"مجله علوم زراعی ایران"
جلد سیزدهم، شماره ٤ زمستان ۱۳۹۰

مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات فنولوژیک گندم دوروم در شرایط تنش خشکی و بدون تنش با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره

Mapping of loci controlling phenological traits in durum wheat under drought stress and non-stress conditions using microsatellite markers

مریم گل‌آبادی[۱]، احمد ارزانی[۲] و سیدعلی محمد میرمحمدی میبدی[۳]

چکیده

گل‌آبادی، م.، ا. ارزانی و س. ع. م. میر محمدی میبدی. ۱۳۹۰. مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات فنولوژیک گندم دوروم در شرایط تنش خشکی و بدون تنش با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره. **مجله علوم زراعی ایران. ۱۳(٤): ۷۲۹-۷۱۲.**

به منظور شناسایی نشانگرهای ریزماهواره پیوسته با ژن (های) کنترل کننده صفات تعداد روز تا تشکیل سنبله، روز تا گرده‌افشانی و روز تا رسیدگی فیزیولوژیک در شرایط تنش خشکی و عدم تنش، جمعیتی شامل ۱۵۱ خانواده F_3 و F_4 حاصل از تلاقی ژنوتیپ‌های Oste-Gata (والد متحمل) و Massara-1 (والد حساس) به خشکی، طی دو سال زراعی (۸۳- ۱۳۸۲) و در دو شرایط محیطی تنش خشکی و عدم تنش (مجموعاً چهار شرایط محیطی) ارزیابی شدند. از میان ۲۰۰ نشانگر ریزماهواره برای ارزیابی والدین، ۳۰ نشانگر حالت چند شکلی داشتند که در کروموزوم‌های مختلف گندم دوروم به استثنای 2A، 4A و 6B توزیع شده بودند. بر اساس روش تجزیه تک نشانگری، دو نشانگر *Xgwm148*-2B و *Xwmc405*-7A بیشترین ارتباط را با صفت روز تا تشکیل سنبله در هر دو شرایط تنش خشکی و عدم تنش نشان دادند، بطوری‌که نشانگر *Xwmc405* در حدود ۱۹ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را در شرایط تنش توجیه کرد. این نشانگر همچنین بیشترین درصد تغییرات صفت روز تا گرده‌افشانی را در هر دو شرایط محیطی تبیین کرد. در مورد صفت روز تا رسیدگی فیزیولوژیک، نشانگر *Xcfa2114*-6A توانست درصد بالایی از واریانس فنوتیپی این صفت را در هر دو شرایط تنش خشکی و عدم تنش توجیه نماید. وجود نشانگرهای پیوسته مشترک برای صفات مختلف مورد مطالعه در این تحقیق با میزان همبستگی بین آنها همخوانی داشت. بر اساس روش مکان یابی فاصله‌ای مرکب، به ترتیب ۳، ۲ و ۲ QTL کوچک اثر برای صفات روز تا تشکیل سنبله، روز تا گرده‌افشانی و روز تا رسیدگی فیزیولوژیک شناسایی شدند که QTLهای صفات روز تا سنبله‌دهی و روز تا گرده افشانی به ترتیب روی کروموزوم‌های 2B و 3B، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک روی کروموزوم‌های 3B و 5A قرار داشتند. QTLهای مذکور در مجموع حدود ۱۰ درصد از واریانس فنوتیپی صفات فنولوژیک را توجیه کردند.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، صفات فنولوژیک، گندم دوروم، نشانگرهای SSR ، QTL.

تاریخ دریافت: ۸۹/۷/۲۵ تاریخ پذیرش: ۹۰/۲/۲۸

۱- استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه آزاد اسلامی واحد خوراسگان. عضو انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران (مکاتبه کننده)
(پست الکترونیک: m_golabadi@yahoo.com)
۲- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان
۳- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

مقدمه

خشکی متداول‌ترین تنش محیطی است که رشد و نمو گیاه را از طریق تغییر در متابولیسم گیاهی و نحوه بروز ژن‌ها تحت تاثیر قرار می‌دهد. فرار از خشکی ساده‌ترین راه سازگاری گیاهان به شرایط تنش خشکی است (Levitte, 1980). تنش انتهای فصل هنگامی رخ می‌دهد که گیاه زراعی در مراحل اولیه رشد از رطوبت کافی برخوردار باشد، اما با نزدیک شدن به مراحل زایشی در انتهای دوره رشد، با محدودیت رطوبتی مواجه شود(Barnes, 1983). فرار از خشکی از طریق گلدهی زودرس و یا از طریق کوتاه شدن طول دوره رشد در مناطقی که دچار تنش خشکی انتهای فصل رشد می‌شوند، به عنوان سازوکار فرار یا اجتناب از خشکی در نظر گرفته می‌شود (Blum, 1988). صفات مربوط به دوره‌های فنولوژیکی گیاه در انطباق گیاه با محیط برای به حداکثر رسیدن تولید، بیشترین تاثیر را دارند. رشد اولیه بیشتر و یا نمو فنولوژیک سریعتر (روز تا گرده‌افشانی یا رسیدگی کوتاه‌تر) منجر به کاهش تلفات رطوبتی به شکل تبخیر از سطح خاک شده و رشد بیشتر گیاه را در زمان تبخیر کمتر، موجب می‌گردد (Richards, 1996). از طرف دیگر بلوم (Blum, 1996) بر این باور است که پتانسیل تولید گیاه با افزایش دوره رشد گیاه تا حد خاصی افزایش می‌یابد و علیرغم آنکه ژنوتیپ‌های زودرس از خشکی فرار می‌کنند، ژنوتیپ‌های دیررس الزاماً حساس به تنش خشکی محسوب نمی‌شوند. در آزمایشی روی ۳۰ جمعیت گندم دوروم و گندم نان توسط بلوم و همکاران (Blum *et al*., 1989) مشاهده شد که صفات فنولوژیک گیاه اثر مهمی بر عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی دارند و زودرسی برای گندم یک معیار اصلی انتخاب در نواحی خشک است، اما مقایسه ارقام بومی و ارقام اصلاح شده در این آزمایش نشان داد که واریته‌های بومی دیررس‌تر از واریته‌های اصلاح شده بودند.

نشانگرهای مولکولی پیوسته به ژن‌های مرتبط با صفات مورد نظر می‌توانند در جهت بهبود کارایی روش‌های اصلاحی به کار روند. تهیه نقشه‌های ژنتیکی از مهم‌ترین کاربردهای این نشانگرهاست که براساس آن می‌توان جایگاه ژنی و کروموزومی ژن‌های تعیین کننده صفات مطلوب را از نظر ترتیب و فاصله ژن‌ها و نشانگرها از یکدیگر تعیین نمود (Rafalski *et al.*, 1996). تحمل به خشکی به‌طور خاص یک مقوله مشکل برای نقشه‌یابی مولکولی محسوب می شود. شناسایی مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به تنش خشکی در مطالعات متعددی مورد بررسی قرار گرفته است. یانگ و همکاران (Yang *et al.*, 2002) با استفاده از جمعیت F_3 و نشانگر ریزماهواره، نشانگرهای مرتبط با تحمل به گرما را در گندم هگزاپلوئید معرفی کردند. الیتنکو و همکاران (Altinku *et al.*, 2003) با استفاده از نتاج F_3 که از تلاقی دو والد حساس و متحمل به خشکی جو بدست آمدند، بین یک نشانگر AFLP و تحمل به خشکی پیوستگی مشاهده کردند.

در آزمایش‌های متعددی QTLهای (مکان‌های ژنی کنترل کننده صفات کمّی) مرتبط با صفات فنولوژیک در غلات و بویژه گندم مورد بررسی و مطالعه قرار گرفته است که اکثریت این مطالعات در شرایط محیطی بدون تنش انجام شده و در موارد محدودی صفات مذکور در شرایط تنش رطوبتی نیز مورد بررسی قرار گرفته‌اند (Bernier *et al.*, 2007; MacCaferri *et al.*, 2008). مکافری و همکاران (MacCaferri *et al.*, 2008) در آزمایشی روی جمعیت لاین‌های نوترکیب گندم دوروم و در شرایط محیطی مختلف از جمله تنش رطوبتی انجام دادند توانستند سه QTL بزرگ اثر را برای تعداد روز تا تشکیل سنبله بر روی کروموزوم‌های 2AS، 2BL و 7BS شناسایی کنند که در محیط های مختلف و همچنین در میانگین همه محیط‌ها مشاهده گردیدند. برنیر وهمکاران

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

(Bernier *et al.*, 2007) نیز در ارزیابی ۴۳۵ خانواده F_3 برنج در شرایط تنش رطوبتی انتهای فصل رشد توانستند یک QTL بزرگ اثر را بر روی کروموزوم شماره ۳ در هر دو شرایط محیطی تنش و عدم تنش رطوبتی برای صفت ۵۰ درصد گلدهی شناسایی کنند. هوانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2003, 2004, 2006) در سه آزمایش جداگانه QTL هایی را برای زمان ظهور سنبله در گندم و روز تا رسیدگی گزارش نمودند.

