

## **Effect of selection for Ppd-D1a gene and early heading on important agronomic trait of bread wheat (*Triticum aestivum* L.)**

**Shahrzad Foroodi safat** 

Department of Agronomy & Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. Email: [sh.foroodi@gmail.com](mailto:sh.foroodi@gmail.com)

**Roohollah Abdolshahi** 

\*Associate Professor, Department of Agronomy & Plant Breeding, and Research and Technology Institute of Plant Production (RTIPP), Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. Email: [abdolshahi@uk.ac.ir](mailto:abdolshahi@uk.ac.ir)

**Mehdi Mohayeji** 

Assistant Professor Department of Agronomy & Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. Email: [mohayeji@uk.ac.ir](mailto:mohayeji@uk.ac.ir)

### **Abstract**

#### **Objective**

Photoperiod controlling genes (Ppd) are the most important genes groups that modify early heading in bread wheat. The aim of this research was to evaluate Ppd genes in Iranian cultivars, and also assessing the effect of Ppd-D1a on earliness trait.

#### **Material and methods**

Earliness was transferred from Excalibur to Kalhaydari, Roshan and Mahdavi cultivars using backcross method to generate BC1F3 generation. Three photoperiod controlling genes including Ppd-A1, Ppd-B1 and Ppd-D1 were assessed in Iranian cultivars using PCR by specific primers. Bulk segregation analysis of Ppd-D1 loci was done for early heading genotypes in three populations. Two years field evaluation were conducted to

show the effect of selection for earliness on important agronomic traits of bread wheat.

## Results

Mahdavi, Ghods, Kalhaydari, Sardari, Roshan, Kavir, Excalibur and Shahpasand were containing *Ppd-A1b* and *Ppd-B1b*. Kalhaydari, Sardari, Roshan and Kavir were containing *Ppd-D1b*, while Mahdavi, Ghods, Excalibur and Shahpasand were possessed *Ppd-D1a*. Bulk segregation analysis of 10% of the earliest heading BC1F3 populations showed that early heading progenies were possessing *Ppd-D1a*. Positive significant correlation was observed between early heading and earliness. Meanwhile, days to heading had a negative correlation with grain filling period. Longer grain filling period improved 1000-grain weight, grain number per plant and grain yield. Selection for early heading improved plant height, leaf size, spike number per plant, seed number per plant, 1000-grain weight and grain yield, while decreased spike length, awn length and infertile tiller number.

## Conclusions

Marker assisted selection or marker assisted backcross of *Ppd-D1a* gene could improve earliness in bread wheat. Early heading was improved in Roshan, Kalhaydari and Mahdavi background for 13, 14 and 10 days, respectively. Selection for early heading improved the most important grain yield related agronomic traits in Kerman condition.

**Keywords:** Earliness, photoperiod genes (*Ppd*), grain filling period, correspondence response

**Citation:** Foroodi safat Sh, Abdolshahi R, Mohayeji M (2020) Effect of selection for *Ppd-D1a* gene and early heading on important agronomic trait of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agricultural Biotechnology Journal* 12 (3), 25-44.

*Agricultural Biotechnology Journal* 12 (3), 25-44.

DOI: 10.22103/jab.2020.15770.1227

Received: June 21, 2019; Accepted: August 16, 2020.

© Faculty of Agriculture and Technology Institute of Plant Production, Shahid Bahonar University of Kerman-Iranian Biotechnology Society

## تاثیر گزینش ژن Ppd-D1a و زودسنبله‌دهی بر صفات مهم زراعی گندم نان (Triticum aestivum L.)

### شهرزاد فرودی صفات

بخش زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. ایمیل : [sh.foroodi@gmail.com](mailto:sh.foroodi@gmail.com)

### روح اله عبدالشاهی

\* دانشیار بخش زراعت و اصلاح نباتات و پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. تلفن: ۰۹۱۷۷۳۶۷۱۱۹ ایمیل: [abdoshahi@uk.ac.ir](mailto:abdoshahi@uk.ac.ir)

### مهدی مهبجی

استادیار بخش زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. ایمیل: [mohayeji@uk.ac.ir](mailto:mohayeji@uk.ac.ir)

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۰۳/۳۱، تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۰۵/۲۶

### چکیده:

**هدف:** ژن‌های کنترل‌کننده فتوپریود (Ppd) مهم‌ترین گروه ژنی کنترل‌کننده زودرسی در گندم نان هستند. هدف این پژوهش بررسی این ژن‌ها در ارقام ایرانی و بررسی نقش Ppd-D1a در زودرسی بود.

**مواد و روش‌ها:** زودرسی با استفاده از تلاقی برگشتی از اکسکلیر به رقم‌های کل‌حیدری، روشن و مهدوی منتقل و نسل BC1F3 ایجاد شد. ژن‌های کنترل‌کننده فتوپریود Ppd-A1، Ppd-B1 و Ppd-D1 در ارقام ایرانی با استفاده از آغازگرهای اختصاصی بررسی شد. با استفاده از آنالیز تفرق بالک مکان ژنی Ppd-D1 در نتاج زودرس سه جمعیت بررسی گردید. با ارزیابی دوساله در مزرعه، تاثیر گزینش برای زودرسی بر صفات مهم زراعی گندم نان بررسی شد.

**نتایج:** ارقام مهدوی، قدس، کل‌حیدری، سرداری، روشن، کویر، اکسکلیر و شاه‌پسند دارای ژن‌های Ppd-A1b و Ppd-B1b بودند. کل‌حیدری، سرداری، روشن و کویر آلل Ppd-D1b و مهدوی، قدس، اکسکلیر و شاه‌پسند آلل Ppd-D1a را دارا بودند. ارزیابی بالک ۱۰٪ از زودسنبله‌ده‌ترین نتاج نسل BC1F3 جمعیت‌ها نشان داد همه نتاج زودرس دارای ژن Ppd-D1a بودند.

زودسنبله‌دهی و زودرسی همبستگی مثبت و معنی‌داری داشتند. با این وجود، تعداد روز تا سنبله‌دهی با طول دوره پرشدن دانه همبستگی منفی و معنی‌داری داشت، که باعث افزایش وزن هزار دانه، تعداد دانه در بوته و عملکرد دانه شد. گزینش برای زودسنبله‌دهی باعث افزایش ارتفاع بوته، اندازه برگ، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و عملکرد دانه و کاهش طول سنبله، طول ریشک و تعداد پنجه‌های نابارور شد.

**نتیجه گیری:** گزینش به کمک نشانگر و یا تلاقی برگشتی به کمک نشانگر برای ژن *Ppd-D1a* می‌تواند باعث زودرسی گندم نان شود. گزینش برای زودسنبله‌دهی باعث بهبود این صفت در زمینه ژنتیکی روشن، کل‌حیدری و مهدوی به ترتیب به مدت ۱۳، ۱۴ و ۱۰ روز شد. در شرایط کرمان، گزینش برای زودرسی باعث بهبود اکثر صفات مهم تاثیرگذار بر عملکرد شد.

