2A (دو QTL)، 5A, 2B, 6A, 3A (دو QTL) و 7D مکان‌یابی شدند. در تحقیقات جداگانه ژن‌های مرتبط با بهار سازی (VRN1 و VRN2) بر روی کروموزوم‌های گروه همیولوگ 5 (مانند 5AL) مکان‌یابی شدند (Yan et al. 2003; Kato et al. 1999; Bennet et al. 2012). گزارش کردند در گندم هگزاپلوئید ژن‌های مرتبط با زودرسی روی کروموزوم 5AL قرار دارند. در دیگر مطالعات مرتبط ژن‌های QTL‌های مرتبط با روز تا سنبله‌دهی روی کروموزوم‌های همولوگوس گروه 7 مکان‌یابی شده‌اند (Bonnin et al. 2008; Yan et al. 2006) این QTL‌ها با جایگاه TaFT پیوسته هستند (ژن‌های VRN3 که قبلاً VRN5 و VRN4 نامیده می‌شدند). جایگاه‌های TaFT-A، TaFTB و TaFT-D که با پروموتورهای ژن‌های تنظیم‌کننده گلدی در گندم در ارتباط هستند بر روی کروموزوم‌های 7A، 7B و 7D قرار دارند که قبلاً برای این مکان‌های QTL‌هایی برای روز تا سنبله‌دهی مکان‌یابی شده‌است (Bennett et al. 2011). در تحقیق حاضر برای صفات فنولوژیک QTL‌هایی هم روی کروموزوم‌های 2A و 2B مکان‌یابی شدند. محققان نشان داده‌اند ژن‌های مرتبط با حساسیت به دوره نوری (*Ppd-D1*، *Ppd-B1* و *Ppd-A1*) بر روی کروموزوم‌های کروموزوم‌های گروه همیولوگ ۲ (2BS, 2DS و

شده‌است (Huang et al. 2003; Kuchel et al. 2006; Griffiths et al. 2009; et al. 2008; Maccaferri et al. 2008) که همسو با نتایج مطالعه حاضر است. (Bennet et al. 2012) نیز QTL‌هایی را روی کروموزوم‌های 1A, 2B, 2D, 5B, 5A, 4B و 7A و 7B برای روز تا سنبله‌دهی مکان‌یابی کردند.

در این مطالعه برای روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در شرایط نرمال یک QTL روی کروموزوم 2B با مقدار R^2 فنوتیپی برابر ۷/۱۴ درصد و یک اثر اپیستازی افزایشی در با درجه تبیین تغییرات فنوتیپی ۵/۳۰ درصد شناسایی شدند. در شرایط تنش کم‌آبی دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2A و 6A با مقدار R^2 فنوتیپی کل برابر ۱۸/۴۲ درصد، یک اثر متقابل QTL در محیط با مقدار R^2_{AE} برابر ۲/۵۰ درصد و دو اثر افزایشی در افزایشی با مقدار R^2_{AA} برابر ۲۲/۵۴ درصد شناسایی شدند. (Maccaferri et al. 2008) در ۱۶ محیط سه QTL بزرگ اثر را بر روی کروموزوم‌های 2AS, 2BL و 7BS برای روز تا رسیدگی مکان‌یابی کردند که این QTL‌ها با شش محیط اثر متقابل نشان دادند. همچنین، آن‌ها یک اثر اپیستازی افزایشی × افزایشی بین QTL‌های واقع بر کروموزوم‌های 2BS و 3BS برای صفت مذکور شناسایی کردند. (Tahmasebi et al. 2016) برای روز تا رسیدگی یک QTL پایدار بر روی کروموزوم شماره 7D-acc/cat-10 شناسایی کردند که هیچ اثر متقابلی با محیط نشان نداد. (Wang et al. 2009) در چهار محیط QTL‌هایی را برای صفت روز تا رسیدگی فیزیولوژیک بر روی کروموزوم‌های 1B, 2A, 2B, 3D, 4B و 6D مکان‌یابی کردند.

