نقشه یابی QTL های کنترل کننده تحمل به خشکی در گندم نان (*Triticum aestivum*)

روح اله عبدالشاهی[۱]، منصور امیدی[۳]، علیرضا طالعی[۲]،بهمن یزدی صمدی[۲]

چکیده

تحمل به خشکی صفتی کمی بوده و به طور مستقیم قابل اندازه گیری نیست، از این رو برای بررسی تحمل به خشکی باید صفات وابسته به آن بررسی شود. صفات وابسته به تحمل به خشکی نظیر خصوصیات ریشه و کارائی مصرف آب کمی هستند و بررسی فنوتیپی آنها بخصوص در شرایط مزرعه مشکل است. بنابراین گزینش به وسیله نشانگر ابزار مناسبی برای برطرف کرن این مشکل است. در این پژوهش با استفاده از روش تجزیه QTL،کنترل ژنتیکی صفات وابسته به تحمل مورد بررسی قرار گرفت. دویست و بیست لاین هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی کوکری (والد حساس) و آر.ای.سی۸۷۵ (والد متحمل) برای این منظور استفاده و در مجموع ۳۵ QTL بر روی ۱۱ کروموزوم مختلف برای صفات مورد بررسی شناسائی شدند. از QTL های شناسائی شده ۱۰ QTL،۱۰<R^2 داشتند. شصت وسه درصد از QTL های شناسائی شده بر روی ژنوم B قرار داشتند که نشان دهنده اهمیت بالای این ژنوم در تحمل به خشکی است. در این پژوهش سه مکان ژنی بر روی کروموزوم های ۱B، ۵A و ۵B شناسائی شدند که ۳۹/۷ درصد از تغییرات مربوط به تعداد ریشه را توجیه نمودند. همچنین سه QTL بر روی کروموزوم های ۱B، ۴B و ۶D مسئول کنترل تغییرات ژنتیکی کارائی مصرف آب در جمعیت مورد بررسی بودند و ۳۰٪ ازتغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه کردند. تعداد ریشه و کارائی مصرف آب با هم همبستگی ژنتیکی داشته، به نحوی که ژنوتیپ های داری ریشه بیشتر از کارائی مصرف آب بالاتری برخوردار بودند. عرض برگ مهم ترین صفت مربوط به رشد اولیه گیاه بود و QTL های مرتبط با این صفت بر روی کروموزوم های ۲B، ۲D، ۳D، ۵A و ۶A بودند که ۴۱/۶ درصد تغییرات این صفت را توجیه نمودند. گزینش به وسیله نشانگر برای آلل های مطلوب QTL های شناسائی شده در این آزمایش نظیر Gwm0304b و Barc0256 ابزار مناسبی برای بهبود سازوکار های تحمل به خشکی و در نتیجه بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی خواهد بود.

واژه های کلیدی: گندم نان، تحمل به خشکی، QTL، مرحله گیاهچه، گزینش به وسیله نشانگر.

مقدمه

خشکی یکی از مهم ترین تهدیدهای جهانی برای تولید مواد غذایی است. علاوه بر این تغییرات آب و هوا و افزایش جمعیت جهان ابعاد این مشکل را گسترده تر می‌نمایند. یکی از راه حل‌های این مشکل ایجاد ارقام جدید با تحمل بیشتر نسبت به تنش خشکی است (۲۲). رشد اولیه گیاه[۲]، مهم ترین مرحله برای استقرار گیاه بخصوص در شرایط تنش خشکی است. علاوه بر این گندم‌هایی که در پاییز کشت می‌شوند به مقدار زیادی تنش خشکی را در اول فصل تجربه می‌کنند (۱۳۱). گندم‌های با بنیه اولیه[۳] قوی تر، سریع‌تر بر روی سطح خاک سایه اندازی می‌کنند و هدر رفتن آب را کاهش می‌دهند. هدر رفتن آب از طریق تبخیر از سطح خاک، کارایی مصرف آب را بخصوص در نواحی خشک، جایی که بیشترین بارندگی در اول فصل زراعی اتفاق می‌افتد، تحت تاثیر قرار می‌دهد (۲۱). همچنین رشد سریع اولیه قدرت رقابت گیاه را در مواجهه با علف‌های هرز افزایش می‌دهد و در نتیجه رشد علف‌های هرز کاهش می‌یابد. اندازه جنین تاثیر زیادی بر توسعه سطح برگ در

۱و۲- به ترتیب: دانشجوی دکتری دانشگاه تهران و اعضای هیئت علمی دانشگاه تهران.

2- Early seedling growth
3- Early vigor

مراحل اولیه رشد گیاه دارد. اندازه گیری عرض برگ در مرحله گیاهچه‌ای ابزار مناسبی برای بررسی اندازه جنین و رشد اولیه است(۱۸). با این وجود تنش خشکی که در مرحله اولیه رشد گیاه اتفاق می‌افتد، در اکثر مطالعات نادیده گرفته شده است (لندجوا و همکاران ۲۰۰۸). برنامه‌های به نژادی بایستی بر روی صفاتی متمرکز شوند که فاصله بین پتانسیل عملکرد و عملکرد در شرایط تنش خشکی را کاهش دهند. برای دستیابی به این هدف سه روش می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد: ۱-فیزیولوژی گیاهی به عنوان ابزار و بینش جدید برای فهم شبکه پیچیده صفات وابسته به خشکی؛ ۲-ژنتیک مولکولی برای تعیین QTLهای مرتبط با عملکرد یا صفات وابسته در شرایط تنش خشکی؛ ۳-زیست شناسی مولکولی برای شناسایی ژن‌های مفید به عنوان ژن‌های کاندیدا در QTLها و یا استفاده از آنها در انتقال ژن. متخصصان اصلاح نباتات به دنبال یافتن صفاتی هستند که باعث پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی می‌شوند. آنها سعی دارند QTLهای این صفات را در یک لاین جمع نمایند، بدون این که این QTLها تاثیری بر روی پتانسیل عملکرد داشته باشند. این راهبرد باعث ایجاد لاین هایی با عملکرد و پایداری بالا می‌شود و عمکرد را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد (۵). به گزینی برای تحمل به خشکی به خاطر مشکل مدیریت مزرعه، تغییرات فنولوژی و بارندگی‌های غیرقابل انتظار، مشکل است. در روش‌های سنتی برای بهبود ژنتیکی تحمل به خشکی گزینش بر اساس عملکرد و پایداری آن در سالها و محیط‌های مختلف انجام می‌شد. این قبیل برنامه‌های به نژادی به دلیل وراثت پذیری پایین عملکرد در شرایط استرس پیشرفت کندی داشت. از این رو به جای عملکرد می‌توان گزینش برای صفات ثانویه انجام شود (۱۴). تکامل گیاهان از زمان اهلی شدن آنها به وسیله گزینش فنوتیپی صفات مورد دلخواه انجام شده است. با این وجود گزینش مستقیم برای عملکرد در شرایط تنش خشکی با توجه به وراثت پذیری کم، کنترل پلی ژنی، اپیستازی، اثر متقابل معنی‌دار ژنوتیپ×محیط و QTL×محیط مختل می‌شود. پیچیده بودن سازوکارهای تحمل به خشکی دلیل پیشرفت کند در بهبود عملکرد در نواحی خشک است.