هدف از این تحقیق شناسایی نشانگرهای ریزماهواره مرتبط با ژن‌های کنترل کننده صفات فنولوژیک در گندم دوروم تحت شرایط محیطی بدون تنش و تنش رطوبتی و تعیین سهم هریک از این نشانگرها در توجیه تنوع فنوتیپی صفات مذکور بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی، محل و نحوه اجرای آزمایش: در این آزمایش از تلاقی ژنوتیپ متحمل به خشکی Oste-Gata و حساس به خشکی Massara-1 گندم دوروم استفاده شد. این دو رقم در طی آزمایش‌های مقایسه عملکرد که در سال‌های ۷۸ و ۱۳۷۷ در ۴ منطقه مختلف مرکزی و غربی ایران اجرا شد، از بین ۴۵۰ ژنوتیپ گندم دوروم با منشاء ایرانی و دریافت شده از سیمیت و ایکاردا گزینش شدند (Arzani, 2002). Oste-Gata از ایکاردا و Massara-1 از سیمیت دریافت شده بودند. رقم متحمل از نظر صفات مرتبط با وضعیت ظاهری گیاه از قبیل ارتفاع بوته و طول سنبله، عملکرد دانه و اجزای عملکرد دانه و از نظر صفات فیزیولوژیک در سطح بالاتری نسبت به رقم حساس قرار داشت که این تفاوت‌ها در شرایط تنش خشکی چشمگیرتر بودند، اگر چه در بعضی موارد این تفاوت‌ها معنی‌دار نبودند. بذرهای خانواده‌های F_3 و F_4 (۱۵۱ خانواده) به همراه والدین در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان واقع در منطقه لورک نجف‌آباد طی دو سال زراعی (۸۳- ۱۳۸۲) کشت شدند که در نسل سوم یک ردیف از هر ژنوتیپ و در نسل چهارم سه ردیف از هر ژنوتیپ کاشته شد. طبق تقسیم‌بندی کوپن، منطقه آزمایش دارای اقلیم خشک، بسیار گرم با تابستان‌های گرم و خشک است. از دو طرح آزمایشی مجزا به صورت طرح بلوک‌های کامل تصادفی با دو تکرار برای هر کدام از دو تیمار بدون تنش و تنش خشکی طی دو سال زراعی استفاده شد. به منظور اعمال تنش خشکی انتهای فصل، هر دو تیمار تا قبل از سنبله‌دهی به طور یکسان آبیاری شده و با شروع ظهور سنبله‌ها، آبیاری در تیمار تنش تا انتهای رشد قطع شد و تنها یک آبیاری بر اساس میزان تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A به میزان ۱۴۰ میلی متر صورت گرفت که به منظور جلوگیری از از دست رفتن ژنوتیپ‌های بسیار حساس اعمال شد. در تیمار بدون تنش (آبیاری کامل) آبیاری هر ۸ روز یکبار تا انتهای فصل رشد ادامه یافت. آبیاری تیمار تحت تنش با استفاده از پارشال فلوم انجام و محاسبه مقدار آب لازم برای آبیاری و زمان ورود آب در هر کرت بر مبنای رساندن رطوبت خاک تا عمق مورد نظر به حد ظرفیت مزرعه در نظر گرفته شد. این عمق معادل عمق توسعه ریشه بود. مقدار پتانسیل آب در شرایط بدون تنش ۰/۵- و در شرایط تنش خشکی ۱/۲- مگا پاسکال برآورد شد که درتعیین زمان آبیاری مد نظر قرار گرفت.

صفات فنولوژیک شامل روز تا ۵۰ درصد سنبله دهی (تعداد روز از زمان کاشت تا زمانی که سنبله‌های ۵۰ درصد بوته‌ها در هر خانواده بطور کامل از غلاف برگ پرچم خارج شدند)، روز تا گرده‌افشانی (تعداد روز از زمان کاشت تا زمانی که ۵۰ درصد پرچم‌ها در بوته‌های هر خانواده از سنبله خارج شدند)، روز تا رسیدگی فیزیولوژیک (تعداد روز از زمان کاشت تا زمانی که رنگ پدانکل در ۵۰ درصد از بوته‌های هر خانواده به طور کامل زرد شدند) و دوره پرشدن دانه (تفاضل روز تا رسیدگی فیزیولوژیک از روز تا گرده‌افشانی) بودند که در هریک از

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

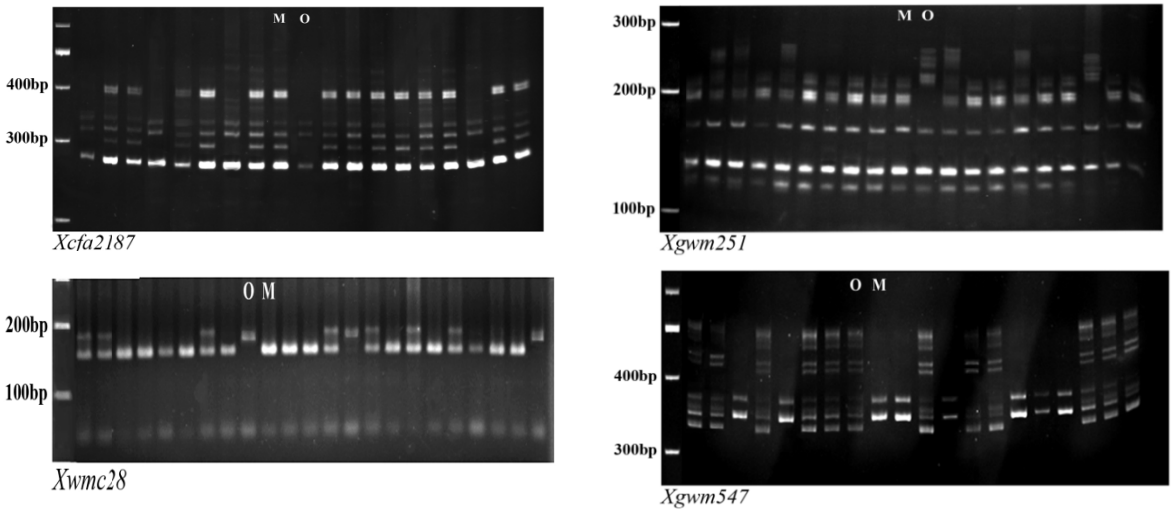
جدول ۱- اسامی نشانگر ریزماهواره، دمای اتصال، مکان کروموزومی و طول قطعه نشانگرهای چندشکل در سطح والدین مورد استفاده در ژنوتیپ‌های گندم دوروم

Table 1. SSR markers, annealing temperature, chromosomal location and fragment length in polymorphism markers on parents in durum wheat genotypes

نشانگر ریزماهواره SSR marker	دمای اتصال Annealing temperature	موتیف (توالی تکراری) motif	مکان‌کروموزومی Chromosomal location	طول قطعه Fragment length
Xcfa2187	55	(CA)17	5A	151 bp
Xcfa2114	55	(CA)32	6A	209 bp
Xcfa2076	55	(TG)18	3A	172 bp
Xcfa2147	60	(CATC)4	1B	291 bp
Xcfd6	55	(GA)6 (GCTA)4	2A- 3B- 7A	236 bp
Xcfd22	55	(GA)28	1A- 4B- 7B	254 bp
Xwmc405	58	(CA)21,133 to 174, (CT)9, 115 to 132	5B -7A	218 bp
Xwmc166	48.5	GA) 8, 347 to 362, (GT)8, 297 to 312,(GT) 8 ,327 to 342	7B- 2D- 7D	305 bp
Xgwm135	60	(GA)20	1A	210bp
Xwmc28	50	.(GT)29 132 to 189	5B	188 bp
Xbarc124	50	(CT)19	2A- 2B	190-197 bp
Xbarc45	50	TAA)10(	3A- 2B	182bp
Xbarc101	55	(TAA)9	2B-3BS-6BS	123bp
Xgwm11	50	(TA)6 CATA(CA)19 (TA)6	1B	202-213 bp
Xgwm120	60	(CT)11(CA)18	2B	136-162-174bp
Xgwm126	51	(CA)15	5A	336 bp
Xgwm547	55	(CA)12	3B- 2B	171 bp
Xgwm389	60	(CT)14 (GT)16	3B	117-128 bp
Xgwm408	60	(CA)22 (TA)(CA)7 (TA)9	5B	148-182 bp
Xgwm299	55	(GA)31 (TAG)4	3B- 2B	206-215 bp
Xgwm181	58	(GA)28	3B	150-168 bp
Xgwm251	58	(CA)28	4B	109-110bp
Xgwm148	58	(CA)22	2B	160-165-167 bp
Xgwm154	60	(GA)37	5A-3B -7A	120bp
Xgwm604	50	(GA)29	5B - 1B	133bp

