

Diallel Analysis of Wheat Cultivars for Grain Yield and Estimation of Their Baking Quality Using STS Markers

Ramezanali Pourali¹, Mohammadhadi Pahlevani^{2,*} and Khalil Zeinalnejad³

- 1- Former M.Sc. Student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran
- 2- Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran
- 3- Assistant Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran

*Corresponding author ✉: hpahlevani@gau.ac.ir

Citation: Pourali, R., Pahlevani, M. and Zeinalnejad, K. (2024). Diallel analysis of wheat cultivars for grain yield and estimation of their baking quality using STS markers. *Plant Genetic Researches*, 10(2): 19-34. <http://dx.doi.org/10.22034/PGR.10.2.2>

(Received: June 10, 2023; Final Revised: July 31, 2023; Accepted: August 8, 2023; Published online: March 17, 2024)

Extended abstract

Introduction

Compared to any other food source, wheat in the form of bread contributes the most to the nutrition of the world's people. In Iran, bread made from wheat is the main food of the people, so the increase in the amount of consumption of this grain compared to its production has created concerns in terms of food security. Responding to the ever-increasing need of agricultural products and raw materials of industries related to the nutrition of human society has always been the most important goal of agricultural science researchers. Undoubtedly, one of the most important elements of improving the production of crops is the creation and introduction of new high-yielding cultivars suitable for the climatic and geographical conditions of the cultivation areas, which are the duties of plant breeders. Increasing the grain yield per unit area and improving the quality of bread based on obtaining accurate and reliable genetic data and information along with the preparation of diverse and compatible genetic materials are also among the most important goals of wheat breeding programs in Iran. Knowledge of the genetic control of traits and access to molecular or morphological markers associated to them are prerequisites for any genetic engineering.

Materials and methods

In this study, 100 progenies of a 10 × 10 diallel cross were used to analyse the genetics of grain yield and bakery values. This research was conducted during 2018 and 2019 at Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources. In the first year, 10 wheat cultivars including Gonbad, Marvarid, Kalate, Ehsan, Sirvan, Baharan, Chamran2, shush, Mehregan and Brat from different geographical regions of Iran were grown and crossed in the field. In the second year, the parents and the crosses were planted in the form of a randomized complete block design with three and the values of grain yield, number of spikes per plant, number of seeds per spike, seed weight, days to emergence and plant height were measured from them. Diallel analysis was done by the second Griffing method and the effects of general combining ability, specific combining ability, broad and narrow sense heritability, additive and dominance variance were calculated by using SAS software. DNA extraction of parental cultivars was done by CTAB method, and 10 pairs of allele-specific STS primers associated with HMWG subunits were used to determine the bakery value.



©2023 The author(s). This is an open access article distributed under [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source.

Results and discussion

The results of this study indicated significant genetic differences between the parents. The LSD test divided the studied parents into four groups for seed yield per plant, so the highest yield was observed in group A, which only included Brat cultivar with an average yield of 12.06 gram. In group B there were Ehsan and Shush (8.67 and 6.38 gram, respectively), in group C there were seven cultivars including Shush, Baharan, Gonbad, Mehrgan, Kalate, Marvarid and Chamran. Other cultivars with the lowest performance were placed in group D. Narrow-sense heritability analysis revealed that the crossing of cultivars is the best breeding method to enhance seed yield, number of spikes per plant and days to emergence. Also, to improve the number of seeds per spike, seed weight and plant height, classical breeding methods may offer higher efficiency. Marvarid and Gonbad were ranked 1st and 2nd, respectively with respect to general combining abilities for grain yield, attributed to their positive and significant general combining ability effects. Therefore, cultivars that are crossed with these parents will produce progenies with a higher seed yield than the average of the parents. Kalate is not recommended for crossing, because it had negative and significant GCA, and its participation in crosses will lead to reduce in seed yield. The highest specific combining ability was observed for Ehsan × Gonbad, Marvarid × Chamran 2 and Shush × Sirvan crosses. The results of molecular markers analysis showed that the STS markers were able to identify the difference in the baking value of cultivars. The quality score of the cultivars ranged 6 and 10 and to this end, Kalate and Brat were the top cultivars. Because the studied genotypes were inbred wheat cultivars, it was not unexpected for them to observe relatively good score (mostly they had scores 8 to 10).

Conclusions

Therefore, due to superiority in terms of both quantity and quality for yield, these cultivars can be used as parents with desirable genes for future breeding programs. Overall, the STS markers employed in this study proved to be valuable markers for enhancing the genetic background of bread wheat, particularly when employing marker-assisted selection for bakery value.

Keywords: Combining ability, Dominance, Quality, Glutenin, Marker



تجزیه دای آل ارقام گندم برای عملکرد دانه و برآورد ارزش نانویی آن‌ها با استفاده از نشانگرهای STS

رمضانعلی پورعلی^۱، محمدهادی پهلوانی^{۲*} و خلیل زینلی‌نژاد^۳

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد، گروه اصلاح‌نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان

۲- دانشیار، گروه اصلاح‌نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان

۳- استادیار، گروه اصلاح‌نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۲۰؛ تاریخ آخرین ویرایش: ۱۴۰۲/۰۵/۰۹؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۵/۱۷؛ تاریخ انتشار برخط: ۱۴۰۲/۱۲/۲۸)

چکیده

افزایش عملکرد دانه در واحد سطح و بهبود کیفیت نان تولیدی از مهم‌ترین اهداف برنامه‌های به‌نژادی گندم در ایران هستند. آگاهی از نحوه کنترل ژنتیکی صفات و دسترسی به نشانگرهای مولکولی یا مورفولوژیکی پیوسته با آن‌ها نیز پیش‌نیاز هرگونه دست‌ورزی‌های ژنتیکی محسوب می‌گردند. در این مطالعه از تعداد ۱۰۰ نسل F_1 دای آل 10×10 کامل و دوطرفه استفاده شد تا ژنتیک عملکرد دانه و ارزش نانویی آن‌ها با استفاده از نشانگرهای STS مرتبط با زیرواحدهای HMWG مورد تحلیل قرار گیرد. این پژوهش در سال‌های ۱۳۹۹ و ۱۴۰۰ در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. در سال اول ۱۰ رقم گندم شامل گنبد، مروارید، کلاته، احسان، سیروان، بهاران، چمران ۲، شوش، مهرگان و برات از نواحی جغرافیایی مختلف ایران در مزرعه کشت و با هم تلاقی داده شدند. در سال دوم والدین و تلاقی‌ها در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار کشت و مقادیر عملکرد دانه، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن دانه، روز تا سبز شدن و ارتفاع بوته از روی آن‌ها اندازه‌گیری گردید. نتایج بیانگر وجود تفاوت ژنتیکی معنی‌دار بین والدین بود. تحلیل وراثت‌پذیری خصوصی نشان داد که تلاقی ارقام بهترین روش به‌نژادی برای بهبود عملکرد دانه، تعداد سنبله در بوته و روز تا سبز شدن است. بر همین مبنای، برای بهبود تعداد دانه در سنبله، وزن دانه و ارتفاع بوته روش انتخاب، بازدهی بالاتری خواهد داشت. ارقام مروارید و گنبد به ترتیب بهترین ترکیب‌شونده‌های عمومی برای عملکرد دانه بودند؛ زیرا اثرات ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌داری داشتند. بالاترین ترکیب‌پذیری خصوصی در تلاقی‌های احسان \times گنبد، مروارید \times چمران ۲ و شوش \times سیروان مشاهده گردید. نتایج این مطالعه نشان داد که نشانگرهای STS در شناسایی تفاوت ارزش نانویی ارقام توانمند بودند. امتیاز کیفی ارقام بین ۶ تا ۱۰ برآورد شد و کلاته و برات به‌عنوان برترین ارقام شناسایی شدند. برتر شدن رقم برات از هر دو جنبه کمیت و کیفیت در عملکرد تأیید مجددی بر کارآمدی به‌نژادی این رقم و بیانگر ارزشمند بودن آن به‌عنوان والد حاوی ژن‌های مطلوب می‌باشد. در مجموع، نشانگرهای STS به‌کار گرفته شده در این مورد مطالعه، ابزار مفیدی برای بهبود زمینه ژنتیکی گندم و با استفاده از آنها در انتخاب به کمک نشانگر برای ارزش نانویی هستند.