**کلمات کلیدی:** زودرسی، ژن‌های فتوپریود (Ppd)، طول دوره پرشدن دانه، پاسخ همبسته

#### مقدمه

زمان گلدهی یکی از مهم‌ترین فاکتورهای تعیین‌کننده سازگاری گندم نان با محیط‌های مختلف و به ویژه شرایط تنش خشکی است (Fletcher et al. 2019). گلدهی صفت پیچیده‌ای است و توسط سه گروه از ژن‌های بهاره‌سازی (*Vrn*)، فتوپریود (*Ppd*) و سایر ژن‌های مستقل از دو گروه قبلی (*Eps*) کنترل می‌شود (Seki et al. 2013; Langer et al. 2014; Kamran et al. 2014; Zikhali et al. 2014). ژن‌های فتوپریود (*Ppd*) مهم‌ترین ژن‌های کنترل‌کننده زودرسی در گندم نان هستند (Tanio et al. 2005; Seki et al. 2013; Langer et al. 2014). پاسخ به فتوپریود توسط سه مکان ژنی *Ppd-D1*، *Ppd-B1* و *Ppd-A1* کنترل می‌شود که بر روی کروموزوم‌های همیولوگ شماره ۲ قرار دارند. مهم‌ترین مکان ژنی کنترل‌کننده فتوپریود *Ppd-D1* است و بعد از آن به ترتیب *Ppd-B1* و *Ppd-A1* قرار دارند (Kamran et al. 2014; Shcherban et al. 2015). بررسی‌های ژنتیکی نشان می‌دهد حذف ۲۰۸۹ جفت باز در مکان ژنی *Ppd-D1* باعث ایجاد آلل غیرحساس به فتوپریود *Ppd-D1a* شده است (Beales et al. 2007). مشخص شده ایجاد آلل‌های غیرحساس به فتوپریود *Ppd-B1a* و *Ppd-A1a* به ترتیب به خاطر حذف ۱۰۸۵ جفت باز و اضافه شدن ۳۰۸ جفت باز در این مکان‌های ژنی است (Nishida et al. 2012). در هر سه مکان ژنی روز خنثی بودن نسبت به روز بلندی غلبه دارد (Kamran et al. 2014). بین ژن‌های متعددی که زمان گلدهی در گندم را کنترل می‌نمایند، ژن *Ppd-D1a* تنها ژنی است که ارزش گزینش به کمک نشانگر و یا تلاقی برگشتی به کمک نشانگر را دارد (Langer et al. 2014). گزینش برای ژن *Ppd-D1a* در گندم نان باعث افزایش بنیه اولیه گیاه، وزن خشک گیاهچه، تعداد گیاهان زنده مانده در زمستان و ارتفاع گیاه می‌شود (Addisu et al. 2008). ارقام گندم زمستانه که ژن‌های عدم حساسیت به فتوپریود را دارا باشند در شرایط آب و هوایی مدیترانه‌ای عملکرد بالاتری دارند (Flhor

(et al. 2018). اهمیت آلل Ppd-D1a به وسیله مطالعات مفصل، توسط Worland (۱۹۹۶) نشان داده شده است. در یک مجموعه ایزوژن، ژن Ppd-D1a باعث کاهش محصول در انگلستان (۱/۸-٪ و محدوده بین ۱۶- تا +۹٪)، افزایش محصول در آلمان (۷/۷٪ و محدوده بین ۱۳/۵- تا ۲۸/۴٪) و افزایش قابل توجه محصول در یوگوسلاوی سابق (۳۳٪ و محدوده بین ۱۰/۱ تا ۵۹/۶٪) شده است. تنوع ژنتیکی Ppd-A1 در ۲۸۰ ژنوتیپ گندم که ۲۴۰ تای آنها ژاپنی و بقیه از سایر کشورها بودند بررسی و مشخص گردید فقط ۱۲ رقم ژاپنی که همه تیپ زمستانه داشتند حامل ژن Ppd-A1a بودند. ارقام دارای ژن حساس به فتوپریود نسبت به ارقام دارای این ژن ۲/۵ تا ۹/۸ روز زودرس تر بودند (Seki et al. 2013). نکته جالب این پژوهش عدم وجود این ژن در ارقام بهاره بود. در پژوهش دیگری، زمان گلدهی ۴۱۰ رقم گندم نان زمستانه اروپایی بررسی و مشخص شد مکان ژنی Ppd-D1 مهم ترین فاکتور تاثیرگذار بر زمان گلدهی است و ۵۸٪ از تغییرات ژنتیکی این صفت را کنترل می نماید. در حالی که مکان ژنی Ppd-B1 فقط ۳/۲٪ از تغییرات ژنتیکی این صفت را کنترل می کرد که نسبت کمی از تنوع ژنتیکی است. علاوه بر این، شش QTL کوچک اثر برای کنترل زودرسی گزارش شد (Langer et al. 2014). گرده افشانی و پرشدن دانه، زمانی که اسمیلاتها از برگها و ساقه به سمت دانهها در حال حرکت هستند، حساس ترین مراحل رشدی گندم نسبت به تنش خشکی هستند (Austin et al. 1977; Shavrukov et al. 2017). در نواحی مستعد تنش خشکی، کشاورزان با کاشت در بهترین زمان ممکن، مرحله سنبله دهی را در مناسب ترین شرایط قرار می دهند تا حداکثر محصول حاصل شود (Bodner et al. 2015; Flohr et al. 2018). کشاورزان دیمکار غرب استرالیا قبل از اولین بارش، گندم را در خاک خشک کشت می نمایند. این استراتژی باعث می شود بذور با اولین بارش پاییزی رشد خود را شروع و از تنش آخر فصل فرار نمایند (Fletcher et al. 2015). این استراتژی توسط برخی از دیمکاران سپیدان و شاید برخی دیگر از نقاط کشور به کار گرفته می شود. به نژادگران با ایجاد ارقام زودرس و ایجاد مکانیسم فرار از خشکی به کمک کشاورزان می آیند. فرار از خشکی مکانیسم سازگاری کلاسیکی است که باعث توسعه سریع گیاه می شود تا گیاه بتواند چرخه زندگی خود را قبل از وقوع تنش خشکی تکمیل نماید (Shavrukov et al. 2017). زودرسی در کشورهای تیپ مدیترانه ای که خشکی در آخر فصل زراعی رخ می دهد دارای اهمیت زیادی است. کشورهای جنوب اروپا، آسیای میانه، جنوب و غرب استرالیا، شمال و جنوب آفریقا و برخی از مناطق کالیفرنیا آمریکا دارای آب و هوای مدیترانه ای هستند (Loss and Siddique 1994). در یک قرن گذشته، به نژادی باعث ۱۰ تا ۱۳ روز زودرسی در گندم نان شده است (Isidro et al. 2011; Shavrukov et al. 2017). با مقایسه ارقام قدیمی و جدید گندم ایران نیز می توان تغییر به سمت زودرسی را به خوبی مشاهده کرد. ارقام زودرس جدید کمتر در معرض خشکی آخر فصل در مرحله گلدهی و پرشدن دانه قرار می گیرند و محصول بیشتری تولید می نمایند (Hill and Li. 2016). در یک پژوهش که ژن های زودرسی به گندم نان انتقال داده شد، نتاج ۲/۶ روز زودرس تر شدند و میزان عملکرد، تعداد دانه در سنبله و وزن سنبله در شرایط بدون تنش خشکی (نرمال) به طور معنی داری افزایش یافت (Nitcher et al. 2014). در پژوهش Mondal et al. (2013) نیز زودرسی باعث افزایش ۲ تا

۱۱ درصدی عملکرد دانه شد. پژوهش‌های متعدد نشان می‌دهند زودرسی نه تنها باعث افزایش عملکرد گندم در شرایط تنش خشکی می‌شود بلکه در شرایط نرمال رطوبتی نیز باعث افزایش عملکرد می‌شوند (Iqbal et al. 2007; Nitcher et al. 2017; Shavrukov et al. 2014). با این وجود، در رابطه با شرایط نرمال رطوبتی گزارش‌هایی نیز وجود دارد که نشان‌دهنده تاثیر منفی زودرسی بر عملکرد دانه است (Turner 1986; Radhika and Thind 2014). هدف این پژوهش بررسی تنوع ژنتیکی ژن‌های Ppd در ارقام ایرانی و بررسی نقش Ppd-D1a در زودرسی بود. همین طور، پاسخ همبسته صفات مهم زراعی در ارتباط با گزینش برای زودرسی بررسی گردید.

#### مواد و روش‌ها: در این پژوهش زودرسی از رقم استرالیایی اکسکلیبر (والد بخشنده) به رقم‌های کل‌حیدری، روشن و

مهدوی (والدهای گیرنده) منتقل و نسل BC1F3 برای هر سه والد ایجاد شد. نحوه ایجاد نسل BC1F3 در شکل ۱ آورده شده است. در بخش ملکولی علاوه بر این چهار والد و نتاج زودرس سه جمعیت ایجاد شده، ژن‌های کنترل‌کننده فتوپریود در ارقام قدس، سرداری، کویر و شاه‌پسند نیز بررسی شد.

#### واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) ژن‌های کنترل‌کننده فتوپریود (Ppd): استخراج DNA ژنومی ارقام و

نتاج زودرس سه جمعیت با ایجاد تغییراتی در روش Zhang et al. (1998) در مرحله دو تا سه برگی به صورت زیر انجام شد. Tris-base (غلظت نهایی ۱۰۰ میلی مولار) و EDTA (غلظت نهایی ۲۰ میلی مولار) با آب مقطر اتوکلاو شده حل شد. سپس NaCl (غلظت نهایی ۱/۴ مولار)، CTAB ۲٪ و PVP ۲٪ حل و به PH=۸ رسید. محلول نهایی با آب مقطر به حجم نهایی رسانده شد تا بافر استخراج تهیه شود. ۵/۰ گرم از بافت برگ تازه در ازت مایع پودر و به تیوب‌های ۲ میلی‌لیتری منتقل شد. یک میلی‌لیتر بافر استخراج با دمای ۶۵ درجه سلسیوس به تیوب‌ها اضافه و سپس ۴ میکرولیتر مرکاپتواتانول به نمونه‌ها اضافه و به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۶۵ درجه سلسیوس انکوبه شد. برای اثربخشی بیشتر، تیوب‌ها در فواصل زمانی ۱۰ دقیقه تکان داده شدند. هفتصد میکرولیتر محلول کلروفرم ایزوآمیل الکل با نسبت ۲۴ به ۱ به مخلوط هر تیوب اضافه و ۳ دقیقه ورتکس شد. تیوب‌ها به مدت ۵ دقیقه و با سرعت ۹۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. فاز بالایی به تیوب جدید منتقل، به اندازه حجم آن ایزوپروپانول سرد اضافه و با دست به آرامی مخلوط شد. سپس به مدت ۲۰ دقیقه در فریزر -۲۰ درجه سلسیوس قرار گرفت. تیوب‌ها ۲۰ دقیقه با سرعت ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ و سپس فاز رویی بیرون ریخته شد. پلید DNA هر تیوب با استفاده از ۵۰۰ میکرولیتر الکل ۷۰٪ ورتکس شد تا رسوب جدا، در الکل شناور و شستشو به خوبی انجام شود. سپس به مدت ۵ دقیقه با دور ۱۴۰۰۰ سانتریفیوژ شد. پس از بیرون ریختن بافر شستشو، به منظور خشک کردن DNA تیوب‌ها به مدت ۲۰ دقیقه بصورت در باز در دمای اتاق قرار داده شد. به منظور حل نمودن DNA مقدار ۵۰ میکرولیتر آب مقطر دیونیزه به رسوب DNA اضافه شد. پس از اینکه رسوب به خوبی حل شد، جهت نگهداری به فریزر منتقل گردید جهت بررسی کیفیت DNA از ژل آگارز ۰/۷ درصد و جهت

بررسی کمی آن از دستگاه اسپکتوفتومتری نانودراپ Nanodrop OneC شرکت ThermoScientific استفاده گردید. واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) با استفاده از آغازگرهای اختصاصی جدول ۱ انجام شد.

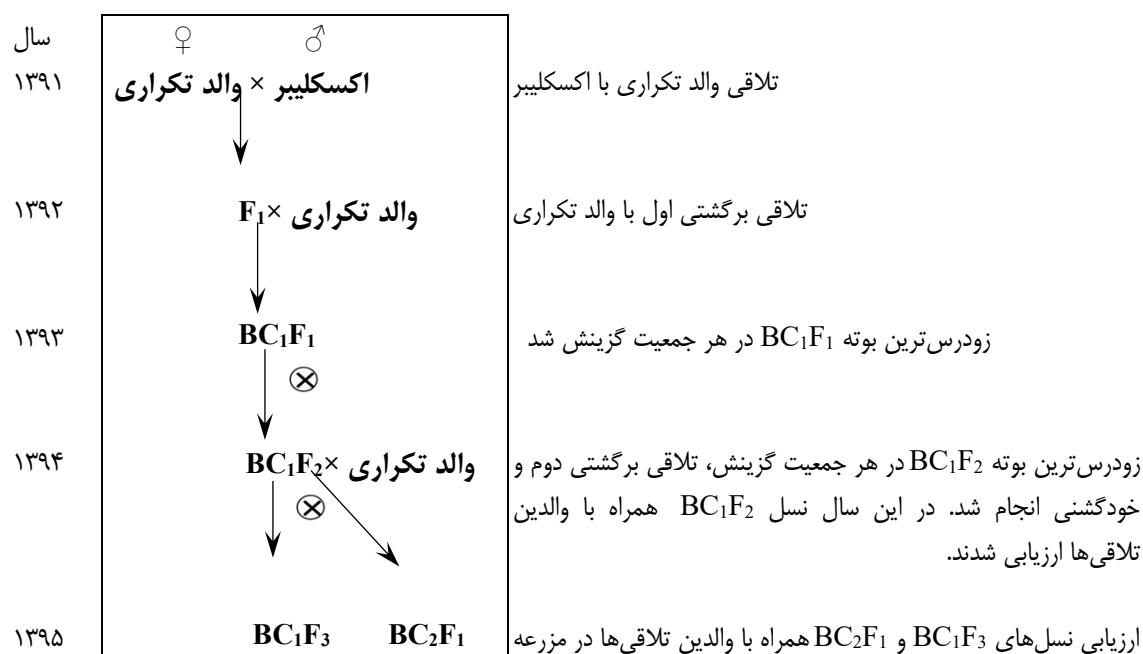
برای بدست آوردن بهترین دمای مطلوب مرحله اتصال آغازگر یک PCR گرادینانی برای هر کدام از جفت آغازگرها انجام شد (دمای بهینه جفت آغازگرها در جدول ۱ آورده شده است). در برنامه واکنش زنجیره‌ای پلیمرز، واسرشته‌سازی اولیه در دمای ۹۴ درجه سلسیوس به مدت دو دقیقه و مراحل واسرشته‌سازی در دمای ۹۴ درجه سلسیوس به مدت ۳۰ ثانیه، اتصال آغازگرها به مدت ۳۰ ثانیه و توسعه زنجیره پلیمرز در دمای ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۴۵ ثانیه ۳۴ سیکل در دستگاه Analytik jena انجام شد. توسعه نهایی زنجیره پلیمرز در دمای ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۵ دقیقه انجام شد. پس از تکثیر، محصول PCR بر روی ژل آگارز ۱/۵ درصد لود و الکتروفورز آن در دستگاه الکتروفورز Labnet انجام شد. ژل در محلول اتیدیم بروماید به مدت ۲۰ دقیقه قرار گرفت و سپس توسط دستگاه Gel document (Quantom4) عکس برداری شد.

#### جدول ۱. توالی آغازگرهای اختصاصی ژن‌های فتوپریود

Table1. Specific primers sequences for photoperiod genes

نام ژن	نام آغازگر	توالی آغازگر (۵' به ۳')	آل‌های هدف	دمای اتصال	سایز محصول (bp)	منبع
Gene name	Primer name	Primer sequence	Target allele	Tm	Amplicon size (bp)	Reference
	Ppd-D1_F	ACGCCTCCCCTACTACTG	-	-	-	Beales et al. (2007)
Ppd-D1	Ppd-D1_R1	GTTGGTTCAAACAGAGAGC	PPD-D1a	57	288	
	Ppd-D1_R2	CACTGGTGGTAGCTGAGATT	PPD-D1b	59	414	
	TaPpd-A1F1	CGTACTCCCTCCGTTTCTTT	-	-	-	
Ppd-A1	TaPpd-A1R3	AATTTACGGGGACCAAATACC	Ppd-A1a	65	338	Nishida et al. (2012)
	TaPpd-A1R2	GTTGGGGTCGTTTGGTGGTG	Ppd-A1b	64	299	
Ppd-B1	Ppd-B1_F	ACACTAGGGCTGGTTCGAAGA	Ppd-B1a	-	1600	
	Ppd-B1_R1	CCGAGCCAGTGCAAATTAAC	Ppd-B1b	55	1292	

**ایجاد جمعیت و آزمون مزرعه:** با توجه به آزمایشات سه ساله‌ای که در کرمان انجام شد، از ۴۰ ژنوتیپ مورد ارزیابی رقم‌های کل‌حیدری، روشن و مهدوی به عنوان متحمل‌ترین رقم‌ها به خشکی‌گزینش شدند (Abdolshahi et al. 2013). این رقم‌ها متوسط‌رس تا دیررس بودند. برای انتقال زودرسی، این رقم‌ها (والدهای تکراری) با رقم استرالیایی و زودرس اکسکلیبر (والد بخشنده) تلاقی داده شدند. نسل F<sub>1</sub> با والدهای تکراری تلاقی برگشتی داده شدند (سه پروژه جداگانه) تا نسل BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> حاصل گردید. زودرس‌ترین بوته‌ها از هر جمعیت به طور جداگانه‌گزینش شد و در سال بعد کشت شد تا نسل BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub> حاصل گردد. زودرس‌ترین بوته‌های نسل BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub> از هر جمعیت‌گزینش و با والدهای تکراری تلاقی برگشتی داده شدند تا نسل BC<sub>2</sub>F<sub>1</sub> از هر جمعیت حاصل گردد (شکل ۱). لازم به ذکر است که نسل BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub> قبلاً ایجاد شده بود (Dorraninejad et al. 2019) و نسل BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> در این پژوهش ایجاد و ارزیابی نسل‌ها در این پژوهش انجام شد.



