



Localization of QTLs controlling flag-leaf and peduncle related traits in durum wheat

Roghayeh Naseri ¹✉, Kianoosh Cheghamirza ^{1,2}, Reza Mohammadi ³, Leila Zarei ^{1,2} & Ali Beheshti Aleagha ⁴

¹ Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agricultural Sciences and Engineering, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran.

² Cereal Research Center, Razi University, Kermanshah, Iran.

³ Dryland Agricultural Research Institute (DARI), Sararood Campus, AREEO, Kermanshah, Iran.

⁴ Department of Soil Science, Razi University, Kermanshah, Iran.

✉ Corresponding author. E-mail: <mailto:r.naseriii@gmail.com>

ABSTRACT

Introduction: Among cereals, durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) is one of the most important protein and energy sources after bread wheat. It has a significant role in human nutrition in most countries.

Materials and methods: In this study, in order to identify and localization of QTLs controlling traits related to flag leaf and peduncle, 118 durum wheat recombinant inbred lines obtained from the cross between the local genotype of Iran-249 originated from the west of Iran and the local cultivar of Zardak from Kermanshah were evaluated in three environments under rainfall conditions using randomized complete block design along with parents in three replications. QTL analysis for each trait was performed using the inclusive composite interval mapping method to identify genomic regions that significantly affected the studied traits.

Results: Based on the analysis of variance, the effect of genotype (recombinant inbred line) was significant in terms of traits related to flag leaf and peduncle in three environments, which indicates the existence of appropriate levels of genetic diversity in the studied population for measured traits. The results of QTL analysis using the inclusive composite interval mapping method led to the identification of 33 QTL for the measured traits. The common and stable QTLs were located in at least two environments on chromosomes 1A, 1B.1, 2B.1 and 5A for peduncle length and diameter traits and on chromosomes 2A, 5A and 7A for flag leaf length, flag leaf width and flag leaf area. Identification of repeatable QTLs in the different environments can indicate the existence of stable genomic regions related to flag leaf and peduncle. On the other hand, a positive and significant correlation was observed between the traits, probably due to the linkage or pleiotropic effect of their controlling QTLs. Also, based on QTL analysis using the two-locus method, the additive main effect, as well as the interaction effect of the QTL× environment, was significant for all traits except for the middle and bottom peduncle diameter. In total, six gene loci with significant additive× additive epistasis effects were identified for the flag leaf area-related traits and top peduncle diameter.

Conclusion: Identification and localization of stable QTLs in different environments for some traits related to flag leaf and peduncle can assist in understanding better the genetic basis of these traits to be used in breeding programs, especially in MAS projects.

Keywords: Additive effects×environment, durum wheat, inclusive composite interval mapping, QTL analysis.

Article Type: Research Article

Article history: Received: 31 Dec 2022, Revised: 23 Feb 2023, Accepted: 16 Mar 2023, Published online: 28 Mar 2023

Cite this article: Naseri, R., Cheghamirza, K. Mohammadi, R., Zarei, L. & Beheshti Aleagha, A. (2023). Localization of QTLs controlling flag-leaf and peduncle related traits in durum wheat. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 2 (1), 42-63. DOI: [10.22126/cbb.2023.8638.1030](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8638.1030)



© The Author(s).

[10.22126/cbb.2023.8638.1030](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8638.1030)

Publisher: Razi University



مکان‌یابی QTL‌های کنترل‌کننده صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل در گندم دوروم

رقیه ناصری^۱✉، کیانوش چقامیرزا^۲، رضا محمدی^۳، لیلا زارعی^۱ و علی بهشتی آل‌آقا^۴

^۱ گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

^۲ مرکز تحقیقات غلات، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

^۳ موسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، معاونت سرارود، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرمانشاه، ایران.

^۴ گروه علوم و مهندسی خاک، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

✉ نویسنده مسئول: رایانامه: r.naseri@gmail.com

چکیده

مقدمه: در بین غلات گندم دوروم (*Triticum turgidum* L. var. durum) پس از گندم نان یکی از مهم‌ترین منابع پروتئین و انرژی است و در اکثر کشورهای جهان نقش عمده‌ای در تغذیه انسان دارد.

مواد و روش‌ها: در این مطالعه به منظور شناسایی و مکان‌یابی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل، ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم حاصل از تلاقی بین ژنوتیپ بومی ایران-۲۴۹ با منشاء غرب ایران و رقم بومی زردک با منشاء کرمانشاه در سه محیط تحت شرایط دیم و با استفاده از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به همراه والدین ارزیابی شدند. تجزیه QTL برای هر صفت با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر برای شناسایی مناطق ژنومی که تأثیر قابل توجهی بر صفات مورد مطالعه داشتند، انجام شد.

یافته‌ها: براساس نتایج تجزیه واریانس، اثر ژنوتیپ (رگه درون‌زاد) از نظر صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل در هر سه محیط مورد مطالعه معنی‌دار بود که نشان‌دهنده سطوح مناسبی از تنوع ژنتیکی در جمعیت مورد بررسی برای صفات مطالعه شده می‌باشد. نتایج تجزیه QTL با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر منجر به شناسایی ۳۳ عدد QTL برای صفات مورد بررسی شد. QTL‌هایی مرتبط با صفات طول و قطر پدانکل بر روی کروموزوم‌های 1A، 1B.1، 2B.1 و 5A و QTL‌های مرتبط با صفت طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم و سطح برگ پرچم بر روی کروموزوم‌های 2A، 5A و 7A به صورت مشترک و پایدار در حداقل دو محیط مکان‌یابی شدند. شناسایی QTL‌های تکرارپذیر در محیط‌های مورد مطالعه برای صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل، می‌تواند بیانگر وجود نواحی ژنومی مرتبط و پایدار با این صفات باشد. از طرفی، همبستگی مثبت و معنی‌دار بین صفات مشاهده شد که احتمالاً به علت پیوستگی یا اثر پلیوتروپیک QTL‌های کنترل‌کننده آنها باشد. بر اساس نتایج تجزیه QTL به روش دو لوکوسی اثر اصلی افزایشی و همچنین اثر متقابل QTL × محیط برای همه صفات اندازه‌گیری شده بجز صفات قطر میانه و پایین پدانکل معنی‌دار بود. در مجموع شش مکان ژنی با اثرات ایستتازی معنی‌دار افزایشی × افزایشی، برای صفات سطح برگ پرچم و قطر بالای پدانکل شناسایی شدند.

نتیجه‌گیری: شناسایی و مکان‌یابی QTL‌های پایدار و تکرارپذیر در محیط‌های مختلف برای برخی از صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل می‌تواند به درک بهتر پتانسیل و اساس ژنتیکی این صفات جهت استفاده در برنامه‌های به‌نژادی گندم دوروم به‌ویژه در پروژه‌های انتخاب به کمک نشانگر کمک نماید.

واژه‌های کلیدی: اثرات افزایشی × محیط، مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر، تجزیه QTL، گندم دوروم

نوع مقاله: مقاله پژوهشی

نوع مقاله: دریافت: ۱۴۰۱/۱۰/۱۰ اصلاح: ۱۴۰۱/۱۲/۰۴ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۲۵، انتشار آنلاین: ۱۴۰۲/۰۱/۰۸

استناد: ناصری، ر.، چقامیرزا، ک.، محمدی، ر.، زارعی، ل. و بهشتی آل‌آقا، ع. (۱۴۰۲). مکان‌یابی QTL‌های کنترل‌کننده صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل در گندم

دوروم. بیوتکنولوژی و بیوشیمی غلات. ۲ (۱)، ۴۲-۶۳. DOI: [10.22126/cbb.2023.8638.1030](https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8638.1030)



مقدمه

برای فتوسنتز در گندم است. مواد آلی و انرژی فتوسنتز را می‌تواند در اندامک‌های فتوسنتزی خود ذخیره و به سایر قسمت‌های گیاه گندم منتقل کند. در بین کل برگ‌های گیاه، برگ تاج پوشش شامل سه برگ بالایی به‌ویژه برگ پرچم برای کل چرخه زندگی گندم مهم هستند و بیش از ۸۰ درصد مواد مغذی اولیه را پس از فتوسنتز در دانه گندم انباشته می‌کند. گزارش شده است که راندمان فتوسنتز برگ گندم نه تنها تحت تأثیر صفات مورفولوژیکی برگ مانند طول، عرض و سطح برگ است، بلکه تحت تأثیر محتوای کلروفیل نیز قرار دارد. بنابراین، مورفولوژی و محتوای کلروفیل برگ از عوامل اصلی تأثیرگذار بر تبدیل نور خورشید به قند در گیاه هستند. افزایش کارایی فتوسنتز یک رویکرد مهم برای بهبود عملکرد دانه به‌شمار می‌رود (Colasuonno *et al.*, 2021). تجمع ماده خشک در اندام هوایی گندم بیشتر از فتوسنتز حاصل می‌شود و برگ پرچم ۴۵ تا ۵۸ درصد از کل محصولات فتوسنتز همه برگ‌ها را تشکیل می‌دهد. همچنین، برگ پرچم یکی از منابع اصلی کربوهیدرات دانه گندم است. با این حال، ویژگی‌های مورفولوژیکی برگ پرچم، مانند طول، عرض و سطح به‌طور مستقیم بر کارایی فتوسنتز آنها تأثیر می‌گذارد. بنابراین صفات برگ به‌ویژه برگ پرچم می‌تواند یکی از اهداف کلیدی در به‌نژادی گندم باشد. طول پدانکل نیز یک صفت مورفولوژیکی مهم برای تعیین ساختار گیاه، مقاومت در برابر خوابیدگی، انتقال مواد فتوسنتزی و مؤثر در افزایش عملکرد