واژگان کلیدی: ترکیب‌پذیری، غالبیت، کیفیت، گلوٲنین، نشانگر

مقدمه

پاسخ به نیاز روزافزون محصولات زراعی و مواد اولیه صنایع مرتبط با تغذیه جامعه بشری همواره مهم‌ترین هدف محققین علوم کشاورزی بوده است. در سال ۲۰۲۲ تولید گندم که مهم‌ترین محصول غذایی برای بیش از یک‌سوم جمعیت جهان است، حدود ۸۰۸ میلیون تن گزارش گردید و ایران با تولید حدود ۱۰ میلیون تن رتبه هفدهم را در بین کشورهای تولیدکننده این غله به خود اختصاص داد. با این حال میزان مصرف گندم ایران در همین سال حدود ۱۷/۸ میلیون تن بود (FAO, 2022). گندم به شکل نان در مقایسه با هر منبع غذایی دیگر بیشترین سهم را در تغذیه مردم جهان دارد. در ایران، نان حاصل از گندم غذای اصلی مردم است، بنابراین فزونی میزان مصرف این غله نسبت به تولید آن نگرانی‌هایی را از جنبه امنیت غذایی در سطح ملی ایجاد نموده است و این امر موجب گردیده است تا افزایش تولید این محصول در کانون توجه سیاستمداران و دانشمندان قرار گیرد. افزایش کمیت و کیفیت محصولات زراعی به روش‌های متعدد و متنوعی قابل انجام است که همه آن‌ها بر پایه دانش‌های علمی متخصصان رشته‌های گوناگون و تجارب کشاورزان استوار هستند. بدون شک یکی از مهم‌ترین ارکان ارتقاء تولید محصولات زراعی ایجاد و معرفی ارقام پرمحصول جدید متناسب با شرایط اقلیمی و جغرافیایی مناطق کشت می‌باشد که از وظایف متخصصان بهنجاری گیاهی محسوب می‌گردند. حصول داده‌ها و اطلاعات وراثتی دقیق و قابل اعتماد همراه با تهیه مواد ژنتیکی متنوع و سازگار نیز بخشی از این وظایف در ایجاد ارقام برتر از جنبه‌های کمی و کیفی می‌باشند (Abdi et al., 2023).

برای صفات کمی مورفولوژیکی و فنولوژیکی رواج داشته است (Bilgin et al., 2022). در گندم بیشتر گزارش‌های تجزیه دای آلل مربوط به عملکرد دانه، ارتفاع بوته و رسیدگی و یا اجزای آن‌ها بوده است. تجزیه نتاج نسل F_1 حاصل از تلاقی ارقام گندم نان در قالب یک طرح دای آلل 10×10 دوطرفه نشان داد که میزان توارث‌پذیری خصوصی برای عملکرد دانه، ارتفاع بوته، وزن هزاردانه و روز تا رسیدگی به ترتیب ۲۴، ۳۶، ۴۲ و ۵۲ درصد و نسبت ژنتیکی بیکر برای همین خصوصیات به ترتیب ۰/۱، ۰/۲۳، ۰/۴۱ و ۰/۴۶ بود (Sadeghi et al., 2022). نتایج نشان داد که خصوصیات مورفولوژیکی و فنولوژیکی تحت کنترل ژنتیکی عوامل افزایشی و غالبیت قرار دارند و روش‌های بهنجاری دورگ‌گیری و انتخاب برای آن‌ها قابل استفاده می‌باشد. تجزیه دای آلل یک‌طرفه ۱۰ والد گندم نان در چند محیط نشان داد که تعداد سنبلچه در سنبله و تعداد دانه در سنبله تحت کنترل ژن‌های افزایشی و غالبیت قرار داشتند و در صفات روز تا ۵۰ درصد خوشه‌دهی، روز تا رسیدگی، ارتفاع بوته، تعداد پنجه، طول ساقه، عملکرد سنبله اصلی، عملکرد بوته، وزن ۱۰۰۰ دانه و شاخص برداشت نقش ژن‌هایی با اثرات غالبیت بیشتر بود (Chaudhari et al., 2023). در گندم، بهنجاری برای افزایش عملکرد دانه بدون تأثیر منفی بر روی کیفیت دانه به‌سختی حاصل می‌شود، زیرا افزایش در عملکرد دانه معمولاً همراه با کاهش در پروتئین‌هایی دانه است که با ارزش نانوائی همبستگی دارند (Curtis et al., 2002). بر اساس تعریف، ارزش نانوائی همراه با دیگر جنبه‌های کیفی دانه همانند ارزش غذایی، بازدهی آسیاب‌شدن، پخت و رئولوژی، کیفیت یک نمونه گندم را تعیین می‌کنند. پروتئین‌ها ۸ تا ۲۴ درصد دانه گندم را تشکیل می‌دهند که ۸۳ درصد آن‌ها در آندوسپرم و بقیه در سبوس و جنین قرار دارند. پروتئین‌های موجود در آندوسپرم دارای حدود ۸۰ درصد گلوتن (گلوتنین و گلیادین) می‌باشند. گلوتنین در گندم دارای پنج زیرواحد با وزن مولکولی بالا (High Molecular Weight Glutenin: HMWG) است. تحقیقات نشان داده‌اند که گلوتن ارقامی شامل هر پنج زیرواحد، در مقایسه با ارقامی که دارای تنها چهار یا سه جزء زیرواحد باشند قوی‌تر است (Curtis et al., 2002).

گلوتن، همراه بودند که می‌توان از آن‌ها در تولید ژنوتیپ‌هایی با کیفیت بالا در برنامه‌های تولید گندم استفاده نمود (Aktas and Sener, 2020). بررسی منابع نشان می‌دهد که تحقیقاتی که اهداف به‌نژادی در آن‌ها شامل صفات کیفی و کمی باشند، به لحاظ سرعت در دستیابی مواد ژنتیکی پیشرفته و بی‌نقص در هر دو جنبه موفق‌تر عمل نموده‌اند. با توجه به مطالب ذکر شده، اهداف مطالعه حاضر شامل (۱) تجزیه دای آل تلاحی‌های نسل F₁ برای کسب اطلاعات ژنتیکی برای صفات زراعی و مورفولوژیکی به ویژه عملکرد دانه و اجزای آن در گندم و (۲) شناسایی ارقام دارای ارزش نانویی بالا با استفاده از نشانگرهای STS مرتبط با زیرواحدهای HMWG بود.

مواد و روش‌ها

این مطالعه در دو بخش مزرعه‌ای و آزمایشگاهی در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال‌های ۱۳۹۹ و ۱۴۰۰ انجام شد. در این مطالعه از ده رقم گندم نان دارای تفاوت‌های فنوتیپی، از نواحی اقلیمی گوناگون ایران با هدف دستیابی به حداکثر فاصله ژنتیکی به‌عنوان والد استفاده گردید (جدول ۱). بذرها ارقام از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد.

امروزه تعداد زیادی از آل‌های کنترل‌کننده HMWG شناسایی و برای هر یک از آن‌ها آغازگرهای اختصاصی آل نیز معرفی شده است. استفاده از این آغازگرهای آل اختصاصی در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر در مراحل اولیه یک برنامه به‌نژادی، باعث پیشرفت چشمگیر در ارزش نانویی گندم و همچنین کاهش زمان در تحقیقات گردیده است (Kuchel et al., 2007). در مطالعه‌ای که با هدف تعیین ترکیب آلی ژن‌های کدکننده HMWG در جامعه‌ای از گندم‌های بلاروس متشکل از ۲۳۶ نمونه زمستانه و ۹۸ نمونه بهاره انجام گرفت، ۱۳ آل در انواع زمستانه و ۱۱ آل در نمونه‌های بهاره شناسایی گردید (Famina et al., 2019). بررسی تنوع ژنتیکی در زیر واحدهای HMWG در جامعه‌ای شامل ۵۲۸ نمونه گندم نان از سه استان هبی، هانا و سیچوان در چین نشان داد که در مجموع ۱۵ آل مختلف (سه آل در *Glu-A1*، ۸ آل در *Glu-B1* و چهار آل در *Glu-D1*) و ۳۵ ترکیب آلی در جامعه مورد بررسی وجود داشت (Gao et al., 2020). برای بررسی تأثیر آل‌های HMWG بر صفات کیفی گندم نان، مطالعه‌ای بر روی ۱۵ رقم مختلف گندم صورت گرفت. نتایج نشان داد که آل‌های *GluA1-1* و *GluB1-7+8* با ساختار قوی‌تر

جدول ۱- نام، مشخصات اقلیمی و شجره ارقام گندم مورد مطالعه

Table 1. The Names, climatic characteristics and pedigrees of the studied wheat cultivars

رقم Cultivar	اقلیم Climate	شجره Pedigree
گنبد Gonbad	گرم و مرطوب شمال Hot and humid of North	ATRAK/WANG-SHUI-BAI[3589]
مروارید Morvarid	گرم و مرطوب شمال Hot and humid of North	MILAN/(SHA7)SHANGHAI-7[3686]
کلاته Kalate	گرم و مرطوب شمال Hot and humid of North	MILAN/S87230//BABAX
احسان Ehsan	گرم و مرطوب شمال Hot and humid of North	SABUF/7//ALTAR84/AE.SQUARROSA(224)//YACO/6/CROC_1/AE.SQUARROSA
سیروان Sirvan	معتدل Temperate	(205)/5/BR12*3/4/IAS55*4/CI14123/3/IAS55*4/EG,AUS//IAS55*4/ALD
بهاران Baharan	معتدل Temperate	PARULA/2*PASTOR[4361]
چمران ۲ Chamran 2	گرم و خشک جنوب Warm and dry of South	KAUZ/PASTOR//PBW-343[4189]
شوش Shoosh	گرم و خشک جنوب Warm and dry of South	ATTILA-50-Y//ATTILA/BACANORA[3589]
مهرگان Mehregan	گرم و خشک جنوب Warm and dry of South	CBRD-3//STORK/TR.DS[4189]
برات Barat	گرم و خشک جنوب Warm and dry of South	OASIS/SKAUZ//4*BCN/3/2*PASTOR[4189]
		SLVS*/PASTOR

سایر عملیات داشت مطابق عرف منطقه صورت گرفت. در سال دوم صفات روز تا سبزشدن، ارتفاع بوته بر حسب سانتی متر، تعداد سنبله در بوته (متوسط از ۱۰ بوته در هر کرت)، تعداد دانه در سنبله (متوسط از ۵۰ سنبله در هر کرت)، وزن هزار دانه بر حسب گرم و عملکرد دانه در بوته (متوسط از ۱۰ بوته در هر کرت) بر حسب گرم اندازه گیری شد.

