

مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده (QTLs) عملکرد و اجزای عملکرد در

جمعیت لاین‌های اینبرد نوترکیب گندم (*Triticum aestivum* L.)

Quantitative Trait Loci (QTLs) Mapping of Yield and Yield components on a population of Recombinant inbred lines of bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

مریم زندی پور^۱، امین آزادی^{۲*}، اسلام مجیدی هروان^۱، علیرضا اطمینان^۳، محمود خسروشاهی^۱

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استاد، گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد

اسلامی، تهران، ایران

۲- استادیار، گروه زیست‌شناسی، واحد یادگار امام خمینی (ره) شهرری، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

۳- دانشیار، گروه بیوتکنولوژی و به‌نژادی گیاهی، واحد کرمانشاه، دانشگاه آزاد اسلامی، کرمانشاه، ایران

Zandipour M¹, Azadi A², Majidi Hervan E¹, Etminan A³, Khosroshahli M¹

1- PhD Student, Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, SR.C., Islamic Azad University, Tehran, Iran

2- Assistant Professor, Department of Biology, YI.C., Islamic Azad University, Tehran, Iran

3- Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Ker.C., Islamic Azad University, Kermanshah, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: amin.azadi@iau.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۵/۲۰ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۱۰/۰۶)

چکیده

عملکرد یک صفت پلی ژنیک می‌باشد و به‌عنوان یکی از مهم‌ترین اهداف اصلاحی در گندم و دیگر محصولات مد نظر قرار گرفته است. شناسایی ژن‌های موثر بر عملکرد و اجزای آن با استفاده از مکان‌یابی ژن‌های کنترل‌کننده صفات کمی (QTL)، یکی از راه‌های افزایش این صفت می‌باشد. به منظور شناسایی QTL‌های مرتبط با عملکرد، اجزای عملکرد و برخی صفات زراعی در گندم، تجزیه QTL بر روی یک جمعیت F_{12} لاین‌های اینبرد نوترکیب انجام شد. در کل، ۳۷ QTL دارای اثر اصلی بر روی ۱۴ کروموزوم و ۳ اثر متقابل $QTL \times QTL$ بر روی ۶ کروموزوم با استفاده از روش تجزیه مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب شناسایی شدند. مهم‌ترین QTL شناسایی شده برای عملکرد بر روی کروموزوم ۱A قرار داشت که ۱۰/۱ درصد از واریانس فنوتیپی این صفت را توجیه می‌کرد. معنی‌دارترین QTL برای تعداد دانه در سنبله (QGnu.1A1) و تعداد سنبله در سنبله (Qspn.3B) به‌ترتیب در کروموزوم‌های ۱A و ۳B قرار داشتند که ۱۴/۲٪ و ۱۰/۲٪ از واریانس فنوتیپی صفت مربوطه را توجیه می‌کردند. نشانگرهای gwm357 و gwm635 که در تحقیق حاضر با QTL مربوط به عملکرد دانه دارای لینکاژ بودند، در تحقیقات سایر محققین نیز با برخی اجزای عملکرد دارای لینکاژ بودند. در خصوص تجزیه اثرات متقابل QTL، نتایج نشان داد که QTL شناسایی شده برای عملکرد بر روی کروموزوم ۳A (در فاصله نشانگری wPt-۳۶۹۷ - wPt-۶۴۲۲) دارای اثرات متقابل معنی‌دار با QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم ۵D (در فاصله نشانگری wPt-۶۶۵۹۰۳ - wPt-۶۶۶۶۰۱) بود. این QTL‌ها و نشانگرهای دارای لینکاژ با QTL‌های بزرگ اثر شناسایی شده در این تحقیق، بعد از تأیید توسط تکنیک‌هایی نظیر مکان‌یابی دقیق می‌توانند جهت اصلاح عملکرد با استفاده از تکنیک‌هایی نظیر انتخاب به کمک نشانگر و MABC به‌کار روند.

واژه‌های کلیدی

تجزیه QTL

تنش خشکی

گندم

عملکرد و اجزای عملکرد

مقدمه

گندم با حدود ۲۲۰ میلیون هکتار بیشترین سطح زیر کشت را در بین محصولات غذایی را به خود اختصاص داده است، همچنین مهم‌ترین گیاه زراعی از نظر میزان تولید و اهمیت در جهان است که میزان تولید سالیانه آن در حدود ۸۰۶ میلیون تن در سال ۲۰۲۴ گزارش شده است (USDA 2025). گندم نان (Triticum aestivum L.) از مهم‌ترین غلات است که جزو قوت غالب مردم جهان است و تقاضای جهانی این محصول در حال افزایش است (Shewry and hey 2015). این گیاه بیشترین گستردگی رشد محصول را در سطح جهان دارد، در حال حاضر شاهد پیشرفت متوسطی در عملکرد این محصول به میزان ۰/۹٪ در سال هستیم که این پیشرفت بسیار کندتر از نرخ‌ی است که برای ۲ برابر کردن محصول گندم از طریق عملکرد دانه تا سال ۲۰۵۰ نیاز داریم (Ray et al. 2013). بیشترین تقاضا برای افزایش عملکرد از کشورهای در حال توسعه جهان خواهد بود. بنابراین به تغییراتی در روش‌های بهبود محصول و فرایندهای زراعی نیاز داریم.

تلاش‌های اصلاحی که در گذشته جهت بهبود عملکرد صورت پذیرفته، با درک کم از اساس ژنتیکی و فیزیولوژیکی صفات همراه بوده است، اما امروزه شناسایی QTL‌های مرتبط با عملکرد و اجزای عملکرد با استفاده از نشانگرهای مولکولی و متعاقب آن انتخاب به کمک نشانگرها باعث پیشرفت سریع‌تر برنامه‌های اصلاحی و سهولت نسبتاً بیشتر در معرفی ارقام شده است. نشانگرهای مولکولی مختلفی برای تهیه نقشه ژنتیکی و تجزیه QTL در گیاهان مورد استفاده قرار گرفته است. از آنجا که ژنوم گیاهان شامل تعداد زیادی از ردیف‌های تکرار شونده ساده می‌باشند، لذا نشانگر SSR یکی از متداول‌ترین نشانگرهای مورد استفاده جهت تهیه نقشه ژنتیکی می‌باشد. این نشانگر جزء نشانگرهای همباز و آگاهی بخش است. به‌علاوه نشانگر SSR، نشانگر ساده‌ای است که بر مبنای PCR بوده و چند شکلی‌های زیادی تولید می‌کند. علی‌رغم اینکه بیش از ۳ دهه از اختراع این نشانگر می‌گذرد اما همچنان این نشانگر برای تهیه نقشه ژنتیکی، مکان‌یابی QTL‌ها، تنوع ژنتیکی، شناسایی ارقام، حفاظت از ژرم پلاسما در گیاهان مختلف به‌کار می‌رود (Daware et al. 2016; Guo et al. 2017; Tong et al. 2025). از معدود

