



Shahid Bahonar
University of Kerman



Iranian
Biotechnology Society

Effect of *Ppd* and *Vrn* genes on important agronomic traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

Somayeh Aminizadeh

PhD Student, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: s.aminizade2008@gmail.com

Roohollah Abdolshahi

*Corresponding author. Associate Professor, Department of Agronomy & Plant Breeding, and Research and Technology Institute of Plant Production (RTIPP), Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: abdosshahi@uk.ac.ir

Shahram Pourseyedi

Associate Professor, Department of Biotechnology, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: spseyedi@uk.ac.ir

Ghasem Mohammadi-Nejad

Professor, Research and Technology Institute of Plant Production (RTIPP), Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: mohammadinejad@uk.ac.ir

Mehdi Mohayeji

Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: mohayeji@uk.ac.ir

Hasan Farahbakhsh

Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran. E-mail: hfarahbakhsh@uk.ac.ir

Abstract

Objective

Early heading as an adaptation mechanism for end season heat and drought stress is an important goal in wheat breeding programs. Photoperiod (*Ppd*) and vernalization (*Vrn*) are the most important genes controlling early heading in bread wheat. The aim of the present study was to investigate the effect of *Ppd* and *Vrn* genes on early heading, grain yield and important agronomic traits in BC₄F₂ generation of Roshan (recurrent parent) and Excalibur backcross.

Materials and methods

A BC₄F₂ population resulted from backcross of Roshan and Excalibur was generated in Shahid Bahonar University of Kerman. In this breeding program, early heading was transferred from Excalibur cultivar to Roshan (recurrent parent). This population, including 175 BC₄F₂ progenies, and their parents were cultivated in the research field of Shahid Bahonar University of Kerman in the 2019-2020 growing season. The progenies were genotyping using specific markers *Vrn*-

B1, *Vrn-D1* and *Ppd-D1*. In this population, early heading, grain yield and important agronomic traits were evaluated.

Results

Excalibur and Roshan had *Ppd-D1a*, and *Ppd-D1b* alleles, respectively. The frequency of *Ppd-D1a/Ppd-D1a* and heterozygous genotypes in the evaluated population were 27.33% and 415%, respectively. In this population, *Ppd-D1a/Ppd-D1a*, which is photoperiod insensitive genotype, was 6 and 4 days earlier heading than *Ppd-D1b/Ppd-D1b* and *Ppd-D1a/Ppd-D1b* genotypes, respectively. There was no allelic diversity between progeny for *Vrn-1* locus. Early heading had a significant negative correlation with grain yield, 1000-grain weight, spikes number and grains number per spike.

Conclusions

The results confirm the importance of *Ppd-D1a* gene in the early heading, grain yield and yield components. Selection for early heading increased grain yield, 1000-grain weight, spikes number, biological yield, stover biomass at harvest and spikes dry weight. Due to the large and significant effect of *Ppd-D1a* gene on grain yield and yield components, we recommend marker assisted selection of this gene in wheat breeding programs. Phenotypic selection was performed before BC₄F₂ generation and *Vrn* gene diversity was established in the population.

Keywords: Bread wheat, Early heading, Marker assisted backcrossing (MAB), Photoperiod genes (*Ppd*), Vernalization genes (*Vrn*).

Paper Type: Research Paper.

Citation: Aminizadeh S, Abdolshahi R, Pourseyedi S, Mohammadi-Nejad G, Mohayeji M, Farahbakhsh H (2022) Effect of *Ppd* and *Vrn* genes on important agronomic traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agricultural Biotechnology Journal* 14 (1), 117-134.

Agricultural Biotechnology Journal 14 (1), 117-134.

DOI: 10.22103/jab.2022.18639.1359

Received: December 31, 2021.

Accepted: January 28, 2022.

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




© the authors

تاثیر ژن‌های *Vrn* و *Ppd* بر صفات زراعی مهم گندم نان (*Triticum aestivum* L.)

سمیه امینی زاده


دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. رایانامه:

s.aminizade2008@gmail.com


روح الله عبدالشاهی 

*نویسنده مسئول: دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات و پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی (RTIPP)، دانشگاه شهید باهنر

کرمان، کرمان، ایران. رایانامه: abdosshahi@uk.ac.ir


شهرام پورسیدی 

دانشیار، گروه بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. رایانامه: spseyedi@uk.ac.ir

قاسم محمدی نژاد 

استاد، گروه زراعت و اصلاح نباتات و پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی (RTIPP)، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران.

رایانامه: mohammadinejad@uk.ac.ir

مهدی مهبجی 

استاد یار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. رایانامه:

me.mohayjeji@gmail.com

حسن فرح بخش

استاد یار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران. رایانامه:

hfarahbakhsh@uk.ac.ir

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۱/۰۸

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۱۰/۱۰

چکیده

هدف: زودرسی به عنوان مکانیزم سازگاری در محیط‌هایی با گرما و خشکی آخر فصل و یک صفت مهم در برنامه‌های به‌نژادی

گندم است. *Vrn* و *Ppd* مهم‌ترین ژن‌های کنترل کننده زودرسی هستند. هدف از این تحقیق بررسی تاثیر ژن‌های *Vrn* و *Ppd*

بر زودرسی، عملکرد و صفات مهم زراعی در نسل BC₄F₂ حاصل از تلاقی برگشتی روشن (والد تکراری) و اکسکیبر بود

مواد و روش‌ها: جمعیت BC₄F₂ حاصل از تلاقی روشن و اکسکلیر در دانشگاه شهید باهنر کرمان ایجاد شد. در این برنامه‌ی به‌نژادی، صفت زود گلدهی از رقم اکسکلیر به رقم روشن انتقال داده شد (روشن به عنوان والد تکراری بود). این جمعیت، شامل ۱۷۵ ژنوتیپ نسل BC₄F₂ و والدین آنها در سال زراعی ۱۳۹۸-۱۳۹۹ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه شهید باهنر کرمان کشت شدند. والدین و نتاج با استفاده از نشانگرهای اختصاصی *Vrn* و *Ppd* ژنوتیپ‌یابی شدند. در این جمعیت زودرسی، عملکرد و صفات مهم زراعی بررسی شد.

نتایج: در جایگاه ژنی *Ppd-1*، رقم اکسکلیر دارای آلل *Ppd-D1a* و رقم روشن دارای آلل *Ppd-D1b* بود. فراوانی آلل *Ppd-D1a* در جمعیت مورد بررسی ۲۷/۳۳ درصد، و بیش‌ترین فراوانی آللی مربوط به آلل‌های هتروزیگوت (۴۵ درصد) بود. در جمعیت مورد بررسی ژنوتیپ *Ppd-D1a/Ppd-D1a* نسبت به *Ppd-D1b/Ppd-D1b* به طور متوسط ۶ روز و نسبت به ژنوتیپ هتروزیگوت به طور متوسط ۴ روز زودتر وارد فاز زایشی شدند. تغییرات آللی در مکان ژنی *Vrn-1* در جمعیت مورد مطالعه نشان می‌دهد که بین نتاج در این تلاقی تنوع آللی وجود ندارد. زود سنبله‌دهی با عملکرد دانه، وزن ۱۰۰۰ دانه، تعداد سنبله بارور و تعداد دانه در بوته همبستگی منفی و معنی‌داری داشت.