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]



شکل ۱- تولید نوارهای چندشکل با استفاده از تعدادی از نشانگرهای ریزماهواره در سطح والدین و نتاج نسل F_2 بر روی ژل آگارز و پلی اکریلامید

Fig. 1. Production of polymorphism bands in some microsatellite markers in parents and F_2 progenies on agarose and polyacrylamide gel. M: massara-1, O:oste-gata

شرایط محیطی و در دو سال زراعی در خانواده‌های F_4 , F_3 اندازه گیری شدند.

ارزیابی ژنوتیپی: جهت استخراج دی. ان. اِی، نمونه‌های برگی ۲۰ بوته تصادفی از هر خانواده F_3 در مرحله چند برگی به میزان مساوی برداشت و پس از مخلوط کردن جهت استخراج دی. ان. اِی ، با روش دلاپورتا (Dellaporta *et al.*, 1983) استفاده شد. تعیین کمیت و کیفیت دی. ان. اِی ژنومی با استفاده از روش الکتروفورز ژل آگارز ۰/۷درصد و اسپکتروفتومتری انجام شد. برای مطالعه چندشکلی والدین، ۲۰۰ نشانگر ریزماهواره بر اساس نقشه‌های ژنتیکی موجود با توزیع یکنواخت در سطح ژنوم و از منابع مختلف شامل سری آغازگرهای *Xgwm* , *Xgdm* ، *Xwmc* ، *Xbarc*، *Xcfd* و *Xcfa* مورد استفاده قرار گرفتند. واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز طبق روش رادر و همکاران (Roder *et al.*, 1998) اجرا شد. تجزیه و تحلیل مولکولی داده‌ها با استفاده از ۳۰ نشانگر ریزماهواره چند شکل که در جمعیت حاوی ۱۵۱ نتاج $F_{2:3}$ آزمون شدند، اجرا گردید (جدول ۱) (شکل ۱).

سی نشانگر ریزماهواره چندشکل مورد نظر با استفاده ازترتیب نشانگرهای ریزماهواره موجود در نقشه ژنتیکی طراحی شده توسط سامرز و همکاران (Somers *et al.*, 2004) مقایسه شده و جایگاه آنها بر روی کروموزوم مشخص شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها: تجزیه واریانس برای هریک از صفات و به منظور شناسایی تنوع موجود در جمعیت در هریک از دو سال زراعی و برای هردو شرایط محیطی به طور جداگانه انجام شد.

ابتدا مکان‌یابی تک نشانگری (SMA) بر اساس رگرسیون گام به گام اجرا شده و نشانگرهای اطلاع‌رسان شناسایی شدند (Bernier *et al.*, 2007; Blanco *et al.*, 2006; Kumar *et al.*, 2006; Narasimhamoorty *et al.*, 2006). سپس به منظور ایجاد گروه‌های لینکاژی از برنامه Mapmanager با در نظر گرفتن حداقل LOD=۲/۵ و تابع کوزامبی جهت تبدیل فراوانی نوترکیبی به فاصله ژنتیکی سانتی‌مورگان استفاده شد. در مرحله بعد روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب با استفاده از نرم‌افزار QTL

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

2 .cartographer/ver اجرا شد. آستانه LOD برای شناسایی QTLها برابر ۲/۵ و حداقل فاصله پویش ۲ سانتی‌مورگان در نظر گرفته شد. تجزیه QTL برای هریک از صفات در هریک از محیط‌ها بطور جداگانه و نیز میانگین دو محیط انجام شد. با وجود ۱۴ کروموزوم در ژنوم گندم دوروم و عدم پوشش همه ژنوم توسط نشانگرها و عدم توزیع یکنواخت آنها در سطح ژنوم، امکان محاسبه فراوانی نوترکیبی بین نشانگرهای مجاور وجود نداشت و به همین علت استفاده از روش تجزیه مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) به تنهایی باعث از دست رفتن بخش قابل توجهی از اطلاعات می‌گردید. بنابراین از روش تجزیه تک نشانگری (SMA) استفاده گردید.

نتایج

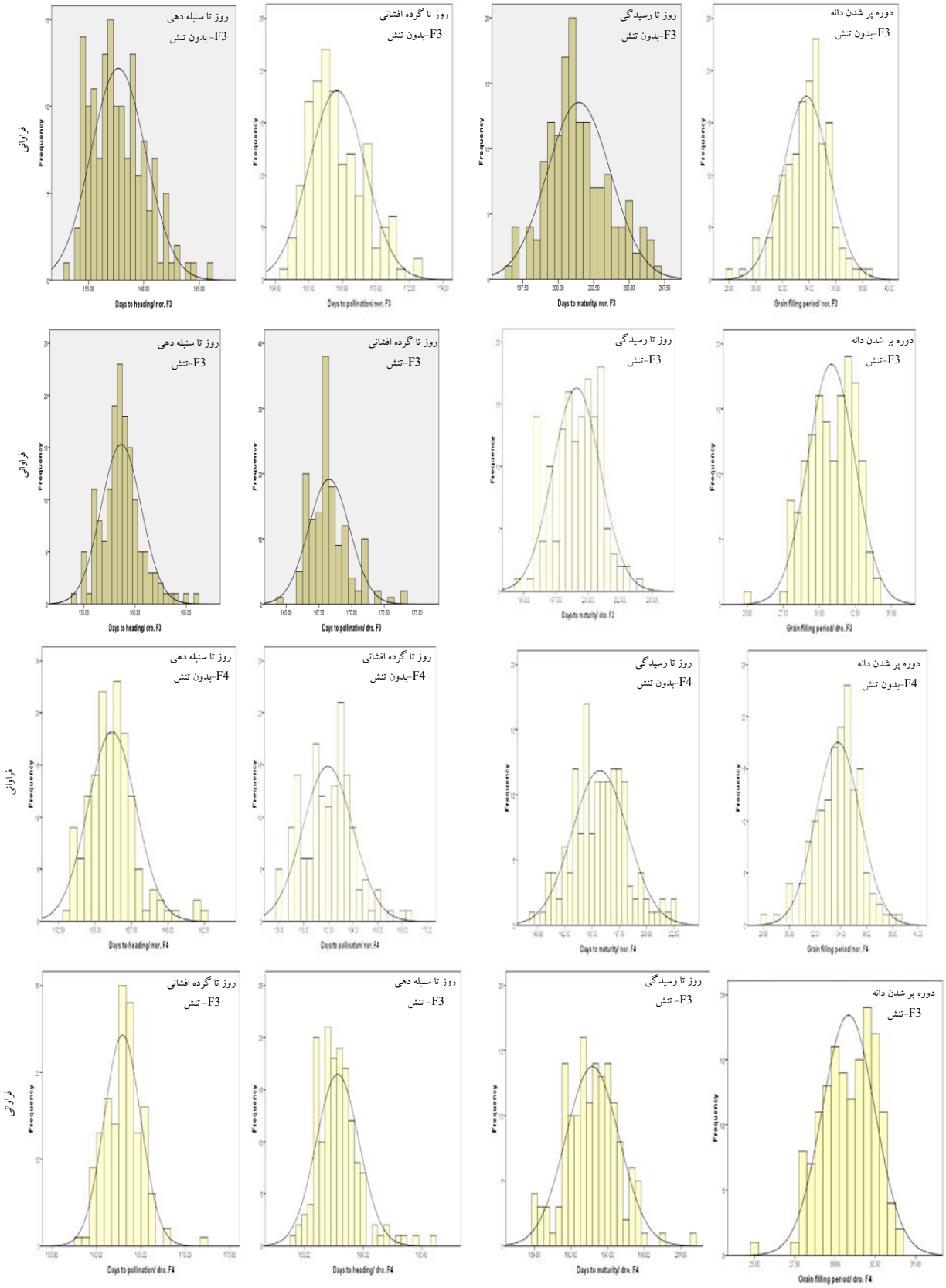
ارزیابی‌های فنوتیپی: نتایج تجزیه واریانس مشخص کرد که از نظر هر چهار صفت فنولوژیک مورد مطالعه، با استثنای دوره پرشدن دانه در شرایط بدون تنش از جمعیت‌های F_3 و F_4 ، تعداد روز تا گرده‌افشانی در شرایط تنش خشکی در جمعیت F_3 و تعداد روز تا رسیدگی در شرایط تنش خشکی در جمعیتF_4 ، تفاوت معنی‌داری بین خانواده‌های مورد بررسی وجود داشت که نشانگر وجود تنوع در بین نسل‌های در حال تفرق بود (جدول ۲). نتایج تجزیه واریانس مرکب در دو سال و برای دو محیط نشان داد که اثر مکان (محیط تنش خشکی و بدون تنش) برای کلیه صفات و اثر سال برای کلیه صفات بجز دوره پرشدن دانه بسیار معنی‌دار بود (جدول ۳). بنابراین، شرایط محیطی متفاوت در مکان و سال، منجر به تاثیر متفاوت بر صفات مختلف شده است. دویتا و همکاران (De Vita *et al.*, 2006) در مطالعه ۲۰ ژنوتیپ گندم تتراپلوئید اِمِر در سه سال زراعی و در شرایط بدون آبیاری گزارش کردند که اثر ژنوتیپ، سال و اثر متقابل ژنوتیپ × محیط برای صفت روز تا سنبله‌دهی، معنی‌دار بود و ژنوتیپ‌ها در شرایط محیطی مختلف عکس‌العمل‌های متفاوتی نشان دادند.