معایب این نشانگر می‌توان به زمان بر بودن طراحی پرایمر اختصاصی اشاره کرد. فناوری آرایه‌های تنوع یا دارت (Diversity Arrays Technology)، که در حدود ۲ دهه از ابداع آن می‌گذرد روشی با توانایی بالا و بدون نیاز به اطلاعات توالی‌یابی است که می‌تواند در یک آزمایش واحد برای کشف صدها و هزاران نشانگر مورد استفاده قرار گیرد (Jaccoud et al. 2001; Wittenberg et al. 2005). این تکنیک در برنج (Jaccoud et al. 2001; Mogga et al. 2018)، گندم (Semagn et al. 2006; Azadi et al. 2015; Narjesi et al. 2015; Zandipour et al. 2020; Khakshoor et al. 2025)، جو (Wenzl et al. 2004; Xu et al. 2018)، آرابیدوپسیس (Wittenberg et al. 2005) و بسیاری از گیاهان استفاده شده است. مخترعین آن، آنرا به‌عنوان یک تکنولوژی با پتانسیل بالای تنوع ژنتیکی و مطالعات نقشه‌یابی در تعدادی محصولات مناسب توسعه داده‌اند. لذا استفاده از این دو نشانگر به‌صورت هم‌زمان جهت تهیه نقشه ژنتیکی در گیاهان بسیار مورد توجه قرار گرفته است.

عملکرد دانه (به‌عنوان مهم‌ترین صفت در بسیاری از برنامه‌های اصلاحی) و صفات دیگر از قبیل، تعداد سنبله در هر گیاه، وزن دانه در سنبله و تعداد سنبله‌چه در هر سنبله و وزن هزار دانه با تعدادی مکان‌های ژنی صفات کمی (QTLs) همبسته هستند. عملکرد دانه گندم از صفات کمی پیچیده‌ای بوده و توسط مولتی ژن‌ها کنترل شده و شدیداً تحت تاثیر محیط می‌باشد. اگرچه تاکنون تعداد زیادی QTL برای عملکرد و اجزای آن در گندم توسط محققین مختلف شناسایی شده است (Azadi et al. 2015; Yang et al. 2019; Hu et al. 2020; Dhakal et al. 2021; Shariatipour et al. 2021)، اما به دلیل ماهیت پیچیده و کمی این صفت و دخالت تعداد زیادی ژن در کنترل این صفات و وجود اثرات متقابل متعدد و بک‌گراند ژنتیکی متفاوت والدین تلاقی، همچنان تلاش‌ها برای شناسایی QTL‌های جدید و تایید QTL‌های شناسایی شده با جمعیت‌ها، نشانگرها و روش‌های دیگر ادامه دارد.

مواد و روش‌ها

در پژوهش حاضر، جمعیتی شامل ۱۸۶ نسل F₁₂ لاین اینبرد نوترکیب حاصل از تلاقی دو والد روشن و سوپرهد ۲ به روش بالک تک بذر مورد استفاده قرار گرفت. چهار نسل آخر در جنوب تهران

در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه آزاد اسلامی واحد یادگار امام خمینی (ره) شهرری کاشته شد. مشخصات والدین در جدول ۱ آمده است (Saidi et al. 2005; Najafian et al. 2008).

جدول ۱- مشخصات والد روشن و سوپرهد

خصوصیت	والد روشن	والد سوپرهد ۲
منشا	انتخابی از توده های بومی اصفهان	CIMMYT
ارتفاع	بسیار بلند	پاکوتاه
تیپ رشدی	بینابین	بینابین
طول ریشک یا تیغک	بسیار کوتاه	بلند
مقاوم به ریزش	مقاوم	مقاوم
طول سنبله	متوسط	بسیار بلند
تراکم سنبله	متوسط	کم
تاریخ رسیدگی	نیمه زودرس	نیمه زودرس
تحمل به تنش های محیطی	متحمل به شوری و خشکی	حساس به شوری و خشکی

با توجه به همگنی بافت خاک منطقه مورد آزمایش، کلیه ژنوتیپ‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تحت شرایط نرمال در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه آزاد اسلامی واحد یادگار امام خمینی (ره) شهرری کشت شد. کلیه ژنوتیپ‌ها در تاریخ کاشت متداول منطقه (دهه اول آبان ماه) کشت شد.

هر کرت شامل دوردیف با طول یک متر و فاصله ی بین ردیف ۳۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. آبیاری در این روش به صورت آبیاری furrow انجام شد. قبل از کاشت آبیاری صورت پذیرفت. آبیاری در کلیه مراحل رشد مطابق روال منطقه صورت پذیرفت. در مرحله بلوغ داده‌های عملکرد و اجزای عملکرد و برخی صفات زراعی به‌شرح زیر اندازه‌گیری شدند:

عملکرد دانه (Yld, t/ha)، تعداد دانه در سنبله (Gnu)، وزن ۱۰۰۰ دانه (Tgw, g)، طول سنبله (Sl, cm)، وزن سنبله (Sw, g)، تعداد سنبله در سنبله (Spn)، ارتفاع بوته (Ht, cm). نمونه‌گیری جهت اندازه‌گیری کلیه صفات به جز عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک از طریق انتخاب ۱۵ بوته تصادفی از هر کرت صورت پذیرفت. برای دو صفت عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک، کل کرت برداشت شد. جهت تهیه نقشه ژنتیکی از نقشه‌ای شامل ۴۲۸ نشانگر دارت و ۲۳ نشانگر SSR که قبلاً توسط آزادی و همکاران (۲۰۱۵) تهیه شده بود، استفاده شد (Azadi et al. 2015).

آزمون نرمال بودن صفات با نرم افزار Minitab v.14 انجام گرفت. اطلاعات فنوتیپی با استفاده از میانگین هر یک از صفات در محیط کاشت، توسط نرم افزار SAS v6.12 محاسبه شد. تجزیه واریانس نیز با کمک نرم افزار SAS v6.12 صورت پذیرفت.