برای بهبود تحمل به خشکی بایستی صفاتی که باعث پایداری عملکرد می‌شوند را شناسایی و به ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا منتقل نمود. این هدف می‌تواند با استفاده از روش گزینش به وسیله نشانگر انجام شود (۵). شناسایی مکان‌های ژنی کنترل کننده این صفات فهم مکانیسم‌های مولکولی این صفات را بهتر می‌نماید (۲۲). در ۱۰ سال گذشته به کارگیری تجزیه QTL فرصت بی نظیری را برای شناسایی مکان‌های کرموزومی کنترل کننده صفات فیزیولوژیک، مورفولوژیک و صفات مربوط به رشد گیاه فراهم کرده است. بررسی ارتباط بین صفات وابسته به خشکی و تاثیر این صفات بر عملکرد هدف اصلی در پژوهش‌های تحمل به خشکی است (۲). برخلاف پژوهشگران اصلاح دام، اکثر اصلاحگران گیاهی فقط اندام‌هایی از گیاه که روی زمین هستند از قبیل ساقه، برگ، گل و میوه را بررسی می‌کنند و اندام زیرزمینی یا ریشه را نادیده می‌گیرند، در حالی که ریشه‌ها برای نگهداری گیاه در خاک، جذب آب و مواد غذایی مهم هستند. صفات ریشه ممکن است در اجزای عملکرد گندم وارد شوند و احتمالا اصلاحگران گندم مجبور خواهند بود برای صفات ریشه‌ای به طور مستقیم گزینش را انجام دهند (۲۴). عملکرد در مناطق خشک تابع جذب آب، کارایی مصرف آب و شاخص برداشت است:

$$Y = WU \times WUE \times HI$$

در این فرمول Y عملکرد، WU جذب آب، WUE کارایی مصرف آب و HI شاخص برداشت است (۱۷). یکی از روش‌های موثر برای بهبود عملکرد گندم در شرایط تنش خشکی شناسایی QTLها و سپس انتخاب به وسیله مارکر است. لندر و باتستین (۱۳) روش نقشه یابی فاصله‌ای[1] (IM) را برای شناسایی QTLها پیشنهاد کردند. در این روش در هر زمان یک مارکر برای پیدا کردن QTL مورد بررسی قرار می‌گرفت. روش نقشه‌یابی فاصله‌ای اثر QTLهای دیگر را نادیده می‌گیرد برای رفع این مشکل جنسن (۱۱) و زنگ(۲۵) به طور مستقل روش نقشه یابی فاصله‌ای مرکب[1] (CIM) را پیشنهاد دادند که براساس رگرسیون چند متغیره

1 - Interval Mapping (IM)

است. (۲۱) از والد ویگور۱۸ که قبلا برای بنیه رشد اولیه اصلاح شده بود برای تهیه جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب[2]استفاده کرده و یک QTL بر روی کروموزوم 6A پیدا کردند که ۸٪ ازتغییرات طول کلئوپتیل و ۱۴٪ از تغییرات مربوط به عرض برگ در مرحله گیاهچه‌ای را توجیه کرد. اگر چه این دو صفت همبستگی ژنتیکی داشتند اما همبستگی فنوتیپی آنها معنی‌داری نبود. دسترسی اصلاح گران به ژن‌های پاکوتاهی *Rht* نقش بسیار برجسته‌ای در اصلاح گندم داشته است. ژن‌های پاکوتاهی رقم نورین-۱۰، *RhtB1b* (*Rht1*) و *RhtD1b* (*Rht2*) که به طور گسترده‌ای در برنامه‌های به نژادی جهت افزایش عملکرد مورد استفاده قرار گرفته اند، باعث کاهش اندازه کلئوپتیل، عرض برگ و ارتفاع گیاه شده اند (۱۶). در مجموع ژن‌های پاکوتاهی باعث کاهش بنیه اولیه گیاه شد که مناسب شرایط تنش خشکی نیست. بهتر است نواحی QTL مربوط به بنیه اولیه گیاه و ژن پاکوتاهی *Rht8* که ارتفاع گیاه را کاهش می‌دهد ولی تاثیری بر بنیه اولیه گیاه ندارد گزینش شوند (الیس و همکاران ۲۰۰۴). ربتزک و همکاران (۲۰۰۱) با بررسی ۱۵۰ لاین هاپلویید مضاعف[3] در مزرعه و گلخانه و بررسی صفات مربوط به بنیه اولیه گیاه یک QTL بر روی بازوی بلند کروموزوم 4B پیدا کردند که ۲۷-۱۵ درصد از تغییرات فنوتیپی طول کلئوپتیل را توجیه می‌کرد. این QTL بر روی کاهش اندازه برگ موثر بود و بنیه اولیه رشد گیاه را تحت تاثیر قرار داد. توسعه سیستم ریشه‌ای گیاه و بهبود کارایی مصرف آب دو سازوکار بسیار مهم برای تحمل به خشکی است ولی بررسی فنوتیپی این صفات به خصوص در شرایط مزرعه دشوار و یا غیرممکن است و به همین علت این سازوکارهای ارزشمند در کارهای اصلاحی نادیده گرفته می‌شوند. سنگوییتی و همکاران (۱۹) با مکان یابی صفات مربوط به ریشه و بنیه اولیه گیاه در گندم دوروم، یک QTL بر روی بازوی کوتاه 2B برای تعداد ریشه‌های اولیه، دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2A و 5A برای طول ریشه، یک QTL بر روی بازوی کوتاه 1B برای وزن خشک اندام هوایی و پنج QTL بر روی کروموزوم‌های 3A، 4A، 5B و 6A برای زاویه ریشه شناسایی کردند. محمدی و همکاران(۱) با بررسی QTLهای صفات مورفولوژیک گندم سه QTL بر روی کروموزوم‌های 2B، 4B و 4D برای ارتفاع بوته و سه QTL بر روی کروموزوم‌های 1B، 5B و 2D برای سطح برگ پیدا کردند.

هدف این پژوهش شناسایی نواحی ژنومی کنترل کننده صفات وابسته به تحمل به خشکی، بررسی همبستگی‌های ژنتیکی و استفاده از نشانگرهای وابسته به این صفات برای گزینش به وسیله نشانگر است.

مواد و روش ها

مواد گیاهی

ارقام آر.ای.سی۸۷۵[4] و کوکری[5] به مدت ۳ سال (۲۰۰۳، ۲۰۰۴ و ۲۰۰۶) و در ۱۰ ناحیه مختلف در جنوب استرالیا مورد بررسی قرار گرفتند. پس از انجام تجزیه و تحلیل‌های لازم بر اساس عملکرد کوکری به عنوان حساس و آر.ای.سی۸۷۵ به عنوان متحمل به خشکی شناسایی شدند. بر اساس این نتایج جمعیت هاپلویید مضاعف آر.ای.سی۸۷۵×کوکری در دانشگاه آدلاید ایجاد شد (تورستن ۲۰۰۷، داده‌ها منتشر نشده است). ۲۲۰ لاین هاپلویید مضاعف حاصل از تلاقی کوکری (76ECN44/76ECN36//MADDEN/6*RAC177) و آر.ای.سی۸۷۵ (RAC655/3/Sr21/4*LANCE//4*BAYONET) برای بررسی صفات وابسته به تحمل به خشکی در مرحله گیاهچه‌ای انتخاب شدند. کوکری در سال ۱۹۹۹ در دانشگاه آدلاید به عنوان رقم زراعی معرفی شد. این رقم دارای کیفیت نانوایی بالا و مقاوم به زنگ زرد بوده اما حساس به خشکی است. آر.ای.سی۸۷۵ یک لاین اصلاحی از بخش کشاورزی رزورسی است. این لاین کیفیت نانوایی بالایی دارد و حساس به زنگ زرد است اما مقاوم به شرایط تنش خشکی است.