نتیجه‌گیری: این نتایج اهمیت ژن *Ppd-D1a* در زودرسی و بهبود عملکرد و اجزای عملکرد را تأیید می‌کند. گزینش برای زودسنبله‌دهی باعث افزایش عملکرد دانه، وزن ۱۰۰۰ دانه، تعداد سنبله بارور، عملکرد بیولوژیک و وزن خشک سنبله شد. با توجه به تاثیر بزرگ و معنی دار ژن *Ppd-D1a* بر عملکرد و اجزای عملکرد، توصیه می‌گردد در برنامه‌های به‌نژادی گندم، گزینش به کمک نشانگر این ژن مورد توجه قرار گیرد. تا قبل از نسل BC₄F₂ گزینش فنوتیپی انجام شد و تنوع ژن *Vrn* در جمعیت تثبیت شده بود.

کلیدواژه‌ها: تلاقی برگشتی به کمک نشانگر، زود گلدهی، ژن‌های فتوپریود (*Ppd*)، ژن‌های ورنالیزاسیون (*Vrn*)، گندم نان.
نوع مقاله: پژوهشی.

استناد: امینی زاده سمیه، عبدالشاهی روح اله، پورسیدی شهرام، محمدی نژاد قاسم، مهیجی مهدی، فرح بخش حسن (۱۴۰۱) تاثیر ژن‌های *Ppd* و *Vrn* بر صفات زراعی مهم گندم نان (*Triticum aestivum* L.). مجله بیوتکنولوژی کشاورزی، ۱۱۴(۱)، ۱۱۴-۱۱۷.



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

© the authors

گندم نان یکی از محصولات بنیادی در تامین امنیت غذایی جهانی است که در کمتر از ۱۰۰۰۰ سال، از منطقه اولیه تکامل خود (هلال حاصلخیز) در طیف وسیعی از اکولوژی‌های کشاورزی در سراسر جهان گسترش یافته است و به گسترده‌ترین محصول در جهان تبدیل شده است (Salamini et al. 2002). همگام با افزایش جمعیت جهان، رشد سریع اقتصاد و تغییرات چشم‌گیر در عادات غذایی به سمت مصرف بیشتر غلات با افزایش تقاضای جهانی در گندم مواجه هستیم. تنش خشکی یکی از محوری‌ترین محدودیت‌های تولید برای کشاورزی است (Mir et al. 2002). این تنش محیطی بر عملکرد دانه گندم در مناطق متعددی از جهان تأثیر می‌گذارد (Diab et al. 2004). برای سازگاری گندم با شرایط محیطی مختلف، به‌ویژه در شرایط تنش، طیف گسترده‌ای از تغییرات در جایگاه‌های خاصی مورد نیاز است. زمان گلدهی می‌تواند یکی از مولفه‌های تعیین کننده بهبود سازگاری گندم با شرایط تنش غیر زیستی (گرمایی، خشکی و ...) و زیستی (آفت‌ها و بیماری‌ها) و همچنین افزایش عملکرد باشد. زمان گلدهی در غلات توسط عوامل پیچیده ژنتیکی و محیطی تعیین می‌شود که سه مسیر سیگنال‌دهی شامل مسیر بهاره شدن (Vrn^1)، دوره نوری (Ppd^1) و زودرس بودن ذاتی (Eps^1) نقش تعیین‌کننده‌ای دارند (Kamran et al. 2014). بهاره‌شدن، کسب توانایی گیاه برای گلدهی با فرار گرفتن در معرض سرما است (Chouard 1960). در ارقام با تیپ زمستانه این محرک گلدهی در دمای پایین فعال می‌شود و سطح رونوشت آن به تدریج در طول بهاره‌سازی افزایش می‌یابد و سپس در راس ساقه و برگ‌ها حفظ می‌شود و سطح بیان آن تعیین می‌کند که گیاهان بهاری شده با چه سرعتی گل می‌دهند (Trevaskis 2010). در ارقام با تیپ بهاره بیان این ژن به بهاره‌سازی و فرار گرفتن در معرض سرما نیاز ندارد (Mohammadfam et al. 2017). در واقع گندم بهاره ممکن است غیر حساس یا فقط تا حدی به Vrn حساس باشد. پاسخ به بهاره‌سازی توسط سه مکان ژنی $Vrn-A1$ ، $Vrn-B1$ و $Vrn-D1$ کنترل می‌شود که بر روی کروموزوم‌های همیولوگ شماره ۵ قرار دارند (Zhang et al. 2008). تأثیر مکان ژنی Vrn بر سنبله‌دهی و رسیدگی و پتانسیل عملکرد دانه به صورت زیر رتبه‌بندی می‌شود: $vrnA1 < Vrn-B1 < Vrn-D1$ (Ogbonnaya et al. 2017). در مکزیک، $Vrn-D1$ در ۶۶ درصد از ارقام گندم شناسایی شد، در حالی که $Vrn-B1$ و $Vrn-A1$ به ترتیب در ۴۱ و ۳۹ درصد از ارقام به صورت منفرد یا ترکیبی وجود داشتند. ژنوتیپ‌ها با تیپ رشد بهاره این آلل‌ها را به صورت غالب و گندم‌های تیپ زمستانه این آلل‌ها را به صورت مغلوب دارند (Chen & Dubcovsky 2012). حساسیت به دوره نوری عمدتاً توسط سه ژن همولوگ $Ppd-1$ به نام‌های $Ppd-A1$ ، $Ppd-B1$ و $Ppd-D1$ کنترل می‌شود (Beales et al. 2007) که بر روی کروموزوم‌های همیولوگ شماره ۲ قرار دارند. بر اساس توزیع آلل‌های این ژن‌ها، غلات منطقه معتدل را می‌توان به دو گروه حساس به دوره نوری و غیر حساس تقسیم کرد (kiss et al. 2014). به طور کلی پذیرفته شده است که شدیدترین اثر ژنتیکی توسط آلل غالب $Ppd-D1a$