پس از یادداشت‌برداری از تمام صفات، از میانگین هر صفت (Quarrie et al. 2005; Cuthbert et al. 2008) برای آنالیز QTL استفاده شد. مکان‌یابی QTL ها به‌وسیله برنامه QTL Cartographer v. 2.5 (Wang et al. 2011) و بر اساس مکان‌یابی فاصله ای مرکب (CIM)، مدل ۶ (مدل استاندارد) انجام گرفت. حداقل فاصله پویش ۱ سانتی مورگان و سائز پنجره ۱۰ سانتی مورگان در نظر گرفته شد. برای شناسائی QTL ها سطح آستانه LOD از آزمون Permutation با ۱۰۰۰ مرتبه تکرار (Churchill and Doerge 1994) و سطح معنی‌داری ۰.۵٪ استفاده شد (Azadi et al. 2015) و واریانس فنوتیپی که توسط هر یک از QTL ها توجیه شد، محاسبه شد. از آنجا که QTL های با فاصله ۲۰ سانتی مورگان و کمتر معمولاً در جمعیت‌های زیر ۵۰۰ ژنوتیپ به‌عنوان یک QTL دیده می‌شوند (Tanksley 1993)، فاصله بین دو پیک بر روی یک کروموزوم که به‌عنوان دو QTL مجزا در نظر گرفته می‌شوند ۲۰ سانتی مورگان در نظر گرفته شد (Ungerer et al. 2002; Ravi et al. 2011). برای تعیین فاصله اطمینان از روش (Lod drop-off) منسوب به لندر و بوتستین (۱۹۸۹) استفاده شد. تجزیه QTL برای هر یک از صفات

در هر یک از محیط‌ها به‌طور جداگانه انجام شد. به‌منظور پیوستگی بین QTL‌ها و یا وجود اثر پلی‌تروپی، QTL‌های صفات مختلف با یکدیگر مقایسه شدند. همچنین به‌منظور شناسایی اثرات متقابل $QTL \times QTL$ آنالیز دو مکان ژنی (Two Locus Analysis) با استفاده از نرم‌افزار QTLNETWORK 2.0 انجام شد. و $p=0.05$ به‌عنوان آستانه شناسایی اثرات اصلی و متقابل QTL در نظر گرفته شد.

نتایج

کلیه ژنوتیپ‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار تحت شرایط نرمال در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه آزاد اسلامی واحد

یادگار امام خمینی ره شهرری کشت شد. برخی از محققین از طرح بلوک‌های کامل تصادفی برای ارزیابی جمعیت لاین‌های اینبرد نو ترکیب در مزرعه استفاده کرده‌اند (Crespo-Herrera et al. 2017; Goel et al. 2019; Karikari et al. 2019; Liu et al. 2019). شاخص‌های آماری و جدول تجزیه واریانس برای صفات بررسی شده در جدول ۲ آمده است. همان‌طور که در جدول مشاهده می‌شود، بین ژنوتیپ‌های مختلف از نظر تمام صفات مورد بررسی در سطح معنی‌دار ۱٪ تفاوت وجود داشت. دو والد مورد بررسی از نظر کلیه صفات ارزیابی شده با یکدیگر متفاوت بودند. همان‌طور که پیش‌بینی می‌شد والد سوپرهد در شرایط نرمال از نظر صفات عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله، طول سنبله، وزن سنبله و تعداد سنبله‌چه در سنبله نسبت به والد روشن برتری داشت.

جدول ۲- مقادیر میانگین والدین و ژنوتیپ‌ها و میانگین مربعات صفات مختلف

Traits	Parental means		RILs		
	SuperHead#2	Roshan	Mean	MS _{RILs}	Range
Yld ^a (t/ha)	۵/۰۲	۳/۱	۳/۸۰	۱۰۶۹/۴۸**	۰/۹۳-۷/۱۵
Gnu	۵۰/۴	۴۵/۷	۳۴/۶	۲۰۶۳**	۸/۸-۵۴/۸
Tgw (g)	۵۳/۵	۴۶/۵	۴۶/۴۸	۸۹/۳۴**	۱۹/۲۱-۶۶/۱۳
Sw (g)	۴	۲/۴	۲/۱۲	۴۰۰/۲۶**	۰/۸-۴
Sl (Cm)	۱۸/۱	۱۲/۵	۱۰/۸۸	۴۳/۲۷**	۷/۲-۱۸/۸
Spn	۱۸	۱۷/۶	۱۵/۳۰	۵/۲۷**	۷/۲-۲۲/۲
Ht (Cm)	۶۸/۲	۱۲۴/۵	۹۴/۱۶	۶۰/۳۵**	۵۸/۷۵-۱۲۷/۵

Yld^a عملکرد دانه، Gnu تعداد دانه در سنبله، Tgw وزن هزار دانه بر حسب گرم، Sw وزن سنبله بر حسب گرم، Sl طول سنبله بر حسب سانتی‌متر، Spn تعداد سنبله‌چه در سنبله، Ht ارتفاع بوته سانتی‌متر

دانه بر روی کروموزوم‌های 1A₁، 2A، 7A، 3B، 2D₁ و 6D₂ شناسایی شدند. مقدار LOD این QTL بین ۲/۹ تا ۷/۵ متغیر بود. معنی‌دارترین QTL برای این صفت 1A₁.QGnu در موقعیت ۲۹/۱ cM بود که ۱۴/۲٪ از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد (جدول ۳).