تجزیه دای آلل با روش دوم گریفینگ صورت پذیرفت و اثرات ترکیب پذیری عمومی، ترکیب پذیری خصوصی، وراثت پذیری عمومی و خصوصی، واریانس افزایشی و غالبیت با استفاده از نرم افزار SAS محاسبه شد. استخراج DNA به روش CTAB (Doyle and Doyle, 1987) انجام و برای تعیین کمیت و کیفیت DNA ژنومی از الکتروفورز ژل آگارز ۰/۸ درصد استفاده شد. برای مشاهده و ثبت الگوهای بانندی، از دستگاه ژل-داک (مدل Bio-QR251) استفاده شد. آغازگرهای مورد استفاده در این تحقیق مطابق با جدول ۲، ۱۰ جفت و از نوع STSهای آلل اختصاصی برای تعیین ارزش نانوایی بودند.

در سال اول بذرهای ارقام والدی در سه تکرار (هر تکرار با فاصله زمانی حداقل ۲۰ روز) کشت شدند. هر واحد آزمایشی شامل چهار خط شش متری با فاصله ۴۰ سانتی متر بود و فاصله بذرها روی هر خط ۱۰ سانتی متر در نظر گرفته شد. در هنگام خوشه دهی و شکوفایی سنبلچه ها، ارقام والدی در یک ترکیب دای آلل ۱۰ × ۱۰ دوطرفه مورد تلاقی دستی قرار گرفتند تا بذرهای ۹۰ ژنوتیپ F₁ تولید شوند. در سال دوم، ۱۰۰ ژنوتیپ (والدین به همراه نتاج نسل F₁)، در مزرعه در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. فاصله کشت بین دو خط ۲۵ سانتی متر و فاصله بذرها روی خط ۱۰ سانتی متر بود (طول خط برای هر ژنوتیپ یک و نیم متر در نظر گرفته شد). در هر دو سال برای کنترل علف های هرز پهن برگ و باریک برگ از علف کش (به ترتیب برومایسید و تاپیک) و روش وجین دستی استفاده شد. در سال اول یک بار قبل از ساقه رفتن بوته ها و در سال دوم یک بار در زمان پنجه دهی و بار دوم قبل از ساقه رفتن بوته ها از علف کش استفاده شد. مطابق با عرف منطقه دوبار کود اوره و به صورت دستی استفاده شد.

جدول ۲- نام، طول، توالی و مشخصات نشانگرهای STS استفاده شده در بررسی ارقام گندم

Table 2. The names, length, sequence and characteristics of the STS markers used for the evaluation of wheat cultivars

نام آغازگر Primer name	کد نشانگر Marker code	توالی آغازگر 5'→3' Primer sequence	آلل یا مکان ژنی Allele or gene locus	منبع Reference
Bx	P1(F) P2(R)	CGCAACAGCCAGGACAATT AGAGTCTATCACTGCCTGGT	<i>Bx17</i> (669 bp) <i>non</i> <i>Bx17</i> (630 bp&766 bp)	(Ma et al., 2003)
ZSBy9Af 1/R3	P3(F) P4(R)	TTCTCTGCATCAGTCAGGA AGAGAAGCTGTGTAATGCC	<i>By9</i> (662 bp) <i>non By9</i> (707 bp)	(Lie et al., 2006)
bx7-f/r	P5(F) P6(R)	CACTGAGATGGCTAAGCGCC GCCTTGACGGCACCACAAGG	<i>Bx6</i> (321 bp) <i>Non Bx6</i> (Null)	(Schwarz et al., 2004)
ZSBy8F 5/R5	P7(F) P8(R)	TTAGCGCTAAGTGCCGTCT TTGTCCTATTTGCTGCCCTT	<i>By8</i> (527 bp) <i>non By8</i> (Null)	(Lie et al., 2006)
ZSBy9F 2/R2	P9(F) P10(R)	GCAGTACCCAGCTTCTCAA CCTGTCTTGTGGTTGCC	<i>By16</i> (3 fragment) <i>non By16</i> (Null)	(Lie et al., 2006)
UMN19	P11(F) P12(R)	CGAGACAATATGAGCAGCAAG CTGCCATGGAGAAGTTGGA	<i>Ax1</i> (362 bp) <i>Ax2</i> (344 bp) <i>Ax-null</i> (Null)	(Liu et al., 2008)
P3 /P4	P13(F) P14(R)	GTTGGCCGGTCCGCTGCCATG TGGAGAAGTTGGATAGTACC	<i>Dy10</i> (576 bp) <i>Dy12</i> (612 bp)	(Ahmad, 2000)
P5 /P6	P15(F) P16(R)	ATGGCTAAGCGCCTGGTCCT TGCCTGGTCGACAATGCGTCGCTG	<i>Bx7</i> (2373 bp) <i>non Bx7</i> (Null)	(Ahmad, 2000)
P1 /P2	P17(F) P18(R)	GCCTAGCAACCTTCACAATC GAAACCTGCTGCGGACAAG	<i>Dx5</i> (450 bp) <i>Dx2</i> (Null)	(Ahmad, 2000)
P19 /P20	P19(F) P20(R)	AGATGACTAAGCGGTTGGTTC CTGGCTGGCCAACAATGCGCT	<i>Ax1</i> (2300 bp)	(Izadi-Darbandi and Yazdi-Samadi, 2012)

نتایج و بحث

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که میانگین مربعات ارقام برای صفات عملکرد دانه در بوته، روز تا سبز شدن، ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله در سطح ۱ درصد و برای تعداد سنبله در بوته و وزن ۱۰۰۰ دانه در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود (نتایج نشان داده نشده است). معنی‌دار بودن واریانس مشاهده شده به مفهوم وجود تنوع ژنتیکی برای این خصوصیات و همچنین وجود فاصله ژنتیکی بین ارقام والدینی بود. وجود فاصله ژنتیکی پیش‌نیاز مشاهده ترکیب-پذیری بالا و بروز پدیده هتروزیس در نسل‌های تلاقی حاصل از والدین است و اصولاً امکان انجام تجزیه دای آلل را فراهم می‌نماید (Falconer and Mackay, 1996).

بیشترین عملکرد دانه در گروه A مشاهده شد که تنها شامل رقم برات با میانگین عملکرد ۱۲/۰۶ گرم بود (جدول ۳). در گروه B دو رقم احسان و شوش (به ترتیب با ۸/۶۷ و ۶/۳۸ گرم) قرار داشتند، در گروه C هفت رقم شامل شوش (۶/۳۸ گرم)، بهاران (۵/۳۹ گرم)، گنبد (۴/۷۰ گرم)، مهرگان (۴/۲۸ گرم)، کلاته (۴/۲۳ گرم)، مروارید (۴/۰۶ گرم) و چمران ۲ (۳/۱۷ گرم) جای داشتند. ارقام با پایین‌ترین عملکرد در گروه D قرار گرفتند و به ترتیب عملکرد شامل بهاران (۵/۳۹ گرم)، گنبد (۴/۷۰ گرم)، مهرگان (۴/۲۸ گرم)، کلاته (۴/۲۳ گرم)، مروارید (۴/۰۶ گرم)، چمران ۲ (۳/۱۷ گرم) و سیروان (۲/۹۳ گرم) بودند (جدول ۳).

برای صفت ارتفاع بوته، آزمون LSD والدین را به چهار گروه تقسیم نمود، به طوری که گروه A شامل ارقام شوش (بیشترین میانگین، ۷۰/۴۵ سانتی‌متر)، برات، چمران ۲، احسان و سیروان بود و گروه D دارای ارقام بهاران (کمترین میانگین، ۶۰/۸۰ سانتی‌متر)، کلاته، مهرگان، مروارید، سیروان و گنبد بود. سایر ارقام در گروه‌های حدواسط B و C جای گرفتند (جدول ۳).