¹ Vernalization

² Photoperiod

³ Earliness per se

اعمال می‌شود و کمترین اطلاعات برای ژن *Ppd-A1* در دسترس است (Beales et al. 2007; Díaz et al. 2012) و اما در ارتباط با *Eps* ها ژنتیک آن‌ها هنوز به خوبی درک نشده است. گندم یک محصول حساس به دوره نوری است و بنابراین تنها پس از رسیدن به طول روز بحرانی گل می‌دهد (Langer et al. 2014). با این حال، عدم حساسیت دوره نوری توسط به‌نژادگران گیاه برای چندین دهه برای افزایش عملکرد در شرایط آب و هوایی خاص انتخاب شده است. در پژوهش انجام شده توسط (Royo et al. 2018) سی و چهار ژنوتیپ گندم دوروم بهاره به مدت دو سال در سه عرض جغرافیایی مختلف بررسی شدند و نشان داده شد که در همه‌ی آن‌ها تاخیر در تاریخ گلدهی به دلیل وجود آلل‌های حساس به دوره نوری *Ppd-A1b* و *Ppd-B1b* منجر به عملکرد کمتر شد. در مطالعه‌ی (Chen et al. 2018)، *Ppd-D1* به طور قابل توجهی سایز دانه و وزن هزار دانه را افزایش داد و اثرات مثبتی بر عملکرد و شاخص برداشت داشت. در به‌نژادی گیاهی، تنوع ژنتیکی پایه و اساس بهبود و توسعه ارقام جدید است. تنوع ژنتیکی به طور مکرر در تلاقی‌ها و انتخاب برای صفات مورد نظر تولید می‌شود (Salgotra & Stewart 2020). به طور سنتی، قبل از کشف DNA و نشانگرهای مولکولی، به‌نژادگران، گیاهان امیدوار کننده را تنها براساس فنوتیپ انتخاب می‌کردند و با ایجاد تلاقی و ارزیابی نسل‌های متوالی در طیف وسیعی از محیط‌ها، افراد برتر را شناسایی می‌کردند (Rahman et al. 2021) و فنوتیپ به عنوان گلوگاه بهبود محصولات در نظر گرفته می‌شد (Araus & Cairns 2014) اما گزینش به کمک نشانگر و تلاقی برگشتی به کمک نشانگر کمک می‌کند که اهداف به‌نژادی سریع‌تر و دقیق‌تر به نتیجه برسند. شناسایی ژن‌ها و نشانگرهای عملکردی که به شدت با تنوع فنوتیپی گیاهی مرتبط هستند همگی استراتژی‌هایی برای اهداف به‌نژادی، مانند صفات زراعی و مقاومت به تنش زیستی و غیر زنده هستند. برنامه‌های به‌نژادی نمی‌توانند از یک استراتژی واحد برای بهبود تحمل به خشکی استفاده کنند. زودسنبله‌دهی یکی از مکانیسم‌های سازگاری گیاه برای جلوگیری و به حداقل رساندن تنش خشکی است (Ishimaru et al. 2010; Rahman et al. 2021). به‌نژادی در جهت دستیابی به ارقام زودرس و غیر حساس به فتوپریود یک استراتژی مهم برای بهبود سازگاری و عملکرد دانه گندم در شرایط تنش خشکی است. ژنوتیپ‌های گندم زودرس، پرمحصول و مقاوم به خشکی و گرما با سازگاری عالی با محیط‌های مختلف که دارای ژن‌های بهاره، دوره نوری و کوتولگی هستند، توسط CIMMYT و سایر برنامه‌های به‌نژادی در سطح جهانی توسعه یافته‌اند (Chen et al. 2016; Mondal et al. 2016; Royo et al. 2018). هدف از این تحقیق ۱- بررسی تنوع ژنتیکی ژن‌های *Vrn* و *Ppd* در نسل BC₄F₂ حاصل از بک کراس روشن با والد بخشنده اکسکلیبر و ۲- بررسی تاثیر این ژن‌ها بر زودسنبله‌دهی، عملکرد و صفات ثانویه موثر بر عملکرد بود.

مواد و روش‌ها

بخش مزرعه: با هدف انتقال صفت زود گلدهی از گندم رقم اکسکلیبر به رقم روشن این دو والد در پاییز ۱۳۹۰ در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه شهید باهنر کرمان واقع در جنوب شرقی ایران (۲۹/۴۸ درجه شمالی، ۵۹/۶۴ درجه شرقی) کشت شدند. رقم

روشن رقم غالب منطقه‌ی کرمان، متحمل و نسبتاً دیررس است (Abdolshahi et al. 2015). رقم اکسکلیبر رقم استرالیایی متحمل و زودرس است (Izanloo et al. 2008). جهت افزایش تحمل به خشکی در رقم روشن، طی یک برنامه به‌نژادی دقیق که به طور خلاصه در شکل ۱ آورده شده است نسل BC₄F₂ روشن حاصل شد. تعداد ۱۷۵ بذر حاصل از BC₄F₂ روشن کشت شدند. فاصله‌ی بین ردیف‌ها ۳۵ سانتی‌متر، روی ردیف‌ها ۲۰ سانتی‌متر و عمق کاشت ۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در طول فصل داشت مبارزه با علف‌های هرز به صورت دستی انجام پذیرفت. آبیاری از زمان کاشت تا زمان برداشت به صورت دوازده روز یک بار بود. در اواخر فروردین ماه تا اواخر اردیبهشت ماه هر یک روز در میان تاریخ گل‌دهی نتایج ثبت گردید. روز تا گل‌دهی براساس تعداد روز از تاریخ کاشت تا روزی که ۵۰ درصد سنبله‌ها در هر کرت ظاهر شدند ثبت شد. در این پژوهش صفات ارتفاع (سانتی‌متر)، طول میان‌گره (سانتی‌متر)، طول سنبله (سانتی‌متر)، وزن خشک سنبله‌ها (گرم)، عملکرد بیولوژیک (گرم)، عملکرد دانه در بوته (گرم)، وزن هزار دانه (گرم)، شاخص برداشت و ذخیره زیست توده در زمان برداشت (گرم) برآورد گردید. ذخیره زیست توده در زمان برداشت از تفاضل عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه محاسبه شد. شاخص برداشت نیز از نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد بیولوژیک محاسبه شد. تمامی صفات ذکر شده در بالا برای تک تک نتایج اندازه‌گیری شد. با توجه به نتایج بررسی ژنتیکی نتایج به سه گروه ژنوتیپی تقسیم شدند و آنالیز تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن انجام شد.



شکل ۱. روند انتقال زودرسی از والد بخشنده اکسکلیبر به والد تکراری روشن و تولید نسل BC₄F₂

Figure 1. Transferring early maturity from Excalibur (donor parent) to the recurrent parent, Roshan, to generate BC₄F₂ generation

بخش ملکولی: جهت استخراج DNA، در فروردین ماه از نتایج نمونه برگ تهیه و در فریژر -۲۰- نگهداری گردید تا در زمان لازم استخراج انجام شود. استخراج DNA به روش CTAB با اندکی تغییرات انجام پذیرفت (Saghai-Marouf et al. 1984).

کمیت DNA با دستگاه اسپکتوفتومتری (Nanodrop OneC, ThermoScientific (USA)) و کیفیت DNA با استفاده از ژل آگارز یک درصد سنجش شد. پس از استخراج DNA ژنومی، واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) برای دو پرایمر *Ppd* و چهار پرایمر *Vrn* انجام شد (جدول ۱).

جدول ۱. توالی آغازگرهای اختصاصی ژن‌های فتوپریود و ورنالیزاسیون

Table 1. Sequence of specific primers of photoperiod and vernalization genes

منبع Reference	اندازه باند Band size (bp)	آل‌های هدف Target alleles	توالی آغازگر(۳'–۵') Sequence of primer	نام نشانگر Primer name	نام ژن Gene name
	-	-	ACGCCTCCCACTACTG	<i>Ppd-D1_F</i>	
Beales et al. (2007)	414	<i>Ppd-D1b</i>	GTTGGTTCAAACAGAGAGC	<i>Ppd-D1_R1</i>	<i>Ppd-D1</i>
	288	<i>Ppd-D1a</i>	CACTGGTGGTAGCTGAGATT	<i>Ppd-D1_R2</i>	
Fu et al. (2005)	997	<i>Vrn-D1</i>	GTTGTCTGCCTCATCAAATCC AAATGAAAAGGAACGGAGCG	<i>Intr1/D/F</i> <i>Intr1/D/R4</i>	<i>Vrn-D1</i>
	1671	<i>Vrn-D1a</i>	GTTGTCTGCCTCATCAAATCC GGTCACTGGTGGTCTGTGC	<i>Intr1/D/F</i> <i>Intr1/D/R3</i>	
			CAAGTGGAAACGGTTAGGACA CAAATGAAAAGGAATGAGAGCA	<i>Intr1/B/F</i> <i>Intr1/B/R4</i>	
Shcherban et al. 2015	1149	<i>Vrn-B1</i>	ATCATCTTCTCCACCAAGGG	<i>Intr1</i>	<i>Vrn-B1</i>
	1124	<i>Vrn-B1a</i>	CTCATGCCAAAATTGAAGATGA	<i>Intr1/B/R3</i>	

برنامه بهینه واکنش زنجیره‌ای پلیمرز برای این تحقیق مطابق جدول ۲ بود. پس از تکثیر، محصولات PCR بر روی ژل آگارز ۱ درصد بارگذاری شده و در دستگاه الکتروفورز قرار داده شدند. پس از زمان معین عکس ژل توسط دستگاه Gel document (Quantom4) گرفته شد. نتایج با توجه به وجود و عدم وجود باندها برای ژن‌های فتوپریود در سه گروه قرار گرفتند. ۱- نتایج *Ppd-D1b/Ppd-D1a* ۲- نتایج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* ۳- نتایج *Ppd-D1a/Ppd-D1b*. تجزیه واریانس در قالب طرح کاملاً تصادفی نامتعادل، مقایسات میانگین به روش دانکن و همبستگی ساده صفات با نرم افزار SAS انجام پذیرفت. از آزمون کای دو برای آزمون برابری نسبت‌های مشاهده شده با نسبت‌های مندرلی استفاده شد.

نتایج و بحث

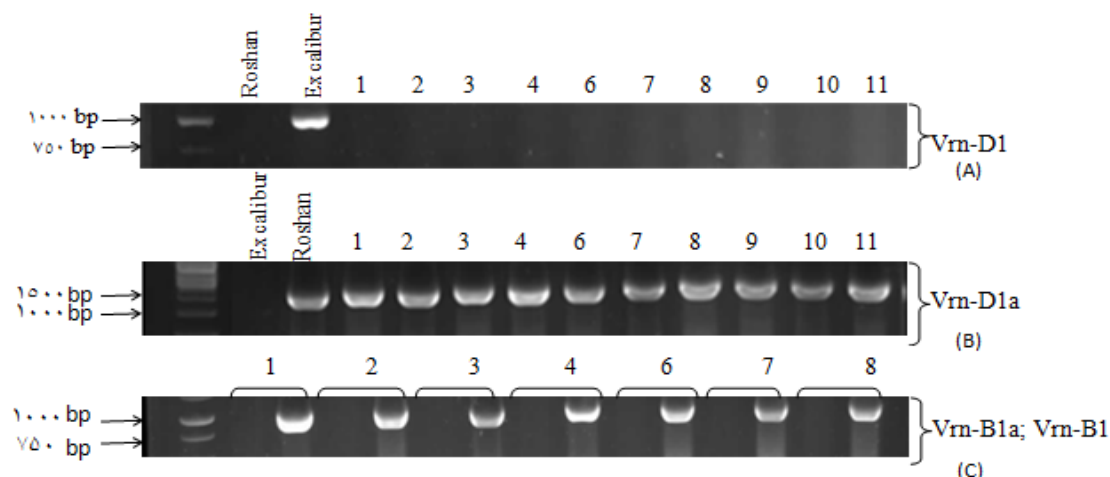
در این پژوهش برای بررسی تنوع آلی ژن‌های فتوپریود از جفت پرایمر *Ppd-D1a* و *Ppd-D1b* استفاده شد. طبق پژوهش‌های پیشین برای ارقام روشن و اکسکلیبر در ارتباط با این مکان ژنی بر روی ژنوم‌های A و B تنوع ژنتیکی وجود نداشت (Froudisefat et al. 2020).

جدول ۲. شرایط بهینه‌ی PCR برای پرایمرهای اختصاصی ژن‌های *Vrn-1* و *Ppd-1*

Table 2. Optimal PCR conditions for specific primers of *Vrn-1* and *Ppd-1* genes

تعداد سیکل Number of cycles	توسعه‌ی نهایی زنجیره‌ی پلیمراز، (دقیقه) Final elongation	شرایط PCR PCR conditions				واسرشته سازی اولیه،(دقیقه) Initial denaturation	واسرشته سازی، (ثانیه) denaturation	مرحله‌ی اتصال، (ثانیه) Annealing	توسعه‌ی زنجیره‌ی پلیمراز، (ثانیه) Elongation	توسعه‌ی نهایی	آل‌های مورد مطالعه Alleles tested
		توسعه‌ی نهایی	توسعه‌ی زنجیره‌ی پلیمراز، (ثانیه) Elongation	مرحله‌ی اتصال، (ثانیه) Annealing	واسرشته سازی، (ثانیه) denaturation						
36	72 (5)	72 (45)	57(30)	94 (30)	94 (2)	<i>Ppd-D1b</i>					
36	72 (5)	72 (45)	60(30)	94 (30)	94 (2)	<i>Ppd-D1a</i>					
35	72 (10)	72 (60)	60(60)	94 (60)	94 (2)	<i>Vrn-D1a</i>					
36	72 (10)	72 (60)	58(60)	94 (60)	94 (2)	<i>Vrn-D1</i>					
36	72 (10)	72 (60)	58(60)	94 (60)	94 (2)	<i>Vrn-B1a</i>					
36	72 (10)	72 (60)	56(60)	94 (60)	94 (2)	<i>Vrn-B1</i>					

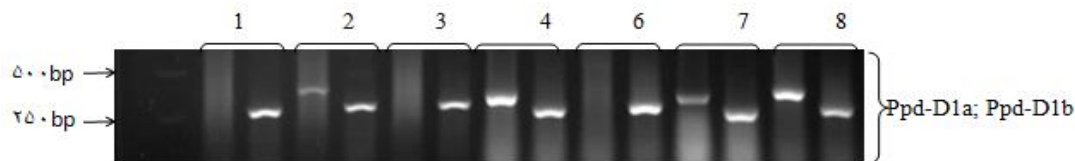
به طور کلی تنوع ژنتیکی در این دو مکان ژنی زیاد نیست. به عنوان مثال در مطالعه‌ی انجام شده توسط Chen et al. (2016) بر روی ۸۲ ژنوتیپ هیچ پلی‌مورفیسمی در جایگاه‌های *Ppd-A1* و *Ppd-B1* وجود نداشت. در ارتباط با ژن‌های ورنالیزاسیون در مکان ژنی *Vrn-D1* از ترکیب پرایمری *Intr1/D/F* و *Intr1/D/R3* با طول باند ۱۶۷۱ bp و همچنین ترکیب پرایمری *Intr1/D/R4* و *Intr1/D/F* با طول باند ۹۹۷ bp در ارتباط با والد و نتاج استفاده شد. در ارتباط با این مکان ژنی والد اکسکلیر طول باند ۹۹۷ را نشان داد که بیانگر این است که این والد دارای آل مغلوب برای این مکان ژنی است (شکل ۲، A). والد روشن با طول باند ۱۶۷۱ دارای آل غالب برای این مکان ژنی بود. همچنین تمامی نتاج طول باند ۱۶۷۱ رو نشان دادند که نشان‌دهنده تیپ رشد بهاره است (شکل ۲، B). در مکان ژنی *vrn-B1* از ترکیب پرایمری *Intr1/B/R4* و *Intr1/B/F* با طول باند ۱۱۴۹ bp و همچنین ترکیب پرایمری *Intr1/B/R3* و *Intr1/B/R3* با طول باند ۱۱۲۴ bp در ارتباط با والد و نتاج استفاده شد. در ارتباط با این مکان ژنی والد روشن طول باند ۱۱۴۹ را نشان داد که بیانگر این است که والد روشن دارای آل مغلوب برای این مکان ژنی است و والد اکسکلیر طول باند ۱۱۲۴ را نشان داد که بیانگر این است که این والد در این مکان ژنی دارای آل غالب است. تمامی نتاج طول باند ۱۱۴۹ رو نشان دادند که نشان‌دهنده تیپ رشد زمستانه است (شکل ۲، C). Zhang et al. (2014) گزارش کردند که ژنوتیپ‌های دارای جایگاه، *Vrn-D1a* و *vrn-B1* منجر به کاهش زمان گرده‌افشانی و بهبود پتانسیل عملکرد دانه و تعداد دانه در محیط‌های تحت تنش آبی می‌شوند. در جایگاه ژنی *Ppd-D1* در رقم روشن قطعه‌ی ۴۱۴ جفت بازی در PCR تکثیر شد و در رقم اکسکلیر قطعه ۲۸۸ جفت بازی تکثیر شد که با نتایج مطالعات Froudisefat et al. (2020) مطابقت دارد اما در مطالعات Nazari et al. (2016) برای هر دو رقم روشن و اکسکلیر باند ۲۸۸ جفت بازی (*Ppd-D1a*) تکثیر شد.