تعداد ۵ QTL برای صفت طول سنبله بر روی کروموزوم‌های 4A، 7A، 2D₁، 6B₂، 5B₁ شناسایی شد. مقدار LOD برای این QTL‌ها بین ۲/۸ تا ۶/۴ متغیر بود. هرکدام از این QTL‌ها کمتر از ۱۰٪ از واریانس فنوتیپی صفت مربوطه را توجیه می‌کردند. تعداد ۵ QTL برای صفت وزن سنبله بر روی کروموزوم‌های 1A₁، 2A، 7A، 6B₂، 2D₁ شناسایی شدند. مقدار LOD این QTL بین ۴/۳ تا ۶/۶ متغیر

در کل ۳۷ QTL برای عملکرد دانه، اجزای عملکرد و برخی صفات زراعی شناسایی شد (جدول ۳). از این تعداد ۸ QTL بر روی کروموزوم‌های 1A₁، 1A₂، 2A، 3A، 7A، 3B، 6B₂ برای عملکرد شناسایی شد. مقدار LOD برای این QTL از ۲/۷ تا ۳/۸ متغیر بود. معنی‌دارترین QTL، 1A₁.QYld در فاصله مارکری wPt-۷۳۱۲۸۲ – ۶۶۸۲۰۵ (wPt) در موقعیت ۱۴/۷ cM بود که ۱۰/۱٪ از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد (جدول ۳). سایر QTL‌های شناسایی شده کمتر از ۱۰٪ از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کردند. تعداد ۵ QTL برای صفت وزن هزار دانه بر روی کروموزوم‌های 1A₂، 2A، 7A، 3B، 2D₁، 6D₂ شناسایی شدند. مقدار LOD این QTL بین ۲/۵ تا ۳/۹ متغیر بود. تعداد ۶ QTL برای صفت تعداد

در کل تعداد ۳ اثر متقابل شناسایی شد. از بین آن‌ها یک اثر متقابل مربوط به QTL‌هایی بود که هر کدام از این QTL‌ها هم دارای اثر اصلی و هم اثر متقابل QTL $\times$ QTL بودند (جدول ۴). این اثر متقابل برای صفت سنبلچه در سنبله و بین کروموزوم‌های 4B و 7D رخ داد. ۲ اثر متقابل دیگر مربوط به QTL‌هایی بود که فقط اثر اپیستازی داشتند و فاقد اثر اصلی بودند. این اثرات متقابل برای صفات عملکرد دانه و تعداد سنبلچه در سنبله بود.

بود. معنی‌دارترین QTL برای این صفت QSw.2D₁ در موقعیت cM ۱۷۴ بود که ۱۱/۸٪ از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد (جدول ۳).

تعداد ۶ QTL برای صفت سنبلچه در سنبله بر روی کروموزوم‌های 5A، 3B، 4B، 2D₁ و 7D شناسایی شدند. مقدار LOD این QTL بین ۲/۸ تا ۵/۷ متغیر بود. معنی‌دارترین QTL برای این صفت Qspn.3B در موقعیت cM ۶۷ بود که ۱۰/۲٪ از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد. دو QTL هم برای صفت ارتفاع بوته روی کروموزوم‌های 5A و 4B شناسایی شد (جدول ۳).

جدول ۳- نتایج تجزیه QTL عملکرد و اجزای عملکرد توسط نرم‌افزار QTL Cartographer v. 2.5

Trait	QTL	فاصله نشانگری	موقعیت پیک (cM)	آستانه LOD	مقدار LOD	R ² %	اثرات افزایشی
Yld ^a	QYld.1A ₁ 1	wPt-۶۶۸۲۰۵-wPt-۷۳۱۲۸۲	۱۴/۴	۲/۹۰	۳/۲	۱۰/۱	۰/۴ t/ha
	QYld.1A ₁ 2	wPt-۶۷۲۱۵۸-gwm۳۵۷	۵۸/۹	۲/۹۰	۲/۹	۳/۳	۰/۳۱ t/ha
	QYld.1A ₂	wPt-۶۲۵۸-wPt-۶۶۹۴۸۴	۰/۶	۲/۹۰	۲/۷	۲/۹	-۰/۲۴ t/ha
	QYld.2A	wPt-۲۴۴۸-wPt-۷۳۰۶۱۳	۱۹/۳	۲/۹۰	۳/۳	۳/۷	۰/۲۶ t/ha
	QYld.3A	wPt-۶۴۲۲-wPt-۵۱۳۳	۲۶/۱	۲/۹۰	۲/۹	۴/۱	-۰/۳۴ t/ha
	QYld.7A	Gwm۶۳۵-wPt-۴۸۷۷	۲۱/۳	۲/۹۰	۳/۸	۷/۳	۰/۳۶ t/ha
	QYld.3B	wPt-۲۵۵۹-wPt-۶۶۴۹۸۱	۸۲/۵	۲/۹۰	۳/۷	۴/۴	-۰/۲۹ t/ha
	QYld.6B ₂	wPt-۹۵۳۲-wPt-۱۵۴۷	۱۸/۸	۲/۹۰	۲/۸	۳/۴	۰/۳۷ t/ha
Tgw	QTgw.1A ₂	wPt-۶۳۵۸-wPt-۶۶۹۴۸۴	۰/۴	۲/۹۳	۳/۱	۶/۲	-۲/۶ g
	QTgw.7A	wPt-۴۸۷۷-wPt-۶۲۱۷	۲۳/۴	۲/۹۳	۳/۱	۵/۹	۲/۳۴ g
	QTgw.7B	wPt-۳۷۲۳-wPt-۹۳۹۷	۶/۹	۲/۹۳	۳/۹	۸/۱	-۲/۶ g
	QTgw.1D	wPt-۹۶۶۴-wPt-۷۴۳۷	۱۶/۹	۲/۹۳	۲/۹	۴/۶	۲/۸ g
	QTgw.7D	wPt-۶۶۴۳۸-wPt-۶۶۳۹۸۴	۱	۲/۹۳	۳	۳/۵	-۱/۷۶ g
Gnu	QGnu.1A ₁	wPt-۶۶۸۲۰۵-wPt-۷۳۱۲۸۲	۲۹/۱	۳/۲۲	۵/۲	۱۴/۲	۳/۵
	QGnu.2A	wPt-۵۶۴۷-wPt-۴۱۹۷	۱۷/۳	۳/۲۲	۵/۴	۷/۲	۳/۳
	QGnu.7A	Gwm۶۳۵-wPt-۴۸۷۷	۲۳/۳	۳/۲۲	۳/۹	۴/۷	۱/۲
	QGnu.3B	wPt-۴۹۳۳-wPt-۶۶۷۷۴۶	۵/۳	۳/۲۲	۳/۸	۳/۸	۱/۸
	QGnu.2D ₁	wPt-۵۴۲۶-wPt-۶۶۸۵۷	۱۶/۹	۳/۲۲	۷/۵	۱۱/۱	۳/۳
	QGnu.6D ₂	wPt-۰۶۵۳-wPt-۷۳۰۹۱۲	۲۵/۲	۳/۲۲	۲/۹	۶/۲	۲/۳
Sl	QSl.4A	wPt-۸۸۴۱-wPt-۶۶۵۲۶۰	۷۸/۵	۳/۱۳	۲/۸	۳/۹	-۰/۴۵ cm
	QSl.7A	wPt-۴۸۷۷-wPt-۶۲۱۷	۲۳/۴	۳/۱۳	۶/۴	۸/۲	۰/۶۸ cm
	QSl. 2D ₁	wPt-۶۶۷۵۸۴-wPt-۶۷۱۹۹۰	۶۸/۲	۳/۱۳	۳/۶	۳/۸	-۰/۴۵ cm
	QSl.6B ₂	wPt-۶۶۳۶۴-wPt-۷۹۵۴	۵/۴	۳/۱۳	۳/۲	۵/۴	-۰/۵۳ g
	QSl.5B ₁	wPt-۵۶۸۸-wPt-۵۸۵۱	۳۱/۲	۳/۱۳	۴/۲	۸/۹	۰/۶۷ g
Sw	QSw.1A ₁	wPt-۶۷۲۱۵۸-gwm۳۵۷	۵۸/۹	۳/۱۹	۳/۳	۴/۵	۰/۱۸ g
	QSw.2A	wPt-۴۱۹۷-wPt-۹۱۰۴	۱۷/۴	۳/۱۹	۵	۶/۶	۰/۲۴ g
	QSw.7A	Gwm۶۳۵-wPt-۴۸۷۷	۲۳/۳	۳/۱۹	۳/۹	۵/۲	۰/۱۷
	QSw.6B ₂	wPt-۹۵۳۲-wPt-۱۵۴۷	۱۸/۸	۳/۱۹	۳/۲	۴/۳	۰/۲۲
	QSw.2D ₁	wPt-۵۴۲۶-wPt-۶۶۸۵۷	۱۷/۴	۳/۱۹	۶	۱۱/۸	۰/۲۶
Spn	QSpn.5A	wPt-۶۶۵۶۲۲-wPt-۱۹۵۴	۲۳/۸	۲/۹۱	۳	۴/۶	-۰/۵۲
	QSpn.3B	Wmc۵۰۵/۲-wPt-۶۷۲۰۷۶	۶۸/۶	۲/۹۱	۳	۱۰/۲	۰/۷۴
	QSpn.3B	wPt-۶۶۷۲۶۱-wPt-۶۶۶۷۳۸	۱۲۷/۱	۲/۹۱	۲/۹	۷/۵	۰/۶۶
	QSpn.4B	wPt-۸۲۹۲-wPt-۴۹۳۱	۴۲/۵	۲/۹۱	۴/۱	۵/۹	۰/۵۸

