شناسایی برخی مکان‌های ژنی کنترل کننده تحمل به خشکی در مرحله رویشی جمعیت دابلدهاپلوئید گندم نان

فریبا احمدیان* و سعدالله هوشمند[۱]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۱/۲/۱۱ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۱/۱۱/۱۱)

چکیده

به‌منظور شناسایی جایگاه‌های ژنتیکی کنترل تحمل خشکی در مرحله رشد رویشی گندم نان، ۹۹ لاین دابلدهاپلوئید به‌همراه والدین آنها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار و دو سطح تنش و بدون تنش ارزیابی گردیدند. میانگین مربعات ژنوتیپ‌ها برای تمام صفات در دو محیط معنی‌دار بود. لاین‌های دابلدهاپلوئید با استفاده از ۳۳ نشانگر SSR و ۲۴ نشانگر TRAP چند شکل در والدین، آزمون گردیدند. تجزیه QTL برای وزن تر اندام هوایی QTLهایی در شرایط بدون تنش روی کروموزوم‌های ۱A،۱B،۲A،۵D،۱D و ۵B و در شرایط تنش روی کروموزوم‌های ۱A،۴A،۲B،۵A و ۷A شناسایی نمود که بترتیب جمعاً ۳۶/۷۹٪ و ۲۸/۰۶٪ از تنوع صفت را در این دو محیط توجیه نمودند. برای وزن خشک اندام هوایی QTLهایی در محیط بدون تنش روی کروموزوم‌های ۱B،۵D،۴A،۵A و ۷A و در محیط تنش روی کروموزوم‌های ۱A و ۷A شناسایی شد که به‌ترتیب جمعاً ۲۸/۵۷٪ و ۱۳/۶۵٪ از تنوع صفت را در دو محیط توجیه نمودند. برای میزان نسبی آب QTLهایی در محیط بدون تنش روی کروموزوم‌های ۱A،۴A و ۶B و در محیط تنش روی کروموزوم‌های ۷A،۵A و ۴A شناسایی گردید که به‌ترتیب جمعاً ۲۶/۲۳٪ و ۲۵/۸۷٪ از تنوع صفت را در دو محیط توجیه نمودند. برای ارتفاع گیاه نیز در شرایط بدون تنش QTLهایی روی کروموزوم‌های ۱A،۱B،۳A،۵A و ۷A و در شرایط تنش روی کروموزوم‌های ۲D و ۷A شناسایی شد که بترتیب جمعاً ۳۶/۳۵٪ و ۱۳/۴۹٪ از تنوع صفت را در دو محیط توجیه نمودند. این اطلاعات می‌تواند در فهم بهتر ماهیت و کنترل ژنتیکی تأثیر تنش خشکی بر گندم نان مؤثر باشد.

واژه‌های کلیدی: گندم، تحمل خشکی، QTL، دابلدهاپلوئید

۱. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد

* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ahmadian_005@yahoo.com

مقدمه

گندم یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی جهان می‌باشد که به همراه برنج و ذرت بیش از ۶۰ درصد پروتئین و کالری خوراکی انسان را تأمین می‌کند (۱۰). تنش خشکی به عنوان اصلی‌ترین تنش غیرزیستی است که حدود ۵۰ درصد از ۲۳۰ میلیون هکتار کشت سالانه گندم دنیا و به طور جدی تولید محصولات و امنیت غذایی را تحت تأثیر قرار می‌دهد (۳۲ و ۴۱). خشکی عامل اصلی کاهش عملکرد گندم در جهان می‌باشد (۲). تحمل به خشکی صفتی کمی بوده و به طور مستقیم قابل اندازه‌گیری نیست، از این رو برای بررسی تحمل به خشکی باید صفات وابسته به آن بررسی شود. رینولد و همکاران (۳۸) از موسسه بین‌المللی اصلاح گندم و ذرت (سمیت) از بعضی خصوصیاتی همچون، طویل بودن کلئوپتیل، داشتن بیوماس بالا قبل از گرده افشانی، داشتن میزان رطوبت نسبی آب برگ بالا، هدایت روزنه‌ای و درجه حرارت پایین تاج پوشش در طی تشکیل دانه، پوشش سریع سطح زمین جهت انتخاب ارقام متحمل به تنش خشکی در گندم مطرح نموده‌اند. از طرف دیگر تحمل ویا واکنش گیاه نسبت به تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی وابسته به زمان و مرحله رشد گیاه می‌باشد که با تنش مواجه می‌شود (۱۹). لذا برای هر مرحله رشد می‌بایست ویژگی‌های خاص را مد نظر قرار داد. در مرحله گیاهچه به عنوان مرحله استقرار گیاه که نقش مهمی در تحمل به خشکی داشته باشد ویژگی‌هایی همچون ماده خشک و تر اندام هوایی به عنوان ویژگی‌های مؤثر در تحمل به خشکی مطرح هستند(۱۲). در این رابطه هم‌چنین صفاتی همچون ارتفاع گیاه به‌دلیل هم‌بستگی مثبت و معنی‌دار با عملکرد بیولوژیک به طور غیر مستقیم با تحمل به خشکی ارتباط داشته باشند (۲۸).

ناحیه‌ای از ژنوم که حاوی ژن‌های مرتبط با یک صفت کمی است، مکان‌های کنترل کننده صفات کمی (QTL: Quantitative Trait Loci) نامیده می‌شود. یکی از راهبردهای بررسی ویژگی‌های صفات کمی که زمینه‌ای را برای شناسایی و انتخاب QTLها فراهم می‌سازد، استفاده از نشانگرهای مولکولی است که از سال ۱۹۸۰ آغاز شد (۳۱). دانستن محل ژن‌ها روی کروموزوم‌ها امکان تمایز بین آثار پیوستگی و پلیوتروپی را نیز فراهم ساخته و در تعیین غالبیت یک‌جهته و نسبت غالبیت در تک‌تک مکان‌های ژنی نقش مهمی دارد (۱۶). نقشه‌یابی مکان‌های ژنی صفات کمی (QTL) یکی از روش‌هایی است که در دهه‌های اخیر برای مطالعه ژنتیکی صفات کمی توسعه یافته است. در این روش با بررسی تفرق هم‌زمان صفت کمی و نشانگرهای مولکولی، تعداد ژن‌ها (عوامل مؤثر)، نوع عمل و میزان اثر هر یک برآورد شده و مکان QTLها روی ژنوم شناسایی می‌گردد. علاوه بر این در تین روش می‌توان اثر متقابل QTLها اثر QTL × محیط را بررسی نمود و نهایتاً از نتایج آن در راه گزینش به کمک نشانگر (MAS) استفاده نمود است (۳۰).