گندم دوروم (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) یک گونه آلوترپلوئید (ژنوم AABB، $2n = 4x = 28$) و یکی از محصولات غذایی اصلی است که عمدتاً در مناطق مدیترانه‌ای، جنوب اروپا و شمال آفریقا کشت می‌شود (IGC, 2020). نوع گیاه، نوع برگ و نوع سنبله از عوامل مهم و مؤثر بر عملکرد محصول هستند (Li *et al.*, 2009). برآوردهای سازمان ملل متحد و فائو نشان می‌دهد که تا سال ۲۰۵۰، تقاضای جهانی برای محصولات کشاورزی ۵۰ درصد افزایش خواهد یافت. پاسخگویی به این تقاضا هم به توسعه سنتی ارقام اصلاح شده همراه با بهترین شیوه‌های مدیریتی مدرن و هم از طریق روش‌های ژنتیکی پیشرفته که تحول آفرین هستند نیاز دارد. دستیابی به این هدف در زمین‌های زراعی موجود مستلزم افزایش قابل‌توجهی در بهبود ژنتیکی عملکرد غلات برای محصولاتی مانند گندم و افزایش نرخ فعلی بهره‌وری (حدود یک درصد در هر سال) به میزان ۳۰-۴۰ درصد است. بنابراین مطالعه مورفولوژی گیاه و فتوسنتز برگ می‌تواند یکی از اهداف مهم به‌نژادی برای افزایش عملکرد گندم دوروم به‌شمار می‌رود (Cassman and Grassini, 2003).

گیاهان از طریق فتوسنتز از انرژی نور خورشید برای تبدیل آب و دی‌اکسیدکربن به ماده آلی/کربوهیدرات استفاده می‌کنند. مطالعات قبلی نشان داده که ۹۵ درصد عملکرد غلات از فتوسنتز به دست می‌آید. برگ اصلی‌ترین اندام گیاهی

کرو موزوم 1B، 2B، 3A، 3D، 4B، 5A، 6B، 7B و 7D در گندم شناسایی کردند. نتایج مطالعات بسیاری نشان داد که می‌توان از طریق انتخاب صفات مورفولوژیکی برای افزایش پتانسیل عملکرد دانه، پیشرفت مؤثری داشت (Nigro *et al.*, 2020). در یک مطالعه، نقشه توافقی و متراکم ایجاد شده بر اساس SNP و سایر نشانگرها، امکان مکان‌یابی موقعیت QTLها را با دقت بیشتری برای صفات مختلف فراهم نمود و به‌عنوان یک نقشه چارچوبی برای تکمیل تجزیه و تحلیل پیوستگی و ارتباط گسترده ژنوم مفید بود (Maccaferri *et al.*, 2015). نقشه یابی پیوستگی با استفاده از جمعیت دو والدی روی کردی مؤثر برای تشخیص QTLهای صفات مختلف است. بنابراین هدف مطالعه حاضر شناسایی و مکان‌یابی QTLهای مرتبط با صفات برگ پرچم و پدانکل در رگه‌های درون‌زاد نوترکیب (RILs³) گندم دوروم و تعیین نحوه عملکرد یا کنترل ژنتیکی ژن‌های مرتبط با این صفات بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی

در مطالعه حاضر جمعیت F_{۸-۹} متشکل از ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم حاصل از تلاقی بین ژنوتیپ بومی ایران-۲۴۹ با منشاء غرب ایران و رقم بومی زردک با منشاء کرمانشاه، مورد ارزیابی قرار گرفت.

است. همچنین، به‌عنوان شاخص مفیدی برای تحمل خشکی در گندم در نظر گرفته می‌شود (Wang *et al.*, 2023).

روش‌های جدید بیوتکنولوژی می‌توانند به تسریع به‌بود عملکرد گندم از طریق انتخاب به کمک نشانگر (MAS¹) بر اساس نقشه‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی (QTL²) و ژن‌های خاص کمک نمایند. تجزیه QTL اجزای عملکرد و صفات مورفولوژیکی و همچنین عملکرد کلی امکان تشخیص اثرات ژنتیکی مستقیم و غیرمستقیم بر صفات مرتبط با عملکرد را فراهم می‌کند (Colasuonno *et al.*, 2021). جیا و همکاران (Jia *et al.*, 2013) سه QTL اصلی کنترل‌کننده پهنای برگ پرچم را در کروموزوم‌های 1B، 3A و 4A با سهم ۳/۸۴-۲۳/۸۶ در صد از واریانس فنوتیپی را شناسایی کردند. در مطالعه‌ای بر روی جمعیت RIL گندم دوروم QTLهایی برای صفت طول پدانکل بر روی کروموزوم‌های 2A، 2B، 3B، 4B، 5A و 7A مکان‌یابی شدند (Roncallo *et al.*, 2018). در مطالعه‌ای دیگر بر روی نقشه پیوستگی گندم دوروم شامل ۹۲۶۷ نشانگر DArT، QTLهای مرتبط با عملکرد، طول پدانکل و صفات مربوط به برگ پرچم با میزان LOD بالاتر شناسایی شدند، به‌گونه‌ای که مهم‌ترین آن‌ها بر روی گروه‌های پیوستگی 1B.1، 1B.2 و 2A قرار داشتند (Giunta *et al.*, 2018). لیو و همکاران (Liu *et al.*, 2018) ۲۳ مورد QTL برای طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم و سطح برگ پرچم روی

¹ Marker-Aided or assisted SLECTION

² Quantitative Trait Loci

³ Recombinant Inbred Lines

آزمایشات مزرعه‌ای

ارزیابی طول پدانکل (PdL^8) انتخاب شدند. صفت طول پدانکل از پایه سنبله تا اولین گره بالایی ساقه بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد. صفت قطر پدانکل با اندازه‌گیری سه منطقه قطر بالای پدانکل (PTD^9)، قطر میانه پدانکل (PMD^{10}) و قطر پایین پدانکل (PBD^{11}) به وسیله کولیس دیجیتال و بر حسب میلی‌متر اندازه‌گیری شد.

ارزیابی‌های فنوتیپی جمعیت RILs به همراه دو والد طی دو فصل زراعی متوالی ۱۳۹۲-۱۳۹۳ (Aci14) و ۱۳۹۴-۱۳۹۳ (Aci15) در مزرعه آزمایشی مرکز تحقیقات ژنومیک و بیوانفورماتیک CREA، آچیراله^۴، ایتالیا و در فصل زراعی ۱۳۹۹-۱۴۰۰ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه رازی، کرمانشاه (Ker21)، ایران تحت شرایط دیم بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. واحدهای آزمایشی شامل دو خط کاشت به طول یک متر و فاصله هر خط کشت ۲۵ سانتی‌متر بود. آزمایش‌ها با پیروی از شیوه‌های استاندارد زراعی انجام و علف‌های هرز به روش شیمیایی کنترل شدند. موقعیت جغرافیایی و شرایط آب و هوایی در محیط‌های مورد آزمایش در جدول ۱ آمده است. در مرحله پر شدن دانه، پنجه اصلی پنج گیاه انتخاب شده به‌طور تصادفی برای ارزیابی صفات مربوط به برگ پرچم و پدانکل استفاده شد. صفات طول برگ پرچم (FLL^5) از یقه برگ تا نوک برگ بر اساس سانتی‌متر اندازه‌گیری شد و عرض برگ پرچم (FLW^6) با اندازه‌گیری پهن‌ترین قسمت برگ بر حسب سانتی‌متر به دست آمد. سطح برگ پرچم (FLA^7) به‌صورت $FLA = FLL \times FLW \times 0.83$ بر حسب سانتی‌متر مربع محاسبه شد (Fan et al., 2015). در مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی نیز پنج گیاه یکنواخت میانه در هر کرت برای

⁸ Peduncle Length

⁹ Peduncle Top Diameter

¹⁰ Peduncle Middle Diameter

¹¹ Peduncle Bottom Diameter

⁴ Acireale

⁵ Flag Leaf Length

⁶ Flag Leaf Width

⁷ Flag Leaf Area

جدول ۱- مختصات جغرافیایی و شرایط آب و هوایی محیط‌های مورد آزمایش.

Table 1- Geographical coordinates and weather conditions in the experimental environments.

میانگین بارندگی Mean rainfall	دما Temperature			تراکم کشت Sowing density	تاریخ کشت Sowing date	مختصات جغرافیایی Geographical coordinates	محیط Environment
	میانگین حداکثر دما Mean of max temperature	میانگین حداقل دما Mean of min temperature	میانگین دما Mean of average temperature				
327 mm	19.7° C	6.1° C	12.9 °C	370/m ²	December 17 th	37.52, 14.57	Aci 14
335 mm	20° C	6.2° C	9 °C	370/m ²	December 22 th	37.52, 14.57	Aci 15
306 mm	42.6° C	8.3° C	17° C	350/m ²	October 30 th	47.7', 34.19'	Ker 21

تجزیه QTL: نقشه یابی QTL با استفاده از نرم افزار QGENE از جگام شد (Joehanes and Nelson, 2008). تجزیه QTL برای هر صفت با استفاده از روش مکان یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر (ICM¹²) (Sen and Churchill, 2001)، انت‌خاب اتوماتیک سه کوفاکتور و به دز بال آن بررسی محل کوفاکتور ها به صورت دستی برای شنا سایی مناطق ژنومی که تأثیر قابل توجهی بر صفات داشتند، از جگام شد و موقعیت و تأثیر QTL های با میزان $LOD \geq 2/5$ ثبت گردید. از نرم افزار QTL Network Ver 2.1 برای شناسایی QTL های با اثر اپیستاتیک، افزایشی و اثر متقابل QTL و محیط استفاده شد. هر QTL طبق روش داروایی و سولر (Darvasi and Soller, 1997) تعیین شد و QTL ها بر اساس قانون "trait.gb+ chromosome. locus number" نام گذاری شدند.