	QSpn.2D ₁	wPt-۶۶۸۲۳۹-wPt-۵۴۲۶	۱۶۳/۷	۲/۹۱	۴/۸	۶/۹	۰/۶۴
	QSpn.7D	wPt-۶۶۳۷۴۹-wPt-۶۶۴۰۸۸	۱۳/۲	۲/۹۱	۵/۷	۸/۷	-۱/۴۱
	QHt.5A	wPt-۸۲۲۶-wPt-۶۶۵۶۲۲	۲/۸	۲/۴۸	۳	۵/۱	۳/۵ cm
Ht	QHt.4B	wPt-۸۲۹۲-wPt-۴۹۳۱	۴۲/۳	۲/۴۸	۴/۷	۹/۴	۴/۶ cm

Yld^a عملکرد دانه، Gnu تعداد دانه در سنبله، Tgw وزن هزار دانه بر حسب گرم، Sw وزن سنبله بر حسب گرم، Sl طول سنبله بر حسب سانتی‌متر، Spn تعداد سنبله در سنبله، Ht ارتفاع بوته بر حسب سانتی‌متر

جدول ۴- اثرات متقابل QTL×QTL شناسایی شده توسط نرم‌افزار QTLNetwork

Trait	QTLi	فاصله نشانگری	موقعیت پیک (cM)	QTLj	فاصله نشانگری	موقعیت پیک (cM)	AA	R ² %	P-Value
Spn	4B ^{**}	wPt-۴۹۳۱-wPt-۰۸۷۲	۴۲/۷	7D ^{**}	wPt-۶۶۴۰۸۸-wPt-۶۶۷۲۵۷	۱۳/۵	۰/۵۱۴۳	۱/۳	۰/۰۴۳۹
Spn	5B ₂ [*]	wPt-۷۹۷۳-wPt-۶۶۴۱۱۴	۱۱/۵	2D ₁ [*]	wPt-۶۷۱۶۵۳-wPt-۶۶۵۴۸۰	۹۳/۴	۰/۵۵۱۸	۴/۰	۰/۰۱۴
Yld	3A [*]	wPt-۳۶۹۷-wPt-۶۴۲۲	۱۸/۲	5D [*]	wPt-۶۶۶۶۰۱-wPt-۶۶۵۹۰۳	۰	-۰/۳۸۶	۵/۳	۰/۰۰۰۴

* QTL شناسایی شده فقط دارای اثر متقابل ایستازی می‌باشد.

** QTL شناسایی شده دارای هر دو اثر متقابل ایستازی و اثر اصلی می‌باشد.

بحث

۷A، ۳B و ۶B قرار داشتند. بر اساس اطلاعات پایگاه داده WheatQTLdb V2.0، از مجموع QTL ۲۷۵۱۸ اثر اصلی، ۱۳۲۱ metaQTL و ۲۰۲ اثر متقابل QTL ثبت شده برای ۸ گونه مختلف گندم برای صفات عملکرد، اجزای عملکرد و خصوصیات مختلف زراعی و مورفوفیزیولوژیکی تحت شرایط محیطی مختلف، تعداد QTL ۲۵۴۲۲ اثر اصلی، ۱۲۳۶ metaQTL و ۱۶۲ اثر متقابل QTL، متعلق به گندم نان می‌باشد (Singh et al. 2022). از این تعداد QTL اثر اصلی در گندم نان (یعنی ۲۵۴۲۲)، تعداد QTL ۵۲۷ متعلق به عملکرد دانه می‌باشد. اگرچه برخی از این QTLها ممکن است تکراری باشند، اما تعداد بالای QTLهای شناسایی شده برای این صفت و سایر صفات بیانگر پلی ژنیک بودن عملکرد، اجزای عملکرد و صفات اندازه گیری شده می‌باشد. همچنین به دلیل ماهیت پیچیده و کمی این صفت، دخالت تعداد زیادی ژن در کنترل آن، تاثیر زیاد محیط بر روی آن، وجود اثرات متقابل متعدد، بک گراند ژنتیکی متفاوت والدین تلاقی برای تولید جمعیت، نوع و تعداد افراد جمعیت مکان‌یابی رفته و تراکم نشانگرهای به کار رفته، همچنان امکان شناسایی QTLهای جدید وجود خواهد داشت. در تحقیق حاضر QTL جدید و بسیار مهم دیگری برای عملکرد (QYld.1A₁.1) در فاصله (wPt-731282 و wPt-668205) بر روی گروه لینکاژی 1A₁ شناسایی شد، که ۱۰/۱ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد (جدول ۳). تنها حدود ۱۰٪ از