کتیولی و همکاران (۶) گزارش نمودند که نشانگرهای پیوسته با صفات مرتبط با مقاومت به خشکی می‌تواند باعث بهبود کارایی گزینش گردد. در گندم تحت تنش خشکی نقشه یابی QTLها در چندین مرحله نموی گیاه شامل مرحله جوانه‌زنی، مرحله گیاهچه‌ای، مرحله رویشی و مرحله پر شدن دانه انجام می‌شود. در هر مرحله نموی چندین صفت مورفو- فیزیولوژیکی مثل رشد ریشه‌ها، کلئوپتیل‌ها و ساقه‌ها (۲۴ و ۲۹)، پیری برگ (۴۳ و ۴۶)، مقدار آبسزیک اسید (۳۵)، مقدار کربوهیدرات محلول در آب (۳۷ ، ۴۳ و ۴۷) و ماده خشک و یا عملکرد دانه (۲۰، ۲۲، ۲۵، ۲۶، ۳۹ و ۴۹) در انواع جمعیت‌های نقشه‌یابی ثبت شده است.

کواری و همکاران (۳۶) QTLهای عملکرد گندم تحت تنش خشکی را روی کروموزوم‌های ۱A، ۱B، ۲D، ۲A، ۲B، ۳D، ۵A، ۵B، ۷A و ۷B مکان یابی کردند. هم‌چنین گل آبادی و همکاران (۱۱) گزارش نمودند که کروموزوم‌های ۶A، ۷A، ۷B، ۵A، ۱B، ۲B، ۳B و ۵B حاوی مکان‌هایی مؤثر در کنترل صفاتی از قبیل شاخص برداشت، وزن هزار دانه، تعداد سنبله در متر مربع تحت تنش خشکی هستند.

کریکوی و همکاران (۲۰) با هدف شناسایی QTL های کنترل کننده عملکرد دانه و اجزاء آن در گندم نان تحت تنش خشکی، جمعیتی شامل ۱۲۷ لاین نوترکیب را در شرایط مزرعه در دو رژیم آبیاری بررسی نمودند. ناحیه‌ای روی بازوی بلند کروموزم 4A بیشترین اثر معنی‌دار بر نمود صفات مختلف از جمله عملکرد دانه، سرعت پر شدن دانه، تعداد دانه در واحد سطح، تراکم سنبله، سرعت تولید زیست توده و شاخص حساسیت نشان داد. هائو و همکاران (۱۴) نیز گزارش نمودند که کروموزوم‌های 1B، 2B، 5A، 6B، 7A و 7B حاوی مکان‌های مؤثر در کنترل مقاومت به خشکی در مرحله جوانه‌زنی و کروموزوم‌های 1B، 3B و 7B حاوی مکان‌های مؤثر در کنترل تحمل به خشکی در مرحله گیاهچه‌ای می‌باشند. محمدی و همکاران (۳۰) با بررسی QTLهای صفات مورفولوژیک گندم QTLهایی روی کروموزوم‌های 2B، 4B و 4D برای ارتفاع بوته پیدا کردند. بر اساس گزارش حیدری (۱۵) کروموزوم‌های 4D، 4B، 2D، 6A و 7A دارای مکان‌های مؤثر در کنترل ارتفاع بوته می‌باشند. پاشپندرا و همکاران (۳۴) نیز چهار QTL روی کروموزوم‌های 2A و 2B برای ارتفاع گیاه گزارش نمودند. چهار ناحیه کروموزومی مؤثر بر ارتفاع گیاه روی کروموزوم‌های 4BL، 4DS، 5DL و 7BS توسط هوانگ و همکاران (۱۸) گزارش شده است. یک QTL روی بازوی کوتاه 1B برای وزن خشک اندام هوایی گزارش شده است (۴۰). عبدالشاهی و همکاران (۱) نیز روی کروموزوم 1B دو QTL برای وزن خشک اندام هوایی، یک QTL برای وزن تر اندام هوایی، یک QTL برای وزن خشک گیاه (ریشه+اندام هوایی) و یک QTL برای وزن تر گیاه شناسایی کردند.

با توجه به این‌که شناسایی QTLها می‌تواند در بالابردن کارایی انتخاب در برنامه‌های اصلاحی سهیم باشد، این پژوهش با هدف تعیین مکان‌های ژنی کنترل کننده و اهمیت هر یک از این مکان‌ها بر صفات مؤثر در تحمل خشکی در گندم نان در مرحله رشد رویشی انجام شد.

مواد و روش‌ها

مواد ژنتیکی و ارزیابی فنوتیپی

در این پژوهش ۹۹ لاین دابلدهاپلوئید گندم نان بهاره با منشأ کانادا که به روش تلاقی با ذرت بین دو رقم والدی p8911-G1D3 (تحت عنوان CK) و ES32 تولید شده بودند (۲۱) مورد استفاده قرار گرفت. از لحاظ واکنش به خشکی والد ES32 در مقایسه با والد دیگر نسبت به تنش متحمل‌تر می‌باشد. ارزیابی لاین‌ها با اجرای دو آزمایش جداگانه در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار برای دو سطح تنش (تنش و بدون تنش) و در بستر کف گلخانه صورت گرفت. فاصله بین ژنوتیپ‌ها ۵ سانتی‌متر و فاصله بوته‌های یک ژنوتیپ ۳ سانتی‌متر در نظر گرفته شد و از هر ژنوتیپ ۰/۵ متر طولی کشت گردید. اندازه‌گیری رطوبت با استفاده از دستگاه سامانه اتوماتیک اندازه‌گیری و ثبت رطوبت و دمای خاک مدل IDRGSMS-T2 صورت گرفت. تنش رطوبتی بعد از استقرار گیاه (سه هفته بعد از کشت زمانی که گیاه دارای سه برگ بود) اعمال شد. زمانی که رطوبت خاک در محیط تنش و بدون تنش به ترتیب به ۱۰٪ و ۲۵٪ رسید آبیاری انجام شد. عملیات یادداشت‌برداری در انتهای مرحله رویشی (booting یا مرحله Z4.9 زادوکس) انجام شد و صفات ارتفاع بوته (طول بوته از سطح زمین تا انتهای گیاه)، وزن تر و خشک اندام هوایی و میزان نسبی آب اندازگیری شدند. وزن خشک نمونه‌های برداشت شده بر حسب گرم پس از قرار دادن در آون با درجه حرارت ^{0}C ۷۰ به مدت ۴۸ ساعت محاسبه شد. میزان نسبی آب اندام هوایی با تقسیم تفاوت وزن تر و خشک اندام هوایی بر وزن خشک آن محاسبه شد، این فرمول توسط آلیدیب و همکاران (۳) ارائه شده است.

تجزیه واریانس جداگانه داده‌های حاصل با استفاده از نرم افزار SAS انجام پذیرفت. ضرایب تنوع فنوتیپی و ژنوتیپی به ترتیب به صورت نسبت انحراف معیار فنوتیپی و ژنتیکی به میانگین هر صفت محاسبه شد. با توجه به اینکه واریانس ژنتیکی بین لاین‌های دابلدهاپلوئید معادل دو برابر واریانس

افزایشی است، لذا برآورد وراثت‌پذیری صفات از نوع خصوصی می‌باشد (۱۶).