نتایج مقایسه میانگین صفات بین دو والد و در شرایط محیطی بدون تنش و تنش خشکی (جدول ۲) نشان داد که اگرچه مقادیر صفات فنولوژیک تعداد روز تا سنبله‌دهی، گرده‌افشانی و رسیدگی در والد متحمل بیش از والد حساس بود (به عنوان نمونه تعداد تعداد روز تا رسیدگی در شرایط تنش برای والد متحمل ۱۹۸/۵ و برای والد حساس ۱۹۴/۷ روز بودند)، اما از آنجاکه دوره پرشدن دانه در والد متحمل کوتاه‌تر بود، می‌توان نتیجه گرفت که گیاه از سازوکار فرار از خشکی از طریق کاهش طول دوره پرشدن دانه جهت تحمل بهتر تنش استفاده کرده است. در این شرایط، رشد اولیه بیشتر و یا نمو فنولوژیک سریع‌تر (تعداد روز تا گرده‌افشانی یا رسیدگی کمتر) منجر به کاهش تلفات رطوبتی به شکل تبخیر از سطح خاک شده و باعث رشد بیشتر گیاه در زمان تبخیر کمتر، می‌گردد. این وضعیت باعث می‌شود تا ژنوتیپ‌های زودرس در شرایط خشکی در دوره زایشی کمتر خسارت ببینند. تفاوت طول دوره پر شدن دانه در شرایط بدون تنش معنی دار نبود، اما در شرایط تنش معنی‌دار بود که این موضوع به ماهیت پاسخ متفاوت دو والد حساس و متحمل به تنش مرتبط می باشد. ون جینکل و همکاران (Van-Ginkel *et al.*, 1998) اظهار داشته‌اند که در شرایط تنش رطوبتی انتهای فصل، ژنوتیپ‌هایی که بتوانند دوره رشد خود را سریع‌تر تکمیل نمایند، از درجه تحمل بالاتر به تنش و عملکرد دانه بیشتری برخوردار می‌باشند.

ارزیابی درصد تغییرات ناشی از تنش در خانواده‌های مورد مطالعه (جدول ۲) نشان داد که از بین صفات فنولوژیک، روز تا رسیدگی و دوره پرشدن دانه در شرایط تنش کاهش یافتند که این کاهش برای صفت دوم بیشتر بود. این کاهش حاکی از تکمیل

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]



شکل ۲- توزیع فراوانی صفات فنولوژیک در شرایط محیطی مختلف و نسل‌های F_3 و F_4 (nor: شرایط بدون تنش؛ dro: شرایط تنش رطوبتی)

Fig. 2. Distribution frequency of penological traits under different environmental conditions in F_3 and F_4 families (nor: normal conditions; dro: drought stress conditions)

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

جدول۲- مقایسه میانگین صفات تعداد روز تا سنبله‌دهی، گرده افشانی، رسیدگی و دوره پرشدن دانه بین والدین و درصد تغییرات صفات در خانواده‌های گندم دوروم درتیمارهای تنش خشکی و بدون تنش

Table 2. Mean comparison of days to heading, anthesis and maturity and grain filling period traits in parents of durum wheat and percentage of stress alteration under drought stress and non-stress treatments

Plant characteristics	صفات گیاهی	بدون تنش Non-stress		تنش خشکی Drought stress		تغییر ناشی از تنش Change due to stress(%)	
		Oste-Gata	Massara-1	Oste-Gata	Massara-1	Oste-Gata	Massara-1
Days to heading	تعداد روز تا سنبله دهی	164.2a	154.8b	165.5a	156.5b	0.79	1.1
Days to anthesis	تعداد روز تا گرده افشانی	170.1a	164.1b	172.3a	164.7b	1.29	0.36
Days to maturity	تعداد روز تا رسیدگی	204.2a	198.9b	198.5a	194.7b	-2.8	-2.1
Grain filling period	دوره پرشدن دانه	33.5a	33.8a	28.2b	31.9a	-15.8	-2.6
		F_3	F_4	F_3	F_4	F_3	F_4
Days to heading	تعداد روز تا سنبله دهی	157.7 ±2.5	156.1 ±1.6	158.6± 1.9	157.8 ±1.8	0.59	1.1
Days to anthesis	تعداد روز تا گرده افشانی	167.7 ±1.7	161.9 ±2.1	168.3 ±1.6	162.9 ±2.07	0.35	0.59
Days to maturity	تعداد روز تا رسیدگی	201.5 ±2.2	197.7 ±2.5	199.1 ±1.8	192.7 ±2.2	-1.2	-2.5
Grain filling period	دوره پرشدن دانه	33.8 ±2.5	35.8± 1.7	30.8 ±2.1	29.8 ±1.6	-8.9	-8.7

Oste-gata: Tolerant parent and Massara-1: Susceptible parent Oste-gata : والد متحمل و Massara-1: والد حساس

جدول ۳- تجزیه واریانس مرکب صفات فنولوژیک در شرایط تنش رطوبتی و بدون تنش و در خانواده‌های F_3 و F_4 گندم دوروم درتیمارهای تنش خشکی و بدون تنش

Table 3. Combined analysis of variance for phonological traits in F3 and F4 families under normal and drought stress conditions

S.O.V	منابع تغییر	درجه آزادی d.f	روز تا سنبله‌دهی Days to heading	روز تا گرده‌افشانی Days to anthesis	روز تا رسیدگی Days to maturity	دوره پرشدن دانه Grain filling period
Location	مکان	1	513.8**	182.3**	1405.5**	2600.5**
Year	سال	1	419.7**	9266.8**	9240.02**	01.0
Year× Location	سال×مکان	1	40.6**	9.8**	10.7	0.01
Block (Year × Location)	بلوک(سال×مکان)	4	54.7**	48.1**	316.4**	174.1**
Line	لاین	150	22.7**	18.4**	21.2**	11.4**
Line×Location	لاین×مکان	150	1.7	2.3	11.3**	10.8**
Line ×Year	لاین×سال	150	5.7**	4.3**	4.4	0.001**
Line ×Year ×Location	لاین×سال×مکان	150	1.8	2.1	2.1**	0.001**
Error	خطا	599	2.7	2.9	6.8	4.1
C.V(%)	ضریب تغییرات		1.04	1.04	1.32	6.31

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

سریع‌تر دوره رشد پس از وقوع تنش می‌باشد. اگرچه زودرسی یکی از سازوکارهای موثر در جلوگیری از کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش رطوبتی است، اما در آزمایش بلوم و همکاران (Blum *et al.*, 1989) نژادهای بومی گندمی که دیر کشت شدند، رابطه ذکر شده تایید نشد و ژنوتیپ‌های دیررس‌تر عملکرد بالاتری داشتند. در آزمایش حاضر اگرچه تعداد روز تا تشکیل سنبله دهی و روز تا گرده‌افشانی در شرایط تنش کاهش نیافت، اما کوتاه‌ترشدن دوره پرشدن دانه در شرایط تنش می‌تواند دلیل بروز سازوکار فرار از خشکی و تکمیل سریع‌تر دوره رشدی باشد.