والد سوپرهد، طول سنبله، تعداد دانه در سنبله و وزن ۱۰۰۰ دانه بیشتری نسبت به والد روشن تولید کرد که در نهایت منجر به افزایش عملکرد این والد شد. معنی دار بودن تفاوت بین ژنوتیپ‌ها (جمعیت مورد بررسی) از نظر کلیه صفات بررسی شده و وجود تفکیک متجاوز در این صفات، یکی از اصول مهم در تجزیه QTL می‌باشد. لذا می‌توان از جمعیت حاصل شده برای مکان‌یابی QTLهای عملکرد و اجزای عملکرد استفاده کرد.

ژنوم A، B و D به ترتیب ۱۸، ۱۱ و ۸ QTL را به خود اختصاص دادند. کروموزوم 1A با ۶ QTL و کروموزوم ۳B با ۴ QTL، از مهم‌ترین کروموزوم‌ها بودند. بیشترین QTLها بر روی کروموزوم‌های ژنوم A و B شناسایی شده است و ژنوم D کمترین تعداد QTL شناسایی شده را دارا می‌باشد. این امر احتمالاً به دلیل اندازه کوچک ژنوم D در نقشه لینکاژی گندم که با استفاده از نشانگر دارت تهیه شده است می‌باشد. در تحقیق حاضر از ۸۶۹ نشانگر دارت فقط ۸۷ نشانگر متعلق به ژنوم D بودند. کمترین تعداد QTLهای ثبت شده در پایگاه داده WheatQTLdb V2.0 (http://www.wheatqtl.net/yield_new.php) نیز متعلق به ژنوم D می‌باشد (Singh et al. 2022).

در پژوهش حاضر از مجموع ۳۷ QTL شناسایی شده، هشت QTL متعلق عملکرد دانه بر روی کروموزوم‌های 1A (سه QTL)، 2A، 3A،

در تحقیق حاضر، تعداد ۵ QTL برای صفت وزن هزار دانه بر روی کروموزوم‌های 1A₂، 2A، 7A، 3B، 2D₁، 6D₂ شناسایی شدند. مافوسا و همکاران (۲۰۱۴)، چهار QTL برای صفت وزن هزار دانه بر روی کروموزوم‌های 2B، 2D₁، 2D₂ و 4A یافتند که به ترتیب با مارکرهای barc11 و PpD1-D1 و PpD1-B1 و wPt-023 لینکاژ داشتند. (Maphosa et al. 2014)

به خاطر وجود انواع اثرات متقابل (افزایشی × افزایشی، غالبیت × غالبیت، افزایشی × محیط، افزایشی × افزایشی × محیط و) درک اثرات متقابل اپیستازی مشکل می‌باشد. لذا به منظور درک بهتر کنترل ژنتیکی صفات کمی، شناسایی اثرات متقابل اپیستازی بین QTL‌ها لازم و ضروری می‌باشد. در این تحقیق ۳ اثر متقابل معنی‌دار QTL × QTL شناسایی شد. نکته جالب اینکه اکثر اثرات متقابل شناسایی شده فاقد اثرات اصلی معنی‌دار بودند و همچنین برای عملکرد دانه یک اثر متقابل معنی‌داری شناسایی شد. بر اساس جستجو در پایگاه داده WheatQTLdb V2.0، تنها ۷ اثر متقابل معنی‌دار QTL × QTL برای عملکرد دانه ثبت شده است. این امر می‌تواند ناشی از دو دلیل باشد یکی اینکه محققان کمتری در تحقیقات خود این آنالیز را انجام داده‌اند و دوم اینکه به دلیل ماهیت آنالیز در صورت انجام آن، نتایج معنی‌دار کمتری به دست آمده است. تمام QTL‌های شناسایی شده دارای اثر متقابل در این تحقیق جدید بوده و تاکنون شناسایی نشده بودند. در خصوص صفت تعداد سنبلچه در سنبله، نتایج تجزیه اثرات متقابل توسط نرم‌افزار QTL Network نشان داد که QTL شناسایی شده بر روی کروموزوم 7D در فاصله نشانگری (wPt-۶۶۷۲۵۷-wPt-۶۶۴۰۸۸) دارای اثرات متقابل با QTL موجود بر روی کروموزوم‌های 4B بود (جدول ۴). این QTL‌ها دارای اثرات اصلی برای صفت تعداد سنبلچه در سنبله نیز بودند (جدول ۳).

نتیجه‌گیری کلی

تحقیقات در خصوص دستیابی به مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفاتی از قبیل عملکرد و اجزای آن در گیاهان مختلف از اهمیت بالایی برخوردار بوده و به دلیل ماهیت کمی این صفات همچنان نیز ادامه دارد. شناسایی QTL جدید و مهم دیگری برای عملکرد (QYld.1A₁.1) بر روی گروه لینکاژی 1A₁، که ۱۰/۱ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه می‌کرد، بعد از تأیید توسط