برآورد وراثت‌پذیری صفات از طریق فرمول زیر برآورد شد (۱۳):

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_g^2}{r}}$$

ارزیابی ژنوتیپی و تجزیه QTL

استخراج DNA بر اساس روش CTAB تغییر یافته با استفاده از نمونه برگی بوته‌های ۱۵ روزه والدین و ۹۹ لاین جمعیت دابلدهاپلوئید انجام گردید. از نشانگرهای ریزماهواره یا توالی‌های ساده تکراری (SSR: simple sequence repeat) و تکثیر ناحیه هدف (TRAP: target region amplification polymorphism) استفاده گردید. در این رابطه چند شکلی ۱۰۰ جفت نشانگر ریزماهواره و ۲۱ جفت نشانگر TRAP در والدین بررسی گردید. در این رابطه واکنش PCR برای نشانگرهای SSR برای نمونه‌ها، در حجم ۲۰ میکرولیتر با اجزای، DNA۲µl با غلظت ng/µl ۵۰، ۲ µl بافرX۱۰، $MgCl_2$ ۰/۵µl با غلظت mM ۵۰، آغازگرهای رفت و برگشت با غلظت ng/µl ۵ به میزان ۰/۸µl ، ۰/۴ µl dNTP's با غلظت mM۱۰، ۰/۲ µl آنزیم Taq polymerase با غلظت U/µl ۵ و µl ۱۳/۳ آب مقطر انجام شد. چرخه‌های حرارتی برای نشانگرهای SSR شامل یک چرخه واسرشت‌سازی اولیه در دمای ۹۴°C به مدت ۴ دقیقه ، ۴۰ چرخه شامل واسرشت‌سازی در ۹۴°C به مدت یک دقیقه، اتصال آغازگر در دمای ۴۹°C تا ٦۵°C (با توجه به نشانگر) به‌مدت یک دقیقه و بسط در ۷۲°C برای دو دقیقه و سپس ده دقیقه در ۷۲°C برای بسط نهایی بود.

واکنش زنجیره‌ای پلیمراز برای نشانگر TRAP بر اساس روش هیو و ویک (۱۷) در حجم ۲۰ میکرولیتر با اجزای، DNA ۲µl با غلظت ng/µl ۵۰، ۲ µl بافرX۱۰، $MgCl_2$ ۱µl با غلظت mM ۵۰، آغازگرهای ثابت با غلظت nM ۱۰ به میزان ۱۲µl، آغازگرهای اختیاری با غلظت pM ۳ به میزان ۱µl، dNTP's ۱ µl با غلظت mM۱۰، ۰/۳ µl آنزیم Taq polymerase با غلظت U ۱/۵ و ml۰/۷ آب مقطر انجام شد. سیکل زمانی مطابق روش هیو و ویک (۱۷) بصورت دمای اتصال ۹۴°C به مدت ۲ دقیقه و سپس ۵ سیکل در دمای ۹۴°C به مدت ۴۵ ثانیه، ۳۵°C به مدت ۴۵ ثانیه و ۷۲°C به مدت ۱ دقیقه در نظر گرفته شد. در ادامه ۳۵ سیکل در ۹۴°C به مدت ۴۵ ثانیه، ۵۰°C به مدت ۴۵ ثانیه و ۷۲°C به مدت ۱ دقیقه اعمال شد. هم‌چنین بسط نهایی در دمای ۷۲°C به مدت ۷ دقیقه صورت گرفت. تکثیر DNA (عمل PCR) در ترموسایکلر اپندرف مدل Master cycler Gradiant 533 انجام شد. محصولات تکثیری با استفاده از الکتروفورز در ژل اکریل آمید ٦٪ تفکیک شدند.

نشانگرهای چند شکل در والدین، در ۹۹ لاین جمعیت دابلدهاپلوئید بررسی شدند و بر مبنای شباهت باند تولیدی هر لاین با باند مربوط به یکی از والدین امتیازدهی شدند. برای بررسی انحراف تفرق هر نشانگر در جمعیت از نسبت ۱:۱ از آزمون مربع کای (χ^2) استفاده گردید و نشانگرهایی که انحراف نشان دادند، از تجزیه کنار گذاشته شدند. نقشه پیوستگی نشانگرها با استفاده از نرم افزار Mapmaker/EXP (۲۳) تهیه شد. در این رابطه از تابع هالدین برای تبدیل میزان نوترکیبی به فاصله ژنتیکی استفاده شد.

با توجه به عدم اشباع نقشه ژنتیکی نشانگرها برای تعیین QTLهای کنترل کننده صفات مرتبط با تحمل به خشکی از روش های تجزیه تک نشانگر استفاده شد. این روش با استفاده از نرم‌افزار QTL Cartographer 2.5 (۴۸) انجام گردید. از ضریب تبیین (R^2) در تعیین سهم هر مکان ژنی در توجیه واریانس فنوتیپی استفاده شد (۴).

نتایج و بحث

اطلاعات حاصل از تجزیه واریانس جداگانه محیط تنش و بدون تنش (جدول ۱) و هم‌چنین نتایج تجزیه واریانس مرکب (داده‌ها آورده نشده‌اند) نشان داد که ژنوتیپ‌ها از نظر تمام

جدول ۱. تجزیه واریانس، ضریب تغییرات، ضریب تنوع ژنتیکی و فنوتیپی و وراثت‌پذیری خصوصی صفات مورد بررسی در محیط بدون تنش و تنش در جمعیت مورد مطالعه

منابع تغییر	میانگین مربعات صفات							
	ارتفاع گیاه		وزن تر اندام هوایی		وزن خشک اندام هوایی		میزان نسبی آب	
	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش
بلوک	۱۲۰۴/۹۵**	۴۴/۰۰^{ns}	۲۱۹۷/۰۴**	۲۶۵۸/۱۹**	۲۲۳۹/۱۹**	۴۹۳/۷۶**	۰/۷۳^{ns}	۰/۶۱**
ژنوتیپ	۲۶۲/۰۶**	۳۱۰/۵۵**	۵۸۲۹/۱۳**	۹۷۱/۶۳**	۴۵۷/۶۱*	۱۲۹/۷۷**	۱/۶۴**	۰/۱۶**
خطا	۷۵/۰۰	۷۹/۰۰	۳۶۳۱/۸۷	۳۷۸/۰۷	۳۳۰/۰۳	۶۴/۰۵	۱/۰۴	۰/۰۷
CV	۹/۴۷	۱۰/۱۲	۳۲/۱۱	۲۶/۴۷	۲۹/۱۳	۱۷/۸۷	۳۷/۲	۳۲/۱۳
ضریب تنوع فنوتیپی	۱۲/۸۷	۱۴/۱۸	۷۴/۰۵	۴۵/۴۲	۵۷/۹۶	۳۷/۳۳	۵۷/۲۹	۴۲/۶۷
ضریب تنوع ژنتیکی	۸/۴۹	۹/۹۱	۲۹/۲۵	۲۶/۱۵	۱۳/۵۳	۱۸/۴۹	۲۵/۱۲	۲۷/۹۳
وراثت پذیری	۶۹/۸	۷۴/۱۵	۳۵/۶۸	۵۹/۷۹	۱۴/۷۵	۴۹/۳۷	۳۶/۵۸	۵۶/۲۵

ns: غیرمعنی‌دار * و **: به ترتیب معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