نتایج

میانگین صفات اندازه‌گیری شده در والدین و ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب در سه محیط (آچیراله ۱۳۹۳، آچیراله

تجزیه و تحلیل داده‌های فنوتیپی: از نرم‌افزار SAS (SAS Institute, 2008) جهت انجام تجزیه واریانس و مقایسه میانگین داده‌های بدست آمده استفاده شد. بررسی نرمال بودن توزیع داده‌ها با استفاده از آزمون کولموگرو-اسمیرنوف، آزمون t برای مقایسه دو والد و تجزیه همبستگی صفات با استفاده از نرم‌افزار SPSS انجام گرفت. ارزیابی اثر ژنوتیپ (G)، محیط (E) و برهمکنش ژنوتیپ × محیط (G×E) و برآورد وراثت پذیری (H) بر اساس روش نیکوئست (Nyquist, 1991) انجام شد.

تجزیه و تحلیل مولکولی: در این تحقیق نقشه ژنتیکی ایجاد شده توسط دزیدریو و همکاران (Desiderio et al., 2019) با استفاده از ۶۵۳۹ جایگاه چندشکلی (شامل ۸۷ نشانگر SSR و ۶۴۵۲ نشانگر SNP) که پس از حذف جایگاه‌های غیرپیوسته دارای ۶۱۹۵ نشانگر در ۱۸ گروه پیوستگی متعلق به ۱۴ کروموزوم گندم دوروم بود، مورد استفاده قرار گرفت.

¹² Inclusive Composite Interval Mapping

متفاوت بودند تا اثر محیط و اثر احتمالی $G \times E$ بر روی صفات مورد نظر را آشکار نمایند. به‌طور کلی این تفاوت‌ها برای صفات مختلف در محیط‌های متفاوت در اغلب مطالعات گزارش شده است (Graziani *et al.*, 2014). برآورد وراثت پذیری از ۲/۹۲ درصد برای صفت عرض برگ پرچم تا ۲۵ درصد برای طول برگ پرچم متغیر بود. مطابق با نتایج حاصل، میزان وراثت‌پذیری پایین برای صفات در مکان‌ها و سال‌های مختلف در مطالعه دیگری (Me´rida-Garci´a *et al.*, 2019) نیز گزارش شده است که می‌توان علت آن را تغییرات ناشی از تفاوت در شرایط محیطی در مکان‌ها و سال‌های مختلف دانست (Maccaferri *et al.*, 2008).

۱۳۹۴ و کرمانشاه ۱۴۰۰) در جدول ۲ آمده است. از نظر صفات طول برگ پرچم و طول پدانکل بین والدین تفاوت معنی‌دار وجود داشت. نتایج حاکی از وجود تفکیک متجاوز متوسط تا زیاد در جمعیت مورد مطالعه بود، زیرا رگه‌ها میانگین متفاوتی را نسبت به دامنه والدین نشان دادند. تجزیه داده‌های فنوتیپی تنوع قابل‌توجهی را برای اثر رگه در همه صفات نشان داد، بنابراین امکان انجام تجزیه و تحلیل QTL بر روی داده‌های حاصل از هر سه محیط مورد مطالعه فراهم بود. با تجزیه مرکب داده‌های سه محیط، همه اثرات ($G \times E$ و E, G) برای کلیه صفات معنی‌دار بود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). مکان‌های آزمایشی به اندازه کافی

جدول ۲- داده‌های فنوتیپی و پارامترهای ژنتیکی صفات اندازه‌گیری شده برای والدین و ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم در سه محیط مورد مطالعه.

Table 2- Phenotypic data and genetic parameters of traits measured for parents and 118 durum wheat RILs in three environments.

وراثت پذیری H (%)	میانگین مربعات ژنوتیپ × محیط MSGE	میانگین مربعات ژنوتیپی MSG	ضریب تغییرات (%) CV	حداکثر RIL max	حداقل RIL min	میانگین RIL mean	تفاوت والدین Dif Parents	زردک Zardak	ایران-۲۴۹ Iran-249	صفات Traits
25.0	16.51**	21.7**	9.47	25.01	17.76	21.44	*	20.09	26.31	طول برگ پرچم FLL (cm)
2.92	10.53**	11.8**	18.73	1.50	0.81	1.18	ns	1.39	1.83	عرض برگ پرچم FLW (cm)
22.47	50.23**	67.35**	23.19	29.24	11.28	18.61	ns	21.65	22.18	سطح برگ پرچم FLA (cm ²)
16.28	32.62**	58**	8.60	51.42	34.94	43.35	**	52.43	36.35	طول پدانکل PdL (cm)
22.22	0.04**	0.06**	9.09	2.04	1.42	1.76	ns	1.59	1.71	قطر بالای پدانکل PTD (mm)
24.24	0.07**	0.12**	8.05	3.06	2.15	2.63	ns	2.36	2.35	قطر میانه پدانکل PMD (mm)
21.42	0.09**	0.15**	7.54	4.03	2.89	3.48	ns	3.21	3.51	قطر پایین پدانکل PBD (mm)

FLL: طول برگ پرچم، FLW: عرض برگ پرچم، FLA: سطح برگ پرچم، PdL: طول پدانکل، PTD: قطر بالای پدانکل، PMD: قطر میانه پدانکل و PBD: قطر پایین پدانکل.

* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

*, ** Significant at the 0.05 and 0.01 level of probability, respectively

FLL: flag leaf length, FLW: flag leaf width, FLA: flag leaf area, PdL: peduncle length, PTD: peduncle top diameter, PMD: peduncle middle diameter and PBD: peduncle bottom diameter.

بین صفات مرتبط با برگ پرچم و پدانکل در مطالعات دیگر
 نیز گزارش شده است (Huang *et al.*, 2018; Roncallo
et al., 2018).

ضرایب همبستگی پیرسون بین صفات مورد بررسی بر اساس
 داده‌های سه محیط (جدول ۳) محاسبه شدند. بین همه
 صفات بجز صفت طول پدانکل با صفت قطر بالای پدانکل،
 همبستگی مثبت و معنی‌دار مشاهده شد. وجود همبستگی

جدول ۳- همبستگی پیرسون بین صفات اندازه‌گیری شده در ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب دوروم با استفاده از داده‌های سه محیط.

Table 3- Pearson correlation between traits measured in 118 durum wheat RILs using data obtained from three environments.

صفت	طول برگ پرچم FLL	عرض برگ پرچم FLW	سطح برگ پرچم FLA	طول پدانکل PdL	قطر بالای پدانکل PTD	قطر میانه پدانکل PMD	قطر پایین پدانکل PBD
طول برگ پرچم FLL	1						
عرض برگ پرچم FLW	0.62**	1					
سطح برگ پرچم FLA	0.84**	0.91**	1				
طول پدانکل PdL	0.35**	0.18*	0.29**	1			
قطر بالای پدانکل PTD	0.35**	0.41**	0.42**	0.13	1		
قطر میانه پدانکل PMD	0.27**	0.34**	0.34**	0.58**	0.63**	1	
قطر پایین پدانکل PBD	0.38**	0.53**	0.52**	0.26**	0.79**	0.71**	1

FLL: طول برگ پرچم، FLW: عرض برگ پرچم، FLA: سطح برگ پرچم، PdL: طول پدانکل، PTD: قطر بالای پدانکل، PMD: قطر میانه پدانکل و PBD: قطر پایین پدانکل.
 * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

*, ** Significant at the 0.05 and 0.01 level of probability, respectively

FLL: flag leaf length, FLW: flag leaf width, FLA: flag leaf area, PdL: peduncle length, PTD: peduncle top diameter, PMD: peduncle middle diameter and PBD: peduncle bottom diameter.

تجزیه QTL صفات مورد مطالعه

QTL بر روی کروموزوم‌های مختلف گندم دوروم شناسایی

شدند (جدول ۴).

صفات مرتبط با برگ پرچم

برگ پرچم به‌عنوان یک عامل مهم و مؤثر برای فتوسنتز و

عملکرد دانه گندم محسوب می‌شود. بنابراین شناسایی

تجزیه QTL برای صفات مربوط به برگ پرچم و صفات

مربوط به پدانکل با استفاده از داده‌های فنوتیپی هر سه

محیط (آچیراله ۱۳۹۳ (Aci14)، آچیراله ۱۳۹۴ (Aci15) و

کرمانشاه ۱۴۰۰ (Ker21)) انجام شد. به طور کلی، ۳۳ عدد

به‌عنوان QTL‌های پایدار و تأثیرگذار بر صفت طول برگ پرچم معرفی نمود.

فرخزاده و همکاران (Farokhzadeh *et al.*, 2019) در مطالعه‌ای بر روی جمعیت RIL گندم نان، وجود یک QTL اصلی برای صفت طول برگ پرچم را بر روی کروموزوم 3B با توجیه ۱۲/۳ درصد از واریانس فنوتیپی گزارش کردند که با مطالعه حاضر مطابقت نداشت. هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) در مطالعه‌ای از ۱۳۶۶ نشانگر SNP که کل ژنوم گندم دوروم را پوشش می‌دادند برای تعیین ژنوتیپ ۱۵۰ رقم جمع‌آوری شده از ۴۶ کشور و منطقه در جهان استفاده نمودند. در مطالعه آنها برای صفت طول برگ برگ پرچم QTL‌هایی بر روی کروموزوم‌های 1B، 2A، 4A، 7A و 7B شناسایی شد که وجود QTL بر روی کروموزوم‌های 2A، 4A و 7A برای طول برگ پرچم با مطالعه حاضر مطابقت داشت.