توزیع فراوانی صفات مختلف درشرایط بدون تنش و تنش خشکی و در نتاج نسل‌های F_3 و F_4 نشان داد که تغییرات صفات دارای توزیع پیوسته بوده و برای این صفات تفکیک متجاوز مشاهده گردید. این موضوع مبیّن ماهیت کمّی صفات است (شکل ۲).

مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده تعداد روز تا سنبله‌دهی: نتایج حاصل از رگرسیون چندگانه حاکی از وجود ۲۴ نشانگر مرتبط با صفت روز تا سنبله‌دهی و بصورت مشترک در بین نسل‌ها و شرایط محیطی مختلف بود (در جدول ۴ تعدادی از موثرترین نشانگرها ارائه شده‌اند). این نشانگرها در حدود ۳۴ درصد از نشانگرهای چندشکل را شامل می شد که بر روی کروموزوم‌های2B، 7A، 4B و 3B ، 5B، 6A ، 5A و 3A قرار داشتند. نشانگر *Xgwm148*-2B در هر شش شرایط محیطی شامل تنش و عدم تنش برای نسل‌های F_3 و F_4 و میانگین آنها به صورت مشترک وجود داشت. پس از آن نشانگر *Xwmc405*-7A در تمام جمعیت‌ها و در دو شرایط محیطی به جز نسل F_3–بدون تنش تکرار شده و به ترتیب در حدود ۱۹ و ۱۶ درصد واریانس فنوتیپی در شرایط میانگین نسل‌های تنش و نسل F_4–تنش را توجیه نمود (جدول ۴). در مجموع مکان‌های کروموزومی برای حضور QTL مرتبط با روز تا سنبله‌دهی بر روی کروموزوم‌های2B، 7A، 4B و 3B برآورد شد.

بر اساس مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (CIM)، یک QTL باثبات در دو شرایط بدون تنش وتنش نسل F_3 ، و نسل F_4–بدون تنش با توجیه حدود ۹ درصد از واریانس فنوتیپی در هریک از شرایط روی کروموزوم 2B و در نزدیکی نشانگر *Xbarc124* وجود داشت که فاصله‌های آن به‌ترتیب ۳۳، ۳۷ و ۱۳۷ سانتی مورگان برآورد گردید (جدول ۵). مقدار LOD برای این نشانگر بین ۲ تا ۳ بوده و تنها به عنوان یک QTL فرعی می‌تواند مورد توجه باشد. آلل‌های والد متحمل در این مکان ژنی برای صفت روز تا سنبله‌دهی افزایشی بودند. برمبنای داده‌های نسل F_3–بدون تنش، یک QTL در فاصله ۱۱۸ سانتی مورگان از نشانگر *Xbarc101*–3B توانست حدود ۱۰ درصد از واریانس فنوتیپی روز تا سنبله‌دهی را توجیه نماید. گزارشات زیادی درباره نقشه‌یابی روز تا سنبله‌دهی در گندم وجود دارند. کلر و و همکاران (Keller *et al.*, 1999) ۱۰ QTL مختلف را بر روی کروموزوم‌های3B، 4B، 5B، 7B، 2A، 2B ، 3A، 4A، 5A، و 7A شناسایی کردند. تعداد زیادیQTL روی کروموزوم‌های مختلف توسط محققان مختلف شناسایی شده‌اند، مارزا و همکاران (Marza *et al.*, 2006) روی کروموزوم‌های3BL ، 6B ، و 5B، بورنر و همکاران (Borner *et al.*, 2002) روی کروموزوم‌های 2B، 2D، 3A، و 5D، هوانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2003) روی کروموزوم‌های2A ،3B ، 5A، 5B، 6A و 2D و سالم فاراگ (Salem Farag *et al.*, 2004) روی کروموزوم‌های1A، 2A ، 3B و 7A QTL هایی را شناسایی کردند. احتمالاً QTLهای موجود بر روی کروموزوم2B در نزدیکی ژن*Ppd-2* قراردارند که مرتبط با حساسیت به نور است.

مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده تعداد روز تا گرده‌افشانی: در مجموع ۱۳ نشانگر مرتبط با صفت روز تا گرده‌افشانی در شرایط مختلف این آزمایش بدست آمد که تعدادی از آنها به صورت مشترک در بین محیط‌ها و نسل‌های مختلف تکرار شدند

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

جدول۴-تجزیه رگرسیون تک نشانگری در نسل‌های سوم وچهارم گندم دوروم در شرایط تنش خشکی و بدون تنش

Table 4 – Results of single marker regression analysis in $F_{2:3}$ and $F_{2:4}$ populations of durum wheat under terminal drought stress and normal field conditions

صفات گیاهی Plant characteristics	خانواده- شرایط محیطی Family-Environment	نشانگر Marker	ضریب تبیین R^2	P>F
روز تا سنبله دهی				
Days to heading	F_3 – NC	*Xgwm148*-2B	13.1	0.00001
	F_3 – NC	*Xgwm547*-3B	5.1	0.008
	F_3 – SC	*Xgwm148*-2B	16.1	0.00001
	F_3 – SC	*Xwmc405*-7A	3.84	0.02
	F_4 – NC	*Xgwm148*-2B	9.47	0.00001
	F_4 – NC	*Xwmc405*-7A	3.5	0.03
	F_4 – SC	*Xwmc405*-7A	15.4	0.00001
	F_4 – SC	*Xgwm148*-2B	3.11	0.03
	Mean F_3, F_4 – NC	*Xgwm148*-2B	14.4	0.00001
	Mean F_3, F_4 - NC	*Xwmc405*-7A	4	0.02
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xwmc405*-7A	18.8	0.00001
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xgwm148*-2B	5.87	0.004
روز تا گرده افشانی				
Days to anthesis	F_3 - NC	*Xwmc405*-7A	16.1	0.00001
	F_3 - SC	*Xgwm181*-3B	13. 1	0.00001
	F_3 - SC	*Xwmc405*-7A	3.25	0.04
	F_4 - SC	*Xwmc405*-7A	16.08	0.00001
	F_4 - SC	*Xgwm251*-4B	4.98	0.008
	Mean F_3, F_4 - NC	*Xwmc405*-7A	9.05	0.001
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xwmc405*-7A	17.76	0.00001
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xgwm251*-4B	7.06	0.001
روز تا رسیدگی				
Days to maturity	F_3 - NC	*Xcfa2114*-6A	17.85	0.00001
	F_3 - SC	*Xcfa2114*-6A	6.69	0.005
	F_4 - NC	*Xcfa2114*-6A	11.35	0.00001
	Mean F_3, F_4 - NC	*Xcfa2114*-6A	16.3	0.00001
	Mean F_3,F_4 - SC	*Xcfa2114*-6A	4.79	0.01
دوره پرشدن دانه				
Grain filling period	F_3 - NC	*Xcfa2114*-6A	11.24	0.00001
	F_3 - NC	*Xcfa2187*-5A	5.13	0.01
	F_3 - SC	*Xcfa2114*-6A	23.8	0.00001
	F_3 - SC	*Xgwm181*-3B	7.95	0.0001
	F_4 - NC	*Xcfa2114*-6A	10.14	0.00001
	F_4 - NC	*Xcfa2187*-5A	6.3	0.01
	F_4 - SC	*Xcfa2114*-6A	20.8	0.00001
	F_4 - SC	*Xgwm181*-3B	8.25	0.00001
	F_4 - SC	*Xwmc405*-7A	5.42	0.006
	Mean F_3, F_4 - NC	*Xcfa2114*-6A	12.44	0.00001
	Mean F_3, F_4 - NC	*Xcfa2187*-5A	6.23	0.01
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xcfa2114*-6A	21.9	0.00001
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xgwm181*-3B	8.15	0.00001
	Mean F_3, F_4 - SC	*Xwmc405*-7A	6.11	0.005