صفات اختلاف معنی‌داری در هر دو شرایط تنش و بدون تنش داشتند و اثر متقابل ژنوتیپ و تنش برای همه صفات در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. بیشترین تنوع ژنتیکی در محیط بدون تنش مربوط به وزن تر اندام هوایی (۲۹/۲۵٪) و در محیط تنش مربوط به میزان نسبی آب (۲۷/۹۳٪) بود (جدول ۱). بالاترین وراثت پذیری در هر دو محیط تنش و بدون تنش مربوط به ارتفاع بوته بود، بنابراین می‌توان از آن به عنوان معیار گزینش در برنامه‌های اصلاحی (مانند انتقال ژن) استفاده نمود. الیس و همکاران (۸)گزارش نمودند که در مجموع ژن‌های پا کوتاهی موجب کاهش بنیه گیاه می‌شوند که مناسب شرایط تنش خشکی نیست. بهتر است نواحی QTL مربوط به بنیه اولیه گیاه و ژن‌های پاکوتاهی (Rht8) که ارتفاع گیاه را کاهش می‌دهند ولی تأثیری بر بنیه اولیه گیاه ندارد گزینش شود.

وزن خشک اندام هوایی در هر دو شرایط تنش و بدون تنش کمترین وراثت پذیری و تنوع ژنتیکی را دارا بود. میزان بازدهی انتخاب برای بهبود یک صفت به تأثیر نسبی عوامل ژنتیکی و غیر ژنتیکی در بروز تفاوت‌های فنوتیپی بستگی دارد که به وسیله پارامتر وراثت‌پذیری بیان می شود (۹). بالا بودن میزان وراثت‌پذیری یک صفت موجب افزایش راندمان انتخاب خواهد شد (۹). با توجه به این‌که جمعیت مورد مطالعه دابلدهاپلوئید می‌باشد، وراثت‌پذیری از نوع خصوصی است (۱۶). وراثت پذیری کلیه صفات در محیط تنش نسبت به محیط بدون تنش افزایش یافت چون بروز ژنوتیپ‌ها در محیط یک‌نواخت‌تر می‌شود. شهبازی و همکاران (۴۲) نیز گزارش نمودند که وراثت پذیری صفات با افزایش تنش خشکی افزایش می‌یابد.

میانگین صفات والدین و مقایسه آن با بیشینه و کمینه لاین‌های دابلدهاپلوئید صفات در تیمار تنش و بدون تنش (جدول ۲) نشان داد که برخی از لاین‌ها نسبت به والدین ارزش بیشتر یا کمتری وجود دارد. این موضوع بیانگر وجود تفکیک متجاوز برای صفات در هر دو محیط می‌باشد. علاوه بر این پیوستگی نمودار توزیع فراوانی لاین‌ها در دو محیط کمی بودن توارث و به عبارتی حضور بیش از یک ژن در کنترل این صفات را نشان می‌دهد.

جدول ۲. مقادیر والدین به همراه میانگین، بیشینه و کمینه لاین‌های دابلدهاپلوئید صفات مورد بررسی در تیمار شاهد و تنش

		ارتفاع گیاه		وزن تر اندام هوایی		وزن خشک اندام هوایی		میزان نسبی آب	
		بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش	بدون تنش	تنش
والدین	ES_{32}	۹۵/۶	۹۲/۹	۱۰۷/۶۲	۸۵/۴	۲۸/۸	۵۴/۷	۳/۷۲	۰/۵۵
	CK	۸۴	۷۱	۹۶	۶۳/۵	۲۳	۴۳	۳/۹۹	۰/۴۷
میانگین جامعه دابلدهاپلوئید		۹۱/۵۱	۸۷/۹۲	۹۳/۵	۷۳/۴۳	۳۳/۷	۴۴/۷	۱/۷	۰/۶۳
کمینه لاین‌های دابلدهاپلوئید		۶۰/۰	۴۵/۰	۲۳	۴۶/۶۶	۱۴	۳۳/۳	۰/۳۵	۰/۲۸
لاین دابلدهاپلوئید		لاین ۷۸	لاین ۶۵	لاین ۴۰	لاین ۶۱	لاین ۴۱	لاین ۶۱	لاین۱	لاین ۲۰
بیشینه لاین‌های دابلدهاپلوئید		۱۱۴	۱۰۷/۳	۲۱۴	۱۳۲/۶	۷۰	۶۲/۳۳	۵/۰۷	۱/۵۵
لاین دابلدهاپلوئید		لاین ۷۲	لاین ۷	لاین ۶۶	لاین ۱۰	لاین ۶۶	لاین ۱۰	لاین ۷۱	لاین ۲
LSD 5%		۱۴/۲۵	۱۴/۳۱	۹۷/۰۳	۳۱/۳	۲۹/۲۵	۱۲/۸۸	۱/۶۴	۰/۴۳

از تعداد ۱۰۰ جفت آغازگر ریزماهواره و ۲۱ جفت نشانگر TRAP مورد بررسی در والدین، تعداد ۳۳ نشانگر SSR و ۲۴ باند از نشانگر TRAP بین والدین چند شکلی نشان دادند که برای غربال لاین‌ها استفاده گردیدند. نتایج آزمون مربع کای (χ^2) به منظور انحراف از نسبت ۱:۱ در جامعه دابلدهاپلوئید نشان داد که یک نشانگر SSR و یک نشانگر TRAP از نسبت ژنتیکی مورد انتظار انحراف نشان دادند که کنار گذاشته شدند. در این رابطه سوئناگا و همکاران (۴۴) برخی از علل بروز انحراف از نسبت مذکور را کارایی بیشتر یک رقم گندم در تشکیل جنین بعد از تلاقی با ذرت و هم‌چنین مضاعف نمودن کروموزوم‌ها بیان نموده‌اند. از آنجا که مکان‌های نشانگر با انحراف از تفرق معنی‌دار، منجر به بروز پیوستگی دروغین بین نشانگرها و هم‌چنین کاهش برآوردهای نوترکیبی می‌شود، لذا نشانگرهای مذکور کنار گذاشته شد تا از اثر آنها بر کاهش شناسایی و انحراف در برآورد اثر QTLها جلوگیری شود. نشانگرهای باقی‌مانده در این تحقیق، ۱۵ کروموزوم از مجموع ۲۱ کروموزوم منوپلوئید گندم را به‌طور نسبی پوشش دادند. طول نقشه لینکاژی به دست آمده نیز در این تحقیق، ۱۷۰۸ cM بود که روی کروموزوم 2D بیشترین تعداد نشانگرها (۸ نشانگر) و روی کروموزوم 3A کمترین تعداد نشانگر (۲ نشانگر) قرار گرفت. با توجه به معنی‌دار شدن اثر متقابل ژنوتیپ و محیط در تجزیه مرکب و در نتیجه احتمال بروز QTLهای خاص هر محیط، لذا بررسی QTLها به صورت جداگانه برای دو محیط انجام شد.