نشانگرهای مولکولی مرتبط با آن می‌تواند در اصلاح ارقام پرمحصول مفید و موثر باشد (Huang *et al.*, 2018). در این تحقیق در مجموع هفت QTL برای صفت طول برگ پرچم شناسایی شد که ۱۱/۲-۲۴/۵ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کردند. دو QTL در محیط Aci14 بر روی کروموزوم‌های 2A و 4A با ۱۲/۶ و ۱۱/۲ درصد واریانس فنوتیپی مکان‌یابی شدند. در محیط Aci15 سه QTL بر روی کروموزوم‌های 1A، 2A و 7A مکان‌یابی شد که به ترتیب ۱۴/۲، ۲۴/۵ و ۱۱/۵ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه نمودند. در محیط Ker21 دو QTL بر روی کروموزوم 2A و 4A به ترتیب با توجیه ۱۷/۷ و ۱۴/۵ درصد از واریانس فنوتیپی شناسایی شدند. والد دارای آلل مؤثر برای طول برگ پرچم بجز جایگاه مربوط به 7A، رقم زردک بود. با توجه به نتایج بدست آمده می‌توان QTL موجود بر روی کروموزوم 2A را برای سه محیط و QTL‌های موجود بر روی کروموزوم 4A را در محیط‌های Aci14 و Ker21

جدول ۴- مشخصات QTL های شناسایی شده برای صفات اندازه گیری شده در جمعیت ایران-۲۴۹ × زردک.

Table 4- Characteristics of the QTLs identified for traits measured in Iran-249 × Zardak population.

نشانه‌های مجاور Flanking marker	اثر افزایشی Additive effect	درصد واریانس R ² (%)	LOD	موقعیت* Position (cM)	کروموزوم Chromosome	گروه پیوستگی Linkage group	محیط Environment	نام QTL QTL name	صفت Trait
IWB67072-IWB46717	0.58	14.02	3.92	116	1A	1	Aci 15	QFLL.gb-1A	FLL
IWB2506-IWB70024	0.676	17.7	4.98	104	2A	4	Ker 21	QFLL.gb-2A	FLL
IWB39836-IWB43208	0.83	24.5	7.19	146	2A	4	Aci 15	QFLL.gb-2A	FLL
IWB10941-IWB72016	0.67	12.6	3.45	150	2A	4	Aci 14	QFLL.gb-2A	FLL
IWB68425-IWB12388	0.731	11.2	3.04	38	4A	9	Aci 14	QFLL.gb-4A	FLL
IWB47072-IWB34669	0.77	14.5	4.00	52	4A	9	Ker 21	QFLL.gb-4A	FLL
IWB46770-IWB73368	-0.54	11.5	3.12	76	7A	17	Aci 15	QFLL.gb-7A	FLL
IWB2667-IWB33179	-0.03	12.9	3.55	120	1B.1	2	Aci 14	QFLW.gb-1B.1	FLW
IWB75001-IWB78186	0.05	14	3.85	104	2A	4	Ker 21	QFLW.gb-2A	FLW
IWB38036-IWB39922	-0.14	12.7	3.49	18	3A	7	Aci 15	QFLW.gb-3A	FLW
IWB9767-IWB26864	0.08	11.2	3.04	100	5A	11	Aci 15	QFLW.gb-5A	FLW
IWB68084-IWB43208	1.90	15.7	4.39	146	2A	4	Aci 15	QFLA.gb-2A	FLA
IWB60771-IWB41105	1.17	11.7	3.17	32	3B	8	Aci 14	QFLA.gb-3B	FLA
IWB75269-IWB52493	1.269	15.3	4.26	88	5A	11	Aci 14	QFLA.gb-5A	FLA
IWB46770-IWB73368	-1.677	11.8	3.21	76	7A	17	Aci 15	QFLA.gb-7A	FLA
IWB20404-IWB58119	1.18	22.3	6.45	124	1A	1	Aci 14	QPdL.gb-1A	PdL
IWB77820-IWB58119	1.91	18.4	5.21	124	1A	1	Aci 15	QPdL.gb-1A	PdL
IWB6783-IWB8121	1.04	12.7	3.47	126	1A	1	Ker 21	QPdL.gb-1A	PdL
IWB10080-IWB12387	1.23	16.3	4.55	28	1B.1	2	Ker 21	QPdL.gb-1B.1	PdL
IWB60912-IWB46397	1.187	17.5	4.93	78	1B.1	2	Aci 14	QPdL.gb-1B.1	PdL
IWB57438-IWB65469	1.16	14	3.88	23.4	2B.1	5	Ker 21	QPdL.gb-2B.1	PdL
IWB70311-IWB50381	1.53	31.7	9.75	198	5A	11	Aci 14	QPdL.gb-5A	PdL
IWB72888-IWB50366	1.14	16.6	4.63	198	5A	11	Ker 21	QPdL.gb-5A	PdL
IWB4809-IWB11124	0.86	12.8	3.52	68	7A	17	Aci 14	QPdL.gb-7A	PdL
IWB72053-IWB35039	0.06	11.9	3.23	106	1A	1	Aci 15	QPdL.gb-1A	PTD
IWB72053-IWB35039	0.08	11.6	3.17	106	1A	1	Aci 15	QPdL.gb-1A	PMD
IWB9155-IWB71347	-0.07	13.5	3.70	126	1B.1	2	Aci 15	QPdL.gb-1B.1	PMD
IWB38036-IWB39922	-0.08	16.3	4.55	28	3A	7	Aci 15	QPdL.gb-3A	PMD
IWB72679-IWB21249	-0.06	11.4	3.10	58	6B.1	15	Aci 14	QPdL.gb-6B.1	PMD
IWB60912-IWB46397	-0.06	10.2	2.77	70	1B.1	2	Aci 15	QPdL.gb-1B.1	PBD
IWB74443-IWB32166	0.06	8.2	2.20	45.4	2B.1	5	Aci 14	QPdL.gb-2B.1	PBD
IWB33391-IWB20326	0.07	13.5	3.73	72	5B	12	Ker 21	QPdL.gb-5B	PBD
IWB73803-IWB74002	-0.06	10.9	2.95	134	6A.2	14	Aci 15	QPdL.gb-6A.2	PBD

FLL: طول برگ پرچم، FLW: عرض برگ پرچم، FLA: سطح برگ پرچم، PdL: طول پدانکل، PTD: قطر بالای پدانکل، PMD: قطر میانه پدانکل، PBD: قطر پایین پدانکل.
*: موقعیت QTL از مبدأ در نظر گرفته شده است.

*: QTL position is considered from origin.

FLL: flag leaf length, FLW: flag leaf width, FLA: flag leaf area, PdL: peduncle length, PTD: peduncle top diameter, PMD: peduncle middle diameter and PBD: peduncle bottom diameter.

هیچ‌گونه QTL برای صفت سطح برگ پرچم شناسایی نشد. زارعی (Zarei, 2011) در مطالعه بر روی جمعیت رگه‌های درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم، وجود QTL‌هایی برای صفت سطح برگ پرچم بر روی کروموزوم‌های 2A و 7A را با استفاده از نقشه پیوستگی حاصل از نشانگر SSR گزارش نمود که با نتایج بدست آمده از این مطالعه مطابقت داشت. در مطالعه‌ای وجود دو QTL برای صفت سطح برگ پرچم بر روی کروموزوم 3B و 5A در جمعیت RILs گندم نان گزارش شد (Farokhzadeh *et al.*, 2019). QTL‌های شناسایی شده برای سطح برگ پرچم در مطالعه حاضر بر روی کروموزوم‌های 2A، 7A، 3B و 5A با QTL‌های شناسایی شده توسط هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) در گندم دوروم و فرخزاده و همکاران (Farokhzadeh *et al.*, 2019) در گندم نان مطابقت داشت. در مطالعه‌ای بر روی یک جمعیت گندم تتراپلوئید متشکل از ۱۲۱ رگه درون‌زاد نوترکیب، نتایج منجر به شناسایی QTL‌های پایدار و مشترک برای طول برگ پرچم (QFLL.sau-AM-4B.2)، عرض برگ پرچم (QFLW.sau-AM-4B.4) و سطح برگ پرچم (QFLA.sau-AM-4B) شد که به ترتیب ۱۱/۹۱، ۳۲/۵۸ و ۲۰/۹۳ درصد از واریانس فنوتیپی این صفات را توجیه کردند (Wang *et al.*, 2022).

QTL‌های مشترکی مانند (QFLL.gb.2A)، (QFLW.gb.5A)، (QFLA.gb.2A) و (QFLW.gb.2A)

برای صفت عرض برگ پرچم در مجموع چهار QTL شناسایی شد که ۱۴-۱۱/۲ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه نمودند. یک QTL در محیط Aci14 بر روی کروموزوم 1B.1 با توجیه ۱۲/۹ درصد از واریانس فنوتیپی صفت و با اثر افزایشی منفی شناسایی شد. در محیط Aci15 دو QTL بر روی کروموزوم‌های 3A و 5A به ترتیب با توجیه ۱۲/۷ و ۱۱/۲ درصد از واریانس فنوتیپی و داشتن اثرات افزایشی منفی و مثبت تشخیص داده شدند. در محیط Ker21 فقط یک QTL بر روی کروموزوم 2A با اثر افزایشی مثبت و توجیه ۱۴ درصد از واریانس فنوتیپی صفت برآورد شد (جدول ۴). پیشتر توسط هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) QTL‌هایی برای صفت عرض برگ پرچم در گندم دوروم بر روی کروموزوم‌های 3A و 5A مطابق تحقیق حاضر گزارش شده است.