شکل ۱. محصول PCR برای مکان ژنی *Vrn-DI* (A و B به ترتیب نشان دهنده *Vrn-DI* و *Vrn-D1a* هستند) و *Vrn-B1* (C به ترتیب نشان دهنده *Vrn-B1a* و *Vrn-B1* است). پرایمرها برای هر نتاج به طور جفتی لود شدند

Figure 2. PCR product of *Vrn-DI* (A and B represent *Vrn-DI* and *Vrn-D1a*, respectively) and *Vrn-B1* (C represents *Vrn-B1a* and *Vrn-B1*, respectively. Primers were loaded in pairs for each progeny)

در ارتباط با نتاج، تنوع آلی خوبی در این مکان ژنی مشاهده شد (شکل ۳). از ۱۶۸ نتاج مورد آزمایش ۴۶ تا از نتاج طول باند ۲۸۸ (*Ppd-D1a*)، ۴۶ نتاج باند ۴۱۴ جفت بازی (*Ppd-D1b*) و ۷۶ تا از نتاج هر دو باند ۲۸۸ و ۴۱۴ جفت بازی را تکثیر کردند. در واقع ۲۷/۳۳٪ از نتاج با داشتن آلل غالب، غیرحساس به فتوپریود بودند. ۲۷/۳۳٪ درصد هم با داشتن آلل مغلوب حساس به فتوپریود بودند و ۴۵٪ از نتاج هم برای این مکان ژنی هتروزیگوت بودند. مطالعه‌ای توسط Alvaro et al. (2008) روی ۱۲ گونه اسپانیایی و ۱۲ گونه ایتالیایی نشان داد که واریته‌هایی که حامل آلل‌های عدم حساسیت به دوره نوری بودند، به ترتیب هشت و دو روز زودتر از آن‌هایی که حامل آلل حساسیت به دوره نوری بودند، به مرحله گرده افشانی رسیدند. در پژوهش حاضر نیز نتاجی که آلل عدم حساسیت به دوره نوری را داشتند نسبت به نتاجی که آلل حساسیت را داشتند به طور متوسط شش روز زودتر وارد مرحله‌ی گردافشانی شدند. در مطالعات متعددی اهمیت مکان ژنی *Ppd-D1a* در زود سنبله‌دهی و زودرسی گزارش شده است (Mondal et al. 2013; Froudisefat et al. 2020). همچنین از آزمون کای اسکور برای بررسی صحت نتایج به دست آمده با نسبت ۱:۲:۱ مندی در نسل F₂ استفاده شد. چون کای دو محاسبه شده ($\chi^2=1/59$) کمتر از کای دو جدول ($\chi^2(2, 0/05)=5/99$) بود نشان دهنده‌ی این است که نسبت‌های مشاهده شده با نسبت‌های مندی مطابقت دارد.



شکل ۲. محصول PCR برای مکان ژنی حساسیت به فتوپریود. *Ppd-D1a* و *Ppd-D1b* به ترتیب و به صورت جفتی برای هر نتاج لود شدند

Figure3. PCR product for photoperiod sensitivity gene locus. *Ppd-D1a* and *Ppd-D1b* were loaded in pairs for each genotype, respectively

در ارتباط با ژن فتوپریود نتاج در سه گروه گروه‌بندی شدند. ۱- نتاج هتروزیگوت (*pd-D1a/Ppd-D1b*) ۲- نتاج با طول باند ۲۸۸ bp (*Ppd-D1a/Ppd-D1a*) ۳- نتاج با طول باند ۴۱۴ bp (*Ppd-D1b/Ppd-D1b*). در تجزیه واریانس تفاوت معنی‌داری برای صفات عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه، وزن ۱۰۰۰ دانه، تعداد روز تا گل‌دهی و ذخیره زیست توده در زمان برداشت بین سه گروه از نتاج مشاهده شد (جدول ۲). این معنی‌داری نشان دهنده تنوع ژنتیکی بین سه گروه برای صفات مورد نظر بود. برای صفات ارتفاع، طول سنبله، طول میان‌گره، پنجه بارور، تعداد کل دانه در بوته و شاخص برداشت بین گروه‌ها تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲). مقایسات میانگین صفات مورد مطالعه برای نتاج سه گروه نشان داد که نتاج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* از نظر صفات شاخص برداشت، تعداد دانه در بوته، طول سنبله، طول میان‌گره و تعداد پنجه بارور نسبت به دو گروه دیگر اختلاف میانگین معنی‌دار نداشت (جدول ۳). بیش‌ترین عملکرد دانه مربوط به نتاج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* (۲۳/۹ گرم) و کم‌ترین میزان مربوط به نتاج *Ppd-D1b/Ppd-D1b* (۱۶/۳ گرم) بود (شکل ۴، قسمت A). بیش‌ترین میزان عملکرد بیولوژیک مربوط به نتاج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* (۷۴/۳ گرم) و کم‌ترین میزان آن مربوط به نتاج *Ppd-D1b/Ppd-D1b* (۴۸/۲ گرم) بود (شکل ۴، قسمت B). بیش‌ترین میانگین وزن خشک سنبله مربوط به *Ppd-D1a/Ppd-D1a* (۳۱/۹ گرم) و کمترین میزان آن مربوط به نتاج *Ppd-D1b/Ppd-D1b* (۲۴/۵ گرم) بود (شکل ۴، قسمت F). صفت میانگین تعداد روز از کاشت تا سنبله‌دهی برای سه گروه اختلاف معنی‌داری داشت که کم‌ترین میانگین این صفت مربوط به نتاج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* (۱۴۳/۶ روز) و بیش‌ترین میزان این صفت مربوط به نتاج *Ppd-D1b/Ppd-D1b* (۱۴۹/۲ روز) بود (شکل ۴، قسمت D). یافته‌ها حاکی از آن است که نتاج *Ppd-D1a/Ppd-D1a* به طور معنی‌داری زودتر از دو گروه دیگر وارد فاز زایشی شده و وزن خشک سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک و در نتیجه عملکرد بالاتری در مقایسه با دو گروه ذکر شده دارند. در واقع *Ppd-D1a* بر وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد. می‌توان گفت این ژنوتیپ‌ها با زودرسی از خشکی آخر فصل فرار کرده و عملکرد خود را بهبود بخشیده‌اند. ژنوتیپ‌های زودگل‌ده گندم با عدم حساسیت به دوره نوری، زیست توده و عملکرد دانه بالایی تولید می‌کنند، در حالی که آل‌های حساس به دوره نوری *Ppd-A1b* و *Ppd-B1b* با پاسخ دیر گل‌دهی باعث عملکرد کمتری شدند (Royo et al. 2018).