† NC and SC: Non-stress and drought stress environments, respectively NC †وSC: به ترتیب شرایط محیطی بدون تنش و تنش خشکی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

(در جدول ۴ تعدادی از موثرترین نشانگرها ارائه شده‌اند). این نشانگرها ۲۰ درصد نشانگرهای چند شکل (۳۰ نشانگر) بوده و روی کروموزوم‌های 3B، 4B ,3A و7A قرار داشتند. مهم‌ترین نشانگر، *Xwmc405* واقع بر کروموزوم 7A بود که در نسل F_3–بدون تنش، نسل F_4–تنش، میانگین نسل‌های بدون تنش و تنش با توجیه ۱۶، ۱۶، ۱۰و ۱۹ درصد از واریانس فنوتیپی، بیشترین مقدار توجیه صفت مورد نظر را شامل شد (جدول ۲). بنابراین، این نشانگر در هر دو شرایط محیطی تنش و بدون تنش با صفت روز تا گرده افشانی وابسته بوده است. پس از آن ، نشانگر *Xgwm181*-3B بیشترین مقدار R^2 را در شرایط نسل F_3–تنش نشان داد. سه نشانگر *Xgwm547*-3B , *Xgwm251*-4B و *Xgwm154*-7B نیز مختص شرایط تنش بودند (جدول ۴). به‌طورکلی مکان‌های کروموزومی برای حضور QTLهای مرتبط با روز تا گرده‌افشانی بر روی کروموزوم7A در هر دو شرایط محیطی تنش و بدون تنش و بر روی کروموزوم‌های 3B و 4B در شرایط تنش پیش‌بینی شدند.

QTLهای مکان‌یابی شده بر مبنای روش CIM در داده‌های نسل F_3–بدون تنش و در نزدیکی نشانگرهای *Xbarc45* و *Xgwm389* واقع بر کروموزوم‌های 2B و 3B بودند که حدود ۷ و ۱۱ درصد از واریانس فنوتیپی روز تا گرده‌افشانی را توجیه کردند (جدول ۴). به لحاظ پایین بودن مقادیر LOD برای این دوQTL آنها را تنها می‌توان به عنوان QTLهای فرعی در نظر گرفت. نقش آلل‌های والد متحمل برای QTL واقع بر کروموزوم 2B، افزایشی و برای QTL واقع بر کروموزوم 3B، اثر کاهشی بر روی تعداد روز تا گرده‌افشانی بودند. شاه و همکاران (Shah *et al.*, 1999) در گندم نان، QTL مرتبط با روز تا گرده‌افشانی را در کروموزوم 3ASبه صورت تک‌ژن گزارش کردند. در حالیکه کمبل و همکاران (Campbell *et al.*, 2003) در مطالعه لاین‌های خویش آمیخته گندم مرتبط با کروموزوم 3A در هفت منطقه و دو سال زراعی با وجود بررسی صفت روز تا گرده‌افشانی، هیچ QTLی را برای این صفت شناسایی نکردند.

مکان‌یابیQTLهای کنترل‌کننده تعداد روز تا رسیدگی: تعداد نه نشانگر واقع بر کروموزوم‌های4B , 5B و 6A مرتبط با تعداد روز تا رسیدگی شناسایی شد (جدول ۴) که در حدود ۱۳/۵درصد از نشانگرهای چندشکل را تشکیل می داد. بارزترین نشانگر موثر بر این صفت، نشانگر *Xcfa2114-6A* بود که در دو شرایط محیطی و نسل‌های مختلف و همچنین میانگین آنها به صورت مشترک وجود داشت و حدود ۱۸ درصد از تغییرات این صفت را توجیه نمود. بنابراین مکان‌های کروموزومی برای حضور QTLهای مرتبط با صفت روز تا رسیدگی کروموزوم 6A پیش بینی شد. مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب تنها دو QTL کوچک‌اثر را در نزدیکی نشانگرهای *Xcfa2187* و *Xgwm389* واقع بر کروموزوم‌های 5A و 3B شناسایی نمود (جدول ۵). تظاهر این دو QTL براساس داده‌های نسل F_3–تنش و نسل F_4–بدون تنش قادر به توجیه حدود ۷ و ۱۶ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت گردید. آلل‌های والد متحمل در مکان ژنی نزدیک *Xcfa2187* بصورت افزایشی و در نزدیکی نشانگر *Xgwm389* کاهشی بودند. QTLهای شناسایی شده به علت عدم ثبات و مقدار LOD پایین، قابل توجه نمی‌باشند. مارزا و همکاران (Marza *et al.*, 2006) در گندم QTLهایی را برای روز تا رسیدگی در کروموزم های 1B , 3AS و6Bگزارش کردند. هوانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2006) و ناراسیم هامورتی و همکاران (Narasimhamoorthy *et al.*, 2006) در گندم نان تنها QTLهای واقع بر کروموزوم‌های ژنوم D را شناسایی کردند. در حالیکه مک‌کارتنی و همکاران (McCartney *et al.*, 2005) در گندم نان QTLهای روز تا رسیدگی را بر روی کروموزوم‌های 3B , 4A ،4D و 7D مکان‌یابی کردند.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

جدول۵- QTL های فرضی شناسایی شده برای صفات‌فنولوژیک در جمعیت‌های نسل‌های سوم وچهارم در شرایط تنش خشکی انتهای فصل و بدون تنش در گندم دوروم

Table 5. Putative QTL affecting phonological traits in $F_{2:3}$ and $F_{2:4}$ populations of durum wheat under terminal drought stress and normal conditions

صفات فنولوژیک Phenological traits	خانواده – شرایط محیطی Family-Environment‡‡	کروموزوم Chromosome	نزدیک ترین نشانگر Closest marker	مکان Position (cM)	LOD†	اثر افزایشی Additive effect	R^{2}††
روز تا سنبله دهی							
Days to heading	F_3 – NC	3B	*Xbarc101*	118.1	2. 5	1.22	10.35
	F_3 – NC	2B	*Xbarc124*	33.1	2.05	1.2	9.59
	F_3 – SC	2B	*Xbarc124*	37.1	2.71	0.81	9.11
	F_3 – SC	3B	*Xgwm299*	137.1	2.12	0.81	9.21
	F_4 – NC	2B	*Xbarc124*	41.1	2.11	0.45	6.95
روز تا گرده افشانی							
Days to anthesis	F_3 – NC	2B	*Xbarc45*	0.1	2.25	0.44	6.95
	F_3 – NC	3B	*X gwm389*	18.1	2.01	–0.81	11.1
روز تا رسیدگی							
Days to maturity	F_3 – SC	5A	*Xcfa2187*	2.1	2.14	0.54	7.2
	F_4 – NC	3B	*X gwm389*	12.1	2.13	–1.47	15.7

† LOD: Log-likelihood value calculated by QTL cartographer

†† R^2: Variation explained by each QTL

‡‡NC: normal environment, SC: stress environment

† LOD: مقدار معنی‌دار منحنی LOD در فاصله نشانگری محاسبه شده از طریق QTL cartographer

†† R^2: نسبت واریانس فنوتیپی توجیه شده

‡‡NC و S : به ترتیب نشان دهنده شرایط محیطی بدون تنش و تنش خشکی

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

مکان‌یابی QTLهای کنترل‌کننده دوره پرشدن دانه: تعداد ۱۸ نشانگر در شرایط محیطی، نسل‌های مختلف و میانگین آنها تشخیص داده شد (در جدول ۴ شامل تعدادی از موثرترین نشانگرها ارائه شده اند). کلیه نشانگرها به صورت مشترک در شرایط مختلف شامل نسل و محیط تکرار شدند. اصلی‌ترین نشانگر، نشانگر *Xcfa2114-6A* بود که در هر شش شرایط مختلف شامل محیط، نسل و میانگین آنها به صورت مشترک شناسایی شد. نشانگر *Xcfa2187-5A* تنها مختص شرایط بدون تنش بود. در نقطه مقابل، دو نشانگر *Xgwm181*-3B و *Xgwm251*-4B مختص شرایط تنش بوده و درمجموع حدود ۲۳ و ۱۲ درصد از واریانس فنوتیپی دوره پر شدن دانه را توجیه می‌کردند (جدول ۴). درمجموع مکان‌های کروموزومی برای حضور QTLهای مرتبط با دوره پر شدن دانه بر روی کروموزوم‌های 5A، 6A، 7A ، و3B تشخیص داده شدند که نتایج تحقیقات بورنر و همکاران (Borner *et al.*, 2002) نیز به وجود دو QTL بر روی کرومزوم های 5B و 5A اشاره داشتند. مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب نتوانست QTLی را برای این صفت شناسایی کند.