برای صفت سطح برگ پرچم دو QTL با LOD ۴/۲۶ و ۳/۱۸ در محیط Aci14 بر روی کروموزوم‌های 3B و 5A شناسایی شد که هر کدام از آنها به ترتیب ۱۱/۷ و ۱۵/۳ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه کردند. این QTL‌ها دارای اثرات افزایشی مثبت از والد زردک بودند. در محیط Aci15 دو QTL بر روی کروموزوم‌های 2A و 7A مکان‌یابی شد که ۱۵/۷ و ۱۱/۸ درصد از واریانس فنوتیپی سطح برگ پرچم را توجیه نمودند. QTL مربوط به جایگاه 2A دارای اثر افزایشی مثبت و QTL مربوط به جایگاه 7A دارای اثر افزایشی منفی بود. لازم به ذکر است در محیط Ker21

QFLA.gb.5A، QFLA.gb.7A و QFLA.gb.7A) برای صفات طول، عرض و سطح برگ پرچم بر روی کروموزوم-های 2A، 5A و 7A شناسایی شد که ارزیابی میزان همبستگی بین این صفات نیز نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین آنها برقرار است که می‌تواند به علت اشتراک QTL‌های کنترل کننده آنها باشد. این موضوع می‌تواند بیانگر امکان بهبود همزمان این صفات باشد. مطالعات متعدد نشان داده‌اند که وجود همبستگی بین صفات مورفولوژیکی مهم مانند برگ پرچم با صفات مربوط به عملکرد دانه علاوه بر اندازه و سطح برگ پرچم بر اندازه دانه و میزان عملکرد نیز تأثیر می‌گذارد. سطح برگ پرچم ارتباط نزدیکی با تولید فتوسنتزی دارد. به عبارتی هرچه سطح برگ بزرگتر باشد، محصولات فتوسنتزی بیشتر انباشته می‌شوند و در نهایت دانه‌ها بزرگتر می‌شوند (Gauley and Boden, 2019).

صفات مرتبط با پدانکل

برای طول پدانکل یک QTL بر روی کروموزوم 1A به صورت پایدار در همه محیط‌ها شناسایی شد (جدول ۴). دو QTL موجود بر روی کروموزوم‌های 1B.1 و 5A در دو محیط Aci14 و Ker21 به صورت پایدار و تکرارپذیر تشخیص داده شدند. همچنین، دو QTL بر روی کروموزوم-های 2B.1 و 7A تنها در محیط Aci14 شناسایی شدند. QTL‌های شناسایی شده برای طول پدانکل از ۱۲/۷ تا

۳۱/۷ درصد از تغییرات فنوتیپی صفت را توجیه نمودند. زارعی (Zarei, 2011) در مطالعه‌ای بر روی جمعیت رگه-های درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم با استفاده از نقشه پیوستگی حاصل از نشانگرهای SSR، وجود QTL بر روی کروموزوم‌های 1B، 3A، 5B، 6B و 7A را برای صفت طول پدانکل گزارش کرد که هر کدام از آنها حدود ۱۰/۹-۷/۱ درصد واریانس فنوتیپی را توجیه نمودند. رونکالو و همکاران (Roncallo *et al.*, 2018) در مطالعه‌ای بر روی رگه درون‌زاد نوترکیب، QTL‌هایی برای صفت طول پدانکل بر روی کروموزوم‌های 1A، 2B، 3B، 4B، 5A و 7A مکان-یابی کردند که با نتایج مطالعه حاضر مبنی بر وجود QTL بر روی کروموزوم‌های 1A و 7A برای صفت طول پدانکل مطابقت داشت. در مطالعه‌ای دیگر توسط گرازانی و همکاران (Graziani *et al.*, 2014) بر روی ۲۴۹ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم شش QTL برای طول پدانکل مکان‌یابی شد که سه QTL آن به‌عنوان QTL‌های اصلی و پایدار بر روی کروموزوم‌های 2B، 3B و 3A معرفی شد که گزارش وجود QTL بر روی کروموزوم 2B در این مطالعه با تحقیق حاضر مطابقت دارد.

در ارتباط با صفت قطر بالای پدانکل فقط یک QTL در محیط Aci15 بر روی کروموزوم 1A با توجیه ۱۱/۹ درصد از واریانس فنوتیپی کل شناسایی شد. در مورد صفت قطر میانه پدانکل یک QTL در محیط Aci14 بر روی کروموزوم 6B.1 با توجیه ۱۱/۴ درصد از واریانس فنوتیپی کل برآورد

بین آنها برقرار است که می‌تواند بخش بزرگی از آن به علت اشتراک QTL‌های کنترل‌کننده آنها باشد. یو و همکاران (Yu *et al.*, 2022) در نقشه‌یابی QTL با استفاده از جمعیت رگه‌های درون‌زاد نوترکیب گندم نان، در مجموع سه QTL پایدار با ۳/۷-۱۲/۳ درصد توجیه از واریانس فنوتیپی برای صفت قطر پایین پدانکل بر روی کروموزوم-های 2B و 5B شناسایی کردند که وجود QTL بر روی کروموزوم 2B با مطالعه حاضر مطابقت داشت. صبوری و همکاران (Sabouri *et al.*, 2022) به‌منظور تجزیه QTL صفات موفوفیزیولوژیک در گندم نان با استفاده از جمعیتی شامل ۱۲۰ رگه درون‌زاد نوترکیب، یک QTL برای قطر پایین پدانکل بر روی کروموزوم 7B با توجیه ۲۱/۵۸ درصد از واریانس فنوتیپی صفت شناسایی نمودند که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت نداشت.

اثرات متقابل QTL × محیط و اپیستازی QTL‌ها

یکی از مشکلات عمده در تجزیه QTL در برنامه‌های به‌نژادی، شناسایی QTL‌های ناپایدار در شرایط محیطی مختلف است. QTL‌هایی که فقط در یک محیط شناسایی می‌شوند اما در محیطی دیگر تکرار نمی‌شوند، ممکن است اثر متقابل QTL × محیط را نشان دهند. تخمین سهم اثر متقابل QTL × محیط در تنوع فنوتیپی به سادگی با مقایسه QTL‌های شناسایی شده در چندین محیط غیرممکن است. اثر متقابل QTL × محیط و اپیستازی در

شد. والد با آلل مؤثر برای صفت قطر میانه پدانکل در محیط Aci14، والد ایران-۲۴۹ بود. در محیط Aci15 نیز سه QTL بر روی کروموزوم‌های 1A، 1B.1 و 3A مکان‌یابی شد که هر کدام به‌ترتیب ۱۱/۶، ۱۳/۵ و ۱۶/۳ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه کردند.

برای صفت قطر پایین پدانکل یک QTL در محیط Aci14 بر روی کروموزوم 2B.1 با توجیه ۸/۲ درصد از واریانس فنوتیپی مکان‌یابی شد. در محیط Aci15 نیز دو QTL بر روی کروموزوم‌های 1B.1 و 6A.2 مکان‌یابی شدند که هر کدام به‌ترتیب ۱۰/۲ و ۱۰/۹ درصد از واریانس فنوتیپی را توجیه نمودند. والد دارای آلل مؤثر برای صفت قطر پایین پدانکل، والد ایران-۲۴۹ تشخیص داده شد. تنها QTL شناسایی شده در محیط Ker21 بر روی کروموزوم 5B و با توجیه ۱۳/۵ درصد واریانس فنوتیپی شناسایی شد که والد بخشنده برای آلل‌های مؤثر در Aci14 و Ker21 رقم زردک بود. لازم به ذکر است وجود QTL‌هایی در گروه‌های مشترک مانند (QPdL.gb.1A، QPTD.gb.1A، QPMD.gb.1A، QPMD.gb.1B.1، QPdL.gb.1B.1، QPBD.1B.1 و QPBD.gb.2B.1 و QPdL.gb.2B.1) برای صفات طول پدانکل، قطر بالای پدانکل و قطر میانه پدانکل بر روی کروموزوم 1A و برای صفات طول پدانکل، قطر میانه پدانکل و پایین پدانکل بر روی کروموزوم 1B.1 و 2B.1 شناسایی شد. از طرفی، ارزیابی میزان همبستگی بین این صفات نشان داد که همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری

اصلی شناسایی شد که یکی از آنها بر روی کروموزوم 2A در حد فاصل نشانگرهای IWB75001-IWB78186 QTL. دیگر بر روی کروموزوم 3A در حد فاصل نشانگرهای IWB11609-IWB22519 و QTL موجود بر روی کروموزوم 5A در حد فاصل نشانگرهای IWB52493-IWB71952 قرار داشت که در مجموع ۳۸/۰۱ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش دادند. هر سه QTL دارای اثر افزایشی مثبت بودند. اثر متقابل افزایشی در محیط نیز تنها برای QFLW.gb-2A در دو محیط Aci15 و Ker21 معنی‌دار بود و آلل‌های والد زردک به‌ترتیب میزان این صفت را به مقدار ۶/۰ و ۶/۱۱ سانتی‌متر افزایش دادند (جدول ۵). البته در تجزیه QTL به روش تجزیه فاصله‌ای مرکب فراگیر، QTL موجود برای عرض برگ پرچم در بین دو نشانگر IWB75001-IWB78186 تنها در محیط Ker21 شناسایی شد که دارای اثر افزایشی مثبت بود (جدول ۴). هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) اثر متقابل افزایشی در محیط‌های مورد مطالعه برای QTL‌های مربوط به صفت عرض برگ پرچم و موجود بر روی کروموزوم‌های 2A، 3A و 5B گزارش کردند که وجود این اثر معنی‌دار بر روی کروموزوم 2A و 3A با مطالعه حاضر مطابقت داشت.

