

شناسایی نواحی ژنگانی کنترل کننده صفات فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی گندم نان در شرایط تنش گرمای انتهای فصل

فaramرز سهرابی چاه حسن^۱، محمود سلوکی^{۲*}، براتعلی فاخری^۳ و نفیسه مهدی نژاد^۴
۱، ۲، ۳ و ۴. به ترتیب دانشجوی دکترا، دانشیار، استاد و استادیار گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زابل
(تاریخ دریافت: ۹۵/۱۲/۱۸ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۰۹/۱۹)

چکیده

به منظور شناسایی نواحی ژنگانی (ژنومی) اصلی و اثر متقابل غیرآلی (اپیستاتیک) و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای برخی صفات فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی (مورفولوژیک) گندم، آزمایشی با ۱۶۷ رگه (لاین) خویش‌آمیخته نوترکیب به همراه والدین آن‌ها ('Babax' و 'SeriM82') در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی ایستگاه تحقیقات کشاورزی سیستان اجرا شد. آزمایش در قالب دو طرح آلفا لاتیس با دو تکرار در دو شرایط عادی و تنش گرمایی انتهای فصل اجرا شد. صفات روز تا رسیدگی، دوره پر شدن دانه، بیشترین کارایی نظام نوری (فتوسیستم II، پایداری غشاء سیتوپلاسمی، شمار دانه در سنبله، عملکرد دانه و وزن هزار دانه اندازه‌گیری شدند. تأثیر نژادگان (ژنوتیپ) برای همه صفات مورد بررسی معنی‌دار بود و بیشترین میزان همبستگی بین عملکرد دانه و بیشترین کارایی نظام نوری II ($r = 0.86^{**}$) مشاهده شد. تجزیه QTL به روش ترکیبی بر پایه مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب (MCIM) انجام گرفت. برای صفات مورد بررسی در مجموع سی QTL اصلی مکان‌یابی شد. واریانس پدیدگانی (فنونتیپی) توجیه‌شده به وسیله این QTL ها از ۷/۰۴ درصد برای دوره پر شدن دانه تا ۱۹/۴۱ درصد برای وزن هزار دانه متغیر بود. مکان ژنی Qtgw7D در مجاورت نشانگر acc/cat-10 به عنوان یک QTL بزرگ اثر ($R^2 = 19/41$) شناسایی شد و پس از تعیین اعتبار می‌تواند در گزینش به کمک نشانگر برای ایجاد رقم‌های گندم متحمل به گرما استفاده شود.

واژه‌های کلیدی: اثر متقابل غیرآلی، رگه‌های خویش‌آمیخته نوترکیب، مکان ژنگانی، ریخت‌شناسی، تنش گرمایی.

Identification of genomic regions controlling physiological and morphological traits of bread wheat under terminal heat stress

Faramarz Sohrabi Chah Hassan¹, Mahmoud Saluki^{2*}, Barat Ali Fakheri³ and Nafiseh Mehdi Nejad⁴

1, 2, 3 and 4. PhD student, Associate Professor, Professor and Assistant Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, Zabol University.

(Received: March 08, 2017 - Accepted: December 10, 2017)

ABSTRACT

In order to identify genomic regions with main, epistatic, and QTL×environment interaction effects for some of the phenological and morphological traits in bread wheat, an experiment with 167 recombinant inbred lines and their parents ('SeriM82' and 'Babax') was conducted at Research Farm of the Agricultural Research Station of Sistan in 2015-16 cropping season. The experiment was carried out using two alpha lattice designs with two replications under non-stress and terminal heat stress conditions. Seven traits including days to maturity (DM), grain filling duration (GFD), maximum quantum efficiency of photosystemII (Fv/Fm), cytoplasmic membrane stability (CMS), grains per spike (GPS), grain yield (GY) and thousand grain weight (TGW) were measured. There were significant differences among the genotypes for all studied traits and maximum correlation was observed between GY and Fm/Fv ($r = 0.86^{**}$). QTL analysis was conducted by Mixed-Model based composite interval mapping (MCIM) method. A total of 33 main-effect QTLs for studied traits were detected. Phenotypic variances explained by these QTLs varied from 7.04% for GFD to 19.41% for TGW. The major Qtgw7D ($R^2 = 19/41$) was identified near the marker of acc/cat-10 and after validation can be used in marker-assisted selection (MAS) in order to produce heat tolerant wheat varieties.

Keywords: Epistasis, Genomic region, Recombinant inbred lines, Morphology, thermal stress.

* Corresponding author E-mail: mahmood.solouki@gmail.com

مقدمه

تنش‌های غیرزنده از جمله دمای بالا، رشد و نمو گیاهان زراعی به‌ویژه غلات را به شدت محدود کرده و باعث کاهش عملکرد آن‌ها می‌شود (Barnabas *et al.*, 2008). دماهای بالا در زمان گلدهی و تشکیل سنبلچه موجب کاهش شمار دانه می‌شود. در حالی که تنش گرما پس از گل شکفتگی و در طول دوره پر شدن دانه باعث کاهش وزن دانه و کیفیت آن می‌شود (Rahman *et al.*, 2009). بر پایه ارزیابی سازمان جهانی تحقیقات کشاورزی، تنش گرما به‌عنوان اولویت برتر تحقیقاتی در بسیاری از مناطق جهان تعیین شده است (Reynolds, 2001). در ایران سالانه ۶/۵ میلیون هکتار زیر کشت گندم می‌رود (۲/۵ میلیون هکتار آبی و ۴ میلیون هکتار دیم) که حدود ۱۰ درصد از این سطح زیر کشت (حدود ۶۵۴۸۰ هزار هکتار) با تنش گرمای انتهایی فصل، به‌ویژه در مرحله گلدهی و دوره پر شدن دانه روبه‌رو می‌شوند که باعث کاهش ۵ تا ۴۰ درصدی عملکرد در این مناطق می‌شود (Jalal Kamali & Duveiller, 2008). انتخاب برای تحمل تنش گرما در شرایط صحرائی، اغلب با قرار دادن نژادگان (ژنوتیپ)ها در معرض دمای بالا به‌وسیله تغییر در تاریخ کاشت یا پرورش آن‌ها در تکانه (شوک)های گرمایی انجام می‌شود (Rane & Nagarajan, 2004). استفاده از صفات معین به‌عنوان معیار گزینش در برنامه‌های بهنژادی به آسانی ارزیابی، کم‌هزینه بودن روش غربال، وراثت‌پذیری و همبستگی آن‌ها با عملکرد بستگی دارد (Vijendra, 2000). از آنجایی که اصلاح برای عملکرد به‌طور معمول به دلیل وراثت‌پذیری پایین آن دشوار است، توجه به جنبه‌های دیگر مقاومت به گرما مانند شاخص‌های فیزیولوژیکی (پایداری غشاء سیتوپلاسمی، محتوای سبزینه یا کلروفیل و پرتوافشانی یا فلورسانس سبزینه) به دلیل کم‌هزینه بودن اهمیت فراوان دارد (Teulat *et al.*, 2001). با رشد سریع تهیه نقشه‌های پیوستگی متراکم و یافتن جایگاه صفت مسئول تنوع کمی^۱ (QTL) و استفاده از آن برای گزینش به کمک نشانگر^۲ (MAS)، انتخاب در نسل‌های اولیه برنامه‌های بهنژادی امکان‌پذیر شده و کارایی آن بهبود یافته است (Ayoub *et al.*, 2003). در طی سال‌های گذشته تحقیقات زیادی در زمینه تجزیه QTL و شناسایی

نشانگرهای مرتبط با مقاومت به تنش‌های غیر زیستی مختلف مانند خشکی، شوری و سرما در گندم انجام شده است، ولی بررسی‌های به‌نسبت کمی درباره شناسایی نشانگرهای مرتبط با مقاومت به گرما انجام شده است. در بررسی ۱۴۴ رگه خویش‌آمیخته (لاین اینبرد) در شرایط گندمزار، عملکرد دانه، شمار دانه در سنبله، ارتفاع بوته و وزن هزار دانه به‌طور معنی‌داری در تأثیر گرما کاهش یافت (Modarresi *et al.*, 2010). در بررسی که در گلخانه برای اندازه‌گیری شاخص حساسیت به تنش^۳ (SSI) در ۱۴۴ رگه نوترکیب گندم انجام شد، سه QTL برای تحمل به تنش گرما روی کروموزوم‌های 1B، 5B و 7B شناسایی شد (Mohammadi *et al.*, 2008). در پژوهش دیگری روی گندم، پنج QTL برای وزن هزار دانه روی کروموزوم‌های 1B، 2A، 2D، 6A و 7A نقشه‌یابی شد (Wei *et al.*, 2014). اغلب صفات مرتبط با تحمل به گرما با شمار زیادی ژن کنترل می‌شوند و از سوی دیگر اثر متقابل غیرآلی (اپیستازی) و اثر متقابل این ژن‌ها با محیط نیز در توارث این صفات نقش مهمی دارد. بنابراین شناسایی QTL‌های کنترل‌کننده این صفات، کنترل ژنتیکی آن‌ها را روشن ساخته و برنامه‌های بهنژادی مربوطه را آسان خواهد کرد. لذا هدف از این تحقیق شناسایی QTL‌های اصلی و اثر متقابل غیرآلی (اپیستاتیک) و اثر متقابل آن‌ها با محیط برای برخی صفات فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی (مورفولوژیک)، برآورد میزان تأثیر هر یک و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با این ژن‌ها برای پیشنهاد در زمینه انتخاب به کمک نشانگر برای تحمل به گرما در گندم نان است.

مواد و روش‌ها

جمعیت مورد بررسی شامل نسل F_{10.11} رگه‌های خویش‌آمیخته نوترکیب (RILs) حاصل از تلاقی دو رقم هگزاپلوئید خالص بهاره گندم به نام 'Seri M82' (متحمل به تنش گرما و خشکی) و 'Babax' (دارای ظرفیت عملکرد بالا) است که پس از خودگشنی‌های متوالی تک بوته‌ها تا نسل F₉ در مرکز بین‌المللی تحقیقات ذرت و گندم (CIMMYT) برای بررسی صفات ریخت‌شناختی و

1. Quantitative trait loci

2. Marker assisted selection

3. Stress susceptibility index

$$h^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{ge/e}^2 + \sigma_{re}^2) \quad (1)$$

همچنین همبستگی ساده پدیدگانی (فنتوپی) بین صفات برای میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای انتهای فصل محاسبه شد. همه محاسبه‌های آماری با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹.۲ انجام گرفت. نقشه پیوستگی نشانگرهای مولکولی برای مکان‌یابی نواحی ژنگانی (ژنومی) صفات مورد بررسی شامل ۲۱۱ نشانگر AFLP، ۱۲۰ نشانگر SSR و ۱۴۴ نشانگر DArT است که توسط McIntyre *et al* (2010) تهیه شده است. نقشه به دست آمده، ۱۸۶۴ سانتی مورگان از ژنگان گندم شامل ۲۰ کروموزوم را با فاصله دو نشانگر مجاور برابر ۴.۴ سانتی مورگان پوشش داد. تجزیه QTL با استفاده از نسخه ۲ نرم افزار QTL-NETWORK (Yang *et al.*, 2008) انجام شد. در این نرم‌افزار QTL‌های اصلی و اثر متقابل غیرآلی و اثر متقابل آن‌ها با محیط با استفاده از مدل ترکیبی بر پایه مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب^۱ (MCIM) شناسایی شدند.

نتایج و بحث

نتایج به دست آمده از تجزیه واریانس مرکب نشان داد، اثر نژادگان برای صفات وزن هزار دانه، عملکرد و روز تا رسیدگی بسیار معنی‌دار ($P \leq 0.01$) و برای دیگر صفات معنی‌دار ($P \leq 0.05$) بود. اثر محیط برای صفت بیشترین کارایی نظام نوری II معنی‌دار و برای دیگر صفات بسیار معنی‌دار بود (جدول ۱). بنابراین محیط‌های مختلف (بدون تنش و تنش گرما) تأثیر متفاوتی در بروز این صفات داشته‌اند. Lopes *et al* (2013) و Olivares villegas *et al* (2007) نیز تنوع همسانی را در جمعیت مورد بررسی (Serim82/Babax) برای صفات مربوط به عملکرد دانه گزارش کردند. تفاوت بین والدین برای صفات عملکرد دانه، شمار دانه در سنبله و پایداری غشاء سیتوپلاسمی بسیار معنی‌دار، برای صفت وزن هزار دانه معنی‌دار و برای دیگر صفات غیر معنی‌دار بود (جدول ۲). میانگین والدین برای همه صفات مورد بررسی در دامنه تغییرپذیری نتاج قرار گرفتند و نژادگان‌های بهتر و بدتر از هر والد به دست آمد. این موضوع، نشان‌دهنده وجود تفکیک متجاوز از والدین^۲

فیزیولوژیکی مرتبط با تنش‌های محیطی تهیه شده‌اند (Olivares villegas *et al.*, 2007). این رقم‌ها و ۱۶۷ رگه خالص نوترکیب ناشی از تلاقی آن‌ها در قالب طرح آزمایشی آلفا لاتیس با دو تکرار در دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای آخر فصل در سال ۹۵-۱۳۹۴ در مزرعه تحقیقاتی ایستگاه تحقیقات کشاورزی زابل با مختصات جغرافیایی ۶۱ درجه و ۳۱ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۰ درجه و ۵۵ دقیقه شمالی و با ارتفاع ۴۸۳ متری از سطح دریای آزاد کشت شدند. این منطقه بنا بر تقسیم‌بندی آمبرژه دارای اقلیم بیابانی معتدل با میانگین بارندگی سالانه ۵۵ میلی‌متر، بیشینه دمای ۴۸/۲ و کمینه دمای ۷- درجه سلسیوس است. کاشت برای شرایط عادی در ۳۰ آبان صورت گرفت. هر رگه خویش‌آمیخته نوترکیب و والدینی در کرت‌های ۶ ردیفی به طول ۳ متر و فاصله بین خطوط ۲۰ سانتی‌متر و با تراکم کاشت ۴۰۰ بوته در مترمربع کشت شد. در آزمایش تنش با توجه به اینکه در شرایط منطقه، تنش گرما در مرحله گلدهی و پس از آن بیشترین آسیب را به محصول وارد می‌کند، زمان کاشت آزمایش تنش بهمن-ماه انتخاب شد تا دوره گرده‌افشانی و مرحله‌های بعدی نمو دانه با دمای بالا روبه‌رو شوند (کشت تأخیری). میانگین دما در دوره پس از سنبله‌دهی در شرایط کشت به موقع ۲۵/۳ و در شرایط کشت تأخیری ۳۳ درجه سلسیوس بود. یک هفته پس از گرده‌افشانی صفات پایداری غشاء سیتوپلاسمی با استفاده از روش ارائه شده توسط Rizza *et al* (1994) و بیشترین کارایی کوانتومی نظام نوری یا فتوسیستم II (Fv/Fm) با استفاده از دستگاه پرتوسنج (فلورومتر، Handy PEA, Hansatech Instruments Ltd, UK Baker & Rosengvist, 2004) روی پنج بوته از کرت که به طور تصادفی انتخاب شده بودند، اندازه‌گیری شدند. اندازه‌گیری‌های وزن هزار دانه و شمار دانه در سنبله روی پنج نمونه تصادفی از ۱ مترمربع وسط هر کرت و سطح برداشت برای عملکرد دانه پس از حذف حاشیه از کل کرت انجام گرفت. آماره‌های توصیفی و توارث‌پذیری به طور جداگانه روی میانگین دو شرایط بدون تنش و تنش گرمای انتهای فصل محاسبه شدند. توارث‌پذیری خصوصی صفات با استفاده از رابطه (۱) محاسبه شد؛ که در آن σ_g^2 و σ_{ge}^2 و σ^2 به ترتیب اجزای واریانس ژنتیکی، اثر متقابل ژنتیک×محیط و محیطی هستند (Nyquist, 1991).

1. Mixed-Model based Composite Interval Mapping
2. Transgressive Segregation

وراثت‌پذیری به‌نسبت بالایی داشتند، لذا در توارث این صفات احتمال دارد کنترل ژنتیکی جمع‌پذیر وجود داشته و انتخاب برای اصلاح آن‌ها مؤثر باشد. برای دیگر صفات توارث‌پذیری کم آن‌ها بیانگر این بود که به‌احتمال اثر ژنی غیر افزایشی (غالبیت و اثر متقابل غیرآلی) سهم عمده‌ای را در توارث آن‌ها ایفا می‌کنند. همبستگی‌های پدیدگانی صفات مورد بررسی در جدول ۳ ارائه شده است. صفات عملکرد دانه با شمار دانه در سنبله ($r = 0.28^{**}$)، روز تا رسیدگی با وزن هزار دانه ($r = -0.27^{**}$)، عملکرد دانه با بیشترین کارایی نظام نوری II ($r = 0.86^{**}$) و وزن هزار دانه با عملکرد دانه ($r = 0.24^{**}$) همبستگی پدیدگانی معنی‌داری داشتند. Pinto *et al.* (2010) نیز در نتایج بررسی روی این جامعه، بین عملکرد دانه و اجزای آن (شمار دانه و وزن هزار دانه) همبستگی مثبت و معنی‌داری گزارش کردند.

در دو جهت مثبت و منفی بود. پدیده تفکیک متجاوز از والدین نشان‌دهنده این است، آل‌های افزایشنده و کاهشنده زیادی بین دو رگه والدینی برای صفات یادشده پراکنده شده است و ترکیب آن‌ها در نتایج به مقادیر بالاتر یا پایین‌تر از والدین منجر شده است. McIntyre *et al.* (2010) نیز در بررسی نقشه‌یابی نواحی ژن‌گانی مرتبط با عملکرد و اجزای آن در این جامعه در شرایط تنش خشکی، تفکیک متجاوز از والدین گزارش کردند. توارث‌پذیری صفات از ۳/۱ درصد برای دوره پر شدن دانه تا ۵۶ درصد برای وزن هزار دانه متغیر بود (جدول ۲).

با توجه به تنوع موجود برای بیشتر صفات مورد بررسی، استنباط شد که انتخاب برای اصلاح آن‌ها مؤثر است. با این وجود، کارایی انتخاب بستگی به میزان توارث‌پذیری و پیشرفت ژنتیکی مورد انتظار دارد (Panse, 1957). صفات روز تا رسیدگی (۴۷٪) و وزن هزار دانه (۵۶٪)

جدول ۱. تجزیه واریانس مرکب برای ۷ صفت فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی در ۱۶۷ رگه خویش‌آمیخته نوترکیب گندم و والدین آن‌ها (Seri M82 و Babax)

Table 1. Combined analysis of variance for 7 physiological and morphological traits in 167 'SeriM82/Babax' recombinant inbred lines of wheat and their parents

S.O.V	D.F	Mean Squares						
		GY (gm ²)	TGW (g)	GPS	GFD (days)	DM (days)	Fv/Fm	CMS
Environment	1	44.61 ^{**}	5191.75 ^{**}	1315.45 ^{**}	9877.3 ^{**}	517293 ^{**}	0.123 ^{**}	1745092 ^{**}
Replication	2	0.015 ^{**}	44.82 ^{**}	303.94 ^{ns}	23.48 [*]	19.31 ^{ns}	0.011 ^{**}	1326.74 ^{**}
Block	48	0.00024 ^{ns}	0.243 ^{ns}	91.79 ^{ns}	1.9 ^{ns}	7.76 ^{ns}	0.0006 ^{ns}	1.08 ^{ns}
G×Env	168	0.051 ^{**}	15.89 ^{**}	95.6 ^{ns}	3.6 ^{ns}	7.42 ^{ns}	0.0063 ^{**}	2161.4 ^{**}
Genotype	168	0.065 ^{**}	35.91 ^{**}	103.35 [*]	3.49 [*]	13.98 ^{**}	0.0077 [*]	1746.88 [*]
Error	288	0.00027	0.304	83.86	3.03	8.06	0.00082	1.07
C.V		3.73	1.40	18.59	5.59	2.18	4.55	0.31

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ^{ns} غیر معنی‌دار. GY: عملکرد دانه؛ TGW: وزن هزار دانه؛ GPS: شمار دانه در سنبله؛

GFD: دوره پر شدن دانه؛ DM: روز تا رسیدگی؛ Fv/Fm: بیشترین کارایی کوانتومی نظام نوری II؛ CMS: پایداری غشاء سیتوپلاسمی * and **, significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively; ns, non-significant. GY: grain yield; TGW: thousand grain weight; GPS: grains per spike; DM: days to maturity; GFD: grain filling duration; Fv/Fm: maximum efficiency of photosystem II; CMS: cytoplasmic membrane stability 1746.88*

واقع بر کروموزوم 1D (QFv/Fm1D) بیشترین سهم را (۱۱/۲ درصد) در توجیه واریانس پدیدگانی این صفت (R^2) بر عهده داشت. همچنین برای این صفت یک جفت QTL با اثر متقابل غیرآلی شناسایی شد (جدول ۵). Azam *et al.* (2015) برای صفت یادشده هشت QTL روی کروموزوم‌های 5B، 7B، 1A، 2A، 4A، 6A و 7A و Yang *et al.* (2007) نیز یک QTL روی کروموزوم 3B شناسایی کردند. برای روز تا رسیدگی پنج QTL روی

یک QTL روی کروموزوم 4B برای پایداری غشاء سیتوپلاسمی شناسایی شد که حدود ۸/۴۹ درصد از تنوع پدیدگانی کل این صفت (R^2) را تبیین کرد (جدول ۴) Talukder *et al.* (2014) QTL‌های کنترل‌کننده این صفت را روی کروموزوم‌های 7A، 2B و 1D گزارش کردند. برای بیشترین کارایی نظام نوری II پنج QTL روی کروموزوم‌های 1D، 3A، 3B، 5B و 6B نقشه‌یابی شد که در مجموع ۴۴/۳۲ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. QTL

کروموزوم‌های 1D، 3A، 4A، 7A و 7D شناسایی شد که حدود ۶۷/۲ درصد از واریانس پدیدگانی این صفت را توجیه کردند. QTL بزرگ اثر روی کروموزوم 7D (Qdma7D)

جدول ۲. آماره‌های ساده ۷ صفت فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی در ۱۶۷ رگه خویش‌آمیخته نوترکیب گندم و والدین آن‌ها (Seri و Babax)

Table 2. Simple statistics of 7 physiological and morphological traits in 167 'SeriM82/Babax' recombinant inbred lines of wheat and their parents.

Item	GY (gm ²)	TGW (g)	GPS	GFD (days)	DM (days)	Fv/Fm	CMS
Babax (P ₁)	292.25	46.3	40	35	161	0.694	263.8
SeriM82(P ₂)	338.5	44.4	60.5	34	158	0.696	291.6
P ₁ -P ₂	46.25**	1.9*	-20.5**	1 ^{ns}	3 ^{ns}	-0.001 ^{ns}	-27.8**
\bar{P}	315.4	45.35	50.25	34.5	159.5	0.695	277.7
Worst RILs	58.25	30.5	24	33	152	0.598	218.15
Best RILs	416.25	54.9	68	36	164	0.716	382.9
\bar{RIL}	218.5	41.98	47.54	34.94	157.28	0.666	282.02
$\bar{RIL} - \bar{P}$	-96.9**	-3.36**	-2.7 ^{ns}	0.44 ^{ns}	-2.21 ^{ns}	-0.029 ^{ns}	4.32**
†GG _N =W _{RIL} -W _P	-234**	-13.9**	-16 ^{ns}	-1 ^{ns}	6 ^{ns}	-0.09**	-45.65*
††GG _P =B _{RIL} -B _P	77.75**	8.6**	7.5 ^{ns}	1 ^{ns}	3 ^{ns}	0.02 ^{ns}	91.3**
†††h ²	39	56	7.5	3.1	47	3.7	24

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ^{ns} غیر معنی‌دار. GY: عملکرد دانه؛ TGW: وزن هزار دانه؛ GPS: شمار دانه در سنبله؛ GFD: دوره پر شدن دانه؛ DM: روز تا رسیدگی؛ Fv/Fm: بیشترین کارایی کوانتومی نظام نوری II؛ CMS: پایداری غشاء سیتوپلاسمی

GG_N: تفکیک متجاوز از والدین در جهت منفی. GG_P: تفکیک متجاوز از والدین در جهت مثبت. h²: توارث‌پذیری خصوصی. * and **, significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively; ns, non-significant. GY: grain yield; TGW: thousand grain weight; GPS: grains per spike; DM: days to maturity; GFD: grain filling duration; Fv/Fm: maximum efficiency of photosystem II; CMS: cytoplasmic membrane stability †Negative Genetic Gain: GG_N= Worst RIL - Worst Parent; ††Positive Genetic Gain: GG_P = Best RIL - Best Parent; †††Heritability

جدول ۳. همبستگی‌های ساده پدیدگانی ۷ صفت فیزیولوژیک و ریخت‌شناختی در یک جمعیت از ۱۶۷ رگه خویش‌آمیخته نوترکیب گندم و والدین آن‌ها (Seri M82 و Babax)

Table 3. Simple correlations of 7 physiological and morphological traits in a population of 167 'SeriM82/Babax' recombinant inbred lines of wheat and their parents

Trait	GY (gm ²)	TGW (g)	GPS	GFD (days)	DM (days)	Fv/Fm
TGW (g)	0.24**					
GPS	0.28**	0.13 ^{ns}				
GFD (days)	0.10 ^{ns}	-0.17*	0.04 ^{ns}			
DM (days)	0.12 ^{ns}	-0.27**	0.13 ^{ns}	0.15 ^{ns}		
Fv/Fm	0.86**	-0.10 ^{ns}	0.29**	0.07 ^{ns}	-0.10 ^{ns}	
CMS	0.11 ^{ns}	0.10 ^{ns}	0.06 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0.12 ^{ns}

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد و ^{ns} غیر معنی‌دار. GY: عملکرد دانه؛ TGW: وزن هزار دانه؛ GPS: شمار دانه در سنبله؛ GFD: دوره پر شدن دانه؛ DM: روز تا رسیدگی؛ Fv/Fm: بیشترین کارایی کوانتومی نظام نوری II؛ CMS: پایداری غشاء سیتوپلاسمی

این صفت را تشریح کردند. اثر متقابل افزایشی محیط به جزء Qgfd6A برای دیگر QTLها در هر دو محیط مورد بررسی معنی‌دار شد به طوری که این اثر متقابل ۷/۲۷ درصد از واریانس پدیدگانی را پوشش دادند. QTL نقشه‌یابی شده روی کروموزوم 7A بیشترین سهم را (۱۲/۰۸ درصد) در توجیه واریانس پدیدگانی این صفت به خود اختصاص داد

Lopes *et al* (2013) در بررسی این جامعه در شرایط محیطی مختلف برای این صفت هشت QTL روی کروموزوم‌های 1D، 7D، 4D، 5D، 2B، 4A، 6A و 6B نقشه‌یابی کردند که مؤید نتایج این تحقیق بود. چهار QTL روی کروموزوم‌های 4A، 6A و 7A برای دوره پر شدن دانه شناسایی شد که حدود ۳۳/۵۵ درصد از واریانس پدیدگانی

Azadi *et al* برای این صفت QTL‌هایی روی کروموزوم‌های 2B، 2D، 5A، 3B، 7D و 4A نقشه‌یابی کردند که با نتایج این تحقیق همخوانی داشت. همچنین Paliwal *et al* (2012) *al* سه QTL برای وزن هزار دانه روی کروموزوم‌های 7B، 7D و 2B گزارش کردند. چهار QTL روی کروموزوم‌های 1B، 3A، 3B و 6B برای شمار دانه در سنبله شناسایی شد که در مجموع حدود ۵۴/۴۱ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند. مؤثرترین QTL‌ها برای این صفت شناخته شدند. همچنین یک جفت مکان ژنی دارای اثر متقابل غیرآلی برای این صفت نقشه‌یابی شد (جدول ۵). Azadi *et al* (2014) نیز دوازده QTL برای شمار دانه در سنبله روی کروموزوم‌های 2B، 1D، 2A، 3B، 6A، 1B، 5B، 3A، 1A، 6B، 4A و 7A گزارش کردند که با نتایج این تحقیق همخوانی داشت.

(جدول ۴). Mason *et al* (2010) برای این صفت سه QTL روی کروموزوم‌های 2D، 1B و 2A شناسایی کردند. برای عملکرد دانه پنج QTL روی کروموزوم‌های 1B، 2B و 2D شناسایی شد که در مجموع حدود ۴۱/۰۹ درصد از تنوع کل این صفت را تبیین کردند (جدول ۴). Bennett *et al* (2012) نیز چهار QTL برای عملکرد دانه روی کروموزوم‌های 2A، 2D و 1B شناسایی کردند. شش QTL روی کروموزوم‌های 1B، 2B، 3B، 6B، 7A و 7D برای وزن هزار دانه نقشه‌یابی شد که در مجموع حدود ۸۰/۸۴ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. Qtgwn7D با ۱۹/۴۱ و Qtgwn2B با ۱۸/۳۳ درصد به ترتیب بالاترین سهم را در تبیین واریانس پدیدگانی این صفت داشتند (جدول ۴). همچنین یک جفت مکان ژنی با اثر متقابل غیرآلی برای این صفت نقشه‌یابی شد که حدود ۳/۰۹ درصد از تنوع کل این صفت را توجیه کردند. (2014)

جدول ۴. برآورد اثر افزایشی و افزایشی×محیط QTL‌های شناسایی‌شده صفات مورد بررسی در جمعیت رگه‌های خویش‌آمیخته نوترکیب گندم

Table 4. Estimated additive and additive×environment interaction effects of QTLs for evaluated traits in recombinant inbred lines of wheat population

Trait	QTL name	Marker interval	Position (CM)	Range	Add. effect (A) ^a	R ² _a ^b	AE ^c	AE ^d	R ² _{ae} ^e
GY (gm ²)	<i>Qgy1B</i>	agc/cta-3-wPt-0944	2	0.0-11.2	2.1**	7.95	0.01 ^{ns}	-0.01 ^{ns}	1.22
	<i>Qgy1B</i>	agg/ctg-3-aac/ctc-6	82.6	78.6-84.6	-0.5**	8.11	-0.03*	0.03*	1.51
	<i>Qgy2B</i>	aac/cta-1-wPt-0615	14.8	9.1-23.6	4.0**	9.09	0.02 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	1.43
	<i>Qgy2B</i>	agg/cac-7-gwm301	91.1	89.7-98.9	2.2**	7.95	0.001 ^{ns}	-0.001 ^{ns}	0.81
	<i>Qgy2D</i>	wPt-6657-gdm035	1	0.0-6.0	-0.2**	7.99	-0.001 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.71
TGW (g)	<i>Qtgw1B</i>	gwm301b-agg/cat-4	61.9	50.4-64.2	0.55**	12.33	-0.14 ^{ns}	0.14 ^{ns}	1.86
	<i>Qtgw2B</i>	aag/ctc-13-aac/ctc-9	89.2	86.9-89.7	-0.61**	18.33	-0.08 ^{ns}	0.08 ^{ns}	1.27
	<i>Qtgw3B</i>	aac/cta-6-wPt-7186	84.7	84.4-85.4	-0.67**	9.33	0.00 ^{ns}	-0.00 ^{ns}	2.31
	<i>Qtgw6B</i>	agg/cac-4-aac/cac-2	79.3	77.4-83.0	0.54**	11.33	0.00 ^{ns}	-0.00 ^{ns}	1.10
	<i>Qtgw7A</i>	wPt-4748-aca/cag-8	21.7	19.0-33.7	-0.48*	10.11	0.21 ^{ns}	-0.21 ^{ns}	2.53
	<i>Qtgw7D</i>	acc/cat-10-cfd0014	18.7	0.0-32.7	1.45**	19.41	0.00 ^{ns}	-0.00 ^{ns}	1.11
	<i>Qgps1B</i>	aca/caa-3-gwm413	56.1	49.4-58.4	0.82*	16.6	0.52 ^{ns}	-0.51 ^{ns}	3.76
GPS	<i>Qgps3A</i>	wPt-7341-aag/ctc-2	7.4	0.0-12.3	-1.55**	9.75	-0.00 ^{ns}	0.00 ^{ns}	1.06
	<i>Qgps3B</i>	wPt-1804-aca/cag-9	72.1	64.0-75.1	-1.15**	17.52	0.25 ^{ns}	-0.25 ^{ns}	3.66
	<i>Qgps6B</i>	aac/cta-2-aac/ctc-3	80.4	77.7-82.4	1**	10.54	0.63 ^{ns}	-0.64 ^{ns}	1.26
	<i>Qgfd4A</i>	gA/Ba44-gwm397	15.2	13.1-19.2	-0.31**	7.04	0.20*	-0.20*	3.28
GFD (days)	<i>Qgfd4A</i>	barc0236-wPt-1357	36.6	35.7-50.6	0.22**	7.11	-0.21*	0.21*	2.69
	<i>Qgfd6A</i>	aag/ctg-8-aac/ctg-1	75.5	71.5-75.5	-0.18*	7.32	0.13 ^{ns}	-0.13 ^{ns}	1.26
	<i>Qgfd7A</i>	cfa1213-aca/caa-1	83.9	81.6-85.9	-0.15*	12.08	0.20*	-0.20*	1.3
DM (days)	<i>Qdm7D</i>	acc/cat-10-cfd0014	14.7	6.7-21.7	-1.57**	16.64	-0.00 ^{ns}	0.00 ^{ns}	2.15
	<i>Qdm1D</i>	agc/cag-1-wPt-7953	0.0	0.0-17.6	-0.34**	11.38	-0.00 ^{ns}	0.00 ^{ns}	2.14
	<i>Qdm3A</i>	wPt-2478-gwm369	23.5	22.6-25.5	0.48**	11.17	0.11 ^{ns}	-0.11 ^{ns}	1.79
	<i>Qdm4A</i>	agc/cta-3-aac/caa-6	59.2	51.0-71.6	0.43**	13.50	-0.00 ^{ns}	0.00 ^{ns}	2.15
	<i>Qdm7A</i>	wPt-6931-gwm282	63.9	59.5-64.9	0.56**	14.51	0.47*	-0.47*	1.79
Fv/Fm	<i>QFv/Fm1D</i>	wPt-7953-agg/cta	14.6	5.0-19.4	-0.08**	11.2	0.07**	-0.07**	3.37
	<i>QFv/Fm3A</i>	act/cag-6-wPt-9268	0.0	0.0-13.2	-0.05**	7.45	-0.01 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.12
	<i>QFv/Fm3B</i>	aag/ctc-9-wPt-8238	141.2	134.0-142.2	0.05**	8.9	-0.02 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.21
	<i>QFv/Fm5B</i>	wPt-0103-gwm371	13.9	10.5-13.9	-0.04*	7.63	0.03 ^{ns}	-0.03 ^{ns}	0.23
	<i>QFv/Fm6B</i>	wPt-8412-agg/cat-8	62.2	48.4-67.1	0.06**	9.14	-0.02 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.21
	CMS	<i>Qcms4B</i>	wPt-0391-act/ctc-6	43.8	37.3-46.8	6.66**	8.49	-2.43 ^{ns}	0.39 ^{ns}

* و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح ۵ و ۱ درصد و ^{ns} بدون معنی‌داری. A: اثر افزایشی QTL، مقادیر مثبت نشان می‌دهد که آلل مطلوب از والد سریم ۸۲ و مقادیر منفی یعنی از والد باباکس به ارث می‌رسد، R²_a: نسبت تنوع توجیه‌شده توسط اثر افزایشی، AE₁، AE₂: به ترتیب اثر متقابل افزایشی با محیط-

های بدون تنش و تنش گرما، R²_{ae}: نسبت تنوع توجیه‌شده توسط اثر متقابل افزایشی

* and **, significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively; ns, non-significant. a: additive effect of the QTL, where a positive value indicates that the SeriM82 allele was favorable, and a negative value that the Babax allele was favorable. b: percentage of phenotypic variation explained by additive effect of the QTL. c: additive and environment interaction in E1. d: additive and environment interaction in E2. e: percentage of phenotypic variation explained by additive and environment interaction.

جدول ۵. برآورد اثر متقابل غیرآلی (AA) و اثر متقابل غیرآلی×محیط (AAE) مکان‌های ژنی شناسایی شده صفات مورد بررسی در جمعیت رگه‌های خویش‌آمیخته نوترکیب گندم

Table 5- Estimated epistasis (AA) and epistasis×environment interaction (AAE) effects of QTLs for evaluated traits in recombinant inbred lines of wheat population.

Trait	QTL _i QTL _j	Marker interval i Marker interval j	Position (CM) _i Position (CM) _j	Range i Range j	AA ^a	R ² _{aa} ^b	AAE ₁ ^c	AAE ₂ ^d	R ² _{aae} ^e
GPS	<i>Qgps1B</i>	aca/caa-3-gwm413	56.1	49.4-58.4	-0.87*	4.84	-1.16*	1.16*	3.2
	<i>Qgps3A</i>	wPt-7341-aag/ctc-2	7.4	0.0-12.3					
TGW (g)	<i>Qtgw3B</i>	wPt-4412-acc/ctc-8	2.6	0.0-30.6	-0.47*	3.09	0.00 ^{ns}	-0.00 ^{ns}	2.10
	<i>Qtgw6B</i>	agg/cac-4-aac/cac-2	79.3	77.4-83.0					
Fv/Fm	<i>QFv/Fm1D</i>	wPt-7953-agg/cta	14.6	5.0-19.4	-0.004*	1.88	0.006*	-0.006*	1.91
	<i>QFv/Fm7B</i>	aca/cag-4-acg/cta-9	15.1	3.0-15.1					

* و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح ۵ و ۱ درصد و ^{ns} بدون معنی‌داری. AA: اثر متقابل غیرآلی (افزایشی در افزایشی)، R²_{aa}: تنوع پوشش داده‌شده توسط اثر متقابل غیرآلی، AAE₁ و AAE₂: به ترتیب اثر متقابل غیرآلی با محیط‌های بدون تنش و تنش گرما، R²_{aae}: تنوع پوشش داده‌شده توسط اثر متقابل غیرآلی با محیط

* and **, significant at 0.05 and 0.01 probability level, respectively; ns, non-significant. a: additive by additive epistasis effect of the pairs QTLs. b: percentage of phenotypic variation explained by epistasis effect. c: epistasis effect and environment interaction in E1. d: epistasis effect and environment interaction in E2. e: percentage of phenotypic variation explained by epistasis and environments interaction

محیطی مختلف، شمار بسیار زیادی QTL ناپایدار برای صفات وزن هزار دانه، عملکرد دانه، روز تا سنبله دهی و روز تا رسیدگی گزارش کردند که اثر متقابل Q×E نشان دادند. در این تحقیق، اغلب QTL‌های اصلی شناسایی شده برای صفات مورد بررسی اثر متقابل معنی‌دار با محیط نشان ندادند (جدول ۴). به عبارت دیگر برای یک صفت در دو محیط مورد بررسی QTL‌های یکسانی به دست آمد؛ بنابراین می‌توان گفت این مکان‌های ژنی پایداری مناسبی داشته و مستقل از محیط هستند و در صورت تأیید نتایج همسان می‌توان از نشانگرهای پیوسته با آن‌ها در برنامه‌های بهنژادی برای ایجاد رقم‌های پر محصول و متحمل به گرمای انتهای فصل استفاده کرد.

نتیجه‌گیری کلی

تأثیر نژادگان برای همه صفات مورد بررسی معنی‌دار و تنوع فراوانی در این جمعیت (SeriM82/Babax) برای صفات مورد بررسی وجود داشت. بین عملکرد دانه و اجزای آن همبستگی پدیدگانی معنی‌داری مشاهده شد. در این بررسی در مجموع سی QTL برای صفات مورد بررسی شناسایی شد که شمار بیست و چهار عدد آن اثر متقابل QTL×محیط معنی‌داری نشان ندادند یا به عبارت دیگر پایدار بودند که از بین آن‌ها *Qtgw7D*، *Qgps1B* و *Qdm7D* به ترتیب در مجاورت نشانگرهای *acc/cat-10*

هم‌مکانی و یا نزدیکی دو QTL روی یک کروموزوم می‌تواند مؤید همبستگی معنی‌دار بین دو صفت باشد. به‌طور مثال، در کروموزوم 7D، QTL‌های وزن هزار دانه و روز تا رسیدگی ($r = -0.27^{**}$) موقعیت به نسبت یکسانی داشتند. همچنین QTL‌های بیشترین کارایی نظام نوری II و شمار دانه در سنبله ($r = 0.29^{**}$) روی کروموزوم 3A تا حدودی هم‌مکان بودند (جدول ۴). لذا همبستگی بین صفات یادشده از این طریق قابل تبیین است *McIntyre et al* (2010). چندین QTL هم‌مکان برای صفات مختلف مؤثر در عملکرد دانه در همین جمعیت شناسایی کردند. هم‌مکانی QTL‌ها می‌تواند به دلیل پیوستگی^۱ بین دو QTL یا چند اثری^۲ یک QTL باشد. پلیوتروپی، به‌طور همزمان دو یا چند صفت (اجزای فرعی صفات) را کنترل می‌کند و هنگامی یک صفت گزینش می‌شود، موجب کاهش یا افزایش صفات همبسته می‌شود.

در برنامه‌های بهنژادی گزینش به کمک نشانگر، مهم‌ترین مسئله پایداری در ظهور QTL‌های نقشه‌یابی شده است. برای ارزیابی پایداری اثر QTL‌ها، جامعه آزمایشی باید در شرایط محیطی و زمینه‌های ژنتیکی متفاوت بررسی شود؛ زیرا بعضی از QTL‌ها محیط اختصاصی هستند و در صورت نبود تکرار در محیط‌های مختلف شناسایی نخواهند شد *Lopes et al* (2013). در بررسی این جامعه در شرایط

¹. Linkage

². Pleiotropy

برنامه‌های به‌نژادی برای افزایش مقاومت گیاه در مناطق در معرض تنش گرمایی انتهایی فصل استفاده کرد. wPt-1804 و acc/cat-10 به‌عنوان مؤثرترین QTLها شناخته‌شده و بنابراین می‌توان از این QTLها و نشانگرهای پیوسته با آنها پس از انجام آزمایش‌های تکمیلی در

REFERENCES

1. Ayoub, M., Armstrong, E., Bridger, G., Fortin, M. G. & Mather, D. E. (2003). Marker-based selection in barley for a QTL region affecting alpha amylase activity of malt. *Crop Science*, 43, 556-561.
2. Azadi, A., Mardi, M., Hervan, E. M., Mohammadi, S. A., Moradi, F., Tabatabaee, M. T., Pirseyedi, S. M., Ebrahimi, M., Fayaz, F., Kazemi, M., Ashkani, S., Nakhoda, B. & Mohammadi Nejad, G. (2014). QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Molecular Biology Reporter*, 33, 102-120.
3. Azam, F., Chang, X. & Jing, R. (2015). Mapping QTL for chlorophyll fluorescence kinetics parameters at seedling stage as indicators of heat tolerance in wheat. *Euphytica*, 202, 245-258.
4. Baker, N. R. & Rosengvist, E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1607-1621.
5. Barnabas, B., Jager, K. & Feher, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environment*, 31, 11-38.
6. Bennett, D., Izanloo, A., Reynolds, M., Kuchel, H., Langridge, P. & Schnurbusch, T. (2012). Genetic dissection of grain yield and physical grain quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water limited environments. *Theoretical Applied Genetics*, 125, 255-271.
7. Jalal Kamali, M. R. & Duveiller, E. (2008). Wheat Production and Research in Iran: A Success Story. In: *International Symposium on Wheat Yield Potential: Challenges to International Wheat Breeding*. Mexico, D.F. CIMMYT.
8. Lopes, M. S., Reynolds, M. P., McIntyre, C. L., Mathews, K. L., Jalal Kamali, M. R., Mossad, M., Feltaous, Y., Tahir, I. S. A., Chatrath, R., Ogbonnaya, F. & Baum, M. (2013). QTL for yield and associated traits in the Seri/Babax population grown across several environments in Mexico, in the West Asia, North Africa, and South Asia regions. *Theoretical Applied Genetics*, 126, 971-984.
9. Mason, R. E., Mondal, S., Beecher, F. W., Pacheco, A., Jampala, B., Ibrahim, A. M. & Hays, D. B. (2010). QTL associated with heat susceptibility index in wheat (*Triticum aestivum* L.) under short-term reproductive stage heat stress. *Euphytica*, 174, 423-436.
10. McIntyre, C. L., Mathews, K. L., Rattey, A., Chapman, S. C., Drenth, J., Ghaderi, M., Reynolds, M. P. & Shorter, R. (2010). Molecular detection of genomic regions associated with grain yield evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theoretical Applied Genetics*, 120, 527-541.
11. Modarresi, M., Mohammadi, V., Zali, A. & Mardi, M. (2010). Response of wheat yield and yield related traits to high temperature. *Cereal Research Communications*, 38: 23-31.
12. Mohammadi, V., Zali, A. A. & Bihamta, M. R. (2008). Mapping QTLs for heat tolerance in wheat. **Journal of Agricultural Science and Technology**, 10, 261-267.
13. Nyquist, W. E. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 10, 235-322.
14. Olivares villegas, J. J., Reynolds, M. P. & McDonald, G. K. (2007). Drought adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Functional Plant Biology*, 34, 189-203.
15. Paliwal, R., Roder, M. S., Kumar, U., Srivastava, J. P. & Joshi, A. K. (2012). QTL mapping of terminal heat tolerance in hexaploid wheat (*T. aestivum* L.). *Theoretical Applied Genetics*, 125, 561-575.
16. Panse, V. G. (1957). Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian Journal of Genetics*, 17, 317-328.
17. Pinto, R. S., Reynolds, M. P., Mathews, K. L., McIntyre, C. L., Olivares Villegas, J. J. & Chapman, S. C. (2010). Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical Applied Genetics*, 121, 1001-1021.
18. Rahman, M. A., Chikushi, J., Yoshida, S. & Karim, A. J. M. S. (2009). Growth and yield components of wheat genotypes exposed to high temperature stress under control environment. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 34, 361-372.
19. Rane, J. & Nagarajan, S. (2004). High temperature index for field evaluation of heat tolerance in wheat cultivars. *Agricultural Systems*, 79, 243-255.
20. Reynolds, M. P., Ortiz-Monasterio, J. I. & McNab, A. (2001). *Application of Physiology in Wheat Breeding*. Mexico, D.F., CIMMYT.
21. Rizza, F., Crossatti, C., Stančan, M. & Cattivelli, L. (1994). Studies for assessing the influences of hardening on cold tolerance of barley genotypes. *Euphytica*, 75, 131-138.

22. Talukder, S. K., Babar, M. A., Vijayalakshmi, K., Poland, J., Prasad, P. V. V., Bowden, R. & Fritz, A. (2014). Mapping QTL for the traits associated with heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *MBC Genetics*, 1597, 1-13.
23. Teulat, B., Borries, C. & This, D. (2001). New QTLs identified for plant water status, water-soluble carbohydrate and osmotic adjustment in a barley population grown in a growth chamber under two water regimes. *Theoretical Applied Genetics*, 103, 161-170.
24. Vijendra Das, L. D. (2000). *Problem facing plant breeding*. CBS Publishers. 896 p.
25. Wei, L., Bai, S., Li, J., Hou, X., Wang, X., Li, H., Zhang, B., Chen, W., Liu, D., Liu, B. & Zhang, H. (2014). QTL Positioning of Thousand Wheat Grain Weight in Qaidam Basin. *Open Journal of Genetics*, 4, 239-244.
26. Yang, D. L., Jing, R. L., Chang, X. P. & Li, W. (2007). Quantitative trait loci mapping for chlorophyll fluorescence and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Integrative Plant Biology*, 49, 646-654.
27. Yang, J., Hu, C., Hu, H., Yu, R., Xia, Z., Ye, X. & Zhu, J. (2008). QTLNetwork: mapping and visualizing genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics*, 24(5), 721-723.