شکل ۱. تلاقی برگشتی برای انتقال زودرسی از اکسکلیبر (والد بخشنده) به روشن، کل‌حیدری و مهدوی (والدهای تکراری)

Figure 1. Backcross for transferring earliness from Excalibur (donor parent) to Roshan, Kalhaydari and Mahdavi (Recurrent parents)

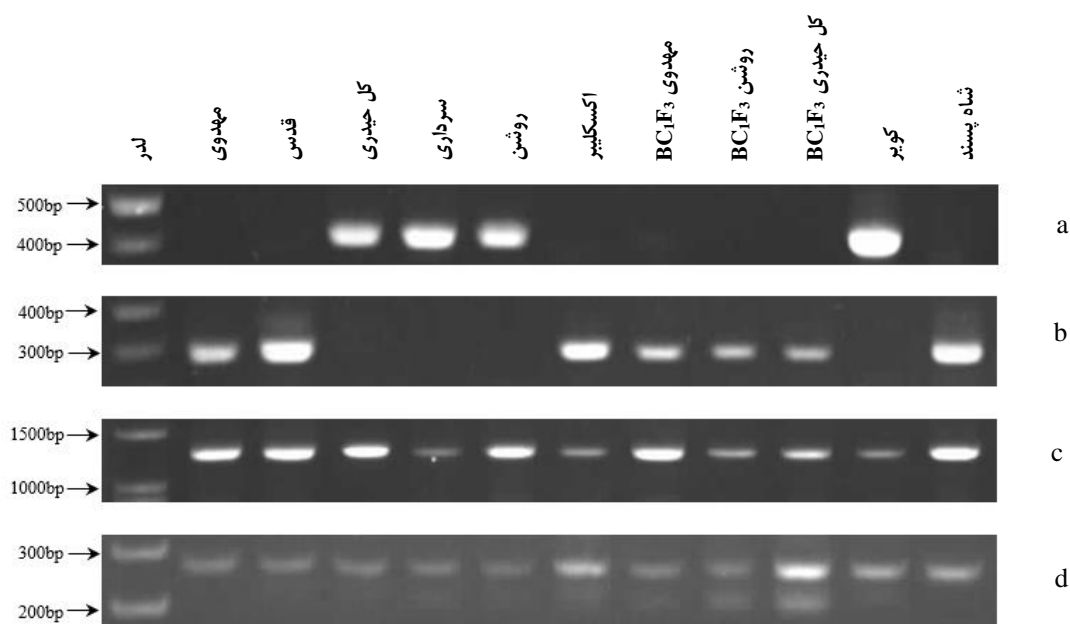


تنوع مختلف همراه با والدین آن‌ها در مزرعه دانشگاه شهید باهنر کرمان در دو سال زراعی ۱۳۹۴-۱۳۹۵ و ۱۳۹۵-۱۳۹۶ ارزیابی شدند و صفات تاریخ گلدهی، تاریخ رسیدگی، ارتفاع بوته، طول سنبله، طول برگ پرچم، عرض برگ پرچم، مساحت برگ پرچم، طول ریشک، طول غلاف برگ پرچم، طول پدانکل، تعداد گره، تعداد پنجه‌های بارور و نابارور، تعداد دانه در بوته، تعداد دانه در سنبله، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه، وزن هزار دانه و طول دوره پرشدن دانه (اختلاف تاریخ گلدهی و رسیدگی) اندازه‌گیری شد. تجزیه واریانس، مقایسه میانگین و همبستگی صفات، توسط نرم‌افزار SAS انجام شد.

## نتایج و بحث

**تنوع ژنتیکی ژن‌های Ppd:** اندازه مورد انتظار محصول PCR برای Ppd-A1a و Ppd-A1b به ترتیب ۳۳۸ و ۲۹۹ جفت باز و برای Ppd-B1a و Ppd-B1b به ترتیب ۱۶۰۰ و ۱۲۹۲ جفت باز است (Nishida et al. 2012). برای ارقام مهدوی، قدس، کل‌حیدری، سرداری، روشن، کویر، اکسکلیبر و شاه‌پسند در رابطه با ژن‌های Ppd موجود بر روی ژنوم‌های A و B تنوع ژنتیکی وجود نداشت و همه آن‌ها دارای آلل‌های Ppd-A1b و Ppd-B1b بودند. نتایج این پژوهش به جز در مورد رقم‌های شاه‌پسند و کویر که توسط Nazari et al. (2016) دارای آلل Ppd-B1a معرفی شدند در سایر موارد مطابقت وجود داشت. Ppd-A1a و Ppd-B1a عدم حساسیت به فتوپریود را کنترل می‌نمایند (Seki et al. 2013; Nishida et al. 2012). در پژوهشی که Seki et al. (2013) بر روی ۲۸۰ رقم گندم نان (شامل ۲۴۰ رقم ژاپنی و ۴۰ رقم بین‌المللی) انجام دادند ۲۹۵ رقم (۹۵ درصد) ژن Ppd-A1b را داشتند و در ارقام بهاره ژاپنی ژن Ppd-A1a وجود نداشت. این موضوع نشان می‌دهد تنوع ژنتیکی برای مکان ژنی Ppd-A1 بسیار کم است. بر خلاف ژن‌های Ppd موجود بر روی ژنوم‌های A و B، ژن Ppd موجود بر روی ژنوم D تنوع ژنتیکی خوبی را نشان داد. اندازه مورد انتظار محصول PCR برای Ppd-D1a و Ppd-D1b به ترتیب ۲۸۸ و ۴۱۵ جفت باز است و Ppd-D1a عدم حساسیت به فتوپریود و Ppd-D1b حساسیت به فتوپریود را کنترل می‌نماید (Shcherban et al. 2015). رقم‌های کل‌حیدری، سرداری، روشن و کویر آلل Ppd-D1b را دارا بودند که حساسیت به فتوپریود را کنترل می‌نماید. در مقابل، رقم‌های مهدوی، قدس، اکسکلیبر و شاه‌پسند آلل Ppd-D1a را دارا بودند که عدم حساسیت به فتوپریود را کنترل می‌نماید (شکل ۲). نتایج این بخش در رابطه با رقم‌های قدس و اکسکلیبر با Nazari et al. (2016) مطابقت داشت. از تلاقی برگشتی دو رقم متحمل به خشکی کل‌حیدری و روشن که دارای ژن Ppd-D1b هستند با رقم اکسکلیبر که دارای ژن Ppd-D1a است نسل BC1F3 ایجاد شد (شکل ۱). در این نسل بوته‌ها از لحاظ زمان سنبله‌دهی ارزیابی و ۱۰ درصد از زودسنبله‌ده-ترین بوته‌ها در هر جمعیت گزینش شدند. نمونه برگ‌های همه بوته‌های گزینش شده به صورت بالک برداشت و استخراج DNA صورت گرفت. نتایج نشان داد در هر دو جمعیت، همه بوته‌های زودسنبله‌ده بر خلاف والدهای تکراری دارای آلل Ppd-D1a

بودند. طبق انتظار از تلاقی برگشتی رقم مهدوی با اسکلیبر که هر دو دارای آلل Ppd-D1a بودند، ژنتیک نسل BC1F3 همانند والدین بود (شکل ۲).