بسیاری از صفات مهم محصولات زراعی گزارش شده است (Zhou *et al.*, 2017). برای صفت طول برگ پرچم یک QTL (QFLW.gb-4B) بر روی کروموزوم 4B در بین دو نشانگر IWB72511-IWB32976 مکان‌یابی شد. اثر افزایشی اصلی برای این جایگاه ژنی منفی بود. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی این QTL برای صفت طول برگ پرچم به میزان ۹/۰۷ درصد بود. اثر متقابل افزایشی در محیط نیز برای این QTL در هیچ یک از محیط‌های مورد بررسی معنی‌دار نشد (جدول ۵). این مکان ژنی برای صفت طول برگ پرچم اثر اپیستازی نشان نداد که با نتایج هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) مطابقت داشت. در مطالعه فرخ‌زاده و همکاران (Farokhzadeh *et al.*, 2019) در بررسی اثرات متقابل افزایشی در محیط و اثر اپیستاتیک از بین QTL‌های شناسایی شده برای طول برگ پرچم در گندم نان، تنها یکی از QTL‌ها بر روی کروموزوم 3B دارای اثر متقابل افزایشی در محیط (AE) قابل توجهی بود، در حالی که هیچ اثر اپیستازی برای صفت طول برگ پرچم گزارش نکردند. برای صفت عرض برگ پرچم سه QTL (QFLW.gb-2A، QFLW.gb-3A و QFLW.gb-5A) با اثر افزایشی

جدول ۵- برآورد اثرات افزایشی و افزایشی در محیط برای مکان‌های ژنی شناسایی شده در جمعیت رگه‌های درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم ارزیابی شده در سه محیط.

Table 5- Estimation of additive and additive × environment effects for QTLs identified in durum wheat RIL population evaluated in three environments.

والد بخشنده Donor parent	R^2_{ae}	AE_3	AE_2	AE_1	R^2_a	اثر افزایشی Additive effect	موقعیت Position (cM)	نشانه‌های مجاور Flanking marker	نام QTL QTL name	صفت Trait
ایران- ۲۴۹	0.86	-	-	-	9.07	-0.58	135.3	IWB72511-IWB32976	QFLL.gb-4B	طول برگ پرچم FLL (cm)
زردک	0.79	6.11	6.0	-	14.1	1.05	147	IWB75001-IWB78186	QFLW.gb-2A	عرض برگ پرچم FLW (cm)
زردک	1.2	-	-	-	12.7	1.41	29	IWB11609-IWB22519	QFLW.gb-3A	
زردک	0.82	-	-	-	11.21	1.15	107.6	IWB52493-IWB71952	QFLW.gb-5A	
ایران- ۲۴۹	1.01	-	-	-	8.6	-0.52	115.1	IWB67072-IWB43096	QFLA.gb-1A	سطح برگ پرچم FLA (cm ²)
زردک	3.1	1.11	-0.86	-	19.1	0.31	149.2	IWB78186-IWB43208	QFLA.gb-2A	
زردک	0.24	- 0.14	0.56	-0.14	26.6	0.72	28	IWB11609-IWB22519	QFLA.gb-3A	
ایران- ۲۴۹	2.78	0.15	-0.17	0.02	6.06	-1.09	106.6	IWB52493-IWB71952	QFLA.gb-5A	
ایران- ۲۴۹	0.47	-	-	-	18.9	-0.85	162.5	IWB31096-IWB29652	QFLA.gb-6A.2	
ایران- ۲۴۹	1.85	0.83	-0.88	-	8.07	-1.32	116.5	IWB43096-IWB57961	QPdL.gb-1A	طول پدانکل PdL (cm)
زردک	0.62	- 0.02	0.02	-	0.66	0.01	198.7	IWB65452-IWB31652	QPTD.gb-1A	قطر بالای پدانکل
زردک	0.48	- 0.01	0.01	-	0.64	0.01	171.8	IWB20688-IWB12409	QPTD.gb-5A	پدانکل PTD (mm)

QTL: مکان ژنی، نشانه‌های مجاور: دو نشانه‌گری که مکان ژنی شناسایی شده بین آنها واقع شده است، موقعیت QTL: موقعیت مکان ژنی بر حسب فاصله سانتی مورگان از ابتدای هر کروموزوم، R^2_a : تنوع پوشش داده شده توسط اثر افزایشی، AE_1 : اثر متقابل افزایشی با محیط Aci14، AE_2 : اثر متقابل افزایشی با محیط آچیراله ۱۳۹۴ (Aci15)، AE_3 : اثر متقابل افزایشی با محیط Ker21، R^2_{ae} : تنوع پوشش داده شده توسط اثر متقابل افزایشی با محیط، والد بخشنده: آلل-های والدین در مکان ژنی

برای صفت سطح برگ پرچم پنج QTL (QFLA.gb-1A)، (QFLA.gb-6A.2) روی کروموزوم‌های 1A، 2A، 3A، 5A

و QFLA.gb-5A، QFLA.gb-3A، QFLA.gb-2A و 6A.2 شناسایی شد. QTL موجود بر روی کروموزوم 1A

افزایشی اصلی منفی بود که ۶/۰۶ درصد از تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی را توجیه کرد. اثر متقابل افزایشی در محیط برای QFLA.gb-5A در هر سه محیط معنی‌دار بود. به‌طوریکه در دو محیط Aci14 و Ker21 آل‌های والد زردک باعث افزایش صفت به میزان ۰/۰۲ و ۰/۱۵ و در محیط Aci15 آل‌های والد ایران-۲۴۹ باعث کاهش این صفت به میزان ۰/۱۷ شد. QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم 6A.2 در حد فاصل نشانگرهای IWB31096-IWB29652 دارای اثر افزایشی اصلی منفی بود که به میزان ۰/۸۵ درصد از تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی را توجیه کرد. اثرات متقابل افزایشی در محیط برای این QTL در هر سه محیط مورد بررسی معنی‌دار نشد (جدول ۵).

برای صفت طول پدانکل یک QTL با اثر افزایشی اصلی بر روی کروموزوم 1A (QPdL.gb-1A) در حد فاصل نشانگرهای IWB43096-IWB57961، با توجیه ۸/۰۷ درصد از تنوع فنوتیپی صفت مکان‌یابی شد. اثر متقابل افزایشی در محیط برای QTL مستقر بر روی کروموزوم 1A در محیط‌های Aci15 و Ker21 معنی‌دار شد. به‌طوریکه در محیط Aci15 آل‌های والد ایران-۲۴۹ باعث کاهش طول پدانکل به میزان ۰/۸۸ سانتی‌متر و در Ker21 آل‌های والد زردک باعث افزایش طول پدانکل به میزان ۰/۸۳ سانتی‌متر شدند. برای صفت قطر بالای پدانکل دو QTL با اثر افزایشی اصلی شناسایی شدند که یکی از آنها بر روی

در حد فاصل نشانگرهای IWB67072-IWB43096 دارای اثر افزایشی اصلی منفی بود. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی این QTL به میزان ۸/۶ درصد بود. اثرات متقابل افزایشی در محیط برای این QTL در هر سه محیط مورد مطالعه معنی‌دار تشخیص داده نشد. QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم 2A در حد فاصل نشانگرهای IWB78186-IWB43208 قرار داشت که تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی برای این QTL ۱۹/۱ درصد بود. اثر متقابل افزایشی در محیط برای QFLA.gb-2A در دو محیط Aci15 و Ker21 معنی‌دار بود. به‌طوریکه در محیط Aci15 آل‌های والد ایران-۲۴۹ باعث کاهش صفت به میزان ۰/۸۶ و در محیط Ker21 آل‌های والد زردک باعث افزایش سطح برگ پرچم به میزان ۱/۱۱ شدند. QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم 3A (QFLA.gb-3A) در حد فاصل نشانگرهای IWB11609-IWB22519 با اثر افزایشی اصلی مثبت بود که ۲۶/۶ درصد از تنوع فنوتیپی پوشش داده شده توسط اثر افزایشی اصلی را توجیه کرد. اثر متقابل افزایشی در محیط برای QFLA.gb-3A در هر سه محیط معنی‌دار بود. به‌طوریکه در دو محیط Aci14 و Ker21 آل‌های والد ایران-۲۴۹ باعث کاهش صفت به میزان ۰/۱۴ و در محیط Aci15 آل‌های والد زردک باعث افزایش این صفت به میزان ۰/۵۶ شد. QTL موجود بر روی کروموزوم 5A (QFLA.gb-5A) در حد فاصل نشانگرهای IWB52493-IWB71952 با اثر

همکاران (Farokhzadeh *et al.*, 2019) در بین QTL‌های شناسایی شده برای سطح برگ پرچم گندم نان، فقط QTL موجود بر روی کروموزوم 3B اثر متقابل افزایشی در محیط قابل توجهی را نشان داد، اما هیچ اثر اپیستاتیکی برای این صفت شناسایی نشد.