جدول ۲. تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه در نسل BC₄F₂ روشن

Table 2. Analysis of variance of studied traits in Roshan BC₄F₂ generation

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی DF	پنجه‌ی بارور Fertile tillers	ارتفاع Plant height	طول میان‌گره Peduncle length	طول سنبله Spike length	وزن خشک سنبله Dry weight of spikes	روز تا گلدهی Day to flowering
ژنوتیپ Genotype	2	33.2 ^{ns}	6.73 ^{ns}	56.62 ^{ns}	0.27 ^{ns}	627.45*	372**
خطا Error	165	34.79	101.35	35.93	13881	144.57	13.08
ضریب تغییرات Coefficient of variation	-	36.80	8.98	13.71	11.59	42.28	2.46
منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی DF	عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد دانه Grain yield	وزن هزار دانه 1000 kernels weight	تعداد دانه Grains number	شاخص برداشت Harvest index	ذخیره زیست توده در زمان برداشت Stover biomass at harvest
ژنوتیپ Genotype	2	7598/14**	644/55**	63/61**	63900/64 ^{ns}	0/001 ^{ns}	3443/15**
خطا Error	165	565/85	75/23	0/29	26810/54	0/01	293/69
ضریب تغییرات Coefficient of variation	-	38.51	43.51	10.14	42.74	26.62	40.48

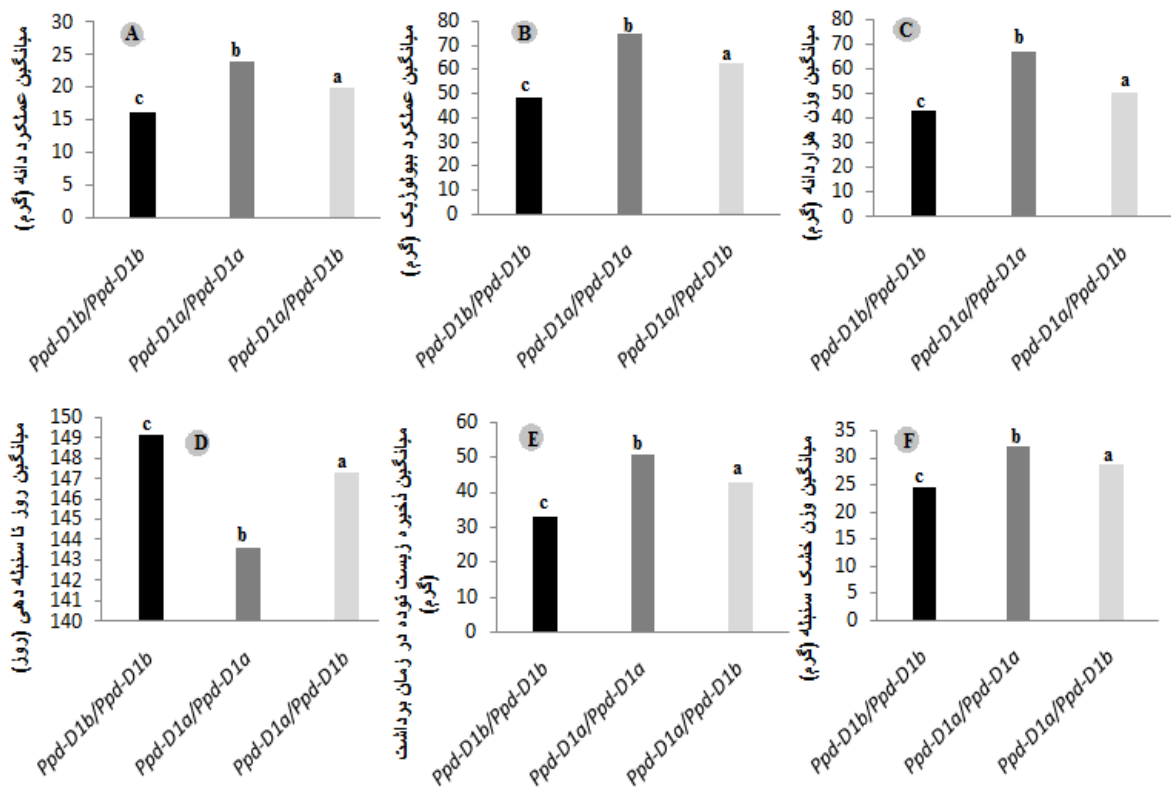
*, **, و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح ۱ درصد، ۵ درصد و غیر معنی‌دار

*, **, and ns: significant at 0.05, 0.01 probability levels and no significant, respectively

جدول ۳. مقایسات میانگین صفات مورد مطالعه در نتاج BC₄F₂ روشن

Table 3. Mean Comparisons of the studied traits in the Roshan BC₄F₂ progeny

ژنوتیپ Genotype	ارتفاع Plant height	پنجه بارور Fertile tillers	طول میان‌گره Peduncle length	طول سنبله Spike length	تعداد دانه Grains number	شاخص برداشت Harvest index
<i>Ppd-D1b/Ppd-D1b</i>	112.4 ^a	15.1 ^a	42.5 ^a	10.1 ^a	347.3 ^a	33.1 ^a
<i>Ppd-D1a/Ppd-D1a</i>	112.2 ^a	16 ^a	44.6 ^a	10.1 ^a	424.2 ^a	50.8 ^a
<i>Ppd-D1a/Ppd-D1b</i>	111.8 ^a	16.6 ^a	43.9 ^a	10.2 ^a	381 ^a	42.9 ^a



شکل ۴. مقایسات میانگین صفات مورد مطالعه در نسل BC₄F₂ روشن. A عملکرد دانه، B عملکرد بیولوژیک، C وزن هزار دانه، D روز تا سنبله دهی، E ذخیره زیست توده در زمان برداشت، F وزن خشک سنبله
Figure 4. Mean comparisons of studied traits in Roshan BC₄F₂ generation. A grain yield, B biological yield, C 1000- grain weight, D day to flowering, E stover biomass at harvest, F spike dry weight