در آزمون LSD برای صفت تعداد سنبله در بوته، والدین به سه گروه تقسیم شدند. گروه A دارای دو رقم و بیشترین میانگین متعلق به رقم شوش (۱۴/۰۰) بود. گروه B دارای هفت رقم بود و سایر ارقام در گروه C جای گرفتند (جدول ۳).

برای تعداد دانه در سنبله پنج گروه با استفاده از آزمون مقایسه میانگین مشخص گردید. گروه A شامل رقم کلاته با بیشترین میانگین تعداد دانه در سنبله (۸۱/۵) بود. گروه‌های B، C و D

به ترتیب دارای ۴، ۳ و ۳ رقم بودند. گروه E دارای پنج رقم بود و رقم سیروان (کمترین تعداد دانه در سنبله با میانگین ۵۹/۵ عدد) در این گروه قرار داشت (جدول ۳).

برای صفت تعداد روز تا سبز شدن، آزمون LSD ارقام را در ۳ گروه جای داد و بهاران با ۱۰/۳۳ و برات با ۱۲/۵ روز کمترین و بیشترین میانگین را نشان دادند (جدول ۳). در مورد وزن ۱۰۰۰ دانه تفاوت معنی‌داری بین والدین وجود نداشت و همه ارقام در یک گروه (گروه A) قرار گرفتند (جدول ۳).

نتایج تجزیه دای آلل به روش گریفینگ در جدول ۴ نشان داده شده است. قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی ۱۰ رقم گندم والدینی برای عملکرد دانه در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۴). وجود ترکیب‌پذیری عمومی برای یک رقم والدی نشان می‌دهد که در انتقال ژن‌های خود به نتاج کارایی بالایی دارد و در تلاقی با سایر والدین موفق خواهد بود. مشاهده ترکیب‌پذیری خصوصی بین دو والد بیانگر تناسب آن‌ها با یکدیگر در تولید تلاقی‌های برتر است و استفاده از این جفت در انجام تلاقی منجر به تولید نتاج با عملکرد بالا و احتمالاً بروز پدیده هتروزیس خواهد شد (Kearsey and Pooni, 1996). ارقام مروارید و گنبد به ترتیب بهترین ترکیب‌شونده‌های عمومی برای عملکرد دانه بودند، زیرا اثرات ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌داری را دارا بودند (نتایج نشان داده نشده‌اند). بنابراین، ارقامی که با این والدین تلاقی داده شوند، نتاجی با عملکرد دانه بیشتر از متوسط والدین تولید خواهند نمود. رقم کلاته برای تلاقی توصیه نمی‌شود، زیرا دارای ترکیب‌پذیری عمومی منفی و معنی‌دار بود و استفاده از آن در تلاقی‌ها منجر به کاهش عملکرد دانه نتاج خواهد شد (نتایج نشان داده نشده‌اند). بالاترین ترکیب‌پذیری خصوصی در تلاقی‌های احسان × گنبد، مروارید × چمران ۲ و شوش × سیروان مشاهده گردید (نتایج نشان داده نشده‌اند). به عبارتی انجام این تلاقی‌ها برای بهبود عملکرد دانه مناسب خواهد بود، زیرا احتمال مشاهده هتروزیس در این تلاقی‌ها زیاد است. مقدار درجه غالبیت برای عملکرد دانه بیش از ۱ بود ($D_R = 4/46$)، پس می‌توان چنین نتیجه‌گیری نمود که عمل فوق‌غالبیت ژنی در کنترل این صفت نقش داشته است و انجام تلاقی برای افزایش عملکرد توصیه می‌گردد (جدول ۴).

جدول ۳- نتایج مقایسه میانگین صفات مختلف ارقام گندم بر اساس آزمون LSD

Table 3. The results of means comparison of different traits for wheat cultivars based on the LSD test

ارقام Cultivars	روز تا سبز شدن Days to emergence	ارتفاع بوته (سانتی متر) Plant height (cm)	تعداد سنبله در بوته Number of spikes per plant	تعداد دانه در سنبله Number of grains per spike	وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم) 1000-grain weight (gr)	عملکرد دانه در بوته (گرم) Grain yield per plant (gr)
کلاته Kalate	11.75 AB	61.90 D	10.50 B	81.50 A	38.32 A	4.23 CD
برات Barat	12.25 A	69.29 AB	10.00 B	62.50 E	38.93 A	12.06 A
بهاران Baharan	10.33 C	60.80 D	10.33 B	62.33 E	40.75 A	5.39 CD
مهرگان Mehregan	12.25 A	63.26 CD	11.00 AB	71.50 BCD	36.87 A	4.28 CD
احسان Ehsan	11.75 AB	67.77 ABC	9.00 BC	72.00 BC	42.76 A	8.67 B
مروارید Morvarid	11.33 ABC	63.66 BCD	11.33 AB	64.00 DE	32.31 A	4.06 CD
شوش Shoosh	10.50 C	70.45 A	14.00 A	77.0 AB	35.27 A	6.38 BC
سیروان Sirvan	11.00 BC	68.69 ABCD	9.50 BC	59.50 E	43.38 A	2.93 D
گنبد Gonbad	11.83 AB	61.73 D	8.33 BC	74.00 AB	38.31 A	4.7 CD
چمران ۲ Chamran 2	11.75 AB	68.68 ABC	6.50 C	66.00 CDE	35.75 A	3.17 CD

در هر ستون میانگین‌هایی که دارای حرف مشترک هستند فاقد تفاوت آماری در سطح ۵ درصد می باشند.

In each column, there was no statistically significant difference at $P < 0.05$ among means with common letters.

که از تجزیه دای آلل 10×10 یک طرفه در ارقام گندم حاصل شده است، بیانگر سهم و اهمیت بالاتر عوامل ژنتیکی غیر افزایشی در کنترل این صفات داشت (AI- Tamimi et al., 2020). مشابه با نتایج مطالعه حاضر، تجزیه هم‌زمان دای آلل F_1 و F_2 نشان داد که هر دو نوع اثرات افزایشی و غالبیت (به‌ویژه عمل فوق‌غالبیت ژنی) در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه در بوته، عملکرد بیولوژیک و طول خوشه گندم نقش داشته‌اند (Afridi et al., 2017). بر این اساس، این محققان روش بهنژادی ترکیبی با انتخاب در نسل‌های پیشرفته را برای بهبود این صفات پیشنهاد نمودند (Afridi et al., 2017).

توارث‌پذیری خصوصی برای عملکرد دانه برابر با $12/5$ درصد تخمین زده شد که نشان‌دهنده سهم نه‌چندان بالای ژن‌هایی با اثرات افزایشی در کنترل این صفت بود. مشاهده توارث‌پذیری خصوصی پایین به‌همراه درجه غالبیت بیش از ۱ بیانگر این واقعیت است که روش‌های مبتنی بر تلاقی که از عمل غالبیت ژن‌ها سود می‌برند، برای بهبود عملکرد دانه در این جامعه مؤثر خواهند بود (جدول ۴). در سایر مطالعات نیز میزان پایین توارث‌پذیری برای عملکرد دانه در گندم گزارش شده است (Afridi et al., 2020; AI-Tamimi et al., 2020). مقادیر جزء غالبیت بالا و توارث‌پذیری خصوصی پایین برای عملکرد دانه و اجزای

جدول ۴- نتایج تجزیه واریانس دای آلل ارقام گندم با روش گریفینگ برای برخی از صفات مهم

Table 4. The results of diallel analysis of wheat cultivars using Griffing method for some important traits

منبع تغییرات Source of variation	میانگین مربعات Mean squares					عملکرد دانه در بوته (گرم) Grain yield per plant (gr)
	روز تا سبز شدن Days to emergence	ارتفاع بوته (سانتیمتر) Plant height (cm)	تعداد سنبله در بوته Number of spikes per plant	تعداد دانه در سنبله Number of grains per spike	وزن ۱۰۰۰ دانه (گرم) 1000-grain weight (gr)	
بلوک Block	158.8	389.67	53.52**	450.95**	35.17	693.03*
ژنوتیپ Genotype	66.66	89.63**	13.68**	180.71**	33.71**	312.96**
GCA	1.61*	245.59**	25.45**	811.74**	151.62**	377.53*
SCA	0.63	58.12	15.46**	82.76**	21.37**	308.03*
خطا Error	0.84	51.25	9.48	44.57	12.54**	192.37
واریانس افزایشی (VA) Additive variance	0.05	10.42	0.55	40.49	7.24	3.86
واریانس غالبیت (VD) Dominance variance	0.07	2.29	1.99	12.73	2.45	38.55
درجه غالبیت (DR) Dominance ratio	1.67	0.66	2.69	0.79	0.82	4/46
وراثت‌پذیری عمومی (H ² B) Broad-sense heritability	30	43	45	79	70	40
وراثت‌پذیری خصوصی (H ² N) Narrow-sense heritability	12.5	8	10	60	52	4

درجه آزادی منابع تغییرات شامل بلوک، ژنوتیپ، GCA، SCA و خطا به ترتیب برابر با ۲، ۹۹، ۹، ۴۵ و ۱۷۹ است.