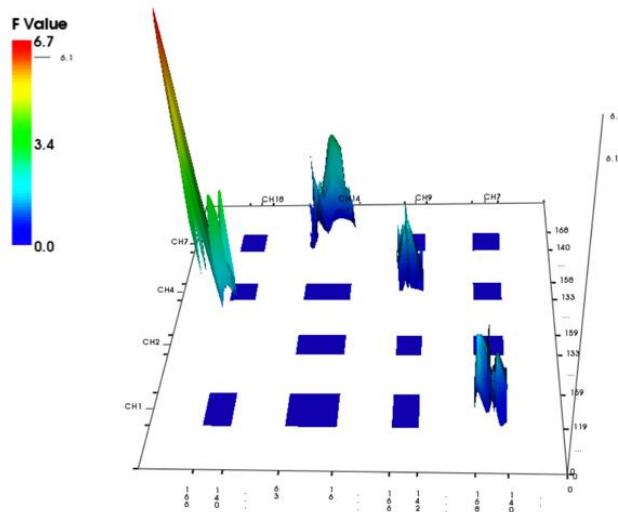
QTL موجود بر روی کروموزوم 1B.1 (QFLA.gb-) با IWB78763-IWB75708 در بین دو نشانگر QTL مستقر بر روی کروموزوم 7B (QFLA.gb-7B) و در بین دو نشانگر IWB73043-IWB33941 دارای اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی مثبت بود. تنوع فنوتیپی پوشش داده شده به وسیله این اثر اپیستازی ۱۸/۷ درصد بود. البته اثر متقابل اپیستازی در محیط برای هیچ کدام از سه محیط معنی‌دار نشد. هانگ و همکاران (Huang *et al.*, 2018) اثرات اپیستازی بین لوکوس‌هایی روی کروموزوم‌های مختلف از جمله 1A، 2A و 3A برای صفت سطح برگ پرچم در گندم دوروم گزارش کردند که وجود این اثر معنی-دار بر روی کروموزوم‌های 1A و 3A با نتایج مطالعه حاضر مطابقت داشت. همچنین، اثر متقابل افزایشی در محیط‌های مورد مطالعه برای QTL‌های موجود بر روی کروموزوم 6A را برای صفت عرض برگ پرچم و سطح برگ پرچم در گندم نان گزارش شد (Yan *et al.*, 2020). نمایش سه بعدی مربوط به اثرات اپیستازی برای صفت سطح برگ پرچم در شکل ۱ نشان داده شده است.

کروموزوم 1A (QPTD.gb-1A) در حد فاصل نشانگرهای IWB65452-IWB31652 و دیگری بر روی کروموزوم 5A (QPTD.gb-5A) در حد فاصل نشانگرهای IWB20688-IWB12409 قرار داشت که در مجموع ۱/۳۰ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش می‌دادند. اثر متقابل افزایشی در محیط برای هر دو QTL (QPTD.gb-) 1A و 5A (QPTD.gb-5A) در دو محیط Aci15 و Ker21 معنی‌دار بود و آلل‌های والد زردک باعث افزایش قطر بالای پدانکل به میزان ۰/۰۲ و ۰/۰۱ میلی‌متر در محیط Aci15 و آلل‌های والد ایران-۲۴۹ باعث کاهش قطر بالای پدانکل به میزان ۰/۰۲ و ۰/۰۱ میلی‌متر در محیط Ker21 شد (جدول ۵).

تعداد چهار مکان ژنی برای صفت سطح برگ پرچم دارای اثرات اپیستازی بودند، هیچ‌کدام از این مکان‌های ژنی دارای اثرات اصلی نبودند (جدول ۶). QTL موجود بر روی کروموزوم 1A (QFLA.gb-1A) بین دو نشانگر IWB67072-IWB43096 با QTL موجود بر روی کروموزوم 3A (QFLA.gb-3A) بین دو نشانگر IWB11609-IWB22519 دارای اثر اپیستازی افزایشی در افزایشی مثبت بودند. همچنین، این مکان‌های ژنی دارای اثر اپیستازی ۲۷ درصد واریانس فنوتیپی را پوشش دادند. اثر متقابل اپیستازی در محیط برای این QTL در هیچ‌کدام از محیط‌های مورد بررسی معنی‌دار نبود. در مطالعه فرخزاده و

بعدی اثرات اپیستازی
برگ پرچم در ۱۱۸ رگه
گندم دوروم.

display of epistasis
flag leaf area trait in
durum wheat.

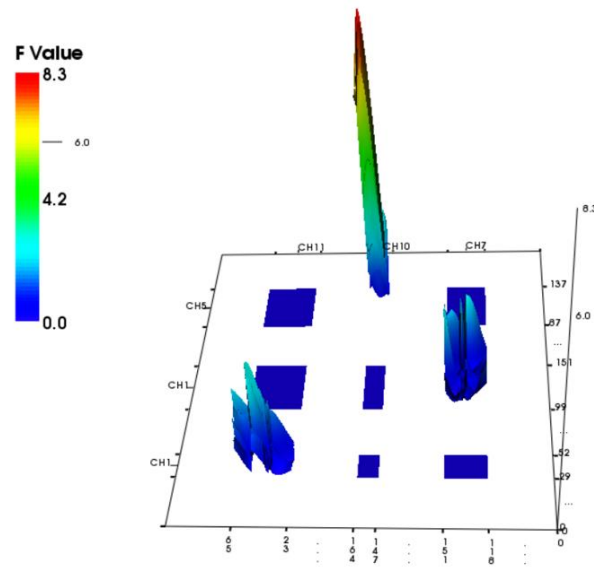


شکل ۱- نمایش سه
مربوط به صفت سطح
درون زاد نو ترکیب

Figure 1- 3D
effects related to
118 RILs of

داد. اثر متقابل اپیستازی با محیط برای این QTL در هیچ کدام از محیط‌های مورد بررسی معنی‌دار نشد. رونکالو و همکاران (Roncallo *et al.*, 2018) QTL‌هایی را با اثرات اپیستازی برای صفت طول پدانکل روی کروموزوم‌های 5A و 5B در گندم دوروم گزارش کردند. نمایش سه بعدی مربوط به اثرات اپیستازی برای صفت قطر بالای پدانکل در شکل ۲ نشان داده شده است.

فقط دو مکان ژنی برای صفت قطر بالای پدانکل دارای اثر اپیستازی بودند که هیچ‌یک از این دو مکان ژنی اثر اصلی افزایشی نداشتند. QTL موجود بر روی کروموزوم 2B.1 (QPTD.gb-2B.1) بین دو نشانگر IWB76223-4B و IWB43015 QTL موجود بر روی کروموزوم 4B (QPTD.gb-4B) بین دو نشانگر IWB3280-IWB69501 با یکدیگر اثر اپیستازی نشان دادند. این اثر اپیستازی میزان ۶/۸ درصد از تنوع فنوتیپی صفت را پوشش



شکل ۲- نمایش سه بعدی اثرات اپیستازی مربوط به صفت قطر بالای پدانکل در ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم.

Figure 2- 3D display of epistasis effects related to peduncle top diameter trait in 118 RILs of durum wheat.

جدول ۶- خصوصیات QTL‌ها و اثرات اپیستازی در جمعیت رگه‌های درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم.

Table 6- Characteristics of QTLs and epistasis effects in durum wheat RILs population.

صفت	QTLi	نشانه‌های مجاور	QTLj	موقعیت QTL (cM)	نشانه‌های مجاور	موقعیت QTL (cM)	AA	والد	R ² AA	AAE1	AAE2	AAE3	R ² AAE
FLA	QFLA.gb-1A	IWB67072-IWB43096	QFLA.gb-3A	۱۱۵/۱	IWB11609-IWB22519	۲۸/۰	۰/۲۴	زردک	۲۷/۰	-	-	-	-
	QFLA.gb-1B.1	IWB78763-IWB75708	QFLA.gb-7B	۱۴۵/۹	IWB73043-IWB33941	۱۷۸/۰	۰/۴۰	زردک	۱۸/۷	-	-	-	-
PTD	QPTD.gb-2B.1	IWB76223-IWB43015	QPTD.gb-4B	۱۰۹/۲	IWB3280-IWB69501	۱۶۶/۳	۰/۰۳	زردک	۶/۸	-	-	-	-

QTLi: مکان ژنی در جایگاه i، نشانه‌های مجاور: دو نشانه‌گری که مکان ژنی شناسایی شده در بین آنها قرار دارد، موقعیت QTL: موقعیت مکان ژنی بر حسب فاصله سانتی مورگان از ابتدای هر کروموزوم، والد: آلل‌های والدین در مکان ژنی، QTLj: مکان ژنی در جایگاه j، AA: اثرات متقابل اپیستازی (افزایشی در افزایشی)، R²aa: تنوع پوشش داده شده توسط اثرات اپیستازی، AAE₁: اثر متقابل اپیستازی با محیط ۱ (آچیراله ۱۳۹۳ (Aci14))، AAE₂: اثر متقابل اپیستازی با محیط ۲ (آچیراله ۱۳۹۴ (Aci15))، AAE₃: اثر متقابل اپیستازی با محیط ۳ (کرمانشاه ۱۴۰۰ (Ker21))، R²AAE: تنوع پوشش داده شده توسط اثرات متقابل اپیستازی با محیط

نتیجه‌گیری

داشتند، مکان‌یابی شدند که این موضوع می‌تواند وجود سیستم کنترل چندژنی را تأیید کند. شناسایی و مکان‌یابی QTL‌های پایدار با امتیاز LOD بالا و درصد واریانس فنوتیپی بالا مرتبط با صفات برگ پرچم (QFLG.gb-2A)، (QFLW.gb-2A، QFLA.gb-3B) و طول پدانکل (QPdL.gb-1A، QPdL.gb-1B.1) می‌تواند فرصتی را برای اصلاح و افزایش کارایی انتخاب در گندم دوروم و اصلاح این صفات از طریق انتخاب به کمک نشانگر (MAS) فراهم کند. همچنین، شناسایی و انتقال ژن‌های کاندید و مرتبط با ژن‌های کنترل کننده صفات مهم زراعی از جمله صفات طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، سطح برگ پرچم و طول پدانکل می‌تواند در افزایش کارایی فتوسنتز و نهایتاً در بهبود عملکرد ارقام گندم دوروم نقش مؤثر و عمده‌ای داشته باشد.