شکل ۲. تنوع ژنتیکی ژنوتیپ‌های مورد بررسی از لحاظ حساسیت به فتوپریود. a، b، c و d به ترتیب نشان‌دهنده Ppd-A1b، Ppd-B1b، Ppd-D1a، Ppd-D1b است

Figure 2. Genetic diversity of evaluated genotypes for photoperiod sensitivity. a, b, c and d are Ppd-D1b, Ppd-D1a, Ppd-B1b and Ppd-A1b, respectively

با توجه به اینکه در هر دو جمعیت تلاقی برگشتی همه بوته‌های زودسنبله‌ده دارای ژن *Ppd-D1a* بودند، نقش این ژن در زودسنبله‌دهی به خوبی نشان داده می‌شود. اهمیت ژن *Ppd-D1a* در زودرسی در مطالعات متعددی اثبات شده است (Flhor et al. 2008; Mondal et al. 2013; Addisu et al. 2018). به طور کلی زمان سنبله‌دهی تحت تاثیر سه گروه از ژن‌ها به نام فتوپریود (*Ppd*)، ورنالیزاسیون (*Vrn*) و سایر ژن‌ها (*Eps*) قرار دارد (Langer et al. 2014; Kamran et al. 2014; Zikhali et al. 2014). ژن *Ppd-D1* مهم‌ترین عامل تاثیرگذار در تاریخ گلدهی ژرم پلاسما گندم زمستانه اروپایی بود و ۵۸٪ واریانس ژنتیکی را توجیه کرد (Langer et al. 2014). بین همه ژن‌های کنترل‌کننده زمان سنبله‌دهی فقط ژن *Ppd-D1* ارزش گزینش به کمک نشانگر و یا تلاقی برگشتی به کمک نشانگر را دارند (Langer et al. 2014). این نتایج نشان می‌دهند تلاقی برگشتی به کمک نشانگر<sup>۱</sup> (MAB) و یا گزینش به کمک نشانگر<sup>۲</sup> (MAS) برای ژن *Ppd-D1a* منجر به زودرسی می-

<sup>1</sup> Marker Assisted Backcross (MAB)

<sup>2</sup> Marker Assisted Selection (MAS)

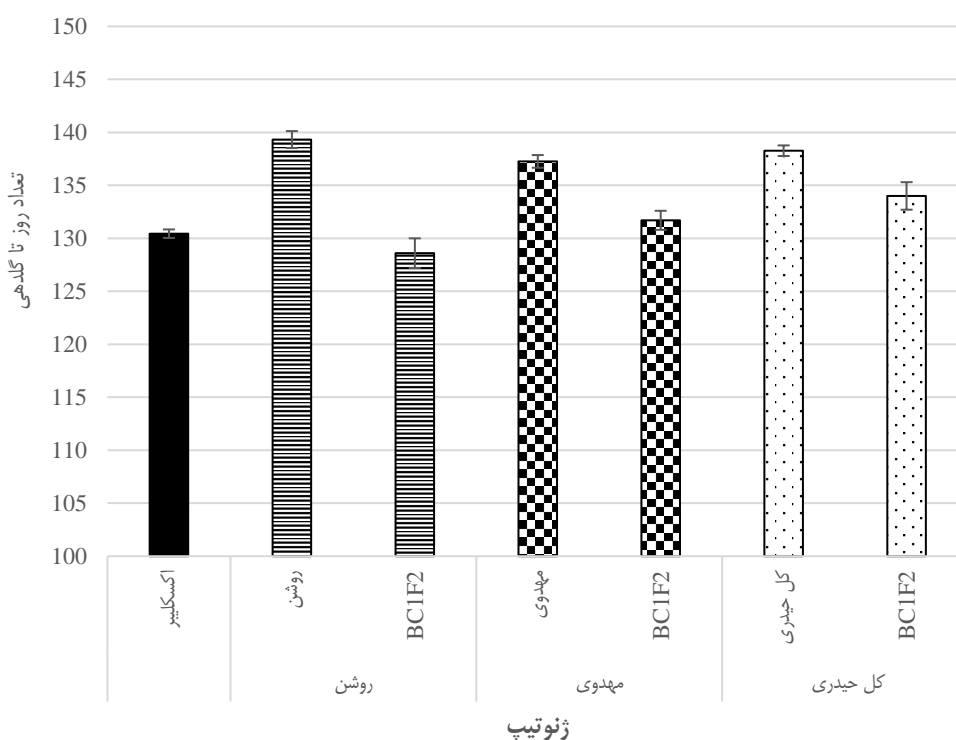
شود. زودرسی در شرایط مدیترانه‌ای که خشکی در آخر فصل رشد رخ می‌دهد باعث فرار از خشکی و در نتیجه افزایش عملکرد در شرایط دیم می‌شود (Flhor et al. 2018; Shavrukov et al. 2017; Mondal et al. 2013; Langer et al. 2014). به طور کلی، گزینش برای ژن Ppd-D1a باعث زودرسی و افزایش عملکرد در شرایط دیم می‌شود. در مناطقی که در کشت فاریاب محدودیت آب وجود ندارد ولی گیاه در مراحل پایانی رشد تنش گرما را تجربه می‌نماید، ژن Ppd-D1a با ایجاد زودرسی و فرار از گرما می‌تواند مفید باشد. علاوه بر این، مطالعات متعددی نقش زودرسی در افزایش عملکرد گندم در غیاب تنش خشکی را به اثبات رسانده‌اند (Iqbal et al. 2007; Nitcher et al. 2014; Shavrukov et al. 2017).

ارقام سرداری و کل‌حیدری که مناسب کشت در شرایط دیم هستند و رقم متحمل به خشکی روشن دارای ژن Ppd-D1b و حساس به فتوپریود هستند. این ژن علاوه بر حساسیت به فتوپریود باعث طولانی شدن طول عمر گیاه می‌شود و گیاه را در معرض تنش خشکی و گرمای آخر فصل رشد قرار می‌دهد. با توجه به گرم شدن کره زمین، پیش‌بینی می‌شود کمربند گندم‌خیز استرالیا تا سال ۲۰۳۰ و ۲۰۵۰ به ارقامی احتیاج دارند که نسبت به ارقام کنونی به ترتیب ۱۵ و ۳۰ روز زودرس‌تر باشند (Zheng et al. 2016). این نیاز در کشور ما نیز به خوبی احساس می‌شود. انتقال ژن Ppd-D1a از ارقام مهدوی، قدس، شاه‌پسند و اکسکلیبر با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر به ارقام حساس به فتوپریود باعث بهبود زودرسی و عملکرد می‌شود. از این رو در ادامه این پژوهش با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر، ژن Ppd-D1a از رقم اکسکلیبر به ارقام کل-حیدری و روشن منتقل می‌شود. همان طور که ذکر شد، به‌نژادی علاوه بر فرار از خشکی باعث فرار از گرمای آخر فصل نیز می‌گردد. به ازای هر یک درجه سلسیوس گرمایش جهانی، عملکرد دانه گندم بین ۴/۱ تا ۴/۶ درصد کاهش می‌یابد (Liu et al. 2016).

#### تاثیر زودرسی بر صفات زراعی: در جمعیت‌های حاصل از تلاقی والد‌های روشن، کل‌حیدری و مهدوی با اکسکلیبر

در طی نسل‌های مختلف، گزینش برای زودسنبله‌دهی انجام شد. نتایج ارزیابی دوساله نشان داد گزینش برای زودرسی موثر بوده و نتایج به طور معنی‌داری زودتر از والد‌های تکراری وارد مرحله سنبله‌دهی شدند (شکل‌های ۳ و ۴). نتایج نسل BC1F3 نسبت به روشن، کل‌حیدری و مهدوی به ترتیب ۱۳، ۱۴ و ۱۰ روز زودسنبله‌تر بودند (شکل ۴). زودسنبله‌دهی صفتی با وراثت‌پذیری بالاست و گزینش برای این صفت کم هزینه و دقیق است. علاوه بر این، این صفت همبستگی بالایی با عملکرد در شرایط تنش خشکی دارد (Tuberosa, 2012; Lopes et al. 2012; Abdolshahi et al. 2015). بنابراین گزینش این صفت در برنامه‌های به‌نژادی توصیه می‌گردد. زودسنبله‌دهی نه تنها در شرایط دیم باعث فرار از خشکی آخر فصل می‌شود بلکه در شرایط نرمال نیز باعث صرفه‌جویی در مصرف آب می‌گردد. اگرچه در این پژوهش گزینش برای زودسنبله‌دهی انجام شد ولی زودرسی نیز حاصل گردید. همبستگی زودسنبله‌دهی و زودرسی مثبت و معنی‌دار بود (سال اول و دوم به ترتیب  $r=0.75^{***}$  و  $r=0.53^{***}$ ). ارتباط بین زود گله‌دهی و زودرسی توسط Bodner et al. (2015) نیز گزارش شده بود. با این وجود، تعداد روز تا سنبله‌دهی با طول دوره