ضرایب همبستگی دو طرفه برای صفات مورد آزمایش در جدول ۴ آورده شده است. عملکرد دانه با صفات ارتفاع بوته، طول میان‌گره، تعداد سنبله بارور، وزن خشک سنبله، عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت، ذخیره زیست توده در زمان برداشت و تعداد روز تا گلدهی همبستگی قوی و معنی‌داری داشت به طوری که بیشترین میزان همبستگی برای صفات تعداد دانه در بوته ($r=0.96^{**}$) بود. بین عملکرد و اجزای عملکرد یعنی تعداد پنجه بارور، تعداد دانه در بوته و وزن هزار دانه همبستگی قوی وجود داشت. چندین مطالعه نشان داده‌اند که افزایش عملکرد دانه عمدتاً ناشی از افزایش زیست توده در ارقام جدید گندم است (Lopes et al. 2012; Aisawi et al. 2015). تعداد روز تا گل‌دهی همبستگی منفی و معنی‌داری را با عملکرد دانه ($r=-0.28^{**}$)، تعداد سنبله ($r=-0.20^*$)، عملکرد بیولوژیک ($r=-0.35^{**}$)، وزن هزار دانه ($r=-0.40^{**}$)، طول سنبله ($r=-0.20^*$)، وزن خشک سنبله‌ها ($r=-0.26^{**}$) و تعداد دانه ($r=-0.22^*$) نشان داد. که در واقع بیان کننده این است که با کاهش روز تا گل‌دهی مواجه‌ی مراحل پر شدن دانه با خشکی آخر فصل کاهش یافته و در نتیجه عملکرد دانه، تعداد سنبله و عملکرد بیولوژیک افزایش می‌یابد. ارتباط منفی بین روز تا

گلدهی و وزن هزار دانه (Dorrani-Nejad et al. 2020)، عملکرد بیولوژیک (Abdolshahi et al. 2015) و تعداد دانه و وزن خشک سنبله (Kilic & Yagbasanlar 2010; Abdolshahi et al. 2015) گزارش شده است.

جدول ۴. ضرایب همبستگی بین صفات مورد مطالعه در جمعیت BC₄F₂ روشن

Table 4. The correlation coefficients between the studied traits in the Roshan BC₄F₂ population

	عملکرد	تعداد	ارتفاع	طول	طول	وزن	عملکرد	وزن هزار	تعداد دانه	روز تا	ذخیره
	دانه	سنبله	Plant height (3)	میان‌گره	سنبله	خشک	بیولوژیک	دانه	Grains number (9)	گلدهی	زیست‌توده
	Grain yield	Fertile spike (2)	height (3)	Peduncle length (4)	Spike length (5)	سنبله	Biological yield (7)	1000 grain weight (8)	(9)	Day to flowering (10)	در برداشت
						Dry weight of spikes(6)					Stover biomass at harvest (11)
(2)	0.71**										
(3)	0.30**	0.34**									
(4)	0.24**	0.18**	0.41**								
(5)	0.24**	0.30**	0.10 ^{ns}	0.14 ^{ns}							
(6)	0.89**	0.80**	0.37**	0.27**	0.33**						
(7)	0.87**	0.82**	0.36**	0.27**	0.33**	0.90**					
(8)	0.25**	0.15 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.19*	0.26**				
(9)	0.96**	0.76**	0.31**	0.25**	0.26**	0.88**	0.85**	0.06 ^{ns}			
(10)	-0.28**	-0.20*	-0.03 ^{ns}	-0.03 ^{ns}	-0.20*	-0.26**	-0.35**	-0.40**	-0.22*		
(11)	0.72**	0.80**	0.34**	0.25**	0.37**	0.83**	0.98**	0.24**	0.71**	-0.34**	
(12)	0.35**	0.0 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.01 ^{ns}	-0.17*	0.10 ^{ns}	-0.11 ^{ns}	0.0 ^{ns}	0.30**	0.03 ^{ns}	-0.33**

*, **, and ns: significant at 0.05, 0.01 probability levels and no significant, respectively

همبستگی منفی و معنی‌دار بین تعداد روز تا گلدهی و پتانسیل عملکرد دانه نشان می‌دهد که اصلاح ژنوتیپ‌های گندم با عملکرد بالا و زودرس می‌تواند با دستکاری فنولوژی گندم به دست آید (Mondal et al. 2016). با این حال، چنین ژنوتیپ‌هایی باید سرعت رشد سریع‌تری داشته باشند و تولید زیست توده کافی را در زمان‌های کوتاه‌تری انباشته کنند تا پتانسیل عملکرد دانه را افزایش دهند (Tshikunde et al. 2019). سایر محققان نیز صفت زود سنبله‌هی را به عنوان معیار مهمی در افزایش بهبود عملکرد دانه در غلات گزارش نمودند (Abdolshahi et al. 2013; Abdolshahi et al. 2015; Tshikunde et al. 2019; Dorrani-Nejad et al. 2020). گزینش برای زود سنبله‌دهی تاثیر معنی‌داری بر ارتفاع گیاه ($r = -0.3/0^{ns}$) و طول میان‌گره ($r = 0.3/0^{ns}$) نداشت. چنین به نظر می‌رسد که این پاسخ همبسته برای زود سنبله‌دهی هم مناسب به‌نژادی برای شرایط دیم و هم مناسب به‌نژادی برای شرایط نرمال رطوبتی هست. براساس نتایج بدست آمده برای به‌نژادی عملکرد دانه گندم در شرایط استان کرمان لازم هست روی اصلاح لاین‌های زودرس و پر بازده برای غلبه بر تحمل به خشکی تاکید شود.

نتیجه گیری: نتایج به دست آمده از این بررسی نشان داد صفت زودرسی به طور موفقیت آمیزی از اسکلیپر به رقم روشن منتقل شده است. رقم اسکلیپر ژن *Ppd-D1a* و رقم روشن ژن *Ppd-D1b* را دارا بودند که به ترتیب عدم حساسیت و حساسیت به فتوپریود را کنترل می کنند. ۳۳/۲۷ درصد از نتاج حاوی ژن *Ppd-D1a* بودند که به طور متوسط شش روز نسبت به نتاج حاوی ژن *Ppd-D1b* زودتر سنبله دادند. در تحقیقی (Chen et al. (2018) از ژن های *Vrn-B1* و *Ppd-D1* برای جبران تاخیر در گلدهی ژن *Rht5* در یک برنامه تلاقی استفاده کردند و به این نتیجه رسیدند که ژن *Vrn-B1* نتوانست اثر منفی *Rht5* را بر زمان گل دهی جبران کند اما ژن *Ppd-D1* باعث زودرسی شده و تا حدودی اثر تاخیر در گلدهی توسط ژن *Rht5* را جبران کرده است. در ارتباط با مکان ژنی *VrnB* و *VrnD* تمامی نتاج طول باند شبه به والد روشن رو نشان دادند که می تواند نشانگر این باشد که حساسیت به بهاره سازی طی گزینش فنوتیپی برای زودرسی و زودسنبله دهی در این جمعیت حذف شده است. این صفت همبستگی منفی و معنی داری با عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد سنبله بارور و تعداد دانه در بوته داشت. این نتایج تایید کننده اهمیت ژن *Ppd-D1a* در زودرسی و به دنبال آن، تاثیر آن در بهبود عملکرد و اجزای عملکرد است. در واقع در مناطق مثل کرمان با آب و هوایی مدیترانه ای که با خشکی آخر فصل مواجه هستیم این ژنوتیپ ها با زودرسی چرخه ی زایشی خود را سریع تر تکمیل کرده و با تنش خشکی مواجه نمی شوند.

سپاسگزاری: از پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی دانشگاه شهید باهنر کرمان جهت تامین مالی این طرح تحقیقاتی و از سرکار خانم ثریا پور تبریزی برای ارائه نظرات ارزشمند و راهنمایی های ایشان سپاسگزاری می شود.