در شرایط نرمال رطوبتی یک QTL بر روی کروموزوم 3A با مقدار R^2_A فنوتیپی ۲/۶ درصد، دو اثر متقابل QTL در محیط با مقدار R^2_{AE} برابر ۶/۳۰ درصد، پنج اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی با R^2_{AA} برابر ۶/۵۸ درصد و نه اثر متقابل افزایشی در افزایشی در محیط با مقدار R^2_{AAE} برابر ۲۳/۴۶ درصد شناسایی شدند. در شرایط تنش کم‌آبی دو QTL بر روی کروموزوم‌های 7D و 2A با مقدار R^2_A برابر ۱۰/۲۶ درصد و سه اثر متقابل QTL در محیط با مقدار R^2_{AE} برابر ۶/۰۲، دو اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی با مقدار R^2_{AA} برابر ۶/۹۲ درصد و دو اثر متقابل افزایشی در افزایشی در محیط با مقدار R^2_{AAE} برابر ۳/۱۲ درصد در کنترل

بهاره‌سازی (*Vrn*) و زودرسی (*Eps*) در مطالعات قبلی چندان هم‌خوانی نداشت اما روی کروموزوم‌های مشابهی قرار گرفتند. با توجه به نقش صفات فنولوژیک در سازگاری و بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش کم آبی و همچنین در شرایط نرمال رطوبتی که گیاهان اثرات کم آبی را با درجات مختلفی تجربه می‌کنند استفاده از نشانگرهای پیوسته به QTL‌های واقع بر کروموزوم‌های 2A، 5A، 2B، 6A، 3A و 7D در گزینش به کمک مارکر (MAS) می‌تواند ما را در این مهم یاری دهد.

et al. 2007; Worland 1996; Worland et al.) قرار دارند (2AS 2008). در تحقیقی دو QTL مرتبط با زودرسی روی کروموزوم 2B مرتبط با جایگاه *Ppd-B1* مکان‌یابی شده‌اند (Kuchel et al. 2006; Shindo et al. 2003). با توجه به نتایج مطالعه حاضر QTL‌های روی کروموزوم‌های 2A، 5A، 2B اثر معنی‌داری در کنترل صفات فنولوژیک داشتند. هر چند جایگاه‌های شناسایی شده برای این QTL با جایگاه‌های گزارش شده برای صفات حساسیت به فتوپریود (*Ppd*),

منابع

- Aharizad S, Sabzi M, Mohammadi SA, Khodadadi E (2012) Multivariate analysis of genetic diversity in wheat (*Triticum aestivum* L.) recombinant inbred lines using agronomic traits. *Annals of Biological Research* 3:2118-2126.
- Beales J, Turner A, Griffiths S, Snape JW, Laurie DA (2007) A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical Applied Genetics* 115:721-733.
- Beales J, Turner A, GriYths S, Snape JW, Laurie DA (2007) A Pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 115:721-733.
- Bennett D, Izanloo A, Edwards J, Kuchel H, Chalmers K, Tester M, Reynolds M, Schnurbusch T, Langridge P (2012) Identification of novel quantitative trait loci for days to ear emergence and flag leaf glaucousness in a bread wheat (*Triticum aestivum* L.) population adapted to southern Australian conditions. *Theoretical and Applied Genetics* 124:697-711
- Benson J, Brown-Guedira G, Murphy JP, Sneller C (2012) Population Structure, Linkage Disequilibrium, and Genetic Diversity in Soft Winter Wheat Enriched for Fusarium Head Blight Resistance. *Plant Genome* 5:71-80
- Blanco A, Simeone R, Gadaleta A (2006) Detection of QTLs for grain protein content in durum wheat. *Theoretical Applied Genetics* 112: 1195-1204.
- Bonnin I, Rousset M, Madur D, Sourdille P, Dupuits L, Brunel D, Goldringer I (2008) FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theoretical Applied Genetics* 116:383-394.
- 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.). *Theoretical and Applied Genetics* 117:595-608.
- De Vita P, Reifolo C, Codianni P, Cattivelli L, Fares C (2006) Agronomic and quantitative traits of *T. turgidum* spp. *dicoccum* genotypes cultivated in Italy. *Euphytica* 150: 195-205.
- Dubcovsky J, Lijavetzky D, Appendino L (1998) Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement. *Theoretical Applied Genetics* 97:968-975.
- 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.
- Griffiths S, Simmonds J, Leverington M, Wang Y, Fish L, Sayers L, Alibert L, Orford S, Wingen L, Herry L, Faure S, Laurie D, Bilham L, Snape J (2009) Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm. *Theoretical and Applied Genetics* 119:383-395.
- Hamze H, Asghari A, Mohammadi S A, Sofalian O, Mohammadi S (2018) Multifactorial Mapping of Qtl for Yield And Yield Component In Wheat (*Triticum Aestivum*) in Normal and Drought Conditions. *Applied Ecology and Environmental Research* 16:441-453.
- Huang X, Coster Q H, Genal MW, Roder MS (2003) Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical Applied Genetics*. 106: 1379-1389.
- 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.). *Theoretical and Applied Genetics* 106:1379-1389.
- Keller M, Karutz C, Schmid JE, Stamp P, Winzeler M, Keller B, Messmer MM (1999) Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat×spelt population. *Theoretical Applied Genetics* 98: 1171-1182.
- Kuchel H, Hollamby L G, Langridge P, Williams K, Jeffries SP (2006) Identification of genetic loci associated with ear-emergence in bread wheat. *Theoretical Applied Genetics* 113: 1103-1112.
- Kuchel H, Langridge P, Mosionek L, Williams K, Jeffries SP (2006) The genetic control of milling yield, dough