پرشدن دانه همبستگی منفی و معنی داری داشت (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.79^{**}$  و  $r = -0.84^{**}$ ). افزایش طول دوره پرشدن دانه در ارقام زودرس در مطالعات مختلفی اثبات (Joudi et al. 2014; Ihsan et al. 2016; Abdolshahi et al. 2017; Shavrukov et al. 2015) و منجر به افزایش عملکرد دانه گندم شده است. طولانی شدن طول دوره پرشدن در ارقام زودسنبله باعث افزایش وزن هزار دانه (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.45^{**}$  و  $r = 0.29^{**}$ )، تعداد دانه در بوته (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.30^{**}$  و  $r = -0.43^{ns}$ ) و عملکرد دانه (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.37^{**}$  و  $r = 0.12^{ns}$ ) می شود (جدول ۲). تاثیر مثبت زودرسی در بهبود وزن هزاردانه در پژوهش Regan et al. (1997) نیز به اثبات رسیده است.

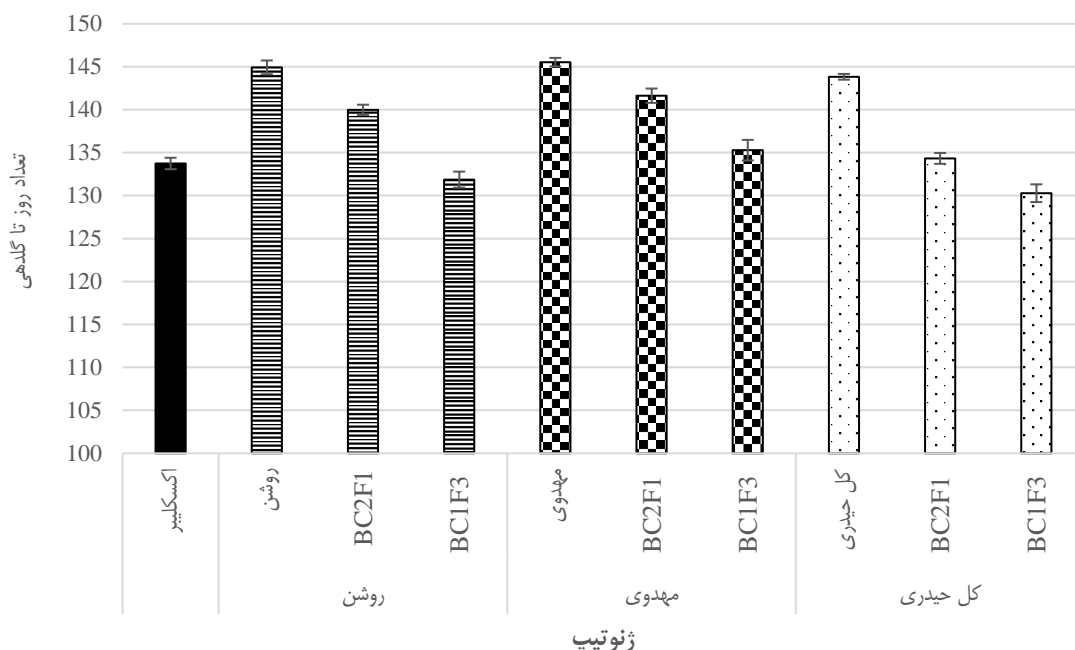


شکل ۳. تعداد روز تا گلدهی در ژنوتیپ‌های مورد بررسی در سال زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۴

Figure 3. Days to heading in evaluated genotypes during 2014-2015

گزینش برای زودسنبله‌دهی باعث افزایش ارتفاع بوته (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.43^{**}$  و  $r = -0.07^{ns}$ )، طول پدانکل (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.42^{**}$  و  $r = -0.07^{ns}$ )، طول برگ (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.22^{**}$  و  $r = -0.42^{**}$ )، عرض برگ (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.34^{**}$  و  $r = -0.12^{ns}$ )، مساحت برگ (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.34^{**}$  و  $r = -0.17^{ns}$ )، طول غلاف برگ (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.32^{**}$  و  $r = -0.10^{ns}$ )، تعداد سنبله در بوته (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.43^{**}$  و  $r = -0.40^{**}$ )، تعداد دانه در بوته (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.39^{**}$  و  $r = -0.03^{ns}$ )، وزن هزار دانه (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.60^{**}$  و  $r = -0.30^{ns}$ ) و عملکرد دانه (سال اول و دوم به ترتیب  $r = -0.46^{**}$  و  $r = -0.18^{ns}$ ) و کاهش طول سنبله (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.06^{ns}$  و  $r = 0.56^{**}$ )، طول ریشک (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.25^{**}$  و  $r = 0.28^{*}$ ) و تعداد پنجه‌های نابارور (سال اول و دوم به ترتیب  $r = 0.10^{*}$  و  $r = 0.06^{ns}$ ) شد. گزینش برای زودسنبله‌دهی تاثیر معنی داری بر تعداد گره در ساقه (سال اول

و دوم به ترتیب  $r=0/00^{ns}$  و  $r=0/05^{ns}$  نداشت (جدول ۲). گزینش برای زودرسی به عنوان یک صفت تاثیرگذار در عملکرد دانه در شرایط خشکی سابقه طولانی دارد (Lopes et al. 2012; Abdolshahi et al. 2015).



شکل ۴. تعداد روز تا گلدهی در ژنوتیپ‌های مورد بررسی در سال زراعی ۱۳۹۴-۱۳۹۵

Figure 4. Days to heading in evaluated genotypes during 2015-2016

همبستگی منفی بین زودرسی و ارتفاع بوته (Addisu et al. 2008)، عملکرد دانه و وزن هزاردانه (Abdolshahi et al. 2015) اثبات شده است. پاسخ همبسته به گزینش برای زودسنبله‌دهی علاوه بر مزایای متعدد، معایبی نیز داشت. افزایش

ارتفاع بوته، طول پدانکل، طول برگ، طول غلاف برگ، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و عملکرد دانه و کاهش تعداد پنجه‌های نابارور از مزایای پاسخ همبسته به گزینش برای زودسنبله‌دهی در شرایط دیم است. در حالی که کاهش طول سنبله و طول ریشک از معایب این پاسخ همبسته است. پاسخ همبسته می‌تواند به دلیل اثر پلیوتروپیک و یا لینکاژ ژنتیکی مکان-های ژنی بر روی یک کروموزوم رخ دهد (Falconer and Mackay 1996). اگرچه ارقام پابلند مناسب شرایط دیم هستند (Ellis et al. 2002; Ellis et al. 2007; Chen et al. 2012; Abdolshahi et al. 2015) ولی استفاده از ارقام پاکوتاه منجر به انقلاب سبز در تولید گندم نان شد. بنابراین، اگر هدف به‌نژادی زودسنبله‌دهی در شرایط فاریاب باشد، افزایش ارتفاع بوته از معایب پاسخ همبسته به گزینش خواهد بود.