مکان‌یابی ژنی صفات به روش تک نشانگر در شرایط بدون تنش در جدول ۳ آورده شده است. برای ارتفاع بوته پنج QTL روی کروموزوم‌های 1A، 1B، 3A، 5A و 7A به ترتیب نزدیک نشانگرهای *Xgwm11*، *Xgwm274*، *Xfcp666*، *Xgwm205* و *Xfcp677* شناسایی شد که جمعاً ۳۶/۳۵٪ از تنوع صفت را توجیه نمود، در این بین QTL پیوسته با نشانگر *Xfcp677* روی کروموزوم 7A بیشترین سهم را (۱۱/۷۶٪) در کنترل این صفت نشان داد. مثبت بودن ضرایب رگرسیون (b_1) مربوط به نشانگرهای *Xgwm274* و *Xgwm11* (به ترتیب روی کروموزوم‌های 1B و 1A) بیانگر تأثیر مثبت، در مقابل سه QTL دیگر با تأثیر منفی بر صفت بودند. کامبل و همکاران (۵) دو QTL روی کروموزوم 3A برای ارتفاع گیاه گزارش کردند، هم‌چنین گزارش مک‌کارتی و همکاران (۲۷) دال بر وجود مکان‌هایی برای کنترل ارتفاع بوته روی کروموزوم‌های 4D، 4B، 2D، 5B، 7A و 7B می‌باشد. در گندم دوروم، مک کافری و همکاران (۲۵) یک مکان ژنی روی کروموزوم 1B تعیین

جدول ۳. موقعیت جایگاه‌های کنترل کننده صفات کمی (QTL) در شرایط بدون تنش در جمعیت دابلدهاپلوئید در گندم نان

صفت	کروموزوم	نشانگر	مکان نشانگر (سانتی‌مورگان)	b_0	b_1	$-2\ln(L_0/L_1)$	F(1,n-2)	R^2 (%)
ارتفاع گیاه	۱A	Xgwm11	۹۱	۸۸/۳۶	۵/۰۰	۴/۴۱	۴/۴۲	۵
	۱B	Xgwm274	۶۲	۸۶/۷۸	۷/۰۲	۸/۹۱	۹/۱۳	۱۰/۳۸
	۳A	Xfcp666	۹۴	۹۲/۸۸	−۵/۳۷	۵/۰۸	۵/۱۱	۳/۵۵
	۵A	Xgwm205	۳۲	۹۳/۵۷	−۵/۶۷	۵/۳۵	۵/۳۸	۵/۶۶
	۷A	Xfcp677	۶۱/۳	۹۴/۳۳	−۸/۰۷	۱۲/۱۴	۱۲/۶۵	۱۱/۷۶
وزن تر اندام هوایی	۱A	Xgwm99	۱۲۶	۱۰۲/۹	−۲۲/۸۳	۶/۳۲	۶/۴	۶/۳۷
	۱B	Xwmc18	۳۵	۷۸/۸۵	۲۱/۱۵	۵/۶	۵/۶۵	۵/۸۲
	۱D	Xfcp671	۱۴/۶۴	۸۹/۵۱	−۲۵/۳۴	۴/۴۹	۴/۵	۴/۱۹
	۲A	Xgwm311	۱۴۳	۸۹/۶۹	۴۱/۴	۵/۲۸	۵/۳۱	۶/۷۸
	۵D	Xgwm182	۴۹	۹۶/۷۴	−۳۰/۹۷	۷/۰۹	۷/۲	۷/۷
	۵B	Xfcp659	۱۲۰	۸۵/۶۶	۴۳/۹	۶	۶/۰۶	۵/۹۳
وزت خشک اندام هوایی	۱B	Xwmc18	۳۵	۲۴/۶۴	۸/۴۷	۷/۲	۷/۳۱	۷/۴۲
	۴A	Xfcp670	۱۲۱/۳۶	۳۳/۱۴	−۶/۸۶	۴/۵۹	۴/۶	۴/۵۶
	۵A	Xfcp652	۱۹۷/۳۳	۳۵/۴۶	−۸/۱۸	۴/۷۵	۴/۷۶	۴/۱۷
	۵D	Xgwm182	۴۹	۳۳/۳۳	−۷/۸۵	۵/۷۲	۵/۷۷	۶/۴۶
	۷A	Xgwm635	۸	۲۴/۷۷	۸/۵	۷/۲۱	۷/۳۲	۵/۹۶
میزان نسبی آب	۱A	Xfcp656	۱۰۶/۳۵	۱/۸۹	−۰/۴	۵/۲۵	۵/۲۸	۷/۲۱
	۴A	Xgwm160	۷۹	۱/۹۶	−۰/۵۴	۱۰/۱۳	۱۰/۴۴	۹/۵۱
	۶B	Xfcp650	۵۰/۸۹	۱/۸۸	−۰/۳۶	۴/۳۲	۴/۳۲	۴/۴۳
	۶B	Xfcp669	۵۹/۲۶	۱/۸۸	−۰/۳۸	۴/۸۶	۴/۸۶	۵/۰۸

b_0: شیب خط رگرسیون، b_1: ضریب رگرسیون، $-2\ln(L_0/L_1)$: آماره آزمون نسبت درستنمایی، F(1,n-2): مقدار F برای آزمون فرض صفر $b_1=0$ و R^2 توجیح تغییرات فنوتیپی

نمودند که در کنترل ارتفاع گیاه نقش داشته است.

برای وزن تر اندام هوایی شش QTL روی کرومزوم‌های ۱A، ۱B، ۱D، ۲A، ۵D و ۵B، نزدیک نشانگرهای *Xgwm99*، *Xwmc18*، *Xfcp671*، *Xgwm311*، *Xgwm182* و *Xfcp659* شناسایی شد (جدول ۳) و جمعاً ۳۶/۷۹ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را توجیه کردند. بیشترین سهم (۷/۷٪)را QTL پیوسته با نشانگر Xgwm182 روی کروموزوم ۵D داشت. در این بین منفی بودن ضرایب رگرسیون (b_1) مربوط به نشانگرهای *Xgwm99*، *Xgwm182* و *Xfcp671* (به‌ترتیب روی کروموزوم‌های ۱A، ۵D و ۱D) بیانگر تأثیر منفی آنها بر صفت است. وجود مکان‌های ژنی وزن تر اندام هوایی روی کروموزوم ۱B گزارش شده است (۱).