ارزیابی نشانگرهای مولکولی

نقشه ژنتیکی اولیه این جمعیت با ۴۹۵ نشانگر مولکولی، به ترتیب شامل ۲۹۶ و ۱۹۹ نشانگر DArT و SSR توسط ایزانلو (۹) در دانشگاه آدلاید ایجاد شد. طول کل نقشه ایجاد شده ۳۱۵۶/۷ سانتی مورگان و میانگین تراکم، یک

1- Composite Interval Mapping (CIM)
2- Recombinant Inbreed lines (RILs)
3- Double Haploid Lines (DHL)
4- RAC875
5- Kukri

نشانگر در هر ۶/۴ سانتی مورگان بود. برای اشباع بیشتر نقشه ۱۳۷ نشانگر SSR مورد بررسی قرار گرفت و در ۲۰ مورد چندشکلی مشاهده شد. این ۲۰ نشانگر به نقشه اضافه گردید. با توجه به اهمیت QTLهای ریشه که بر روی کروموزوم‌های 5A و 5B قرار داشتند، ۳۴ نشانگر SSR در نواحی QTLهای مورد نظر بر اساس نقشه تهیه شده توسط سومرز و همکاران (۲۰۰۴) انتخاب و بررسی شدند که دو نشانگر چندشکلی نشان دادند. ۸۶ لاین از لحاظ QTL مورد نظر درکروموزوم 5A با فاصله اطمینان ۶۴ سانتی مورگان که شامل نشانگر stm۰۰۵ بود نوترکیبی نشان دادند. همچنین ۹۲ لاین از لحاظ QTL مورد نظر بر روی کروموزوم 5B با فاصله اطمینان ۵۶ سانتی مورگانی که شامل نشانگر wmc۰۲۷۴ بود نوترکیبی نشان دادند. لاین‌های نوترکیب برای این دو ناحیه انتخاب و محصول PCR برای این دو نشانگر بر روی ژل آگارز ۱/۵ درصد جهت بررسی چندشکلی مورد بررسی قرار گرفت.

ارزیابی فنوتیپی

۲۲۰ لاین هاپلویید مضاعف حاصل از تلاقی کوکری و آر.ای.سی۸۷۵ همراه با والدین در یک طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ بلوک در اتاقک رشد[1] دانشگاه آدلاید استرالیا در سال۱۳۸۷ مورد ارزیابی قرار گرفتند. با توجه به این که اتاقک رشد حداکثر گنجایش ۲۵۰ گلدان را داشت، در هر زمان فقط یک تکرار انجام شد. برای این که اندازه بذر باعث ایجاد تفاوت در لاین‌های مورد بررسی نشود از هر کدام از لاین‌ها ۴ عدد بذر با وزن ۴۵-۴۰ میلی گرم انتخاب شد. بذور انتخابی به مدت ۳۰ ثانیه با آب مقطر شستشو و سپس در هیپوکلریت سدیم ۱٪ به مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی شدند. پس از ضدعفونی، بذور ۳ بار با فاصله ۵ دقیقه شستشو داده شدند. بذور ضد عفونی شده به مدت ۴۸ ساعت درون پتری و بر روی یک کاغذ صافی مرطوب قرار داده شدند تا جوانه دار شوند. یکی از بذور جوانه دار شده به گلدان منتقل شد. بذور با اندازه گیاهچه تقریبا یکسان برای تمام لاین‌ها و والدین انتخاب شد. کشت در گلدان‌های با ارتفاع ۱۵ سانتی متر و قطر دهانه ۷ سانتی متر انجام گردید. برای کشت ۵۵۰ گرم از خاک یو.سی[2] توزین و درون کیسه پلاستیکی قرار گرفت و ۷۵ میلی لیتر آب به آن اضافه گردید. کیسه پلاستیکی حاوی خاک مرطوب درون گلدان قرار گرفت و یک بذر جوانه دار شده در هر گلدان کشت گردید. پس از کاشت گیاهان درون گلدان، برای جلوگیری از تبخیر آب از سطح خاک یک پوشش پلاستیکی که در وسط آن روزنه‌ای به قطر ۱ سانتی متر داشت بر روی گلدان کشیده شد و تا زمان برداشت به گلدان‌ها آب اضافه نشد. گلدان‌ها در اتاقک رشد با ۱ ± ۲۰ درجه سانتی گراد در روز و ۱ ± ۱۵ درجه سانتی گراد در شب و ۱۴ ساعت روشنایی و ۱۰ ساعت تاریکی قرار گرفتند. گیاهان ۴ هفته پس از کشت برداشت شدند. در این پژوهش صفات تعداد پنجه، مرحله رشد گیاه، عرض برگ، وزن تر اندام هوایی، وزن خشک اندام هوایی، وزن تر ریشه، وزن خشک ریشه، طول بلندترین ریشه، تعداد ریشه اولیه، تعداد ریشه ثانویه، تعداد کل ریشه ها، نسبت ریشه به اندام هوایی، بیوماس، محتوی آب برگ، جذب آب و کارایی مصرف آب مورد بررسی قرار گرفت. مرحله رشد گیاه با توجه به تعداد برگ موجود در پنجه اصلی اندازه گیری شد. برای اندازه گیری عرض برگ اولین برگ گیاه (از بالا) که به طور کامل باز شده بود مورد ارزیابی قرار گرفت و عریض ترین بخش برگ مورد اندازه گیری قرار گرفت. برای بررسی صفات ریشه، ریشه گیاهان با استفاده از فشار آب گرم شستشو و تا زمان اندازه گیری صفات درون لوله آزمایش حاوی الکل اتانول ۷۰٪ در سردخانه ۴ درجه سانتی گراد نگهداری شد. محتوی آب برگ با استفاده از فرمول زیر محاسبه گردید:

(وزن تر اندام هوایی)/(وزن خشک اندام هوایی-وزن تر اندام هویی)= محتوی آب برگ

وزن گلدان‌ها بلافاصله پس از کاشت و همچنین قبل از برداشت اندازه گیری شد و با استفاده از تفاضل آنها مقدار آب مصرف شده اندازه گیری شد. با تقسیم وزن خشک گیاه به مقدار آب مصرف شده کارایی مصرف آب محاسبه گردید.

تجزیه‌های آماری

1- Growth chamber

2- California uni. mix

ابتدا آزمون نرمال بودن داده‌ها با استفاده از نرم افزار MINITAB ver11 انجام شد، با توجه به نرمال بودن داده‌ها نیازی به تبدیل داده وجود نداشت. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم افزار آماری SAS انجام شد و وراثت پذیری عمومی[1] برای صفات مورد نظر با استفاده از فرمول

$$h_b^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2 / r}$$

محاسبه شد (۶)، در این فرمول σ_g^2 و σ_e^2 به ترتیب واریانس ژنتیکی و محیطی هستند که از طریق امید ریاضی برای طرح بلوک‌های کامل تصادفی حاصل شده اند و r تعداد تکرار است. تهیه نقشه با استفاده از نرم افزار Map Manager و تجزیه QTL با استفاده از نرم افزار QTL ver2.5 Cartographer انجام شد وآستانه LOD برای شناسایی QTLها به روش permutation test در سطح ۵٪ تعیین شد. برای نقشه یابی QTLها از روش نقشه یابی فاصله‌ای مرکب استفاده گردید. به منظور بررسی پیوستگی بین QTLها و یا وجود اثر پلیوتروپی، QTLهای صفات مختلف با هم مقایسه شد.

نتایج و بحث

والدین جمعیت (کوکری و آر.ای.سی۸۷۵) برای تمام صفات به جز تعداد پنجه، تعداد ریشه‌های اولیه و ثانویه تفاوت معنی‌داری (P<۰/۰۵) داشتند. برای صفات مورد بررسی داده‌ها نرمال بود و تفکیک متجاوز مشاهده شد. به طور کلی این نتایج نشان داد که بیش از یک ژن هر کدام از صفات مورد بررسی را کنترل می‌کند. صفات مرحله رشد و کارایی مصرف آب (به ترتیب ۷۸٪ و ۷۵٪) بیشترین و صفات بیوماس و میزان مصرف آب (به ترتیب ۳۳٪ و ۳۶٪) کمترین وراثت پذیری عمومی را داشتند. مقدار نسبتا بالای وراثت پذیری برای اکثر صفات مورد بررسی نشان دهنده تاثیر کم محیط بر صفات مورد مطالعه است ولی برخی از صفات نظیر بیوماس و میزان مصرف آب بیشتر تحت تاثیر محیط هستند (جدول ۱).