جدول ۲. همبستگی تعداد روز تا گلدهی، روز تا رسیدگی و طول دوره پرشدن با صفات مهم زراعی گندم نان در سال‌های زراعی ۱۳۹۳-۱۳۹۴ و ۱۳۹۴-۱۳۹۵

**Table 2. Correlation of days to flowering, days to ripening and grain filling period with important agronomic traits during 2014-2015 and 2015-2016**

First year experiment (2014-2015)

آزمایش سال اول (۱۳۹۳-۱۳۹۴)

صفات Traits	ارتفاع بوته Plant height	طول برگ Leaf length	عرض برگ Leaf width	مساحت برگ Leaf area	طول پدانکل Pedunc le length	طول غلاف Pod length	طول سنبله Spike length	طول ریشک Awn Length	تعداد گره Node numbe r
روز تا گلدهی Days to flowering	-0.43 **	-0.22 **	-0.34 **	-0.33 **	-0.42 **	-0.32 **	0.06 <sup>ns</sup>	0.25**	0.00 <sup>ns</sup>
روز تا رسیدگی Days to ripening	-0.33 **	-0.16 **	-0.28 **	-0.23 **	-0.29 **	-0.26 **	-0.06 <sup>ns</sup>	0.32 **	-0.13 **
طول دوره پر شدن دانه Grain filling period	0.26 **	0.14 **	0.20 **	0.22 **	0.29 **	0.18 **	-0.12**	-0.06 <sup>ns</sup>	-0.10 *

	تعداد سنبله در بوته Numbe r of spike per plant	تعداد پنجه نابارور Number of . infertile tiller	روز تا گلدهی Days to Headi ng	روز تا رسیدگی Days to rippeni ng	طول دوره پرشدن دانه Grain filling period	عملکرد بیولوژیک Biologi cal yeild	تعداد دانه در بوته Grain numbe r per plant	وزن هزار دانه 1000 grain weight	عملکرد Grain yield
روز تا گلدهی Days to flowering	-0.43 **	0.10*	1.00	0.53**	-0.79 **	-0.42**	-0.39 **	-0.60 **	-0.46 **
روز تا رسیدگی Days to ripening	-0.21 **	0.00 <sup>ns</sup>	0.53 **	1.00	0.08 <sup>ns</sup>	-0.26**	-0.22**	-0.36 **	-0.25 **
طول دوره پر شدن دانه Grain filling period	0.35**	-0.11 **	-0.79 **	0.08 <sup>ns</sup>	1.00	0.30 **	0.30 **	0.45**	0.37 **

۱

ادامه جدول ۲.

Second year experiment (2015-2016)

آزمایش سال دوم (۱۳۹۴-۱۳۹۵)

صفات Traits	ارتفاع بوته Plant height	طول برگ Leaf length	عرض برگ Leaf width	مساحت برگ Leaf area	طول پدانکل Peduncle length	طول غلاف Pod length	طول سنبله Spike length	طول ریشک Awn Length	تعداد گره Node number
روز تا گلدهی Days to flowerin g	-0.07 <sup>ns</sup>	0.42 <sup>**</sup>	-0.12 <sup>ns</sup>	0.17 <sup>ns</sup>	0.07 <sup>ns</sup>	-0.10 <sup>ns</sup>	0.56 <sup>**</sup>	0.28 <sup>*</sup>	0.05 <sup>ns</sup>
روز تا رسیدگی Days to rippenin g	-0.09 <sup>ns</sup>	0.30 <sup>**</sup>	-0.22 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	0.49 <sup>**</sup>	0.26 <sup>*</sup>	-0.08 <sup>ns</sup>
طول دوره پر شدن دانه Grain filling period	0.03 <sup>ns</sup>	-0.36 <sup>**</sup>	0.00 <sup>ns</sup>	-0.21 <sup>ns</sup>	-0.01 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	-0.41 <sup>**</sup>	-0.20 <sup>ns</sup>	-0.14 <sup>ns</sup>

روز تا گلدهی Days to flowerin g	تعداد سنبله در بوته Number of spike per plant	تعداد پنجه نابارور Number of infertile tiller	روز تا گلدهی Days to Heading	روز تا رسیدگی Days to rippenin g	طول دوره پر شدن دانه Grain filling period	عملکرد بیولوژیک Biological yeild	تعداد دانه در بوته Grain number per plant	وزن هزار دانه 1000 grain weight	عملکرد Grain yield
روز تا گلدهی Days to flowerin g	-0.40 <sup>**</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	1.00	0.75 <sup>**</sup>	-0.84 <sup>**</sup>	-0.13 <sup>ns</sup>	-0.03 <sup>ns</sup>	-0.30 <sup>**</sup>	-0.18 <sup>ns</sup>
روز تا رسیدگی Days to rippenin g	-0.26 <sup>*</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	0.75 <sup>**</sup>	1.00	*-0.27	-0.15 <sup>ns</sup>	-0.09 <sup>ns</sup>	-0.19 <sup>ns</sup>	-0.17 <sup>ns</sup>
طول دوره پر شدن دانه Grain	0.37 <sup>**</sup>	-0.01 <sup>ns</sup>	-0.84 <sup>**</sup>	-0.27 <sup>*</sup>	1.00	0.06 <sup>ns</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	0.29 <sup>*</sup>	0.12 <sup>ns</sup>

نتیجه گیری: نتایج بررسی ژن های Ppd نشان داد ارقام مهدوی، قدس، کل حیدری، سرداری، روشن، کویر، اکسکلیر و

شاهپسند داری ژن های Ppd-A1b و Ppd-B1b هستند که حساسیت به فتوپریود را کنترل می نمایند. بر اساس مطالعات انجام

شده این دو مکان ژنی درصد کمی از تنوع ژنتیکی برای حساسیت به فتوپریود را کنترل می‌نمایند (Seki et al. 2011; Seki et al. 2013). مهم‌ترین ژن کنترل‌کننده فتوپریود بر روی ژنوم D قرار دارد (Seki et al. 2013; Kamran et al. 2014; Langer et al. 2014) به طوری که ۹۷/۵ درصد ارقام کشت شده در منطقه توکو-کیوشو ژاپن دارای ژن Ppd-D1a بودند (Seki et al. 2013). رقم‌های کل‌حیدری، سرداری، روشن و کویر ژن Ppd-D1b و رقم‌های مهدوی، قدس، اکسکلیبر و شاه-پسند ژن Ppd-D1a را دارا بودند. پسوندهای a و b به ترتیب نشان دهنده عدم حساسیت و حساسیت به فتوپریود است.

ارزیابی بالک ۱۰٪ از زودسنبله‌ده‌ترین نتاج نسل BC1F3 جمعیت‌های روشن و کل‌حیدری نشان داد همه نتاج فقط دارای ژن Ppd-D1a هستند (در هر دو جمعیت بالک باندهای Ppd-D1b مشاهده نشد). این نتایج تاییدکننده اهمیت ژن عدم حساسیت به فتوپریود (Ppd-D1a) در ایجاد زودسنبله‌دهی است. گزینش به کمک نشانگر و یا تلاقی برگشتی به کمک نشانگر این ژن باعث ایجاد زودسنبله‌دهی می‌شود. در نتیجه پاسخ همبسته، زودرسی و افزایش عملکرد نیز حاصل می‌گردد. بیشتر مناطق ایران دارای شرایط آب و هوایی مدیترانه‌ای هستند و رقم‌های دیررس به وفور تنش خشکی و گرمای آخر فصل را تجربه می‌نمایند. گزینش برای زودسنبله‌دهی باعث بهبود همه صفات زراعی مورد بررسی به جز طول سنبله و طول ریشک شد. نتایج این پژوهش نشان داد ایجاد ارقام زودسنبله‌ده می‌تواند باعث بهبود عملکرد و اجزای عملکرد در شرایط تنش خشکی شود. بین اجزای عملکرد، زودسنبله‌دهی بیشترین تاثیر را بر وزن هزاردانه داشت. در شرایطی که تنش خشکی در آخر فصل زراعی رخ می‌دهد زودرسی باعث می‌شود مرحله پرشدن دانه در شرایط رطوبتی و دمایی مناسب‌تری تکمیل شود و نتیجه آن بهبود وزن هزاردانه است.

### سیاسگزاری

نگارندگان مقاله از پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی دانشگاه کرمان به خاطر تامین اعتبار این پروژه و از آقای دکتر مهدی منصوری به خاطر ارائه نظرات ارزشمند در تهیه پروتکل استخراج DNA سیاسگزاری می‌نمایند.

### منابع

درانی‌نژاد مریم؛ عبدالشاهی روح اله؛ کاظمی‌پور علی؛ مقصودی مود علی اکبر (۱۳۹۸) تاثیر زودسنبله‌دهی بر عملکرد و اجزای عملکرد در سه زمینه ژنتیکی متفاوت گندم نان ایرانی. نشریه زراعت دیم ایران، جلد ۸: صفحات ۱۴۱-۱۵۲.