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

The degrees of freedom for variation sources including block, genotype, GCA, SCA and error are 2, 99, 9, 45 and 179, respectively.

* and **: Significant at $\alpha=5\%$ and $\alpha=1\%$, respectively.

تلاقی، همانند تولید ارقام هیبرید، پیشنهاد می‌گردد. رقم شوش دارای اثر ترکیب‌پذیری عمومی منفی و معنی‌دار بود، یعنی نتایج تلاقی آن با دیگر ارقام، تعداد روز تا سبز شدن کمتری خواهد داشت (جدول ۴).

برای تعداد سنبله در بوته ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی به ترتیب در سطح ۱ و ۵ درصد معنی‌دار شدند (جدول ۴). مشاهده ترکیب‌پذیری عمومی معنی‌دار به مفهوم یافتن ارقامی است که در تلاقی با سایر ارقام نتایج با تعداد سنبله بیشتر تولید خواهند نمود. بالاترین اثر ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌دار متعلق به رقم شوش بود، لذا تلاقی با این رقم برای حصول نتایج با تعداد سنبله بیشتر پیشنهاد

ترکیب‌پذیری عمومی برای صفت روز تا سبز شدن در سطح ۵ درصد معنی‌دار شد (جدول ۴). این نتیجه نشان داد که والدین از نظر ترکیب‌پذیری عمومی با یکدیگر متفاوت هستند و احتمال یافتن والدین با ارزشی که بتوان از آن‌ها در تلاقی‌ها استفاده کرد بسیار زیاد است. درجه غالبیت روز تا سبز شدن ۱/۶۷ محاسبه شد، یعنی روز تا سبز شدن عمدتاً با ژن‌های دارای عمل فوق‌غالبیت کنترل می‌شود (جدول ۴). نسبت ژنتیکی (نسبت GCA به SCA) برای روز تا سبز شدن برابر ۰/۴۲ بود. با توجه به درجه غالبیت بالا (عمل فوق‌غالبیت ژن‌ها) و نسبت ژنتیکی پایین برای صفت مذکور از روش‌های به‌نژادی مبتنی بر

اهمیت هر دو نوع اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفت است. در مطالعه آفریدی و همکاران (Afridi *et al.*, 2017) نیز مشخص گردید که هر دو اثرات افزایشی و غیرافزایشی در کنترل ژنتیکی تعداد دانه در سنبله گندم مؤثر هستند. ارقام کلاته و گنبد که دارای اثر ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌داری بودند، برای ترکیب با ارقام دیگر به‌منظور افزایش تعداد دانه در سنبله نتایج مناسب‌تر از سایر ارقام بودند (جدول ۴). درجه غالبیت تعداد دانه در سنبله ۰/۷۹ و نسبت ژنتیکی (نسبت GCA به SCA) برابر ۰/۷۶ بود. با توجه به درجه غالبیت پایین (عمل غالبیت ناقص ژن‌ها) و نسبت ژنتیکی بالا، روش‌های به‌نژادی انتخاب یا انتخاب در نسل‌های بعد از تلاقی برای بهبود تعداد دانه در سنبله توصیه می‌گردد.

تجزیه دای آلل داده‌ها نشان داد که واریانس ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای وزن هزاردانه در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۴). معنی‌دار شدن ترکیب‌پذیری عمومی به این معنا است که قدرت والدین تلاقی‌های دای-آلل در انتقال ژن به نتایج برای وزن دانه متفاوت بوده و احتمال یافتن والدینی که بتوان از تلاقی با آن برای افزایش وزن هزاردانه در نتایج بهره‌گرفت زیاد است. ارقام سیروان و برات دارای اثرات ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌داری بودند، بنابراین برای تلاقی با سایر ارقام به‌منظور افزایش وزن هزاردانه در نتایج مناسب‌تر بودند. وجود ترکیب‌پذیری خصوصی بین دو والد یعنی استفاده از این ارقام برای تولید نتایج با وزن هزاردانه بالا و همچنین مشاهده پدیده هتروزیس مفید خواهد بود. تلاقی‌های مروارید × سیروان و احسان × سیروان دارای اثر ترکیب‌پذیری خصوصی بالایی بودند، بنابراین چنین تلاقی‌هایی برای افزایش وزن هزاردانه در نتایج و مشاهده هتروزیس توصیه می‌شود (جدول ۴). درجه غالبیت برای وزن هزاردانه ۰/۸۲ و نسبت ژنتیکی برای آن ۰/۷۴ برآورد گردید (جدول ۴). با توجه به درجه غالبیت پایین (عمل غالبیت ناقص ژن‌ها) و نسبت ژنتیکی بالا برای وزن دانه، یکی از انواع روش‌های انتخاب برای بهبود وزن دانه در این جامعه پیشنهاد می‌شود.

می‌گردد. برای مشاهده هتروزیس در تعداد سنبله و افزایش آن، اختصاصاً می‌توان از تلاقی‌های مروارید × سیروان و سیروان × گنبد بهره‌جست زیرا دارای اثرات ترکیب‌پذیری خصوصی بالایی بودند. درجه غالبیت برای تعداد سنبله ۲/۶۹ برآورد شد و نسبت ژنتیکی (نسبت GCA به SCA) برای آن برابر ۰/۲۲ بود (جدول ۴). با توجه به درجه غالبیت بالا (عمل فوق‌غالبیت ژن‌ها) و نسبت ژنتیکی پایین، به‌کارگیری روش‌های به‌نژادی مبتنی بر تلاقی و ایجاد هتروزیس برای بهبود تعداد سنبله در بوته توصیه می‌گردد. واریانس ترکیب‌پذیری عمومی برای ارتفاع بوته در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد (جدول ۴). این نتیجه نشان می‌دهد که برای تغییر ارتفاع بوته می‌توان از تلاقی بین ارقام در این جامعه سود جست. همچنین بزرگ بودن واریانس GCA نشان‌دهنده اهمیت اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل این صفت می‌باشد (Kearsey and Pooni, 1996). نقش اثرات افزایشی ژن‌ها در کنترل ارتفاع بوته گندم در نتایج نسل F₁ و F₂ قبلاً نیز گزارش شده است (Afridi *et al.*, 2017). ارقام بهاران، مهرگان و کلاته به‌ترتیب دارای اثر ترکیب‌پذیری عمومی منفی و معنی‌داری بودند، یعنی نتایج این ارقام در ترکیب با ارقام دیگر برای کاهش ارتفاع بوته مناسب‌تر هستند. ارقام مروارید، برات و شوش دارای اثر ترکیب‌پذیری عمومی مثبت و معنی‌دار بودند، نتایج این ارقام در ترکیب با ارقام دیگر ارتفاع بوته بیشتری خواهند داشت (جدول ۴). اگرچه واریانس ترکیب‌پذیری خصوصی برای ارتفاع بوته معنی‌دار نبود، اما تلاقی برات × سیروان برای کاهش ارتفاع بوته (دارای اثرات ترکیب‌پذیری خصوصی منفی) و تلاقی‌های برات × گنبد و احسان × سیروان برای افزایش ارتفاع بوته (دارای اثرات ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت) مناسب هستند (جدول ۴). درجه غالبیت برای ارتفاع بوته ۰/۶۶ برآورد شد؛ یعنی کنترل ژنتیکی صفت ارتفاع بوته رابطه از نوع غالبیت ناقص بود. نسبت ژنتیکی (نسبت GCA به SCA) نیز برای ارتفاع بوته برابر ۰/۱۹ بود (جدول ۴).

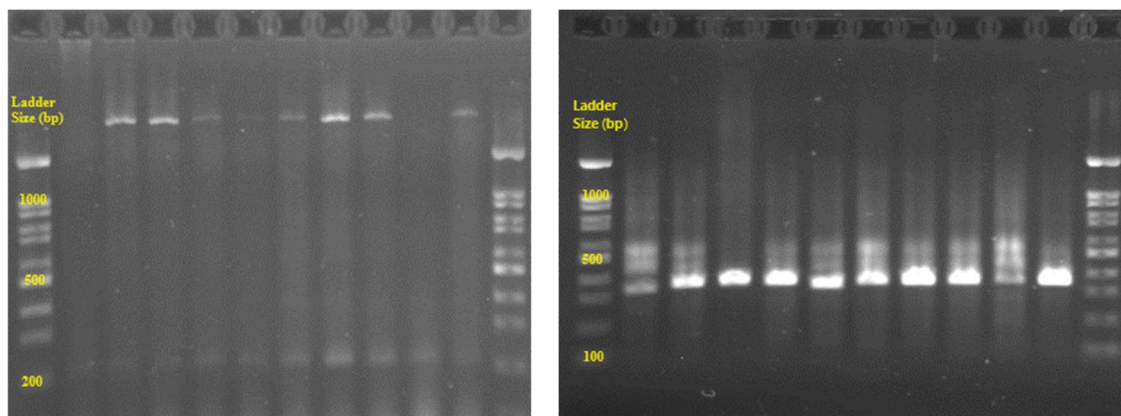
برای تعداد دانه در سنبله واریانس ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد که نشان‌دهنده

و همکاران (Shadadeh *et al.*, 2020) با بررسی حضور زیرواحدهای HMWG با استفاده از نشانگرهای STS در یک جامعه گندم نان ایرانی شامل ۴۳ رقم، امتیازات ژنومی ۱۰ (۱۶ ژنوتیپ)، ۹ (۷ ژنوتیپ)، ۸ (۱۹ ژنوتیپ) و ۶ (۱ ژنوتیپ) را گزارش نمودند. سونگ و همکاران (Song *et al.*, 2023) نیز میزان اهمیت و کاربرد نشانگرهای مولکولی به‌ویژه انواع STS را در بهنژادی گندم نان از طریق انتخاب به کمک نشانگر (Marker-assisted selection: MAS) مورد تأکید قرار داده‌اند.