WheatQTLdb برای عملکرد دانه در سایت V2.0 دارای واریانس فنوتیپی بیشتر از ۲۰ درصد بودند. مجدداً این امر نشان دهنده پلی ژنیک بودن این صفت و اهمیت بالای شناسایی QTL‌های بزرگ اثر می‌باشد. مافوسا و همکاران در سال ۲۰۱۴ در بررسی جمعیت RILs حاصل از تلاقی دولاین گندم نان Drysdale/Gladius در شرایط مزرعه، چهار QTL بر روی کروموزوم‌های 2A، 2B₁، 2B₂ و 3A برای صفت عملکرد دانه یافتند که به ترتیب با مارکرهای cfd36، PpD1-B1، wPt-3132 و barc324 لینکاژ داشتند. همچنین این QTL‌ها به ترتیب در موقعیت‌های ۲۲۰، ۱۰۰، ۱۶۳ و ۲۲۹ سانتی مورگانی بر روی کروموزوم‌های مربوطه قرار گرفته بودند (Maphosa et al. 2014). به دلیل تفاوت در نوع نشانگرها، مقایسه ی QTL‌های شناسایی شده بین تحقیق حاضر و تحقیقات قبلی مشکل می‌باشد. با وجود این از بین هشت QTL شناسایی شده در تحقیق حاضر، QTL‌های QYld.7A و QYld.1A₁.2 در دو منطقه دیگر (یزد و کرمان) شناسایی شده بودند (Azadi et al. 2015) که در تحقیق حاضر نیز در همان موقعیت کروموزومی مجدداً شناسایی شدند که خود تأییدی بر صحت شناسایی QTL‌ها می‌باشد. هنگامی که یک QTL محیط‌های مختلف یا جمعیت‌های مختلف یا توسط نرم‌افزارهای مختلف شناسایی و بیان می‌شود قابل اطمینان تر می‌باشد. همچنین نشانگر gwm357 دارای لینکاژ با QYld.1A₁.2 در تحقیق حاضر، با QTL‌های شناسایی شده برای صفات تعداد سنبلچه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و تعداد دانه در سنبلچه (Chen et al. 2017)، طول پر شدن دانه، وزن ۱۰۰۰ دانه و وزن دانه در سنبله (Wang et al. 2009)، توسط محققین دیگر دارای لینکاژ بود. دلیل شناسایی QTL‌های هم مکان می‌تواند وجود یک مکان ژنی پلی‌وتروپیک یا مکان‌های ژنی بسیار پیوسته باشد، این امر به وسیله مکان‌یابی دقیق مشخص می‌شود (Ma et al. 2007; Ravi et al. 2011). بعد از تأیید نتایج، این نشانگر می‌تواند در تحقیقات آینده جهت انتخاب به کمک نشانگرها مورد استفاده قرار گیرد.

نشانگر gwm635 که در این تحقیق دارای لینکاژ با QYld.7A، QGnu.7A و QSw.7A بود، با QTL‌های تعداد سنبلچه عقیم در سنبله (Xu et al. 2017)، تراکم سنبلچه در سنبله (Wu et al. 2012)، طول سنبله و اندازه بذر دارای لینکاژ بود.

تکنیک‌هایی نظیر مکان‌یابی دقیق می‌توانند جهت اصلاح عملکرد با استفاده از تکنیک‌هایی نظیر انتخاب به کمک نشانگر و سایر تکنیک‌ها به کار روند.

منابع

- Azadi A, Mardi M, Majidi Hervan E, Mohammadi AS, Moradi F, Tabatabaee MT, Pirseyedi SM, Ebrahimi M, Fayaz F, Kazemi M, Ashkani S, Nakhoda B, Mohammadi-Nejad GH (2015) QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Mol Biol Rep*. Chen D, Wu XY, Wu K, Zhang JP, Liu WH, Yang XM, Li X, LU YK, LI L (2017) Novel and favorable genomic regions for spike related traits in a wheat germplasm Pubing 3504 with high grain number per spike under varying environments, *Journal of Integrative Agriculture* 16, 11, 2386-2401
- Churchill GA, Doerge RW (1994) Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics* 138:963–971, PMID:7851788
- Crespo-Herrera LA, Govindan V, Stangoulis J, Hao Y and Singh RP (2017) QTL Mapping of Grain Zn and Fe Concentrations in Two Hexaploid Wheat RIL Populations with Ample Transgressive Segregation. *Front. Plant Sci.* 8:1800.
- Cuthbert JL, Somers DJ, Brûlé-Babel AL. et al. (2008) Molecular mapping of quantitative trait loci for yield and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 117:595-608.
- Daware A, Das S, Srivastava R, Badoni S, Singh AK, Agarwal P, Parida SK and Tyagi AK (2016) An Efficient Strategy Combining SSR Markers- and Advanced QTL-seq-driven QTL Mapping Unravels Candidate Genes Regulating Grain Weight in Rice. *Front. Plant Sci.* 7:1535. doi: 10.3389/fpls.2016.015350
- Dhakal S, Liu X, Chu C, Yang Y, Rudd J, Ibrahim A, Xue Q, Devkota R, Baker J, Baker S, Simoneaux B, Opena G, Sutton R, Jessup K, Hui K, Wang S, Johnson C, Metz R, and Liu S (2021) Genome-wide QTL mapping of yield and agronomic traits in two widely Adapted winter wheat cultivars from multiple mega-environments, *Peer J.*, 9: e12350.
- Goel S, Singh K, Singh B, Grewal S, Dwivedi N, Alqarawi AA, et al. (2019) Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population. *PLoS ONE* 14(3): e0200669.
- Gonal B, Sampangi R, Mugali KP et al. (2025) Discovery and validation of SSR marker-based QTL governing fresh pod yield in dolichos bean (*Lablab purpureus* L. Sweet). *Sci Rep* 15, 8613.
- Guo Y, Wu YQ, Anderson JA, Moss JQ, Zhu L, Fu J (2017) SSR marker development, linkage mapping, and QTL analysis for establishment rate in common bermudagrass. *Plant Genome*.
- Hu J, Wang X, Zhang G, Jiang P, Chen W, Hao Y, Ma X, Xu S, Jia J, Kong L, Wang H (2020) QTL mapping for yield-related traits in wheat based on four RIL populations. *Theor Appl Genet* 133:917-933
- Jaccoud D, Peng K, Feinstein D, Kilian A (2001) Diversity Arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. *Nucleic Acids Res* 29 :e25.
- Karikari B, Chen S, Xiao Y, Chang F, Zhou Y, Kong J, Bhat JA and Zhao T (2019) Utilization of Interspecific High-Density Genetic Map of RIL Population for the QTL Detection and Candidate Gene Mining for 100-Seed Weight in Soybean. *Front. Plant Sci.* 10:1001.
- Khakshoor EN, Azadi A, Fourzesh P, et al. (2025) Identification of candidate genes in QTL regions for biochemical traits underlying salt response in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) at the seedling stage. *Plant Growth Regul* 105:759-771.
- Kosambi DD (1944) The estimation of map distances from recombination values. *Ann Eugen* 12:172-175.
- Lander ES, Botstein D (1989) Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121: 185-199.
- Liu J, Wu B, Singh RP, Velu G (2019) QTL mapping for micronutrients concentration and yield component traits in a hexaploid wheat mapping population. *Journal of Cereal Science*. Volume 88, Pages 57-64
- Ma L, Zhou E, Huo N, et al. (2007) Genetic analysis of salt tolerance in a recombinant inbred population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 153:109-117.
- Maphosa L, Langridge P, Taylor H, Parent B, Emebiri LC, Kuchel H, Reynolds MP, Chalmers KJ, Okada A, Edwards J et al. (2014) Genetic control of grain yield and grain physical characteristics in a bread wheat population grown under a range of environmental conditions. *Theor. Appl. Genet.* 127:1607-1624.
- Mogga M, Sibiya J, Shimelis H, Lamo J, Yao N (2018) Diversity analysis and genome-wide association studies of grain shape and eating quality traits in rice (*Oryza sativa* L.) using DArT markers. *PLoS One*. Jun 1;13(6):e0198012.
- Najafian G, Jalal-Kamali MR, Azimian J (2008) Description of Iranian grown wheat cultivars and promising lines- Based on standards of International Union for the Protection of New Varieties. Ministry of Jihad-e-Agriculture. Seed and Plant Improvement Institute (SPII) OECD-FAO AGRICULTURAL OUTLOOK 2018-2027.
- Narjesi V, Mardi M, Hervan EM et al. (2015) Analysis of Quantitative Trait Loci (QTL) for Grain Yield and Agronomic Traits in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Under Normal and Salt-Stress Conditions. *Plant Mol Biol Rep* 33:2030-2040.
- Panigrahi P, Behera TK, Munshi AD, Dey SS, Gaikwad AB, Senapati M (2024) SSR markers based QTL mapping and genetic analysis for yield and yield-attributing traits in bitter melon (*Momordica charantia* L.), South African