مکان‌های شناسایی شده برای وزن خشک اندام هوایی روی کروموزوم‌های ۱B، ۴A، ۵A، ۵D، ۷A نزدیک نشانگرهای *Xwmc18*، *Xfco670*، *Xfcp652*، *Xgwm182* و *Xgwm635* بودند که در کل ۲۸/۵۷ درصد از تنوع وزن خشک اندام هوایی را

توجیه نمودند (جدول ۳). QTL نزدیک نشانگر *Xwmc18* روی کروموزوم 1B بیشترین سهم را (۷/۴۲٪) در توجیه تنوع فنوتیپی این صفت نشان داد (جدول ۳). QTLهای شناسایی شده روی کروموزوم‌های 1B و 7A اثر مثبت و در مقابل سایر QTLها تأثیر منفی بر صفت داشتند. عبدالشاهی و همکاران (۱) و سنگوییتی و همکاران (۴۰) QTLهایی برای وزن خشک اندام هوایی روی کروموزوم 1B مکان یابی نمودند.

برای میزان نسبی آب چهار QTL با اثر منفی بر صفت شناسایی گردید، دو QTL روی کروموزوم 1A و 4A نزدیک نشانگرهای *Xfcp656* و *Xgwm160* و دو QTL روی کروموزوم 6B نزدیک نشانگرهای *Xfcp650* و *Xfcp669* شناسایی شد. چهار QTL شناسایی شده برای میزان نسبی آب در مجموع ۲۶/۲۳ درصد از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه نمودند (جدول ۳). بیشترین سهم (۹/۵۱٪) در کنترل میزان نسبی آب را مکان ژنی تعیین شده نزدیک نشانگر *Xgwm160* روی کروموزوم 4A داشت. برای صفت وزن تر اندام هوایی نیز QTLهایی در نواحی مشابه روی کروموزوم‌های 1B و 5D شناسایی شد.

مکان‌یابی QTLهای کنترل کننده صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی در جدول ۴ آورده شده است. برای صفت ارتفاع گیاه دو QTL با تأثیر منفی بر صفت روی کروموزوم‌های 2D و 7A پیدا شد. این QTLها به ترتیب۸/۶۶ و ۴/۸۳ درصد از تغییرات این صفت را توجیه کردند و نزدیک‌ترین نشانگر به QTLهای مذکور به ترتیب نشانگرهای *Xfcp675* و *Xfcp677* بود (جدول ۴). دو QTL شناسایی شده برای ارتفاع گیاه در مجموع ۱۳/۴۹٪ از تغییرات فنوتیپی این صفت را توجیه نمودند، مکان ژنی تعیین شده نزدیک نشانگر *Xfcp675* روی کروموزوم 2D بالاترین درصد پوشش تنوع فنوتیپی (۸/۶۶٪) ارتفاع بوته را در شرایط تنش نشان داد. لندجیوا و همکاران (۲۴) با بررسی یک جمعیت RIL در دو محیط تنش و بدون تنش چهار QTL با آثار افزایشی روی کروموزوم‌های 2DS و 5BL شناسایی نمودند که در کنترل ارتفاع ساقه در هر دو شرایط تنش و بدون تنش نقش داشتند.

بررسی وزن تر اندام هوایی در شرایط تنش خشکی نشان داد پنج QTL بر روی کروموزوم‌های 1A، 2B، 4A، 5A و 7A تغییرات ژنتیکی این صفت در جمعیت مورد بررسی را کنترل می‌نماید.نزدیک‌ترین نشانگر به این QTLها به ترتیب نشانگرهای *Xgwm99*، *Xfcp664*، *Xgwm160*، *Xfcp652* و *Xgwm635* بودند. این پنج QTL در کل ۲۸/۰۶ درصد از تنوع فنوتیپی وزن تر اندام هوایی را توجیه نمودند (جدول ۳). در این بین QTL پیوسته با نشانگر*Xgwm160* روی کروموزوم 4A بیشترین سهم را (۹/۲۵٪) در توجیه تنوع فنوتیپی صفت مذکور نشان داد. QTLهای شناسایی شده روی کروموزوم‌های 1A، 2B و 5A تأثیر منفی بر صفت و سایر QTLها تأثیر مثبت بر صفت داشتند. مکان‌های شناسایی شده برای وزن خشک اندام هوایی در شرایط تنش شامل دو QTL روی کروموزوم 1A و 7A به ترتیب نزدیک نشانگر *Xgwm99* و *Xfcp663* بود که به ترتیب ۶/۵۴ و ۷/۱۱ و در کل ۱۳/۶۵ درصد در توجیه تنوع فنوتیپی صفت مذکور نقش داشتند (جدول ۳). مکان ژنی روی کروموزوم 1A تأثیر منفی بر صفت و مکان ژنی روی کروموزوم 7A تأثیر مثبت بر صفت مذکور دارد. در نهایت برای صفت میزان نسبی آب سه QTL روی کروموزوم 4A، 5A و 7A شناسایی شد.نزدیک‌ترین نشانگرهابه QTLهای مذکور به ترتیب نشانگرهای *Xgwm160*، *Xfcp652* و *Xgwm635* بودند که درکل ۲۵/۸۷ درصد از تنوع فنوتیپی این صفت را توجیه نمودند (جدول ۳). QTL پیوسته با نشانگر*Xgwm160* روی کروموزوم 4A بیشترین سهم را (۱۰/۴۹٪) در توجیه تنوع فنوتیپی صفت مذکور نشان داد. تنها QTL نزدیک نشانگر *Xfcp652* روی کروموزوم 5A تأثیر منفی بر صفت داشت. برای میزان نسبی آب در جو QTLهایی روی کروموزوم‌های 2H، 6H و 7H توسط تیولیت و همکاران (۴۵) و در برنج QTLهایی روی کروموزوم‌های ۱، ۳، ۴، ۵، ۶، ۸، ۹، ۱۰ و ۱۱ توسط پرایس و همکاران (۳۳) گزارش شده است.

همان طور که مشاهده شد کروموزوم 7A و 4A در

جدول ۴. موقعیت جایگاه‌های کنترل کننده صفات کمی (QTL) در شرایط تنش خشکی در جمعیت دابلدهاپلوئید در گندم نان

صفت	کروموزوم	نشانگر	مکان نشانگر (سانتی‌مورگان)	b_0	b_1	$-2\ln(L_0/L_1)$	F(1,n-2)	R^2 (%)
ارتفاع گیاه	۲D	Xfcp675	۸۱/۷۳	۹۲/۰۴	−۷/۵۳	۹/۱۳	۹/۳۶	۸/۶۶
	۷A	Xfcp677	۶۱/۳	۹۰/۸۹	−۵/۵۴	۴/۶۹	۴/۷	۴/۸۳
وزن تر اندام هوایی	۱A	Xgwm99	۱۲۶	۷۷/۲۹	−۷/۳۲	۴/۰۷	۴/۰۷	۶/۲۷
	۲B	Xfcp664	۶۲/۵	۷۷/۱۶	−۷/۶۴	۴/۴۲	۴/۴۳	۳/۵۴
	۴A	Xgwm160	۷۹	۶۸/۳۷	۱۰/۳۶	۸/۲۲	۸/۴	۹/۲۵
	۵A	Xfcp652	۱۹۷/۳۳	۸۲/۲۵	−۱۱/۶۹	۷/۶	۷/۷۴	۶
	۷A	Xgwm635	۸	۶۹/۵۶	۷/۴	۴/۱۵	۴/۱۶	۳
وزن خشک اندام هوایی	۱A	Xgwm99	۱۲۶	۴۶/۲۵	−۲/۷۹	۴/۴۶	۴/۴۷	۶/۵۴
	۷A	Xfcp663	۰	۴۳/۸۱	۳/۷۹	۶/۴۵	۶/۵۳	۷/۱۱
میزان نسبی آب	۴A	Xgwm160	۷۹	۰/۵۵	۰/۲۱	۹/۸۵۸	۱۰/۱۴	۱۰/۴۹
	۵A	Xfcp652	۱۹۷/۳۳	۰/۸۳	−۰/۲۳	۸/۳۴	۸/۵۲	۹/۳۷
	۷A	Xgwm635	۸	۰/۵۶	۰/۱۸	۶/۸۵	۶/۹۵	۶/۰۱