آلل‌های ارزش‌ناوایی در ژنوم A: مکان‌ژنی *Glu-A1*
 دارای سه زیرواحد HMWG می‌باشد، دو زیر واحد اول آن *Ax1* و *Ax2* هستند که هر دو دارای امتیاز کیفی ۳ (کیفیت ناوایی خوب) می‌باشند و زیر واحد سوم آن Null است که دارای امتیاز کیفی ۱ (کیفیت ناوایی نامطلوب) می‌باشد (جدول ۵). آلل‌های *Ax1* و *Ax2* به‌ترتیب موجب قابلیت توسعه خمیر و قدرت ارتجاعی بالای گلوتمن می‌شوند. آغازگرهای UMN19 و P19+P20 به‌صورت اختصاصی توالی مرتبط با *Ax* را تکثیر می‌کنند، و قطعه‌ای با طول ۳۶۲ جفت‌باز برای *Ax1* و قطعه‌ای با طول ۳۴۴ جفت‌باز برای *Ax2* و توسط آغازگر UMN19 تکثیر می‌شوند؛ Null به وضعیت فاقد این آلل‌ها اطلاق می‌گردد (Liu *et al.*, 2008). آغازگر P19+P20 قطعه‌ای با طول ۲۳۰۰ جفت‌باز را تکثیر می‌کند که دارای آلل *Ax1* می‌باشد. زیرواحد *Ax1* در ارقام برات، مهرگان، مروارید، شوش، سیروان و گنبد و زیرواحد *Ax2** در ارقام کلاته، احسان و چمران ۲ مشاهده گردید و رقم بهاران Null بود (جدول ۵ و شکل ۱). *Glu-A1* یکی از ژن‌های شناخته‌شده‌ای است که برای انتخاب به کمک نشانگر (MAS) در گندم نان با موفقیت مورد استفاده محققین قرار گرفته است (Song *et al.*, 2023). در شکل ۱ الگوی بانندی محصولات PCR برای آغازگرهای UMN19 و P19+P20 برای ۱۰ رقم گندم مورد مطالعه نشان داده شده است.

در این مطالعه توارث‌پذیری خصوصی (H^2_N) برای عملکرد دانه در بوته، روز تا سبز شدن، ارتفاع بوته و تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و وزن هزاردانه به‌ترتیب برابر با ۴، ۱۲/۵، ۸، ۶۰، ۱۰ و ۵۲ درصد برآورد شد (جدول ۴). برآورد توارث‌پذیری خصوصی تابعی از میزان واریانس افزایشی موجود در جامعه است و مقادیر بالای آن نشان می‌دهد که متغیر تحت کنترل ژن‌هایی با اثرات افزایشی قرار دارد و در چنین وضعیتی روش انتخاب برای تغییر میانگین جامعه پیشنهاد می‌گردد. مشاهده توارث‌پذیری خصوصی پایین برای عملکرد دانه و اجزای آن در گندم پیش از این نیز گزارش شده است (Afridi *et al.*, 2017). در مطالعه التیمی و همکاران (Al-Tamimi *et al.*, 2020) توارث‌پذیری خصوصی برای عملکرد دانه، تعداد خوشه در بوته، تعداد دانه در خوشه و وزن ۱۰۰۰ دانه در گندم پایین و به‌ترتیب برابر با ۲۲/۵، ۹/۲۴، ۲۱/۰۴ و ۱۸/۲۶ درصد برآورد گردید.

نتایج به‌دست آمده از الکتروفورز محصول واکنش زنجیره‌ای پلیمرز برای نه جفت آغازگر STS مرتبط با ارزش‌ناوایی برای ارقام گندم مورد مطالعه در جدول ۵ نمایش داده شده است. همچنین به‌عنوان نمونه تصویر یکی از ژل‌های الکتروفورز برای محصولات PCR نمایش داده شده است (شکل ۱). امتیاز کیفی مربوط به هر یک زیر واحدهای موجود در هر مکان‌ژنی که طبق روش پاینه و همکاران (Payne *et al.*, 1987) تعیین شده‌اند در جدول ۵ نمایش داده شده است. نتایج حاکی از وجود تفاوت ارقام گندم مورد مطالعه از نظر خصوصیات ناوایی بودند، به‌طوری که امتیاز کیفی آن‌ها بین ۶ تا ۱۰ محاسبه گردید (جدول ۵). چون ژنوتیپ‌های مورد مطالعه ارقام بهنژادی شده گندم بودند مشاهده امتیازات نسبتاً خوب برای آن‌ها دور از انتظار نبود (اکثر درصد ارقام امتیاز ۸ تا ۱۰ داشتند). توانمندی نشانگرهای STS مرتبط با زیرواحدهای HMWG در شناسایی تفاوت ارقام گندم نان به لحاظ کیفیت ناوایی پیش از این نیز گزارش شده است (Poudine *et al.*, 2015; Shadadeh *et al.*, 2020).



شکل ۱- الگوی بانندی آغازگرهای P11+P12 برای آشکارسازی زیرواحدهای *Glu-A1* در ارقام گندم (سمت راست)؛ الگوی بانندی آغازگرهای P19+P20 برای شناسایی زیرواحد *Ax1* در ارقام گندم (سمت چپ).

Figure 1. Banding pattern of primers (P11+P12) for detecting the *Glu-A1* subunits in wheat cultivars (right); Banding pattern of primers P19+P20 for detecting the *Ax1* subunit in wheat cultivars (left).

Bx7 همواره با آلل *Bx7* همراه می‌شود، به صورت ترکیب آلی ۷+۹ در نظر گرفته می‌شود و امتیاز کیفی ۲ (ارزش نانوائی متوسط تا خوب) برای آن لحاظ می‌گردد (جدول ۵). نشان داده شده است که ترکیب آلی ۷+۹ با قدرت و خاصیت ارتجاعی بالای خمیر ارتباط دارد (Branlard and Dardevet, 1985). از میان ارقام مورد بررسی در این مطالعه تنها رقم چمران ۲ دارای ترکیب آلی ۷+۹ بود (جدول ۵). آغازگر *bx7-f/r* یک قطعه ۳۲۱ جفت‌بازی متعلق به آلل *Bx6* را تکثیر می‌کند، به طوری که در ارقام فاقد این آلل این قطعه تکثیر نشد (جدول ۵). ارقامی که این آلل را دارند باند ۳۲۱ جفت‌بازی را تولید کردند، ژنوتیپ‌هایی که این آلل را نداشتند این باند را نمایش ندادند. این مکان‌ژنی خود دارای دو زیر واحد *x* و *y* است و همچنین ارقامی که دارای آلل *Bx6* هستند آلل *By8* را هم دارا می‌باشند؛ بنابراین به این آلل، زیر واحد ۶+۸ اطلاق می‌گردد. چون این زیر واحد با کیفیت نانوائی نامطلوب در ارتباط است برای آن امتیاز کیفی ۱ در نظر گرفته می‌شود و در برنامه‌های بهنژادی سعی در حذف آن می‌شود (Payne et al., 1987). هیچ‌یک از ارقام مورد بررسی در این مطالعه این زیر واحد را نشان ندادند (جدول ۵).