همبستگی فنوتیپی صفات نیز مورد بررسی قرار گرفت (جدول ۲). بیشترین همبستگی فنوتیپی مربوط به دو صفت وزن اندام هوایی و بیوماس است (r=۰/۹۳). صفات کارایی مصرف آب و وزن خشک اندام هوایی نیز همبستگی بالایی با هم دارند (r=۰/۸۰). علاوه بر این، صفات مذکور همبستگی ژنتیکی بالایی با هم دارند به این ترتیب که یک QTL بر روی کروموزوم ۱B تغییرات مشترک مربوط به هر چهار صفت را کنترل می‌نمایند. این مکان ژنی برای کنترل

جدول ۱: تجزیه واریانس و وراثت پذیری عمومی در صفات مورد بررسی برای ۲۲۰ لاین هاپلوئید مضاعف حاصل از تلاقی آر.ای.سی۸۷۵×کوکری.

منابع تغییر	تعداد ریشه ثانویه	بیوماس (وزن خشک)	وزن خشک ریشه	وزن خشک اندام هوائی	وزن تر اندام هوائی	عرض برگ	مرحله رشد	تعداد پنجه
ژنوتیپ	۳/۰۷**	۰/۰۰۳**	۰/۰۰۰۶**	۰/۰۰۲**	۰/۰۸**	۰/۵۹**	۰/۰۹**	۰/۶۴**
خطا	۰/۹۹	۰/۰۰۲	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۵	۰/۲۵	۰/۰۲	۰/۴۰
ضریب تغییرات	۲۵/۶۵	۷/۶۴	۹/۳۱	۷/۸۴	۹/۸۳	۶/۲۳	۳/۲	۱۴/۱۸
وراثت پذیری	۰/۶۸	۰/۳۳	۰/۶۷	۰/۵۰	۰/۳۸	۰/۵۸	۰/۷۸	۰/۳۸
منابع تغییر	کارائی مصرف آب	مصرف آب	محتوی آب برگ	نسبت ریشه به اندام هوائی	طول بلندترین ریشه	تعداد کل ریشه ها	تعداد ریشه های اولیه	
ژنوتیپ	۰/۰۰۴**	۱۷/۱۵**	۰/۰۰۰۹**	۰/۰۰۱۹**	۱۵/۵۲**	۴/۱۵**	۱/۱۳**	
خطا	۰/۰۰۱	۱۱/۰۶	۰/۰۰۰۴	۰/۰۰۰۶	۷/۲۱	۱/۴۲	۰/۵۲	
ضریب تغییرات	۴/۹۴	۴/۶۰	۲/۶۱	۶/۹۲	۷/۲۳	۱۲/۲۸	۱۲/۵۰	
وراثت پذیری	۰/۷۵	۰/۳۶	۰/۵۶	۰/۶۸	۰/۵۴	۰/۶۶	۰/۵۴	

** معنی دار در سطح ۱٪

جدول۲: ضریب همبستگی فنوتیپی صفات مورد بررسی

	TN	LS	LW	SFW	WU	SDW	RN	WUE	RDW	BIO	WC
LS	۰/۲۰**										
LW	۰/۱۷*	-۰/۱۰ns									
SFW	-۰/۰۲ns	۰/۱۱ns	۰/۵۱**								
WU	۰/۲۰**	-۰/۰۴ns	-۰/۲۰**	-۰/۴۵**							
SDW	۰/۳۲**	-۰/۰۶ns	-۰/۲۵**	-۰/۲۵**	۰/۵۲**						
RN	۰/۰۴ ns	۰/۰۳ns	-۰/۰۸ns	۰/۱۱ns	-۰/۱۱ns	-۰/۰۸ns					
WUE	۰/۱۱ns	۰/۱۴*	۰/۴۱**	۰/۵۵**	-۰/۰۵ns	۰/۸۰**	۰/۰۱ns				
RDW	۰/۲۰**	-۰/۱۲ns	۰/۰۳ns	-۰/۰۹ns	۰/۴۵**	۰/۴۱**	۰/۲۹**	۰/۲۵**			
BIO	۰/۲۹**	۰/۰۱ns	۰/۱۸**	۰/۱۲ns	۰/۵۷**	۰/۹۳**	۰/۰۷ns	۰/۶۶**	۰/۷۰**		
WC	-۰/۲۴**	۰/۱۰ns	۰/۲۱**	۰/۶۲**	-۰/۷۵**	-۰/۴۸**	۰/۰۶ns	-۰/۲۰**	-۰/۴۲**	-۰/۵۲**	

*، ** و ns به ترتیب نشان دهنده معنی‌داری در سطح ۵٪، ۱٪ و غیرمعنی دار است.

در این جدول TN تعداد پنجه، LS مرحله رشد گیاه، LW عرض برگ، SFW وزن تر اندام هوائی، WU جذب آب، SDW وزن خشک اندام هـوائی، RN تعداد ریشه، WUE کارائی مصرف آب، RDW وزن خشک ریشه و BIO وزن خشک بیوماس است.

صفات مذکور پلیوتروپی نشان می‌دهد.

به طور کلی نتایج حاصل از تجزیه QTL یافته‌های مربوط به همبستگی فنوتیپی را توجیه می‌نماید، ولی این امر در همه موارد صادق نیست. اسپیل میر و همکاران (۲۱) نیز یک QTL بر روی کروموزوم 6A پیدا کردند که باعث افزایش عرض برگ و طول کلئوپتیل می‌شد ولی این دو صفت با هم همبستگی فنوتیپی نداشتند، آنها دلیل این امر را وراثت پذیری پایین صفات کمی و تاثیر محیط بر این صفات ذکر کردند.

وجود نقشه مولکولی مناسب برای جمعیت هاپلوییـد مضاعف کوکری×اکسکلیبر با ۵۱۷ نشانگر امکان شناسایی QTLها را برای صفات مورد بررسی فراهم کرد.

عرض برگ

عرض برگ در مرحله گیاهچه‌ای همبستگی بالایی با سطح برگ و بنیه اولیه گیاه دارد. برای اصلاح بنیه اولیه گیاه انتخاب از طریق افزایش عرض برگ ابزار ساده و مناسبی است(۱۵). عرض برگ مهم ترین صفت مربوط به رشد اولیه گیاه است، این صفت مورد بررسی قرار گرفت و پنج QTL برای این صفت بر روی کروموزوم‌های 5A، 6A ، 2B، 2D و 3D پیدا شد. این QTLها به ترتیب ۱۰/۲، ۱۳/۱، ۶/۸، ۶/۵ و ۵/۰ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند و نزدیکترین نشانگر به QTLهای مذکور به ترتیب نشانگرهای cfa۲۱۴۱، barc۰۳۵۳b، wpt۴۱۲۵، barc۰۳۲۸b و cfa۰۰۷۹ بود (جدول ۲). برای پنج QTL کنترل کننده عرض برگ، آلل مربوط به رقم متحمل آر.ای.سی۸۷۵ باعث افزایش عرض برگ شد. در تجزیه واریانس نیز والدین از لحاظ عرض برگ تفاوت معنی‌داری داشتند و آر.ای.سی۸۷۵ عرض برگ پهن تری نسبت به کوکری داشت. از این رو، یکی از دلایل مهم برتری آر.ای.سی۸۷۵ در شرایط تنش خشکی نسبت به کوکری، برگ پهن تر و پوشش بهتر سطح خاک برای جلوگیری از تلفات آب خاک از طریق تبخیر و رقابت بهتر با علف‌های هرز است. پنج QTL شناسایی شده برای عرض برگ، در مجموع ۴۱/۶ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه نمودند. بنت در سال ۲۰۰۸ (نتایج منتشر نشده است) با بررسی همین جمعیت (آر.ای.سی۸۷۵ × کوکری) در شرایط تنش خشکی در مزرعه در جنوب استرالیا چندین QTL برای عرض برگ و سطح برگ پرچم در ناحیه مشابه بر روی کروموزوم 5A و همچنین یک QTL برای عرض برگ در ناحیه مشابه بر روی کروموزوم 6A پیدا کرد. این همبستگی ژنتیکی علاوه بر تایید نتایج حاصله نشان دهنده پایداری این صفت در شرایط و مراحل مختلف رشد است. اسپل‌مایر و همکاران (۲۱) با بررسی QTLهای مربوط به رشد اولیه، یک QTL بر روی

جدول ۳: QTLهای شناسائی شده با روش نقشه یابی فاصله‌ای مرکب (CIM) برای صفات مرتبط با تحمل به خشکی

صفت	کروموزوم	نزدیکترین نشانگر	فاصله اطمینان (سانتی مورگان)	LOD	R^2	اثر افزایشی
عرض برگ	5A	Cfa2141	۱۵	۶/۵۰	۱۰/۲	۰/۱۶
	6A	Barc0353b	۱۴	۸/۰۸	۱۳/۱	۰/۱۹
	2B	Wpt4125	۳۴	۴/۵۸	۶/۸	۰/۱۶
	2D	Barc0328b	۳۸	۴/۳۵	۶/۵	-۰/۱۵
	3D	Cfd0079	۴۱	۲/۹۳	۵/۰	۰/۱۲
کارائی مصرف آب	1B	Barc0256	۸	۵/۳۱	۱۵	۰/۰۲
	6D	Barc0054	۳۱	۳/۷۰	۸	-۰/۰۱
	4B	Wmc0058	۳۴	۳/۴۱	۷	-۰/۰۱
تعداد ریشه	5A	Gwm0304b	۸	۱۴/۹۵	۲۰/۱	-۰/۶۹
	5B	Wpt9666	۱۳	۱۰/۶۶	۱۴/۵	۰/۵۷
	2B	Wpt0950	۲۹	۳/۳۸	۵/۱	۰/۳۵
تعداد ریشه ثانویه	5A	Gwm0304b	۱۱	۷/۴۲	۱۴/۲	-۰/۴۹
	5B	Wpt9666	۱۰	۹/۱۸	۱۸/۴	۰/۵۶
	6A	Wpt7599	۴۵	۲/۶۲	۷/۳	۰/۳۵
تعداد ریشه اولیه	3B	Gwm0131a	۱۷	۶/۲۴	۱۰/۶	۰/۲۵
	2B	Barc0091	۲۳	۴/۸۵	۷/۹	۰/۲۲
	5A	Barc0360	۷	۶/۶۶	۱۹/۱	-۰/۳۴
نسبت ریشه به اندام هوائی	5B	Wpt9666	۴۴	۳/۴۶	۷	۰/۰۱
طول بلندترین ریشه	3B	Gwm0383a	۴۹	۲/۹۱	۶/۵	-۰/۷۷
مرحله رشد گیاه	1B	Wpt4129	۳۳	۳/۶۹	۶/۱	۰/۰۶
	3B	Awm0285	۴۱	۲/۹۰	۴/۷	-۰/۰۵
	2D	Barc0328b	۳۰	۳/۵۴	۶/۷	-۰/۰۶
	6A	Wmc0256a	۲۶	۳/۵۶	۵/۳	-۰/۰۵
	5B	Wmc0099	۲۰	۶/۲۷	۹/۹	-۰/۰۷
وزن خشک گیاه	1B	Barac0256	۲۵	۳/۱۳	۷/۲	۰/۰۱
وزن تر گیاه	1B	Wpt3475	۲۱	۴/۴۶	۸/۶	۰/۰۵
وزن خشک اندام هوائی	1B	Barac0256	۴۷	۳/۶۱	۷/۷	۰/۰۱
	1B	Barc1138b	۳۹	۲/۸۵	۵/۱	۰/۰۱
وزن تر اندام هوائی	1B	Wpt3475	۱۵	۴/۴۸	۹/۳	۰/۰۷
تعداد پنجه	2B	Barc0013a	۱۹	۲/۵۷	۵/۷	-۰/۱۴
	4B	Barc0340a	۳۱	۳/۸۹	۷/۹	-۰/۱۶
محتوی آب	2B	Wpt0335	۴۳	۴/۱۲	۷/۱	۰/۰۱
	1D	Barc0062	۳۲	۵/۰۹	۸/۵	۰/۰۱
	5B	Wpt9103	۱۸	۶/۰۵	۱۰/۳	۰/۰۱
جذب آب	5B	Wpt9103	۲۲	۳/۲۴	۸/۰	-۰/۸۷

کروموزوم 6A پیدا کردند که ۱۴٪ از تغییرات مربوط به عرض برگ و ۸٪ از تغییرات مربوط به طول کلئوپتیل را توجیه می‌کرد. علاوه بر این، مکان ژنی مذکور در افزایش ارتفاع بوته هم موثر بود. بنابراین اصلاح برای بهبود بنیه گیاه از طریق انتخاب برای عرض برگ بیشتر، باعث بهبود صفات مفید دیگر هم می‌شود.

کارایی مصرف آب

در حال حاضر بهبود کارایی مصرف آب برای محصولات دیم و آبی ضروری به نظر می‌رسد. اصلاح ارقام با کارایی مصرف آب بالاتر روشی مناسب برای حل این مشکل است (۶). بررسی کارایی مصرف آب نشان داد سه QTL بر روی کروموزوم‌های 1B، 4B و 6D تغییرات ژنتیکی

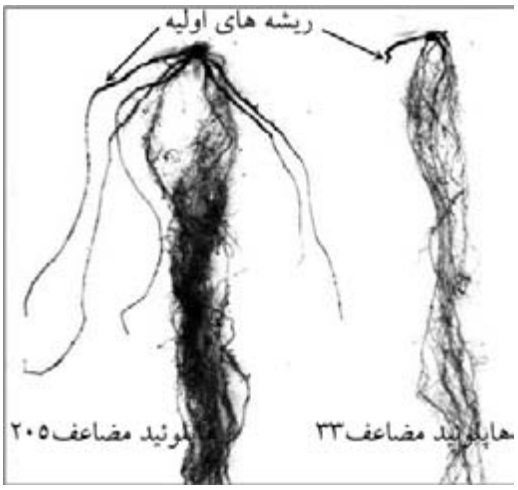
این صفت در جمعیت مورد بررسی را کنترل می‌نماید. QTL موجود بر روی بازوی بلند کروموزوم 1B مهم ترین QTL در کنترل تغییرات مربوط به کارایی مصرف آب بود، این QTL ۱۵٪ تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه کرد و نزدیکترین نشانگر به این QTL نشانگر barc-۰۲۵۶ بود. در این مکان ژنی آلل مربوط به والد متحمل آر.ای.سی۸۷۵ باعث افزایش کارایی مصرف آب شد. همچنین QTLهای موجود بر روی کروموزوم‌های 4B و 6D هر کدام به ترتیب۷ و ۸ درصدد از تغییرات مربوط به این صفت را توجیه نمودند. نکته قابل توجه در مورد این QTLها این است که آلل مربوط به آر.ای.سی۸۷۵ در مکان ژنی 4B و آلل مربوط به کوکری در مکان ژنی 6D باعث افزایش کارایی مصرف آب شدند، بنابراین والد حساس در برخی ازمکان‌های ژنی و حتی در برخی از صفات وابسته به تحمل ممکن است از والد متحمل برتر باشد. ایزانلو و همکاران (۱۰) نیز با بررسی سازوکارهای تحمل به خشکی آر.ای.سی۸۷۵ و کوکری در گلخانه اظهار داشتند، اگرچه آر.ای.سی۸۷۵ نسبت به کوکری تحمل به خشکی بالاتری دارد ولی به این مفهوم نیست که کوکری (والد حساس) هیچ صفت مربوط به تحمل به خشکی را ندارد. به وسیله جمع آوری QTLهای مطلوب در یک لاین (هرمی کردن QTLها[1]) با استفاده از روش گزینش به وسیله نشانگر[1] (MAS) و یا جمع آوری QTLهای مطلوب در یک والد به وسیله روش تلاقی برگشتی از طریق نشانگر[1] (MAB) می‌توان سطح بالاتری از تحمل را نسب به والد متحمل ایجاد کرد.

ریشه

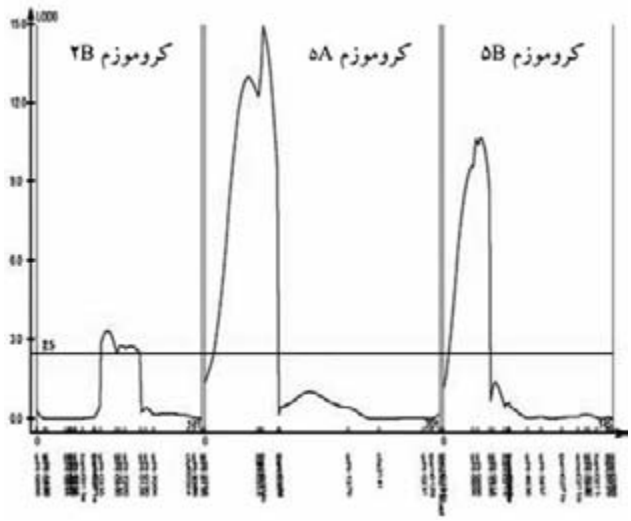
اگر چه ساختار ریشه نقش مهمی در عملکرد گندم به ویژه در شرایط تنش خشکی ایفا می‌نماید و این گیاه به طور گسترده‌ای در نواحی خشک با بارندگی کم کشت می‌شود ولی تقریبا هیچ اطلاعاتی در مورد کنترل ژنتیکی این صفت وجود ندارد (۱۹). تجزیه QTL برای صفات مربوط به ریشه توجهات زدیادی را به خود معطوف کرده است که باعث فهم بهتر ژنتیک ریشه و ایجاد فرصت بهتر برای اصلاحگران شده است (۷). صفات مربوط به ریشه در این پژوهش مورد بررسی قرار گرفتند. بخش قابل توجهی از تغییرات فنوتیپی مربوط به تعداد ریشه در جمعیت هاپلویید مضاعف مورد بررسی توسط سه مکان ژنی بر روی کروموزوم‌های 2B، 5A و 5B توجیه شد. این QTLها مجموعا ۳۹/۷ درصد از تغییرات مربوط به این صفت را توجیه کردند. مهم ترین QTL برای این صفت بر روی بازوی کوتاه کروموزوم 5A قرار دارد. در مورد این QTL مقدار LOD= ۱۴/۹۵ بود و این QTL به تنهایی ۲۰ درصد از تغییرات مربوط به این

شکل۱: مقایسه ریشه کوکری و آر.ای.سی۸۷۵

شکل۲: مقایسه ریشه دو لاین هاپلوئید مضاعف ۳۳ و ۲۰۵



شکل۳: مقایسه ریشه های اولیه لاین‌های هاپلوئید مضاعف ۳۳ و ۲۰۵



شکل ۴: QTL مربوط به تعداد ریشه بر روی کروموزم های ۲B، ۵A و ۵B

صفت را توجیه نمود. این QTL در حدفاصل دو نشانگر barc۰۳۵۸ و gwm۰۱۸۶ قرار داشت و نزدیکترین نشانگر به این QTL gwm۰۳۰۴b بود. آلل مربوط به والد کوکری در این مکان ژنی باعث افزایش تعداد ریشه می‌شود، به طور متوسط لاین‌های حاوی آلل مربوط به والد کوکری ۱/۳۴ ریشه بیشتر داشتند. QTL بزرگ اثر دیگری نیز برای این صفت بر روی بازوی کوتاه کروموزوم 5B قرار داشت. این مکان ژنی ۱۴/۵ درصد از تغییرات تعداد ریشه را توجیه نمود. این QTL در حدفاصل دو نشانگر wpt-۸۶۰۴ و barc۰۰۸۸ قرار داشت و نزدیکترین نشانگر به این QTL wpt -۹۶۶۶ بود. آلل مربوط به والد آر.ای.سی۸۷۵ در این مکان ژنی باعث افزایش تعداد ریشه شد. به طور متوسط لاین‌های حاوی آلل مربوط به والد آر.ای.سی ۱/۸۷ ریشه بیشتر داشتند. کاتیولی و همکاران (۵) هم گروهی از QTLهای مربوط به بنیه اولیه را بر روی بازوی کوتاه کروموزوم 5B پیدا کردند که باعث مقاومت به تنش‌های غیرزنده نظیر خشکی، شوری و سرما می‌شدند. QTL دیگری که بر روی بازوی بلند کروموزوم 2B قرار داشت ۵٪ از تغییرات مربوط به تعداد ریشه را توجیه نمود و نزدیکترین نشانگر به این QTL نشانگر دارت wpt-۰۹۵۰ بود. در مورد این مکان ژنی آلل مربوط به والد آر.ای.سی۸۷۵ باعث افزایش تعداد ریشه شد. در تجزیه واریانس، والدین تلاقی (کوکری و آر.ای سی) از لحاظ تعداد ریشه تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند ولی در جمعیت هاپلویید مضاعف حاصل از این والدین تنوع وجود داشت. دلیل این امر وجود آلل‌های افزاینده در مکان ژنی gwm۰۳۰۴b در والد کوکری و در مکان‌های ژنی wpt -۸۶۰۴ و wpt-۰۲۰۲ در والد آر.ای.سی۸۷۵ بود، بنابراین آلل‌های افزاینده و کاهنده در هر دو والد وجود دارند. از این رو با وجود تفاوت ژنتیکی، والدین از لحاظ فنوتیپی تفاوت معنی‌داری با هم نداشتند. برای بررسی بیشتر ریشه‌های اولیه و ثانویه به طور جداگانه شمارش شدند و تجزیه QTL آنها انجام شد. یک QTL بر روی کروموزم 5A وجود داشت که هم ریشه‌های اولیه و هم ریشه‌های ثانویه را کنترل می‌کرد، QTL مورد نظر QTL بزرگ اثری است که ۱۹/۱ درصد از تغییرات ریشه اولیه و ۱۴/۲ درصد از تغییرات مربوط به ریشه‌های ثانویه را کنترل می‌نمود. این مکان ژنی هر دو صفت را از طرق اثر پلیوتروپی کنترل می‌نماید. اثر افزایشی برای این مکان ژنی منفی است که نشان دهنده وجود آلل افزاینده در والد کوکری بود. علاوه بر QTL مذکور دو QTL دیگر بر روی کروموزمهای 2B و 3B به ترتیب ۷/۹ و ۱۰/۶ درصد از تغییرات مربوط به ریشه‌های اولیه را کنترل می‌کردند. سنگوییتی و همکاران (۱۹) یک QTL بر روی بازوی کوتاه کروموزوم 2B برای تعداد ریشه‌های اولیه پیدا کردند، ممکن است جمعیت مورد بررسی ما در این مکان ژنی چندشکلی نداشته باشد. علاوه بر این، دو QTL دیگر بر روی

کروموزمهای 5B و 6A به ترتیب ۱۸/۴ و ۷/۳ درصد از تغییرات مربوط به ریشه‌های ثانویه را کنترل کردند. QTL موجود بر روی کروموزم 5B علاوه بر ریشه‌های ثانویه نسبت ریشه به اندام هوایی را نیز کنترل می‌کرد. ریشه‌های عمیق یک مزیت بسیار مهم در شرایط دیم به شمار می‌رود، برای این صفت یک QTL بر روی کروموزم 3B پیدا شد که ۶/۵ درصد تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه می‌کرد. توبروزا و همکاران (۲۳) با بررسی تعداد ریشه در ذرت، یک QTL در شرایط نرمال رطوبتی پیدا کردند که با QTL مربوط به عملکرد در شرایط تنش خشکی هم‌پوشانی داشت. از این رو گزینش برای آلل‌های‌مطلوب ریشه راهکار مناسبی برای افزایش تحمل به خشکی است.

مرحله رشد گیاه

تغییرات مربوط به مرحله رشد گیاه در این جمعیت توسط ۵ مکان ژنی بر روی کروموزوم‌های 1B، 3B، 2D، 6A و 5B کنترل شد. مهم ترین مکان ژنی کنترل کننده این صفت بر روی کروموزوم 5B قرار داشت و ۹/۹ درصد تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه کرد. در بررسی والدین مشخص شد کوکری سریع‌تر مراحل رشدی خود را تکمیل می‌نمود. همان طور که در جدول ۳ آمده است اثر افزایشی برای ۴ مکان ژنی کنترل کننده این صفت منفی و برای یک مکان ژنی مثبت است. از این رو، آلل‌های افزاینده برای مرحله رشد در والدکوکری وجود داشتند. ایزانلو (۱۰) با بررسی همین جمعیت در شرایط مزرعه چندین QTL برای تاریخ گلدهی پیدا کرد که یکی از آنها بر روی کروموزوم 5B قرار داشت. سنگوینتی و همکاران (۱۹) هم یک QTL برای تاریخ گلدهی بر روی کروموزوم 5B شناسایی کرند که ۱۰ سانتی مورگان از QTL شناسایی شده برای مرحله رشد گیاه فاصله داشت. بنابراین ژنهایی که تاریخ رسیدگی را در گیاه کنترل می‌نمایند و باعث زودرسی یا دیررسی گیاه در مزرعه می‌شوند در مرحله گیاهچه‌ای هم فعالیت داشتند. گیاهان زودرس در مرحله گیاهچه‌ای هم رشد سریع‌تری داشتند و مراحل رشد را سریع‌تر تکمیل کردند و زود به مرحله گلدهی و رسیدگی رسیدند.

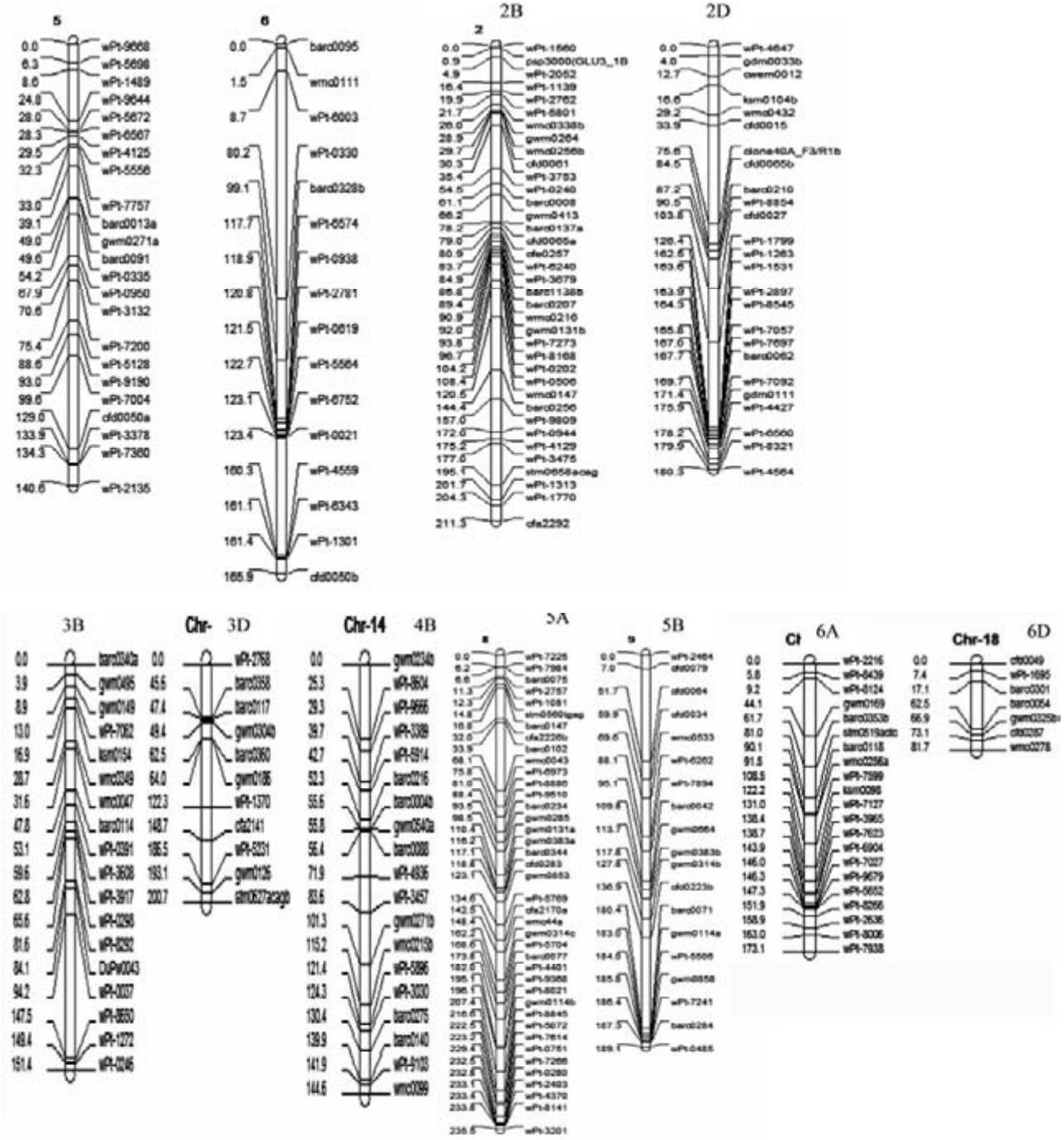
صفات مربوط به بنیه اولیه گیاه

گندم‌های با بنیه اولیه قوی تر، سریع‌تر بر روی سطح خاک سایه اندازی می‌کنند و از دست رفتن آب را کاهش می‌دهند (۲۱). رشد سریع اولیه، قدرت رقابت گیاه را در مواجهه با علف‌های هرز افزایش می‌دهد در نتیجه رشد علف‌های هرز کاهش می‌یابد (۱۸). صفات متعددی در مورد بنیه اولیه گیاه مورد ارزیابی قرار گرفت. دو QTL بر روی کروموزوم 1B برای وزن خشک اندام هوایی، یک QTL بر روی کروموزوم 1B برای وزن تر اندام هوایی، یک QTL بر روی کروموزوم‌های 1B برای وزن خشک گیاه (ریشه+اندام هوایی) و دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2B و 4B برای تعداد پنجه پیدا شد. سنگوینتی و همکاران (۲۰۰۷) هم در مکان مشابهی بر روی کروموزوم 1B، یک QTL برای وزن خشک اندام هوایی شناسایی کردند.

در این پژوهش سازوکارهای مهم تحمل به خشکی نظیر کارایی مصرف آب و صفات ریشه‌ای مورد بررسی قرار گرفت و سه QTL برای تعداد ریشه و سه QTL برای کارایی مصرف آب پیدا شد که به ترتیب ۳۹/۷ و ۳۰ درصد از تغییرات مربوط به این صفت را توجیه کردند. می‌توان با استفاده از نشانگرهای پیوسته به این مکان‌های ژنی انتخاب را برای این صفات انجام داد. QTLهای متعددی برای صفات مربوط به بنیه اولیه گیاه شناسایی شد ولی با توجه به ارزیابی آسان و همبستگی بالای عرض برگ با بنیه اولیه گیاه می‌توان از این صفت در برنامه‌های به نژادی استفاده کرد، مزیت دیگر عرض برگ این است که برای بررسی آن نیازی به تخریب گیاه نیست. به طور کلی می‌توان با جمع آوری QTLهای مفید برای تحمل به خشکی در یکی از والدین از طریق تلاقی برگشتی به وسیله نشانگر، یا در یک لاین با استفاده از انتخاب به وسیله نشانگر سطح بالاتری از تحمل به خشکی را ایجاد کرد و در نتیجه عملکرد بالاتری را در شرایط تنش خشکی به دست آورد.

سپاسگزاری

نگارندگان مقاله از دانشگاه تهران و آدلاید استرالیا به دلیل فراهم کردن امکانات مالی و آزمایشگاهی و آقایان دکتر علی ایزانلو و حسینعلی رامشینی به دلیل ارائه پیشنهادات ارزنده جهت بهبود



شکل۵: گروههای لینکاژ ژنتیکی در جمعیت دابل هاپلویید حاصل از تلاقی آر.ای.سی۸۷۵ و کوکری (فقط کروموزوم هایی که QTL بر روی آنها شناسایی شده است آورده شده اند)

این پژوهش صمیمانه سپاسگزاری می‌نمایند.

منابع

۱- محمدی و.، م.ر. قنادها، ع.ع. زالی، ب. یزدی صمدی و پ، برن. ۱۳۸۴. نقشه یابی QTL های صفات مورفولوژیکی گندم. مجله علوم کشاورزی ایران. ۳۶(۱):۱۵۷-۱۴۵.

2-Babu C.R., B.D. Nguyen, V. Chamarerk, P. Shanmugasunadaram, P. Chezhian, P. Juyaprakash and T.H. Nguyen. 2003. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers: association between secondary traits and field performance. Crop Sci. 43: 1457-1469.

3-Balint A., M.S. Roder, R. Hell, G. Galiba, A. Borner. 2007. Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn concentrations in the shoot of wheat seedlings. Biologia Plantarum. 51(1):129-134.

4-Cativelli L., P. Baldi, C. Crosatti, N.D. Fonzo, P. Faccioli, M. Grossi, A.M.Mastrangelo, N. Pecchioni and A.M. Stanca. 2002. Chromosome region and stress related sequences involved in resistance to abiotic stress in triticale. Plant Molecular Biology. 48:649-665.

5-Cattivelli L., F. Reza, F.W. Badeck, E. Mazzucotelli, A.M. Masterangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelli and A.M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. Field Crop Research. 105:1-14.

6-Condon A.G., R.A. Richards, G.J. Rebetzke and G.D. Farquhar. 2004. Breeding for high water use efficiency. Journal of Experimental Botany. 55(47):2447-2460.

7-Dorlodot S.D., B. Forester, L. Pages, A. Price, R. Tuberosa and X. Draye. 2007. Root system architecture: opportunities and constractions for genetic improvement of crops. Trends in plant science. 12(10):474-481.

8-Ellis M.H., G.J. Rebetzke, P. Chandler, D. Bonnet and W. Spielmeyer. 2004. The effect of different height reducing gens on the early growth of wheat. Func. Plant Biol. 31: 583-589.

9-Izanloo A. 2008. Evaluation of physiological traits and identification of QTLs for drought tolerance in hexaploid wheat (Triticum aestivum L.). PhD thesis, Adelaide University.

10-Izanloo A., A.G. Condon, P. Langridge, M. Tester and T. Schnurbusch. 2008. Different mechanism of adaptation to cyclic water stress in two south Australian bread wheat cultivars. Journal of Experimental Botany. In press.

11-Jansen R.C. 1993. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. Genetics. 135:205-211.

12-Lander E.S. and Botstein. 1989. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage map. Genetics. 121:185-199.

13-Landjeva S., K. Neumann, U. Lohwasser and A. Borner. 2008. Molecular mapping of genomic region associated with wheat seedling growth under osmotic stress. Biologia Plantarum. 52(2):259-266.

14-Manickavelu A., N. Nadarajan, S.K. Ganesh, R.P. Gnanamalar and R.C. Babu. 2006. Drought tolerance in rice: morphological and molecular genetic consideration. Plant Growth Regul. 50: 121-138.

15-Rebetzke G.J. and R.A. Richards. 1999. Genetic improvement of early vigor in wheat. Aust. J. Agric. Res. 50: 291-301.

16-Rebetzke G.R., R. Appels, A.D. Morrison, R.A. Richards, G. McDonald, M.H. Ellis, W. Spielmeyer and G. Bonnet. 2001. Quantitative trait loci on chromosome 4B for coleoptiles length and early vigor in wheat. 52: 1221-1234.

17-Reynolds M. and R. Toberosa. 2008. Translation research impacting on crop productivity in drought-prone environments. Current Opinion in Plant Biology. 11:171-179.

18-Richards R.A. and Z. Lukacs. 2002. Seedling vigor in wheat-sources of variation for genetic and agronomic improvement. Aust. J. Agric. Res. 53: 41-50.

19-Sanguineti M.C., S. Li, M. Maccaferri, S. Corneti, F. Rotondo, T. Chiari and R. Tuberosa. 2007. Genetic dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm. Annals of Applied Biology.151:291-305.

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

21-Spielmeyer W., J. Hyles, P. Joaquim, F. Azanza, D. Bonnet, M.E. Ellis, C. Moore and R.A. Richards. 2007. A QTL on chromosome 6A in bread wheat is associated with longer cloptiles, greater seedling vigor and final plant height. Theor Appl Genet. 115: 59-66.

22-Takeda S. and M. Matsuoka. 2008. Genetic approaches to crop improvement: responding to environmental and population change. Nature. 9: 444-457.

23-Tuberosa R., M.C. Sanguineti. P. Landi, M.M. Giuliani, S. Salvi and S. Conti. 2002. Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponic and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. Plant Molecular Biology. 48: 697-712.

24-Waines J.G. and B. Ehdaie. 2007. Domestication and crop physiology: Roots of green revolution wheat. Annals of Botany. 100:991-998.

25-Zeng Z.B. 1993. Theoretical basis for separation multiple linked gene effects in mapping of quantitative trait loci. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 90:10972-10976.

QTL mapping for drought tolerant in bread wheat *(Triticum aestivum)*

R. Abdolshahi, M. Omidi, A. Taleei, B. Yazdi Samadi

Abstract

Drought tolerance is a quantitative trait and immeasurable directly. Hence, for assessing drought tolerance related characters should be measured. Drought related characters such as root architecture and water use efficiency are quantitative traits and their phenotypic assessment, especially under filed conditions, is difficult. Consequently marker assisted selection is a superior tool for overcoming this problem. At this research genetic control of drought related characters was assessed using QTL analysis method. A set of 220 double haploid lines, derived from Kukri (drought sensitive) and RAC875 (drought tolerant), were used. Overall, 35 QTL on 11 chromosomes were identified. Ten QTL had R^2>10. 63% of identified QTLs were located on B genome that shows the substance of this genome in drought tolerance. Root system and water use efficiency are two imperative drought tolerant mechanisms. But their phenotypic assessment under drought condition is either difficult or impossible. Hence these two worthwhile mechanisms are ignored at breeding programs. At this research 3 QTLs on chromosomes 1B, 5A and 5B were identified for root number that explained 39.7 percent of phenotypic variations. Also 3 QTLs on chromosomes 1B, 4B and 6D were responsible for genetic control of water use efficiency and explained 30 percent of phenotypic variation. Root number and water use efficiency have genotypic correlation, the genotypes with more root had more water use efficiency. Leaf width is the most important related character for early vigor. Five QTLs on chromosomes 2B, 2D, 3D, 5A and 6A were identified for leaf width that explained 41.6 percent of phenotypic variations. Selecting genotypes, using Marker assisted selection (MAS), for favorable alleles that has been identified in this study such as Gwm0304b and Barc0256 may allow to improve drought tolerant mechanisms, consequently yield at drought prone environments.

Key words: Bread wheat, drought tolerance, QTL mapping, seedling stage, marker assisted selection.

1- Contribution from College of Agriculture, Tehran University.