نظری محسن؛ ایزانلو علی؛ قادری محمد قادر؛ علیزاده زهره (۱۳۹۵) بررسی تنوع آلی ژن‌های VRN1 و Ppd1 در ارقام مختلف گندم نان. مجله بیوتکنولوژی کشاورزی، دوره ۸ صفحات ۱۱۱-۱۲۴.

### References

Abdolshahi R, Nazari M, Safarian A et al. (2015) Integrated selection criteria for drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs using discriminant analysis. *Field Crops Res* 174, 20-29.



- Abdolshahi R, Safarian A, Nazari M et al. (2013) Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum Aestivum L.*) using different multivariate methods. *Arch. Agron. Soil Sci.* 59, 685-704.
- Addisu M, Snape JW, Simmonds JR, Gooding MJ (2008) Reduced height (Rht) and photoperiod insensitivity (Ppd) allele associations with establishment and early growth of wheat in contrasting production systems. *Euphytica* 166, 249-267.
- Austin R, Edrich J, Ford M, Balkwell R (1977) The fate of the dry matter carbohydrates and <sup>14</sup>C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 41, 1309-1321.
- Beales J, Turner A, Griffiths S et al. (2007) A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum L.*). *Theor. Appl. Genet* 115, 721-733.
- Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul HP (2015) Management of crop water under drought: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 401-442.
- Chen X, Donghong M, Yasir TA, Hu YG (2012) Evaluation of 14 morphological, yield-related and physiological traits as indicators of drought tolerance in Chinese winter bread wheat revealed by analysis of the membership function value of drought tolerance (MFVD). *Field Crop. Res.* 137, 195-201.
- Dorrani-Nejad M, Abdoshahi R, Kazemi Pour A, Maghsoudi Moud AK (2019) Effect of early heading on yield and yield components of three Iranian wheat genetic backgrounds. *Rainfed Agric Iran* 8, 141-152 (In Persian).
- Ellis MH, Bonnett DG, Rebetzke GJ (2007) A 192bp allele at the Xgwm261 locus is not always associated with the Rht8 dwarfing gene in wheat (*Triticum aestivum L.*). *Euphytica* 157, 209-214.
- Ellis MH, Spielmeyer W, Gale KR, Rebetzke GJ, Richards RA (2002) "Perfect" markers for the Rht-B1b and Rht-D1b dwarfing genes in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 105, 1038-1042.
- Falconer DS, Mackay TFC (1996) *Introduction to quantitative genetics*. 4th ed. Longman, London.
- Fletcher A, Ogden G, Sharma D (2019) Mixing it up – wheat cultivar mixtures can increase yield and buffer the risk of flowering too early or too late. *Eur J Agron* 103, 90-97.
- Fletcher AL, Robertson MJ, Abrecht DG et al. (2015) Dry sowing increases farm level wheat yields but not production risks in a Mediterranean environment. *Agric. Syst.* 136, 114-124.

- Flhor BM, Hunt JR, Kirkegaard JA et al. (2018) Fast winter wheat phenology can stabilise flowering date and maximise grain yield in semi-arid Mediterranean and temperate environments. *Field Crops Res* 223, 12-25.
- Hill CB, Li C (2016) Genetic architecture of flowering phenology in cereals and opportunities for crop improvement. *Front. Plant Sci.* 7,1906.
- Ihsan MZ, El-Nakhlawy FS, Ismai SM et al. (2016) Wheat phenological development and growth studies as affected by drought and late season high temperature stress under arid environment. *Front. Plant Sci.* 7,795.
- Iqbal M, Navabi A, Salmon DF et al. (2007) Genetic analysis of flowering and maturity time in high latitude spring wheat: genetic analysis of earliness in spring wheat. *Euphytica* 154, 207-218.
- Isidro J, Álvaro F, Royo C et al. (2011) Changes in duration of developmental phases of durum wheat caused by breeding in Spain and Italy during the 20th century and its impact on yield. *Ann. Bot.* 107, 1355-1366.
- Joudi M, Ahmadi A, Mohammadi V, Abbasi A, Mohammadi H (2014) Genetic changes in agronomic and phenologic traits of Iranian wheat cultivars grown in different environmental conditions. *Euphytica* 196, 237-249.
- Kamran A, Iqbal M, Spaner D (2014) Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica* 197, 1-26.
- Langer SM, Longin CF, Würschum T (2014) Flowering time control in European winter wheat. *Front Plant Scie.* 5, 1-11.
- Liu B, Asseng S, Müller C et al. (2016) Similar estimates of temperature impacts on global wheat yield by three independent methods. *Nat. Clim. Change* 6, 1130-1136.
- Lopes MS, Reynolds MP, Jalal-Kamali MR et al. (2012) The yield correlations of selectable physiological traits in a population of advanced spring wheat lines grown in warm and drought environments. *Field Crop. Res.* 128, 129-136.
- Loss SP, Siddique KHM (1994) Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. *Adv.Agric.* 52, 229–276.
- Mondal S, Singh RP, Crossa J et al. (2013) Earliness in wheat: a key to adaptation under terminal and continual high temperature stress in South Asia. *Field Crops Res.* 151,19-26.
- Nazari M, Izanloo A, Ghaderi MGh, Alizade Z (2016) Evaluation of allelic diversity of VRN1 and Ppd1 genes in different bread wheat cultivars. *Agric Biotechnol J* 8, 111-124 (In Persian).

- Nishida H, Yoshida T, Kawakami K et al. (2012) Structural variation in the 5' upstream region of photoperiod-insensitive alleles Ppd-A1a and Ppd-B1a identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Mol. Plant Breed* 31, 27-37.
- Nitcher R, Pearce S, Tranquilli G et al. (2014) Effect of the Hope FT-B1 allele on wheat heading time and yield components. *J. Hered.* 105, 666- 675.
- Radhika, Thind SK (2014) Comparative yield responses of wheat genotypes under sowing date mediated heat stress conditions on basis of different stress indices. *Ind. J. Ecol.* 41, 339-343.
- Regan KL, Siddique KHM, Tennant D, Abrecht DG (1997) Grain yield and water use efficiency of early maturing wheat in low rainfall Mediterranean environments. *Aust. J. Agric. Res.* 48, 595-603.
- Seki M, Chono M, Matsunaka H et al. (2011) Distribution of photoperiod-insensitive alleles Ppd-B1a and Ppd-D1a and their effect on heading time in Japanese wheat cultivars. *Bree Sci*, 61,405-412.
- Seki M, Chono M, Nishimura Tet al. (2013) Distribution of photoperiod-insensitive allele Ppd-A1a and its effect on heading time in Japanese wheat cultivars. *Bree Sci* 63, 309-316.
- Shavrukov Y, Kurishbayev A, Jatayev S et al. (2017) Early Flowering as a Drought Escape Mechanism in Plants: How Can It Aid Wheat Production?. *Front Plant Sci* 8,1950.
- Shcherban A, Borner A, Salina EA (2015) Effect of VRN-1 and PPD-D1 genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Bree* 134, 49-55.
- Tanio M, Kato K, Ishikawa Net al. (2005) Genetic analysis of photoperiod response in wheat and its relation with the earliness of heading in the southwestern part of Japan. *Bree Sci* 55, 327-334.
- Tuberosa R (2012) Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomic era. *Front Physiol* 3, 1-26.
- Turner NC (1986) Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol* 13, 175-190.
- Worland AJ (1996) The influence of flowering time genes on environmental adaptability in Europ wheats *Euphytica* 89,49-57.
- Zhang YP, Uyemoto JK, Kirkpatrick BC (1998) A small-scale procedure for extracting nucleic acids from woody plants infected with various phytopathogens for PCR assay. *J. Virol Meth* 71, 45-50.
- Zheng B, Chenu K, Chapman SC (2016) Velocity of temperature and flowering time in wheat – assisting breeders to keep pace with climate change. *Global Change Biol* 22, 921-933.

Zikhali M, Leverington-Waite M, Fish L, Simmonds J, Orford S, Wingen LU (2014) Validation of a 1DL earliness per se (eps) flowering QTL in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Mol Bree* 34, 1023-1033.

Dorrani-Nejad M, Abdoshahi R, Kazemi Pour A, Maghsoudi Moud A(2020) Effect of early heading on yield and yield components of three Iranian wheat genetic backgrounds. *Iranian J. Dryland Agric* 8, 141-152.