زیر واحد ۷ به سه شکل ۷، ۷+۸ و ۷+۹ ظاهر می‌شود، شکل ۹+۷ به واسطه این‌که آلل *By9* فقط همراه آلل *Bx7* می‌آید، ایجاد می‌گردد. تکثیر قطعه ۳۳۳ جفت‌بازی نمایانگر حضور زیر واحد ۷

آلل‌های ارزش نانوائی در ژنوم **B**: آغازگرهای *Bx*: *ZSBy9aF*, *1/R3*, *bx7-f/r*, *ZSBy8F*, *5/R5*, *ZSBy9* برای شناسایی زیرواحدهای *P1/P2*, *P3/P4*, *P5/P6*, *2/R2* در مکان *Glu-B1* استفاده شدند. این آغازگرها برای تکثیر توالی‌های مربوط به زیرواحدهای *x* و *y* از ژنوم *B* طراحی شده‌اند (جدول ۵). آغازگر *Bx* معمولاً آلل *Bx17* (قطعه‌ای با طول ۶۶۹ جفت‌باز) با امتیاز کیفی ۳ (کیفیت نانوائی خوب) را تکثیر می‌نماید و در این وضعیت گفته می‌شود ژنوتیپ دارای زیر واحد ۱۷ است و چنانچه دو قطعه با طول‌های ۶۳۰ و ۷۷۶ جفت‌باز را تکثیر نماید گفته می‌شود ژنوتیپ دارای زیر واحد ۷ با امتیاز کیفی ۱ (کیفیت نانوائی نامطلوب) است. از آنجایی که در مکان ژنی *Glu-B1* زیر واحدهای *x* و *y* همیشه باهم بیان می‌شوند، بنابراین آلل *Bx17* همواره با آلل *By18* همراه می‌شود و به صورت ترکیب ۱۷+۱۸ نام‌گذاری می‌گردد (جدول ۵). نتایج الکتروفورز محصولات PCR نشان داد که ارقام برات، مهرگان، شوش و گنبد دارای ترکیب زیر واحدی ۱۷+۱۸ بودند (جدول ۵).

آغازگرهای *ZSBy9aF* و *1/R3* برای شناسایی آلل *By9* استفاده شدند (جدول ۵). این آغازگر دو قطعه را تکثیر می‌نماید، اگر قطعه ۶۶۲ جفت‌بازی را نشان دهد، رقم دارای آلل *By9* و اگر قطعه ۷۰۷ جفت‌بازی را تکثیر نماید فاقد این آلل خواهد بود (Lie et al., 2006). از آنجایی که آلل

۴ برای آن در نظر گرفته می‌شود. در نقطه مقابل ترکیب ۱۲+۲ با کیفیت نامطلوب نانوائی در ارتباط است و امتیاز کیفی ۲ برای آن لحاظ می‌گردد (Shewry *et al.*, 2003). در این مطالعه ترکیب مطلوب ۵+۱۰ در ارقام کلاته، برات، بهاران، مروارید، سیروان و چمران ۲ و ترکیب ۲+۱۲ در ارقام مهرگان، احسان و شوش ترکیب ظاهر گردید (جدول ۵). اگرچه در صنایع نانوائی همواره تلاش می‌گردد تا قدرت گلوتن و خاصیت ارتجاعی خمیر افزایش یابد، ولی در صنایع بیسکویت‌سازی خمیرهایی با گلوتن ضعیف و انبساط‌پذیری بالا مورد نیاز هستند. گندم هندی Nap Hal که یک نژاد بومی محسوب می‌گردد، به دلیل وجود آلل Null در هر دو زیرواحد y و x دارای گلوتن ضعیف و مناسب بیسکویت‌سازی است (Ram *et al.*, 2019).

نتایج این مطالعه نشان داد که برای عملکرد دانه، روز تا سبز شدن، ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در بوته و وزن دانه تنوع قابل توجه و معنی‌داری بین ارقام گندم وجود داشت و مشاهده این تفاوت تأییدی بر به‌کارگیری صحیح آن‌ها در طرح تلاقی دای آلل بوده است. برای صفات عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در بوته که افزایش آن‌ها هدف به‌نژادگران گیاهی است به‌ترتیب ارقام برات، شوش و کلاته و برای صفات روز تا سبز شدن و ارتفاع بوته که کاهش آن‌ها مورد نظر است به‌ترتیب ارقام شوش و بهاران برترین بودند. از نظر وزن دانه ارقام مورد بررسی تفاوتی با یکدیگر نداشتند.

از جنبه ترکیب‌پذیری عمومی، نتایج نشان داد که برای هر بهبود هر یک از صفات یک یا چند والد برتری نشان دادند، به‌طوری که ارقام گنبد و مروارید برای عملکرد دانه، رقم شوش برای روز تا سبز شدن، ارقام بهاران، مهرگان و کلاته برای ارتفاع، ارقام کلاته و گنبد برای تعداد دانه در سنبله و ارقام سیروان و برات برای وزن دانه مناسب‌تر بودند. همچنین برخی از تلاقی‌هایی که عمدتاً یکی ارقام احسان، سیروان، گنبد و مروارید به‌عنوان والد در آن‌ها حضور داشتند به لحاظ ترکیب‌پذیری خصوصی برای صفات مورد بررسی ارجحیت داشتند.

می‌باشد و چنانچه همراه با قطعات ۵۲۷ و ۳۳۳ جفت‌بازی ظاهر شود به‌ترتیب گواهی بر حضور زیرواحدهای ۷ و ۷+۸ خواهد بود. همان‌گونه که ذکر شد امتیاز کیفی زیرواحدهای شکل ۷+۸، ۷+۹ و ۷+۹+۸ برابر ۳، ۱ و ۲ در نظر گرفته می‌شود (جلول ۵). نتایج این پژوهش نشان داد که فقط رقم کلاته دارای زیرواحد ۷+۸ بودند و ارقام بهاران، احسان، مروارید و سیروان زیرواحد ۷ را نشان دادند (جلول ۵).

آغازگرهای ZSBY9 و A2/R2 بر اساس حذف ۴۵ بازی از ژن هدف *Bx16* طراحی شده‌اند تا دامنه تکراری از ژن *By* را تکثیر نمایند (Lie *et al.*, 2006). این آغازگرها سه قطعه تولید می‌نمایند. قطعه مربوط به آلل *By16* همواره با قطعه مربوط به آلل *Bx13* بیان خواهد شد؛ بنابراین به آن ترکیب آللی ۱۳+۱۶ اطلاق می‌گردد. امتیاز کیفی ترکیب آللی ۱۳+۱۶ برابر ۳ (کیفیت نانوائی خوب) در نظر گرفته می‌شود (جدول ۵). در این مطالعه هیچ‌یک از ارقام این ترکیب آللی را نشان ندادند. به‌کارگیری نشانگرهای STS مرتبط با زیرواحدهای مکان *Glu-B1* در انتخاب به کمک نشانگر (MAS) منجر به ترکیب این ژن-ها در ریخته ارثی ارقام گندم گردیده است به‌طوری که موجب افزایش ۰/۸ تا ۱/۱ درصدی در میزان پروتئین دانه گندم گردیده است (Brar *et al.*, 2021).

آلل‌های ارزش نانوائی در ژنوم D: آغازگرهای P3/P4 و P1/P2 به‌ترتیب زیرواحد y و x از آلل‌های HMWG در مکان ژنی *Glu-D1* را تکثیر می‌کنند. آغازگر P3/P4 دو نوع محصول را تکثیر می‌نماید، قطعه ۵۷۶ جفت‌بازی که بیانگر زیرواحد *Dy10* است و قطعه ۶۱۲ جفت‌بازی که نشان‌دهنده زیرواحد *Dy12* می‌باشد. آغازگر P1/P2 یک قطعه ۴۵۰ جفت‌بازی را تکثیر می‌کند که مربوط به آلل *Dx5* می‌باشد و عدم حضور این قطعه نشان‌دهنده وجود آلل *Dx2* خواهد بود. در مکان ژنی *Glu-D1* زیرواحدهای x و y غالباً با هم بیان می‌شوند، بدین صورت که همواره یکی از دو وضعیت $Dx5+Dy10$ و $Dx2+Dy12$ رخ می‌دهد (Kocourkova *et al.*, 2008). ترکیب آللی ۵+۱۰ با قدرت بالای خمیر و کیفیت خوب نانوائی در ارتباط است و امتیاز

جدول ۵- امتیاز ژنومی ارقام مورد مطالعه به تفکیک امتیاز زیرواحدها به روش پاینه و همکاران (Payne et al., 1987).

Table 5. The genomic scores of the listed cultivars arranged by subunit scores as per Payne et al. (1987).