b_0: شیب خط رگرسیون، b_1: ضریب رگرسیون، $-2\ln(L_0/L_1)$: آماره آزمون نسبت درستنمایی، F(1,n-2): مقدار F برای آزمون فرض صفر $b_1=0$ و R^2 توجیح تغییرات فنوتیپی

کنترل صفات تحت تنش نقش مهمی نشان داد. کریگوی و همکاران (۲۰) گزارش نمودند که کروموزوم ۴A حاوی ژن‌های مهم برای تولید محصول تحت تنش خشکی می‌باشد. این کروموزوم در کنترل بسیاری از صفات از جمله زیست توده، شاخص حساسیت به تنش، عملکرد دانه و تعداد سنبله در متر مربع مؤثر بود. در مطالعات دیگر (۷، ۱۱، ۱۴ و ۳۶) کروموزوم‌های ۱B، ۷A، ۲D و ۵A را مؤثر در کنترل صفات در شرایط تنش خشکی گزارش نمودند که با نتایج به‌دست آمده مطابقت دارد.کروموزوم ۷A در کنترل تمامی صفات در شرایط تنش نقش داشت. برخی از QTLها از جمله جایگاه کنترل ارتفاع بوته و وزن خشک اندام هوایی روی کروموزوم ۷A و وزن تر اندام هوایی روی کروموزوم ۱A و میزان نسبی آب روی کروموزوم های ۴A، هم در محیط بدون تنش و هم تحت تنش بیان شده که می‌توان از این QTLها به عنوان QTLهای پایدار برای بهبود صفات استفاده نمود. هم‌چنین برای برخی صفات مثل جایگاه کنترل‌کننده وزن تر اندام هوایی روی کروموزوم‌های ۲B، ۴A، ۵A و ۷A، مکان ژنی وزن خشک اندام هوایی روی کروموزوم ۱A، جایگاه کنترل ارتفاع گیاه روی کروموزوم‌های ۲D و جایگاه کنترل کننده میزان نسبی آب روی کروموزوم ۵A و ۷A، QTLهایی در شرایط تنش شناسایی شدند که در شرایط بدون تنش وجود نداشتند که می‌توان از این جایگاه‌ها برای بهبود تحمل به خشکی استفاده نمود.

منابع مورد استفاده

1. Abdeshahi, R. A., M. Omidi, A. R. Talei and B. Yazdi Samadi. 2010. Mapping QTLs controlling drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Iranian Journal of Agricultural Investigations* 7(2): 527-539. (In Farsi).
2. Alam Khan, M., M. Igbal, M. Jameel, W. Nazeer, S. Shakir, M. Tabish Aslam and B. Igbal. 2011. Potentials of molecular based breeding to enhance drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* l.). *African Journal of Biotechnology* 10(55):11340-11344.
3. Alidibe, T., P. Monneveux and J. Araus.1990. Breeding durum wheat for drought tolerance: Analytical, synthetical approaches and their connection. Proceedings of an International Symposium, June 4th-8th, Albena,Bulgaria, Agricultural Academy, pp:224-240.
4. Basten, C. J., Weir, Z.B. Zeng. 2001. QTL Cartographer: a Reference Manual and Tutorial for QTL Mapping. Department of Statistics North Carolina State University Raleigh. pp 55–72.
5. 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 Science* 43: 1493-1505.
6. Cattivelli, L., F. Rizza, F. W. Badeck, E. Mazzucotelli, A. M. MAstrangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelli and A. M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breading to genomics. *Field Crops Research* 105: 1-14.
7. Dashti, H., B. Yazdi-Samadi, M. Ghannadha, M. R. Naghavi and S. Quarri. 2007. QTL Analysis for drought resistance in wheat using doubled haploid lines. *International Journal of Agriculture and Biology* 1: 98-101.
8. Ellis, M. H., G. J. Rebrtzke, P. Chandler, D. Bonnet and W. Spielmeyer. 2004. The effect of different height reducing gens on the early growth of wheat.Func. *Plant Biology* 31:583-589.
9. Falconer, D. S. and T. F. C. Machay. 1996. Introduction to Guantitative Genetics. Ronald Press, New York.
10. Gill, B. S., R. Appels, A. M. Botha-Oberholster, C. R. Buell, J. L. Bennetzen, B. Chalhoub, F. Chumley, J. Dvorak, M. Iwanaga, B. Keller, W. Li, R. McCombie, Y. Ogihara, F. Quetier and T. Sasaki. 2004. A workshop report on wheat genome sequencing: international genome research on wheat consortium. *Genetics* 168: 1087-1096.
11. Golabadi, M., A. Arzani, S. A. M. Mirmohammadi Maibody, B. E. Sayed Tabatabaei and S. A. Mohammadi. 2011. Identification of microsatellite markers linked with yield components under drought stress at terminal growth stages in durum wheat. *Euphytica* 177: 207-221.
12. Gupta, N. K., S. Gupta and A. Kumar. 2001. Effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages. *Agronomy & Crop Science* 186: 55-62.
13. Hallauer, A. R., and J. B. Miranda. 1998. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State Univ. Press, Ames Iowa.
14. Hao, Z., X. Chang, X. Guo, R. Jing R. Li and J. Jia. 2003. QTL mapping for drought tolerance at stages of germination and seedling in wheat (*Triticum aestivum* L.) using a DH population. *Agricultural Sciences in china* 2(9): 943-949.
15. Heidari, B. 2008. Locating quantitative traits loci and saturation linkage map with use of AFLP markers in doubled haploid lines of wheat. PhD. Thesis, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran. (In Farsi).
16. Houshmand, S. 2003. The genetical analysis of quantitative traits (Translation). Shahrekord university. (In Farsi).
17. Hu, J. and B. A. Vick. 2003. TRAP (Target Region Amplification Polymorphism): a novel marker technique for plant genotyping. *Plant Molecular Biology Reporter* 21: 289-294.
18. 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.). *Theoretical and Applied Genetics* 113: 753-766.
19. Jajarmi, V. 2009. Effect of water stress on germination indices in seven wheat cultivar. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 49: 105-106.
20. Kirigwi, F. M., M. Van Ginkel, G. Brown-Guedira, B. S. Gill, G. M. Paulsen and A. K. Fritz. 2007. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding* 20: 401-413.
21. Knox, R. E., J.M. Clarke and R. M. Depauw. 2000. Dicamba and growth. Condition effects on double haploid production in durum wheat crossed with maize. *Plant Breeding* 119: 289-293.
22. Kordenaeej, A., A. Nasrollah-Nejad, A. Shojaeian and T. Lelley. 2008. Mapping QTLs related to yield and yield components under drought in bread wheat. *In:* Appels, R., R. Eastwood, E. Lagudah, P. Langridge, M.M. Lynne (Eds.), The 11th International wheat genetics symposium proceedings. Sydney University Press, Sydney.
23. Lander, E. S., P. Green, J. Abrahamson, A. Barlow, M. J. Daly, S. E. Lincoln, and L. Newberg. 1987. MAPMAKER: an interactive computer program for constricting primary genetic maps of experimental and natural population. *Genomics* 1: 174-181.

24.Landjeva, S., K. Neumann, U. Lohwasser and A. Borner. 2008. Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biologia Plantarum* 52(2): 259-266.
25.Maccaferri, M., M. C. Sanguineti, S. Corneti, J. L. A. Ortega, M. Ben Salem, J. Bort, E. DeAmbrogio, L. F. G. Del Moral, A. Demotis, 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.
26.Mathews, K. L., M. Malosetti, S. Chapman, L. McIntyre, M. Reynolds, R. Shorter and F. Van Eeuwijk. 2008. Multi-environment QTL mixed models for drought stress adaptation in wheat. *Theoretical and Appiled Genetics* 117: 1077-1091.
27.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 RI4452 × AC Domain. *Genome* 48: 870-883.
28.Mohammadi, A., E. Majidi, M. R. Bihamta and H. Heidari Sharifabad. 2006. Evaluation of drought stress on agro-morphological characteristics in some wheat cultivars. *Pajouhesh & Sazandegi* 73: 184-192. (In farsi).
29.Mohammadi, M., R. C. Yang and D. Spaner. 2006. QTL mapping of coleoptiles length, root length, and seed vigor index in wheat under normal and osmotic stress conditions. *Canadian Journal of Plant Science* 86:185.
30.Mohammadi, V., M. R. Ghanadha, A. A. Zali, B. Yazdi Samadi and P. Bern. 2006. Mapping QTLs morphological traits in wheat. *Iranian Journal Agriculture Sciences* 36(1): 145-157. (In Farsi).
31.Mohan, M., S. Nair, A. Bhagwat, T. G. Krishna, M. Yano, C. R. Bhatia and T. Saski. 1997. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding* 3: 87-103.
32.Pfeiffer, W. H., R. M. Trethowan, M. Vanginkel, M. I. Ortiz and S. Rajaram. 2005. Breeding for abiotic stress tolerance in wheat. PP. 401-489. *In*: Ashraf، M. and P. J. C. Harris (Eds.), Abiotic Stresses: Plant Resistance through Breeding and Molecular Approaches. The Haworth Press, Inc. NY
33.Price, A. H., J. Townsend, M. P. Jones, A. Audebert and B. Courtois. 2002. Mapping QTL associated with drought avoidance in upland rice grown in the Philippines and West Africa. *Plant Molecular Biology* 48: 683-695.
34.Pushpendra, K. G., S. B. Harindra, L. K. Pawan, K. Neeraj, K. Ajay, R. M. Reyazul, M. Amita and K. Jitendra. 2007. QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat. *Journal of Zhejiang University Science B* 8(11): 807-814.
35.Quarrie, S. A., C. Lebreton, M. Gulli, C. Calestani and N. Marmiroli. 1994. QTL analysis of ABA production in wheat and maize and associated physiological traits. *Russian Journal of Plant Physiology* 41: 565-571.
36.Quarrie, S. A., A. Steed, C. Calestani, A. Semikhodskii, C. Lebreton, C. Chinoy, N. Steele, D. Pljevljakusic, E. Waterman, J. Weyen, J. Schondelmaier, D.Z. Habash, P. Farmer, L. Saker, D.T. Clarkson, A. Abugalieva, M. Yessimbekova, Y. Turuspekov, S. Abugalieva, R. Tuberosa, M-C. sanguineti, P.A. Hollington, R. Aragues, A. Royo and D. Dodig. 2005. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese spring × SQ1 and its use to compare QTL for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Appiled Genetics* 110: 865-880.
37.Rebetzke, G. J., A. F. van Herwaarden, C. Jenkins, M. Weiss, D. Lewis, S. Ruuska, L. Tabe, N.A. Fettell and R.A. Richards. 2008. Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and association with agronomic traits in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 891-905.
38.Reynolds, M., B. S. Kovmand, R. Trethowan and W. Pfeiffer. 1999. Evaluating a conceptual Model for Drought Toleranc. Wheat program, CIMMYT. (Internet). Septeber 1999.
39.Salem, K. F. M., M. S. Roder and A. Borner. 2007. Identification and mapping quantitative trait loci for stem reserve mobilization in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communication* 35: 1367-1374.
40.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.
41.Sayar, R., H. Bchini, M. Mosbahi and H. Khemira. 2010. Response of durum wheat (*Triticum durum Desf.*) growth to salt and drought stresses. Czech J. Genetic. *Plant Breeding* 46: 54-63.
42.Shahbazi, H., M. R. Bihamta, M. Taeb and F. Darvish. 2011. Evaluation heritability of traits related to germination for drought tolerance in bread wheat. *Iranian Journal of agricultural Sciences* 12(1): 199-212. (In Farsi).
43.Snape, J. W., M. J. Foulkes, J. Simmonds, M. Leverington, L. J. Fish, Y. Wang and M. Ciavarrella. 2007. Dissecting gene × environmental effects on wheat yield via QTL and physiological analysis. *Euphytica* 154: 401-408.
44.Suenaga, K., M. Khairallah, H. M. William and D. A. Hoisington. 2005. A new intervarietal linkage map and its application for quantitative trait locus analysis of "gigas" features in bread wheat. *Genome* 48: 65-75.
45.Teulat, B., C. Borries and D. This. 2001. New QTL 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 and Applied Genetics* 103: 161-170.

46.Verma, V., M. J. Foulkes, A. J. Worland, R. Sylvester-Bradley, P. D. S. Caligari and J. W. Snape. 2004. Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought-stressed environmants. *Euphytica* 135: 255-263.

47.Yang, D. L., R. L. Jing, X. P. Change and W. Li. 2007. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*triticum aestivum* L.) stems. *Genetics* 176: 571:584.

48.Wang, S., C. J. Basten and Z. B. Zeng. 2006. Windows QTL Cartographer 2.5. Dep. of Statistics, North Carolina State Univ., Raleigh, NC. Available at http://www.statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm.

49.Zaynali Nezhad, K., W. E. Weber, M. S. Roder, S. Sharma, U. Lohwasser, R. C. Meyer, B. Saal and A. Borner. 2011. QTL analysis for thousand-grain weight under terminal drought stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 177: 559-571.