Journal of Botany, Volume 174, Pages 715-734, ISSN 0254-6299.

Quarrie SA, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pljevljakusić D, Waterman E, Weyen J, Schondelmaier J, Habash DZ, Farmer P, Saker L, Clarkson DT, Abugalieva A, Yessimbekova M, Turuspekoy Y, Abugalieva S, Tuberosa R, Sanguineti MC, Hollington PA, Aragués R, Royo A, Dodig D (2005) A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring x SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. NCBI, 110:865-80. Epub 2005 Feb 18.

Ravi K, Vadez V, Isobe S, Mir RR, Guo Y, Nigam SN, Gowda MV, Radhakrishnan T, Bertoli DJ, Knapp SJ, Varshney RK (2011) Identification of several small main-effect QTLs and a large number of epistatic QTLs for drought tolerance related traits in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Theor. Appl. Genet* 122: 1119-1132.

Ray DK, Mueller ND, West PC, Foley JA (2013) Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One* 8, e66428.

Saidi A, Akbari A, Bakhtiar F, Mehravar MR, Nategh Z C (2005) Characteristics of improved bread wheat, durum wheat, barley triticale and rye cultivars released during 1930-2003. Ministry of Jihad-e- Agriculture. Seed and Plant Improvement Institute (SPII).

Semagn K, Bjørnstad Å, Skinnes, H, Marøy, AG, Tarkegne, T, William M (2006) Distribution of DArT, AFLP, and SSR markers in a genetic linkage map of a doubled haploid hexaploid wheat population. *Genome* 49:545-555.

Shariatipour N, Heidari B, Tahmasebi A, Richards C (2021) Comparative genomic analysis of quantitative trait loci associated with micronutrient contents, grain quality, and agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Frontiers in Plant Science* 12: 709817.

Shewry PR, Hey SJ (2015) "Review: The contribution of wheat to human diet and health". *Food and Energy Security* 4: 178-202.

Singh K, Saini DK, Saripalli G et al. (2022) WheatQTLdb V2.0: a supplement to the database for wheat QTL. *Mol Breeding* 42, 56. Tanksley SD (1993) Mapping polygenes. *Annu. Rev. Genet* 27:205-233.

Ungerer MC, Halldorsdottir SS, Modliszewski JL, Mackay TFC, Purugganan MD (2002) Quantitative trait loci for inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*; 160:1133-1151.

Tong Z, Kamran M, Zhang O, Lin F, Fang D, Chen X, Zhu T, Xu H, Xiao B (2024) Identification of QTLs associated with yield-related traits and superior genotype prediction using recombinant inbred line population in tobacco, *Gene*, Volume 928, 148765, ISSN 0378-1119,

Wang RX, Hai L, Zhang XY et al. (2009) QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai × Yu8679. *Theor Appl Genet* 118:313-325.

Wang S, Basten CJ, Zeng ZB (2012b) Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC.

Wenzl P, Caig V, Carling J, Cayla C, Evers M, Jaccoud D, Patarapuwadol S, Uszynski G, Xia, L, Yang S, Huttener E, Kilian A (2004) Diversity Arrays Technology, a novel tool for harnessing crop genetic diversity. *Cropscience*.

Wittenberg A, Lee T, Cayla C, Kilian A, Visser R, Schouten H (2005) Validation of the high-throughput marker technology DArT using the model plant *Arabidopsis thaliana*. Springer.

Yang L, Zhao D, Meng Z, Xu K, Yan J, Xia X, Cao S, Tian Y, He Z, Zhang Y (2019) QTL mapping for grain yield-related traits in bread wheat via SNP-based selective genotyping, *Theoretical and Applied Genetics*, 133:857-872.

Xu JQ, Wang L, Liu BL et al. (2018) Genome-wide Scan Using DArT Markers for Selection Footprints in Six-rowed Naked Barley from the Tibetan Plateau. *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* 46:591-603.

Xu, YF, Li, SS, Li, LH. et al. (2017) QTL mapping for yield and photosynthetic related traits under different water regimes in wheat. *Mol Breeding* 37:4.

Wu X, Chang X, Jing R, (2012) Genetic Insight into Yield-Associated Traits of Wheat Grown in Multiple Rain-Fed Environments.

Zandipour M, Majidi Hervan E, Azadi A. et al. (2020) A QTL hot spot region on chromosome 1B for nine important traits under terminal drought stress conditions in wheat. *CEREAL RESEARCH COMMUNICATIONS* 48:17-24.