منابع

- درانی نژاد مریم، عبدالشاهی روح اله، کاظمی پور علی، مقصودی مود علی اکبر (۱۳۹۸) تاثیر زودسنبله دهی بر عملکرد و اجزای عملکرد در سه زمینه زنتیکی متفاوت گندم نان ایرانی. نشریه زراعت دیم ایران ۸، ۱۵۲-۱۴۱.
- فرودی صفات شهرزاد، عبدالشاهی روح اله، مهیجی مهدی (۱۳۹۹) تاثیر گزینش ژن *Ppd-D1a* و زودسنبله دهی بر صفات مهم زراعی گندم نان (*Triticum aestivum* L.). مجله بیوتکنولوژی کشاورزی ۱۲، ۴۴-۲۵.
- محمدفام مهناز، گلکاری صابر، صادق زاده بهزاد (۱۳۹۵) شناسایی ملکولی تنوع آلی در مکان های زنی *VRN-1* و *VRN-B3*، کنترل کننده نیاز بهاره سازی در ژنوتیپ های گندم بر مبنای چند شکلی موجود در پروموتور و نواحی اینترون. نشریه زراعت دیم ایران ۵، ۲۴۵-۱۸۵.
- نظری محسن، ایزانلو علی، قادری محمد قادر، علیزاده زهره (۱۳۹۵) بررسی تنوع آلی ژن های *VRN1* و *Ppd1* در ارقام مختلف گندم نان. مجله بیوتکنولوژی کشاورزی ۸، ۱۲۴-۱۱۱.

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 Sc* 59, 685-704.
- Aisawi KAB, Reynolds MP, Singh RP, Foulkes MJ (2015) The physiological basis of the genetic progress in yield potential of CIMMYT spring wheat cultivars from 1966 to 2009. *Crop Sci* 55, 1749-1764.
- Álvarez F, Isidro J, Villegas D et al. (2008) Breeding effects on grain filling, biomass partitioning, and remobilization in Mediterranean durum wheat. *Agron J* 100, 361-370.
- Araus JL, Cairns JE (2014) Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier. *Trends Plant Sci* 19, 52-61
- 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.
- Chen A, Dubcovsky J (2012) Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene VRN1 down-regulates the flowering repressor VRN2 in leaves but is not essential for flowering. *PLoS Genet* 12, e1003134.
- Chen H, Moakhar NP, Iqbal M et al. (2016) Genetic variation for flowering time and height reducing genes and important traits in western Canadian spring wheat. *Euphytica* 208, 377-390.
- Chen L, Yang Y, Cui C et al. (2018) Effects of Vrn-B1 and Ppd-D1 on developmental and agronomic traits in Rht5 dwarf plants of bread wheat. *Field Crops Res* 219, 24-32.
- Chouard P (1960) Vernalization and its relations to dormancy. *Annu Rev Plant Physiol* 11, 191-238.
- Diab AA, Teulat-Merah B, This D et al. (2004) Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theor Appl Genet* 109, 1417-1425.
- Díaz A, Zikhali M, Turner AS et al. (2012) Copy number variation affecting the Photoperiod-B1 and Vernalization-A1 genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PloS One* 7(3), e33234.

- Dorrani-Nejad M, Abdoshahi R, Kazemi Pour A, Maghsoudi Moud AK (2020) Effect of early heading on yield and yield components of three Iranian wheat genetic backgrounds. *Iranian J. Dryland Agric* 8, 141-152 (In Persian).
- Foroodi safat Sh, Abdolshahi R, Mohayeji M Maghsodi-mod A (2020) Effect of selection for Ppd-D1a gene and early heading on important agronomic trait of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agric Biotechnol J* 12, 25-44 (In Persian).
- Fu D, Szűcs P, Yan L et al. (2005) Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol Genet Genomics* 273, 54-65.
- Ishimaru T, Hirabayashi H, Ida M et al. (2010) A genetic resource for early-morning flowering trait of wild rice *Oryza officinalis* to mitigate high temperature-induced spikelet sterility at anthesis. *Ann Bot* 106, 515-520
- Izanloo A, Condon AG, Langridge P et al. (2008) Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. *J Exp Bot* 59(12), 3327-3346
- Kamran A, Iqbal M, Spaner D (2014) Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica* 197, 1-26.
- Kilic H and Yagbasanlar T (2010) The effect of drought stress on grain yield, yield components and some quality traits of durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum) cultivars. *Not Bot Horti Agrobot Cluj Napoca* 38, 164–170.
- Kiss T, Balla K, Veisz O et al. (2014) Allele frequencies in the VRN-A1, VRN-B1 and VRN-D1 vernalization response and PPD-B1 and PPD-D1 photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breed* 34, 297-310.
- Langer SM, Longin CFH, Würschum T (2014) Flowering time control in European winter wheat. *Front Plant Sci* 5, 537.
- Lopes MS, Reynolds MP, Manes Y et al. (2012) Genetic yield gains and changes in associated traits of CIMMYT spring bread wheat in a “historic” set representing 30 years of breeding. *Crop Sci* 52, 1123-1131
- Mir RR, Zaman-Allah M, Sreenivasulu N et al. (2012) Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. *Theor Appl Genet* 125, 625-645.
- Mohammadfam M, Golkari S, Sadegzadeh B (2017) Molecular characterization of allelic variation at the VRN-1 and VRN-B3 loci controlling vernalization requirement in wheat genotypes based on polymorphism in the promoter and intron regions. *Rainfed Agric Iran* 5, 185-245 (In Persian).

- Mondal S, Singh RP, Mason ER et al. (2016) Grain yield, adaptation and progress in breeding for early-maturing and heat-tolerant wheat lines in South Asia. *Field Crops Res* 192, 78-85.
- 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, Izanlou A, Qaderi MQ, Alizadeh Z (2016) Evaluation of allelic diversity of VRN1 and Ppd1 genes in different bread wheat cultivars. *Agric Biotechnol J* 8, 111-124 (In Persian).
- Ogbonnaya FC, Rasheed A, Okechukwu EC (2017) Genome-wide association study for agronomic and physiological traits in spring wheat evaluated in a range of heat prone environments. *Theor Appl Genet* 130, 1819-35.
- Rahman MM, Crain J, Haghigattalab A et al. (2021) Improving wheat yield prediction using secondary traits and high-density phenotyping under heat-stressed environments. *Front Plant Sci*, 1977.
- Royo C, Ammar K, Alfaro C et al. (2018) Effect of Ppd-1 photoperiod sensitivity genes on dry matter production and allocation in durum wheat. *Field Crops Res* 221, 358-367.
- Saghai-Marouf MA, Soliman K, Jorgensen RA, Allard RW (1984) Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81:8014-8018.
- Salamini F, Özkan H, Brandolini A et al. (2002) Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nat Rev Genet* 3, 429-441.
- Salgotra RK, Stewart CN (2020) Functional markers for precision Plant breeding. *Int J Mol Sci* 21, 4792.
- Shcherban AB, Börner A, Salina EA (2015) Effect of VRN-1 and PPD-D1 genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Breed* 134, 49-55.
- Trevaskis B (2010) The central role of the VERNALIZATION1 gene in the vernalization response of cereals. *Funct Plant Biol* 37, 479-487.
- Tshikunde NM, Mashilo J, Shimelis H, Odindo A (2019). Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review. *Front Plant Sci* 10, 1428.
- Zhang XK, Xiao YG, Zhang Y et al. (2008). Allelic variation at the vernalization genes Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1, and Vrn-B3 in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci* 48, 458-70.
- Zhang Z, Wang P, Li Y et al. (2014) Global transcriptome analysis and identification of the flowering regulatory genes expressed in leaves of *Lagerstroemia indica*. *DNA Cell Biol* 33,680-688.