تجزیه QTL برای صفات اندازه‌گیری شده با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر منجر به شناسایی ۳۳ عدد QTL برای صفات مورد مطالعه شد. QTL‌های مشترک و پایدار در محیط‌های مورد مطالعه برای صفات مربوط به برگ پرچم بر روی کروموزوم‌های 2A، 5A و 7A و QTL‌های مرتبط با صفات پدانکل بر روی کروموزوم‌های 1A، 1B.1، 2B.1 و 5A شناسایی شدند که می‌تواند بیانگر مناطق ژنومی پایدار و مؤثر این صفات در محیط‌های مختلف باشد. از طرفی، ارزیابی همبستگی بین این صفات نشان داد که همبستگی مثبت و معنی‌داری بین آنها وجود دارد که احتمالاً به علت پیوستگی ژنتیکی QTL‌های کنترل کننده آنها باشد. بنابراین، امکان بهبود همزمان این صفات را در برنامه‌های به‌نژادی فراهم می‌کند. برای صفات مورد مطالعه، QTL‌هایی با اثرات کوچک نیز که در کنترل صفات نقش

References

- Cassman, K. G., Dobermann, A., Walters, D. T., & Yang, H. 2003. Meeting cereal demand while protecting natural resources and improving environmental quality. *Annual Review of Environment and Resources*, 28, 315-358. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.energy.28.040202.122858>
- Colasuonno, P., Marcotuli, I., Gadaleta, A., & Soriano, J. M. 2021. From genetic maps to QTL cloning: an overview for durum wheat. *Plants*, 10 (2), 315-326. 10.3390/plants10020315
- Darvasi, A., & Soller, M. 1997. A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location. *Genetics*. 27, 125-132. 10.1023/A:1025685324830
- Desiderio, F., Zarei, L., Licciardello, S., Cheghamirza, K., Farshadfar, E., Virzi, N., Fabiola Sciacca, F., Bagnaresi, P., Battaglia, R., Guerra, D., Palumbo, M., Luigi, C., Mazzucotelli, E. 2019. Genomic Regions from an Iranian Landrace Increase Kernel Size in Durum Wheat. *Frontier Plant Science*, 10, 448-451. 10.3389/fpls.2019.00448

- Fan, X., Liu, X., Cui, F., Zhao, C.H., Zhao, C. Tong, Y., & Li, J. 2015. QTLs for flag leaf size and their influence on yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*, 35, 1-24. 10.1007/s11032-015-0205-9
- Farokhzadeh, S., Fakheri, B.A., Mahdi Nezhad, N., Tahmasebi, S., & Mirsoleimani, A. 2019. Mapping QTLs of flag leaf morphological and physiological traits related to aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiology Molecular and Biology Plants*, 25 (4), 975–990. 10.1007/s12298-019-00670-8
- Gauley, A., & Boden, S. A. 2019. Genetic pathways controlling inflorescence architecture and development in wheat and barley. *Journal Integrative Plant Biology*, 61(3), 296–309. 10.1111/jipb.12732
- Giunta, F., DeVita, P., Mastrangelo, A. M., Sanna, G., & Motzo, R. 2018. Environmental and genetic variation for yield-related traits of durum wheat as affected by development. *Frontier Plant Science*, 9 (8), 1-19. 10.3389/fpls.2018.00008
- Graziani, M., Maccaferri, A. M., Royo, A. C., Salvatorelli, A., & Tuberosa, R. 2014. QTL dissection of yield components and morpho-physiological traits in a durum wheat elite population tested in contrasting thermo-pluviometric conditions. *Crop and Pasture Science*, 65, 80–95. 10.1071/CP13349
- Huang, S., Sun, L., Hu, X., Wang, Y., Zhang, Y., Nevo, E., Peng, J., & Sen, D. 2018. Associations of canopy leaf traits with SNP markers in durum wheat (*Triticum turgidum* L. durum (Desf.)). *PLoS ONE*, 13 (10), 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206226>
- International Grains Council (IGC). 2020. World grain statistics 2016 [Online]. Available: 1051 <https://www.igc.int/en/subscriptions/subscription.aspx> [Accessed 05/21/2020].
- Joehanes, R., & Nelson, J. 2008. QGene 4.0, an extensible Java QTL-analysis platform. *Bioinformatics*, 24 (23), 2788–2789.
- Jia, H., Wan, H., Yang, S., Zhang, Z., Kong, Z., Xue, S., Zhang, L., & Ma, Zh. 2013. Genetic dissection of yield-related traits in a recombinant inbred line population created using a key breeding parent in China's wheat breeding. *Tagtheoretical & Applied Geneticstheoretische Und Angewandte Genetik*, 126, 2123–2139. 10.1007/s00122-013-2123-8
- Li, J.H., Li, G.H., Zhang, Y.G., Luo, Q.R., Yang, C.D., Wang, S.H., Zhenghui, L., Qiangsheng, W., & Yanfeng, D. 2009. Effects of precise and quantitative cultivation on plant type and yield of rice in high altitude and cold ecological area. *Scientia Agricultural Sinica*, 42, 3067–3077. Corpus ID: 127220130
- Liu, Y., Tao, Y., Wang, Z., Guo, Q., Wu, F., Yang, X., Deng, M., Ma, J., Chen, G., Yuming, W., & Zheng, Y. 2018. Identification of QTL for flag leaf length in common wheat and their pleiotropic effects. *Molecular Breeding*, 38, 11-18. <https://doi.org/10.1007/s11032-017-0766-x>
- Maccaferri, M., Ricci, A., Salvi, S., Milner, S. G., Noli, E., Martelli, P. L., Rita Casadio, R., Akhunov, E., Scalabrin, S., Vendramin, V., Ammar, K., Blanco, A., Desiderio, F., Distelfeld, A., Dubcovsky, J., Fahima, T., Faris, J., Korol, A., Massi, A., Maria, A., Mastrangelo, A., Morgante, M., Pozniak, C., N'Diaye, A., Xu, S., & Tuberosa, R. 2015. A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding. *Plant Biotechnology*, 13, 648–663. 10.1111/pbi.12288
- Maccaferri, M., Sanguineti, M. C., Corneti, S., Ortega, J. L. A., BenSalem, M., Bort, J., DeAmbrogio, E., 2008. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability. *Genetics*, 78 (1), 489–511. 10.1534/genetics.107.077297
- Me´rida-Garc´ıa, R., Liu, G., He, S., GonzalezDugo, V., Dorado, G., Ga´lvez, S., Ignacio Solís, L., Zarco-Tejada, P. J., Reif, J. C., & Hernandez, P. 2019. Genetic dissection of agronomic and quality traits based on association mapping and genomic selection approaches in durum wheat grown in southern Spain. *PLoS ONE*, 14(2), 1-24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211718>
- Nigro, D., Fortunato, S., Giove, S.L., Mazzucotelli, E., & Gadaleta A. 2020. Functional Validation of Glutamine synthases and Glutamate Synthase Genes in Durum Wheat near

- Isogenic Lines with QTL for High GP. *International Journal Molecular Science*, 21 (9253), 1-17. 10.3390/ijms21239253
- Nyquist, W.E. 1991. Estimation of Heritability and Prediction of Selection Response in Plant Populations. *Critical Reviews in Plant Science*, 10, 235-322. <https://doi.org/10.1080/07352689109382313>
- Roncallo, P., Pavan, F., Akkiraju, C., Gerardo, L., Viviana, C., & Echenique, C. 2018. QTL mapping and analysis of epistatic interactions for grain yield and yield-related traits in *Triticum turgidum* L. var. durum. *Euphytica*, 213, 277-297. 10.1007/s10681-017-2058-2
- Sabouri, H., Alegh, S.M., Sahranavard, N., & Sanchouli, S. 2022. SSR linkage maps and identification of QTL controlling morpho-phenological traits in two Iranian wheat RIL populations. *BioTechnology*, 11 (32), 1-20. 10.3390/biotech11030032
- SAS, Institute. 2008. *Statistical Analytical Systems SAS/STAT User's Guide. Version 8(2)*, SAS Institute Inc., Cary.
- Sen, S., & Churchill, G. A. 2001. A statistical framework for quantitative trait mapping. *Genetics*, 159, 371-387. 10.1093/genetics/159.1.371
- Wang, J., Liu, H., Zhao, C., Tang, H., Mu, Y., Xu, Q., Xu, Q., Deng, M., Jiang, Q., Chen, G., Qi, P., Wang, J., Jiang, Y., Chen, Sh., Wei, Y., Zheng, Y., Lan, X., & Ma, J. 2022. Mapping and validation of major and stable QTL for flag leaf size from tetraploid wheat. *Plant Genome*, 15, 1-17. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20252>
- Wang, T., Su, N., Lu, J., Zhang, R., Sun, X., & Weining, S. 2023. Genome-wide association studies of peduncle length in wheat under rain-fed and irrigating field conditions. *Journal Plant Physiology*, 280-292. 10.1016/j.jplph.2022.153854
- Yan, X., Wang, S., Yang, B., Zhang, W., Cao, Y., Shi, Y., Sun, D., & Jing, R. 2020. QTL mapping for flag leaf related traits and genetic effect of QFLW-6A on flag leaf width using two related introgression line populations in wheat. *PLoS ONE*, 15 (3), 1-15. 10.1371/journal.pone.0229912
- Yu, H., Liu, Y., Zou, Z., Sun, X., Zhang, J., Song, Sh., Lijie Wang, L., Qin, R., Sun, H., Cui, F., Zhao, Ch & Shi, S. 2022. QTL detection for internode diameter and its association with yield-related traits in wheat. *Cereal Research Communications*, 1-18. 10.1007/s42976-022-00283-0
- Zarei, L. 2011. Mapping QTLs related to drought tolerance in durum wheat (*Triticum turgidum* var durum). (Ph.D. Thesis). Razi University.
- Zhou, Y., Conway, B., Miller, D., Marshall, D., Cooper, A., Murphy, P., & Costa, J. 2017. Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat. *The Plant Genome*, 10 (2), 1-16. 10.3835/plantgenome2016.10.0101