- rheology and baking quality of wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 112:1487-1495.
- Kulwal P, Ishikawa G, Benscher D, Feng ZY, Yu LX, Jadhav A, Mehetre S, Sorrells ME (2012) Association mapping for pre-harvest sprouting resistance in white winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 125:793-805.
- 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 and Pasture Science* 66: 660-670.
- Li Z K (1998) Molecular Analysis of Epistasis Affecting Complex Traits. In: Paterson, A. H. (ed.) *Molecular Dissection of Complex Traits*. CRC Press, Boca Raton.
- Liao CY, Wu P, Hu B, Yi K K (2001) Effects of genetic background and environment on QTLs and epistasis for rice (*Oryza sativa* L.) panicle number. *Theoretical Applied Genetics* 103: 104-111.
- Lin F, Xue SL, Tian DG, Li CJ, Cao Y, Zhang ZZ, Zhang CQ, Ma ZQ (2008) Mapping chromosomal regions affecting flowering time in a spring wheat RIL population. *Euphytica* 164:769-777.
- Maccaferri M, Sanguineti MC, Corneti S, Ortega JLA, Ben Salem M, Bort J, DeAmbrogio E, del Moral LFG, Demontis A, El-Ahmed A, Maalouf F, Machlab H, Martos V, Moragues M, Motawaj J, Nachit M, Nserallah N, Ouabbou H, Royo C, Slama A, Tuberosa R (2008) Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics* 178:489-511.
- Roder MS, Korzun V, Wendehake K, Plaschke J, Tixier MH, Leroy P, Ganal M (1998a) A microsatellite map of wheat. *Genetics* 149:2007-2023. 19.
- Roder MS, Plaschke J, König SU, Börner A, Sorrells ME, Tanksley SD, Ganal MW (1995) Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat. *Molecular Genetics and Genomics* 246:327-333.
- Ruuska SA, Lewis DC, Kennedy G, Furbank RT, Jenkins CL, Tabe LM (2008) Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat. *Plant Molecular Biology* 66: 15-32.
- Shindo C, Tsujimoto H, Sasakuma T (2003) Segregation analysis of heading traits in hexaploid wheat utilizing recombinant inbred lines. *Heredity* 90:56-63.
- Tahmasebi S, Heidari B, Pakniyat H, McIntyre L (2016) Mapping QTLs associated with agronomic and physiological traits under terminal drought and heat stress conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome* 60: 26-45.
- 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. *Theoretical and Applied Genetics* 118:313-325.
- Worland AJ (1996) The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica* 89: 49-57.
- Worland AJ, Appendino ML, Sayers EJ (1994) The Distribution, in European Winter Wheats, of Genes That Influence Ecoclimatic Adaptability While Determining Photoperiodic Insensitivity and Plant Height. *Euphytica* 80:219-228.
- Worland AJ, Börner A, Korzun V, Li WM, Petrovic S, Sayers EJ (1998) The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats (Reprinted from *Wheat: Prospects for global improvement* *Euphytica* 100:385-394.
- Yan L, Fu D, Li C et al (2006) The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:19581-19586.
- Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M, Sanchez A, Valarik M, Yasuda S, Dubcovsky J (2006) The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:19581-19586.