بحث

درگندم هگزاپلوئید ژن‌های موجود در گروه همیولوگ ۵ به نام *Vrn*-1 روی5A ، *Vrn-2* روی 5B و *Vrn-3* روی 5D به همراه *Vrn-5* روی 7B حساسیت به فرایند بهاره‌شدن را کنترل می‌نمایند. ژن‌های گروه همیولوگ دو مرتبط با طول روز به نام‌های (*Ppd-D1*) *Ppd-1* روی 2D، *Ppd-2*(*Ppd-B1*) روی 2B و *Ppd-3* (*Ppd-A1*) روی 2A حساسیت به نور را کنترل می‌کنند. ژن‌های کنترل‌کننده زودرسی که در طول ژنوم گسترده‌اند، در ارتباط با روز تا تشکیل سنبله و صفات فنولوژیک گیاهی هستند. کاچل و همکاران (Kuchel *et al.*, 2006) یک QTL مرتبط با صفت روز تا سنبله‌دهی را در نزدیکی نشانگر *Xgwm148* واقع بر کروموزوم 2B پیدا کرده و آن را به ژن *Ppd-2* نسبت دادند. نتایج آزمایش حاضر در هماهنگی کامل با این گزارش می‌باشد، بطوریکه نشانگر *Xgwm148*-2B بعنوان یکی از اصلی‌ترین و با ثبات‌ترین نشانگرهای مرتبط با مقدار روز تا سنبله دهی تشخیص داده شد. سوردیل و همکاران (Sourdille *et al.*, 2000) با استفاده از تجزیه رگرسیون چندگانه مکان مشابهی را در 2BS برای روز تا سنبله‌دهی گزارش کردند. مولر و همکاران (Mohler *et al.*, 2004) و هانوک و همکاران (Hanocq *et al.*, 2004) در گندم نان ارتباط قوی نشانگر *Xgwm148* با صفت روز تا سنبله‌دهی را گزارش کردند که در هماهنگی با نتایج آزمایش حاضر می‌باشد. در پژوهش حاضر نشانگر *Xgwm148* علاوه بر اینکه در شرایط تنش و بدون تنش و در هر دو نسل تغییرات روز تا سنبله‌دهی را توجیه نمود، با صفات دیگری از قبیل طول سنبله، طول و عرض برگ پرچم، شاخص برداشت و شاخص برداشت سنبله هم به صورت مشترک شناسایی (Golabadi *et al.*, 2011)گردید.

برای صفت روز تا گرده افشانی نشانگر *Xwmc405-7A* اصلی‌ترین مکان برای QTL مرتبط با این صفت شناسایی شد و در همه شرایط به صورت مشترک ملاحظه گردید. صفات روز تا سنبله دهی، شاخص برداشت سنبله و عرض برگ پرچم نیز ارتباط بسیار معنی‌داری را با این نشانگر داشتند Golabadi *et al.*, (2011). نشانگر *Xgwm181*-3B مختص شرایط تنش بود. در روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب تنها یک QTL کوچک‌اثر در نزدیکی نشانگر *Xbarc45-2B* شناسایی گردید. این مکان برای صفات تعداد سنبله در مترمربع، شاخص برداشت، عملکرد بیولوژیک و تعداد دانه در سنبله مشترک بود (Golabadi *et al.*, 2011) که نشانه وجود یک QTL مشترک با آثار پلیوتروپیک و یا چندین QTL پیوسته به یکدیگر است. صفت روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و دوره پرشدن دانه در کلیه

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

شرایط محیطی و نسل‌های مورد بررسی و همچنین میانگین آنها تنها با یک نشانگر واحد *Xcfa2114*-6A واقع بر کروموزوم 6A ارتباط بسیار معنی‌داری (P<0.0001) را نشان دادند.

به‌طور کلی می‌توان نتیجه‌گیری کرد که برای QTLهایی که در شرایط محیطی مختلف در نقاط یکسانی ظاهر شدند (از قبیل *Xgwm148*-2B و *Xcfa2114*-6A)، اثر متقابل QTL × محیط چندان قابل توجه نبود. در مقابل، در صفاتی که QTLهای مربوط به آنها در شرایط مختلف محیطی متغیر بودند (از قبیل *Xgwm181*-3B)، اثر متقابل زیادی بین QTLها و محیط وجود داشت. عدم شناسایی QTLهای مشترک بین آزمایش حاضر و تحقیقات سایر محققان به دلایل مختلفی ازقبیل 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. درمقابل وجود موقعیت‌های مشابه برای QTLهای مختلف در آزمایش های مختلف، نشانه کنترل ژنتیکی مشابه صفات در زمینه‌های ژنتیکی متفاوت بود (Blanco *et al*., 2006).

ارزیابی نقش آلل‌های والد متحمل نشان داد که برای بعضی از صفات از قبیل روز تا گرده افشانی و رسیدگی در شرایط بدون تنش، آلل‌های والد متحمل نقش کاهنده‌ای داشته و آلل‌های افزایشی در آن مکان ژنی از طریق والد حساس به نتاج منتقل می‌شوند. این وضعیت برای آلل‌ها حاکی از وجود اثر اپیستازی بین مکان ژنی مورد نظر و سایر مکان‌های ژنی است. در آزمایش های بیدینگر و همکاران (Bidinger *et al*., 2007)، برنیرر و همکاران (Bernier *et al*., 2007) و سالم فاراگ (Salem Farag *et al*., 2004) نیز مشاهده شد که آلل‌های والد متحمل باعث کاهش و آلل‌های والد حساس منجر به افزایش این صفات شدند.

در مجموع QTLهای اصلی مرتبط با صفات فنولوژیک که از طریق روش تجزیه رگرسیون چندگانه بدست آمدند، برای هر دو شرایط محیطی مشترک بودند که در نزدیکی نشانگرهای *Xgwm148*-2B و *Xcfa2114*-6A و *Xwmc405*-7A قرارداشتند, اما مقداری QTLهای فرعی شناسایی شدند که خاص شرایط محیطی تنش یا عدم تنش رطوبتی بودند. اگرچه این QTLها بسیار معنی‌دار بودند، اما به دلیل عدم تکرارپذیری قابل توجیه نبودند. QTL روز تا سنبله دهی در مجاورت نشانگر *Xbarc101* با LOD=۲/۵ و R^2= ۱۰/۵ خاص شرایط تنش رطوبتی تشخیص داده شد.QTL فرعی روز تا رسیدگی در مجاورت *Xgwm389* با LOD= ۲/۱ و R^2= ۱۵/۷ خاص شرایط بدون تنش رطوبتی بود. از آنجائیکه QTLهای شناسایی شده برای این صفات کوچک اثر تشخیص داده شد، لذا تا این مرحله هنوز قابلیت کاربرد درانتخاب به کمک نشانگر را نداشته و نیاز به مطالعات بیشتر در شرایط محیطی مختلف و سایر نشانگرها می‌باشد.

منابع مورد استفاده

References

Altinku, A., K. Kazan and N. Gozukirmize. 2003. AFLP marker linked to water stress tolerant bulks in barley. Gen. Mol. Bio. 26: 77-82.

Arzani, A. 2002. Grain yield performance of durum wheat germplasm under Iranian dryland and irrigated field conditions. Sabrao J. Breed. Genet. 34: 9-18.

Barnes, D. K. 1983. Managing root systems for efficient water use: Breeding plant for efficient water use, PP.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

127-136. In H.M. Taylor et al. (Ed.), Limitations to Efficient Water Use in Crop Production, ASA, CSSA, Madison, WI., USA.

Bernier, J., A. Kumar, V. Ramaiah, D. Spaner and G. Atlin. 2007. A large-effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice. Crop Sci. 47: 507-518.

Bidinger, F. R., T. Nepolean, C. T. Hash, R. S. Yadav and C. J. Howarth. 2007. Quantitative trait loci for grain yield in pearl millet under variable post flowering moisture conditions. Crop Sci. 47: 969-980.

Biswas, B. K., M. Hasanuzzaman, F. El Taj, M. S. Alam and M. R. Amin. 2001. Simultaneous selection for fodder and grain yield in sorghum. J. Biol. Sci. 1: 321-323.