رقم Cultivar	<i>GluI</i>			امتیاز کیفی Quality score	امتیاز ژنومی Genome score
	<i>AI</i>	<i>BI</i>	<i>DI</i>		
کلاته Kalate	2*	8+7	5+10	3+3+4	10
برات Barat	1	17+18	5+10	3+3+4	10
بهاران Baharan	Null	7	5+10	1+1+4	6
مهرگان Mehregan	1	17+18	2+12	3+3+2	8
احسان Ehsan	2*	7	2+12	3+1+2	6
مروارید Morvarid	1	7	5+10	3+1+4	8
شوش Shoosh	1	17+18	2+12	3+3+2	8
سیروان Sirvan	1	7	5+10	3+1+4	8
گنبد Gonbad	1	17+18	-	3+3+0	6
چمران ۲ Chamran 2	2*	7+9	5+10	3+2+4	9

افزایش دهنده عملکرد گندم نان از دو جنبه کمی و کیفی می‌باشد. بدین ترتیب ارزیابی صفات مزرعه‌ای مربوط به عملکرد دانه با تعیین ارزش نانوائی به روش مولکولی همگام گردید تا سرعت شناسایی و دقت در دستیابی به ژنوتیپ‌های گندم دارای بالاترین کمیت و کیفیت دانه فراهم آید. همچنین تطابق نتایج حاصل از نشانگرهای STS به کار گرفته شده در این مطالعه با سایر تحقیقات صورت گرفته، مفید بودن آن‌ها را برای بهبود زمینه ژنتیکی ارقام و یا انتقال ژن با روش‌های انتخاب به کمک نشانگر (MAS) برای ژن‌های هر سه مکان *Glu-A1*، *Glu-B1* و *Glu-D1* اثبات نمود.

برآورد توارث‌پذیری، درجه غالبیت و نسبت ژنتیکی نشان داد که روش‌های بهنژادی مبتنی بر تلاقی برای عملکرد دانه، روز تا سبز شدن و تعداد سنبله در بوته مناسب‌تر هستند در حالی که برای صفات ارتفاع بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن دانه روش‌های انتخاب کارآمدتر هستند. ارزیابی ارقام گندم برای ارزش نانوائی با استفاده از نشانگرهای STS مرتبط با زیرواحدهای HMWG نشان داد که دو رقم کلاته و برات بالاترین امتیاز ژنومی را دارا هستند. قرار گرفتن برات در صدر دو فهرست ارقام دارای عملکرد بالا و ارقام دارای ارزش نانوائی بالا، علاوه بر تأیید مجدد این رقم بهنژادی-شده، بیانگر ارزشمند بودن آن به‌عنوان والد دارای ژن‌هایی

References

- Abdi, H., Alipour, H., Bernousi, I. and Jafarzadeh, J. (2023). Evaluation of population structure in some bread and durum wheat genotypes using SNP markers and PCA and DAPC methods. *Plant Genetic Researches*, **10(1)**: 95-110 (In Persian).
- Afridi, K., Khan, N.U., Bibi, Z., Gul, S., Gul, R., Ali, S., Ali, N., Khalil, I.A., Uddin, F. and Ahmad, G. (2018). Assessment of genetic effects for earliness and yield traits in F1 and F2 half diallel populations of wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, **20**: 2785-2796.
- Ahmad, M. (2000) Molecular marker assisted selection of HMW glutenin alleles related to wheat bread quality by PCR-generated DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **101**: 892-896.

- Aktas, H. and Sener, O.** (2020). Effect of HMW and LMW glutenin alleles on quality traits of bread wheat. *Journal Genetika*, **5**: 257-271.
- Al-Tamimi, O.A., Al-Jbori J.M.A. and El-Hosary, A.A.A.** (2020). Genetic analysis of F1 cross in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Archives*, **20**: 413-4137.
- Bilgin, O., Yazici, E., Balkan, A. and Baser, I.** (2022). Selection for high yield and quality in half-diallel bread wheat F2 populations (*Triticum aestivum* L.) through heterosis and combining ability analysis. *International Journal of Agriculture Environment and Food Sciences*, **6**: 285-293.
- Branlard, G. and Dardevet, M.** (1985). Diversity of grain protein and bread wheat quality: II. Correlation between high molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *Journal of Cereal Science*, **3**: 345-354.
- Brar, G.S., Pozniak, C.J., Briggs, C. and Hucl, P.J.** (2021). Combined selection of Gpc-B1 and Glu-B1 locus encoding the Bx7^{OE} subunit for improving end-use quality of hard white wheat. *Journal of Cereal Science*, **100**: 103260.
- Chaudhari, G.R., Patel, D.A., Kalola, A.D. and Kumar, S.** (2023). Use of graphical and numerical approaches for diallel analysis of grain yield and its attributes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under varying environmental conditions. *Agriculture*, **13** :171.
- Curtis, B.C., Sanjaya, R. and Macpherson, H.G.** (2002). *Bread Wheat: Improvement and Production*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, IT.
- Doyle, J.J. and Doyle, J.L.** (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. **19**: 11-15.
- Falconer, D.S. and Mackay, T.F.C.** (1996). *Introduction to quantitative genetics*. 4th. Addison Wesley Longman, Harlow, UK.
- Famina, A.A., Malyshev, S.V., Shylava, A.A., Liaudanski, A.D. and Urbanovich, O.Y.** (2019). Study of allelic diversity of the gene encoding high molecular weight glutenins in wheat varieties and lines utilizes in the breeding process in the republic of Belarus using PCR markers. *Journal Cytology and Genetics*, **53**: 282-293.
- FAO**, (2023). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Available online at: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>.
- Gao, S., Sun, G., Liu, W., Sun, D., Peng, Y. and Ren, X.** (2020). High-molecular-weight glutenin subunit compositions in current Chinese commercial wheat cultivars and the implication on Chinese wheat breeding for quality. *Journal Cereals and Grains Association*, **771**: 762.
- Izadi-Darbandi, A. and Yazdi-Samadi, B.** (2012) Marker-assisted selection of high molecular weight glutenin alleles related to bread-making quality in Iranian common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics*, **91**: 193-198.
- Kearsey, M.J. and Pooni, H.S.** (1996). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits*. Chapman and Hall, London, UK.
- Kocourkova, Z., Bradova, J., Kohutova, Z., SLamova, L., Vejl, P. and Horcicka, P.** (2008). Wheat breeding for the improved bread-making quality using PCR based markers of glutenins. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, **44**: 105-113.
- Kuchel, H., Fox, R., Reinheimer, J., Mosionek, L., Willey, N., Bariana, H. and Jefferies, S.** (2007). The successful application of a marker-assisted wheat breeding strategy. *Molecular Breeding*, **20**: 295-308.
- Lie, Z.S., Gale, K.R., He, Z.H., Gianibelli, C., Larroque, O., Xia, X.C. and Ma, W.** (2006). Y type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the *Glu-B1* locus in hexaploid wheat. *Journal of Cereal Science*, **43**: 94-101.
- Liu, S., Chao, S. and Anderson, J.A.** (2008). New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, **118**: 177-183.
- Ma, W., Zhang, W. and Gale, K.R.** (2003) Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat. *Euphytica*. **134**: 51-60.
- Payne, P.I., Nightingale, M.A., Krattiger, A.F. and Holt, L.M.** (1987). The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread making quality of British grown wheat varieties. *Journal of the Sciences of Food and Agriculture*, **40**: 51-65.
- Poudine, M., Pahlevani, M., Zeinalinejad, K. and Soghi, H.U.** (2015). Determining quality of bread wheat cultivars using protein electrophoresis and STS markers associated with high molecular weight glutenin subunits, *Biological Forum*, **7**: 1131-1138.

- Rahimi Darabad, J., Rashidi, V., Shahbazi, H., Moghaddam Vahed, M. and Khalilvand, E.** (2021). genetic analysis of agronomic traits of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars under salinity stress using diallel cross. *Plant Genetic Researches*, **7(2)**: 83-96 (In Persian).
- Ram, S., Devi, R., Singh, R.B., Narwal, S., Singh, B. and Singh, G.P.** (2019). Identification of codominant marker linked with *Glu-D1* double null and its utilization in improving wheat for biscuit making quality. *Journal of Cereal Science*, **90**: 102853.
- Sadeghi, K., Pahlevani, M., Esmailzadeh Moghaddam, M. and Zaynali Nezhad, K.** (2022). Genetic analysis and graphic analysis of wheat diallel crosses using biplot, *Journal of Crop Production*, **15**: 163-186 (In Persian).
- Shadadeh, M., Pahlevani, M., Zenalinezhad, K., Esmailzadeh Moghaddam, M. and Bagherikia, S.** (2020). Evaluation of baking quality in Iranian bread wheat cultivars using high molecular weight glutenin subunits. *Journal of Crop Production*, **12**:151-160 (In Persian).
- Shewry, P., Gilbert, S., Savage, A., Tatham, A., Wan, Y. F., Belton, P. and Halford, N.** (2003). Sequence and properties of HMW subunit *1Bx20* from pasta wheat (*Triticum durum*) which is associated with poor end use properties. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**: 744-750.
- Schwarz, G., Felsenstein, F.G. and Wenzel, G.** (2004): Development and validation of a PCR-based marker assay for negative selection of the HMW glutenin allele *Glu-B1-1d* (Bx6) in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, **109**: 1064-1069.
- Song, L., Wang, R., Yang, X., Zhang, A. and Liu, D.** (2023). Molecular markers and their applications in marker assisted selection (MAS) in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agriculture*, **13**: 642.
- Soughi, H., Bagherikia, S. and Khodarahmi, M.** (2022). Diallel analysis of grain yield and some important agronomic traits in bread wheat. *Journal of Crop Production*, **14**: 21-28 (In Persian).