Blanco A., R. Simeone, and A. Gadaleta. 2006. Detection of QTLs for grian protein content in durum wheat. Theor. Appl. Genet. 112: 1195-1204.

Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press, Boca Raton. USA.

Blum, A., G. J. Golan, B. Mayer, L. Sinmena, Shpiler and J. Burra. 1989. The drought response of landraces of wheat from the northern Negev desert in Israel. Euphytica, 43: 87- 96.

Blum, A. 1996. Yield potential and drought resistance: Are they mutually exclusive? PP. 90-101. In M. Reynolds et al. (Ed.), Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers, CIMMYT Press, Mexico.

Borner, A., E. Schumann, A. Fürste, H. Coster, B. Leithold, M. S. Roder and W. E. Weber. 2002. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) Theor. Appl. Genet. 105: 921-936.

Campbell, B. T., P. S. Baenziger, K. S. Gill, K. M. Eskridge, H. Budak, M. Erayman, I. Dweikat and Y. Yen. 2003. Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. Crop Sci. 43: 1493-1505.

Dellaporta, S. L., J. Wood and J. B. Hinks. 1983. A plant DNA minipreparation: Ver. II, Mol. Biol. Plant Mol. Rep. 1: 19-21.

De Vita, P., C. Reifolo, P. Codianni, L. Cattivelli and C. Fares. 2006. Agronomic and quantitative traits of *T. turgidum* spp. *dicoccum* genotypes cultivated in Italy. Euphytica, 150: 195-205.

Golabadi, M., Arzani A., S. A. M. Mirmohammadi Maibody, B. E. Sayed Tabatabaei and S. A. Mohammadi. 2011. Identification of microsatellite markers associated with yield components under drought stress at terminal growth stages and normal field conditions in durum wheat. Euphytica, 177: 207-221.

Hanocq, E., M. Niarquin, E. Heumez, M. Rousset and G. Le. 2004. Detection and mapping of QTL for earliness component in a bread wheat recombinant inbred lines population. Theor. Appl. Genet. 110: 106-115.

Huang, X. Q., H. Coster, M. W. Genal and M. S. Roder. 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.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

Huang, X. Q., H. Kempf, M. W. Ganal and M. S. Roder. 2004. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 109: 933-943.

Huang, X. Q., S. Cloutier, L. Lycar, N. Radovanovic, D. G. Humphreys, J. S. Noll, D. J. Somers and P. D. Brown. 2006. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 113: 753-766.

Keller, M., C. Karutz, J. E. Schmid, P. Stamp, M. Winzeler, B. Keller and M. M. Messmer. 1999. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat ×spelt population. Theor. Appl. Genet. 98: 1171-1182.

Kuchel, H., L. G. Hollamby, P. Langridge, K. Williams and S. P. Jefferies. 2006. Identification of genetic loci associated with ear-emergence in bread wheat. Theor. Appl. Genet. 113: 1103-1112.

Kumar, N., P. L. Kulwal, Anupama Gaur, A. K. Tyagi, J. P. Khurana, P. Khurana, H. S. Balyan and P. K. Gupta. 2006. QTL analysis for grain weight in common wheat. Euphytica, 151: 135-144.

Levitte, J. 1980. Responses of Plant to Environmental Stresses. (Vol. 2) Academic Press, New York.

Maccaferri M, M. C. Sanguineti, S. Corneti, J. L. A. Ortega, M. Ben Salem, J. Bort, E. DeAmbrogio, L. F. G. del Moral, A. Demontis, A. El-Ahmed, F. Maalouf, H. Machlab, V. Martos, M. Moragues, J. Motawaj, M. Nachit, N. Nserallah, H. Ouabbou, C. Royo, A. Slama and R. Tuberosa. 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.

Marza F., G. H. Bai, B. F. Carver, and W. C. Zhou. 2006. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark. Theor. Appl. Genet. 112: 688-698.

McCartney C. A., D. J. Somers, D. G. Humphreys, O. Lukow, N. Ames, J. Noll, S. Cloutier, and B. D. McCallum. 2005. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452×:AC Domain. Genome, 48: 870-883.

Mohler, V., R. Lukman, S. Ortiz-Islas, M. William, A. J. Worland, J. van Beem and G. Wenzel. 2004. Genetic and physical mapping of photoperiod insensitive gene Ppd-B1 in common wheat. Euphytica, 138: 33-40.

Narasimhamoorthy, B., B. S. Gill, A. K. Fritz, J. C. Nelson and G. L. Brown-Guedira. 2006. Advanced backcross QTL analysis of a hard winter wheat×synthetic wheat population. Theor. Appl. Genet. 112: 787-796.

Rafalski, J. A., J. M. Vogel, M. Morgante, W. Powell, C. Andre and S. V. Tingey. 1996. Generating and using DNA markers in plants. PP. 75-134. In: B. Birren, E. Lai. (Eds.), Nonmammalian Genome Analysis. A Practical Guide. Academic Press, San Diego.

Richards, R. A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. J. Plant Growth Regul. 20: 157-166.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

Roder, M. S., V. Korzun, K. Wendehake, J. Plaschke, M. H. Tixer, P. Leroy and M. W. Ganal. 1998. A microsatellite map of wheat. Genetics, 149: 2007-2023.

Salem Farag, K. F. M. 2004. The inheritance and molecular mapping of genes for post-anthesis drought tolerance (PADT) in Wheat. Ph.D. Thesis. Martin-Luther-Universität, Halle-Wittenberg. Germany.

Shah, M. M., K. S. Gill, P. S. Baenzger, Y. Yen, S. M. Kaeppler and H. M. Ariyarathe. 1999. Molecular mapping of loci for agronomic traits on chromosome 3A of bread wheat. Crop Sci. 39: 1728-1732.

Somers, D. J., P. Isaac and K. Edwards. 2004. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 109: 1105-1114.

Sourdille, P., J. W. Snape, T. Cadalen, G. Charmet, N. Nakata, S. Bernard and M. Bernard. 2000. Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled-haploid population. Genome 43: 487-494.

Van-Ginkel, M., R. M. Trethowan and B. Cukadar. 1998. A Guide to the CIMMYT Bread Wheat Program. WPSR. NO. 5, CIMMYT, Mexico.

Yang, J., F. G. Sears, B. G. Gill and R. M. Paulsen. 2002. Quantitative and molecular characterization of heat tolerance in hexaploid wheat. Euphytica, 126: 275-282.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

Mapping of loci controlling phenological traits in durum wheat under drought stress and non-stress conditions using SSR markers

Golabadi, M.[1], A. Arzani[2], S. A. M. Mirmohammadi Maibody[3]

ABSTRACT

Golabadi, M., A. Arzani, S. A. M. Mirmohammadi Maibody. 2012. Mapping of loci controlling phenological traits in durum wheat under drought stress and non-stress conditions using SSR markers**. Iranian Journal of Crop Sciences. 13(4): 712-729. (In Persian).**

In this experiment, markers linked to the gene(s) controlling days to heading, days to anthesis and days to maturity were identified in a segregating population of 151 F_3 and F_4 families derived from the cross between Oste-Gata as drought tolerance and Massara-1 as susceptible durum wheat genotypes. The traits were assessed in field trails in two environmental conditions in 2003 and 2004 cropping cycles. From 200 markers screened in this study, 30 markers which were polymorphic distributed on different wheat chromosomes, except 2A, 4A and 6B. . Based on single marker analysis, *Xgwm148*-2B and *Xwmc45*-7A showed association with days to heading under two environmental conditions and explained 19% of the total phenotypic variation. For days to maturity, *Xcfa2114*-6A closely associated with other traits under stress and non-stress conditions. The presence of markers that were exactly located at the same regions of chromosomes reflected high correlation between traits. Composite interval mapping identified 3, 2 and 2 QTLs for days to heading, days to anthesis and days to maturity, respectively. These QTLs were located on chromosome 2B and 3B for days to heading and days to antheisis and 3B and 5A for days to maturity, respectively. These QTLs could explain about 10% of phenotypic variation of phenological traits.

Keywords: Durum wheat, Moisture stress, Phenological traits, QTL and SSR Marker.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.15625540.1390.13.4.9.9]

Received: October, 2010 Accepted: May, 2011

1- Assistant Prof., College of Agriculture, Khorasgan Branch Islamic Azad University, Isfahan, Iran. (Corresponding author) (Email: m_golabadi@yahoo.com)

2- Professor, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran

3- Professor, College of Agriculture, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran