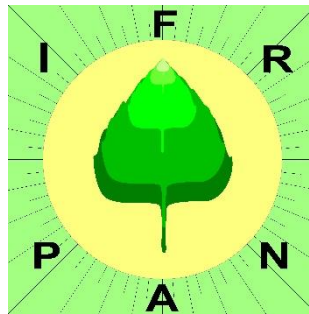


STUDIUM DOKTORANCKIE  
NAUK PRZYRODNICZYCH POLSKIEJ AKADEMII NAUK  
W KRAKOWIE

INSTYTUT FIZJOLOGII ROŚLIN *IM. FRANCISZKA GÓRSKIEGO*  
POLSKIEJ AKADEMII NAUK

Zakład Biotechnologii



**Katarzyna Cyganek**

**Identyfikacja *loci* cech ilościowych (QTL) warunkujących wysokość plonu  
i zawartość cukrów pszenicy w warunkach suszy glebowej**

**Rozprawa doktorska**

Promotor  
**Dr hab. inż. Ilona Czyczyło-Mysza**

Promotor pomocniczy  
**Dr Michał Dziurka**

Kraków, 2018

Dziękuję Pani dr hab. inż. Ilonie Czyczyło-Myszy,  
która wprowadziła mnie w świat QTL  
i wspierała na każdym etapie doktoratu

Podziękowania składam na ręce Pana dr. Michała Dziurki  
za nieocenione wsparcie w analizach biochemicznych i krytyczne spojrzenie

Dziękuję członkom zespołu Zakładu Biotechnologii  
za pomoc i wsparcie w kluczowych momentach

Dziękuję Pani prof. dr hab. Jolancie Biesadze-Kościelniak  
za ofiarowany mi czas i cenne rady

Dziękuję Dyrekcji Instytutu Fizjologii Roślin  
za umożliwienie mi realizacji badań w tak szerokim zakresie

Dziękuję moim Mamom, które nieustrudzenie mi pomagały  
w pogodzeniu obowiązków rodzinnych z zainteresowaniami naukowymi

Pracę dedykuję mojemu Mężowi,  
który zawsze we mnie wierzył i nieustannie mnie wspierał

Praca została zrealizowana w ramach projektu  
„Doctus – Małopolski Fundusz Stypendialny dla Doktorantów”  
współfinansowanego ze środków Unii Europejskiej  
w ramach Europejskiego Funduszu Społecznego



**KAPITAŁ LUDZKI**  
NARODOWA STRATEGIA SPÓJNOŚĆ



**Małopolska**

**UNIA EUROPEJSKA**  
EUROPEJSKI  
FUNDUSZ SPOŁECZNY



Badania częściowo wykonane w ramach projektu  
COST FA0604 (479/N-COST/2009/0)



## **Spis treści**

1. WPROWADZENIE .....	9
1.1. Pszenica – wczoraj, dziś i jutro? .....	10
1.2. Stres suszy u pszenicy .....	12
1.3. Rola cukrów rozpuszczalnych w plonowaniu roślin oraz adaptacji do stresu suszy .....	15
1.4. Identyfikacja QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych .....	20
2. CELE BADAŃ .....	25
3. MATERIAŁ BADAŃ I METODY .....	26
3.1. Materiał roślinny .....	26
3.2. Mapa genetyczna .....	26
3.3. Przebieg doświadczenia i warunki wzrostu roślin .....	26
3.4. Pomiar biochemiczne .....	29
3.4.1. Przygotowanie materiału .....	29
3.4.2. Badanie całkowitej zawartości cukrów rozpuszczalnych .....	29
3.4.3. Badanie składu puli cukrów .....	29
3.5. Pomiar elementów składowych plonu (2011-2013 r.) .....	30
3.6. Opracowanie wyników i analizy statystyczne .....	30
3.6.1. Opracowanie wyników, podstawowe statystyki, normalność rozkładów oraz testowanie istotności różnic .....	30
3.6.2. Identyfikacja QTL .....	30
4. WYNIKI .....	32
4.1. Warunki pogodowe .....	32
4.2. Badanie zmienności elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie .....	33
4.2.1. Analiza zmienności elementów składowych plonu .....	33
4.2.2. Analiza zmienności zawartości cukrów w liściu flagowym .....	35
4.2.3. Analiza zmienności zawartości cukrów w dokłosiu .....	36
4.2.4. Analiza zmienności zawartości cukrów w kłosie .....	38
4.3. Analiza związków pomiędzy badanymi cechami .....	39
4.3.1. Zależności pomiędzy elementami składowymi plonu .....	40
4.3.2. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w liściu flagowym .....	41
4.3.3. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w dokłosiu .....	41
4.3.4. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w kłosie .....	41
4.3.5. Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym .....	42

4.3.6.	Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w dokłosiu .....	42
4.3.7.	Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w kłosie.....	42
4.3.8.	Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w liściu i dokłosiu.....	43
4.3.9.	Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w liściu i kłosie .....	43
4.3.10.	Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w dokłosiu i kłosie.....	44
4.4.	Identyfikacja <i>loci</i> elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie .....	45
4.4.1.	Analiza loci elementów składowych plonu .....	47
4.4.2.	QTL kontrolujące zawartość cukrów.....	55
4.4.3.	Badanie kolokalizacji QTL.....	101
4.4.4.	Chromosomy i regiony kontrolujące w sposób stabilny poszczególne elementy składowe plonu i zawartość cukrów w pszenicy .....	112
5.	DYSKUSJA.....	116
5.1.	Charakterystyka elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie. ....	116
5.2.	Identyfikacja QTL badanych cech .....	121
5.3.	Najważniejsze chromosomy i regiony kontrolujące elementy składowe plonu i zawartość cukrów u pszenicy.....	123
5.3.1.	Liczba ziaren.....	124
5.3.2.	Masa ziaren .....	131
5.3.3.	Biomasa .....	132
5.3.4.	Zawartość cukrów .....	132
5.4.	Wybrane chromosomy zawierające regiony i markery skupiające stabilne QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów u pszenicy .....	134
5.4.1.	Chromosom 6B .....	134
5.4.2.	Chromosom 7B .....	138
5.4.3.	Chromosom 5A.....	140
5.4.4.	Chromosom 2B .....	141
5.4.5.	Chromosom 4A.....	143
5.4.6.	Chromosom 7A.....	145
5.4.7.	Chromosom 2D.....	146
	PODSUMOWANIE I WNIOSKI.....	158
	LITERATURA i ŹRÓDŁA INTERNETOWE .....	160
	Streszczenie .....	179
	Abstract.....	180

## WYKAZ ZASTOSOWANYCH SKRÓTÓW

1000P	–	test tysiąca permutacji
AABBDD	–	skład genomowy heksaploidalnej pszenicy <i>Triticum aestivum</i> L.
add.	–	efekt addytywny allele matczynego, CS
AFLP	–	polimorfizm długości amplifikowanego fragmentu, ang. <i>Amplified Fragment Length Polymorphism</i>
ANOVA	–	wieloczynnikowa analiza wariancji
C	–	rośliny kontrolne (optymalne nawadnianie)
Chr.	–	Chromosom
CI	–	przedział ufności, ang. <i>Confidence Interval</i>
CIM	–	złożone mapowanie przedziałowe, ang. <i>Composite Interval Mapping</i>
cM	–	Centymorgan
CS	–	Chinese Spring
CSDH	–	populacja podwojonych haploidów pszenicy zwyczajnej z krzyżówki Chinese Spring × SQ1
D	–	rośliny poddane suszy glebowej
DArT	–	technologia zróżnicowanych mikromacierzy, ang. <i>Diversity Array Technology</i>
DH	–	podwojony haploid, ang. <i>Doubled Haploid</i>
DWE	–	sucha masa kłosa, ang. <i>Dry Weight per Ear</i>
DWP	–	biomasa (części nadziemnych) rośliny, ang. <i>Dry Weight per Plant</i>
FRU	–	Fruktoza
GLU	–	Glukoza
GNP	–	liczba ziaren z rośliny, ang. <i>Grain Number per Plant</i>
GWP	–	masa ziaren z rośliny, ang. <i>Grain Weight per Plant</i>
$h^2$	–	współczynnik odziedziczalności w szerokim zakresie (odziedziczalność), ang. <i>heritability</i>
HI	–	współczynnik plonowania, ang. <i>Harvest Index</i>
IM	–	mapowanie przedziałowe, ang. <i>Interval Mapping</i>
K	–	Kurtoza
LOD	–	iloraz logarytmu wiarygodności, ang. <i>Logarithm of the Odds</i>
MAL	–	Maltoza
MAS	–	selekcja wspomagana markerami molekularnymi, ang. <i>Marker-Assisted Selection</i>
MIM	–	wielokrotne mapowanie przedziałowe, ang. <i>Multiple Interval Mapping</i>
ML	–	największe prawdopodobieństwo, ang. <i>Maximum Likelihood</i>
NS	–	brak różnic (nieistotne statystycznie)
O	–	obiekt (kontrola lub susza)
Ppw	–	połowa pojemność wodna gleby
QTL	–	<i>loci</i> cechy ilościowej, ang. <i>Quantitative Trait Loci</i>
$R^2$	–	współczynnik determinacji
RAPD	–	losowo amplifikowany polimorficzny DNA, ang. <i>Random Amplification of Polymorphic DNA</i>
RFLP	–	polimorfizm fragmentów długości restrykcyjnych, ang. <i>Restriction Fragment Length Polymorphism</i>
RIL	–	rekombinacyjna linia wsobna, ang. <i>Recombinant Inbred Line</i>
SD	–	odchylenie standardowe, ang. <i>Standard Deviation</i>
Sk	–	Skośność
SMA	–	analiza pojedynczego markera, ang. <i>Single Marker Analysis</i>
SMAadd.	–	średni względny efekt addytywny pojedynczego markera
SPP	–	fosfataza sacharozo-6-fosforanu
SPS	–	syntaza fosforanowa sacharozy
SQ1	–	forma rodzicielska wyselekcjonowana z siódmego pokolenia (F7) krzyżówki pomiędzy dwoma genotypami pszenicy jarej (Highbury × TW269/9/3/4)
SSR	–	mikrosatelitarny polimorfizm krótkich tandemowych powtórzeń, ang. <i>Simple Sequence Repeats</i>
SUC	–	Sacharoza

## WYKAZ ZASTOSOWANYCH SKRÓTÓW

- T – test t-Studenta  
WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, ang. *Water Soluble Carbohydrates*  
WUE – efektywność wykorzystania wody, ang. *Water Use Efficiency*

## 1. WPROWADZENIE

Problem suszy, z roku na rok jest coraz szerzej dyskutowany, zwłaszcza w działach gospodarki silnie zależnych od dostępności wody słodkiej, jak rolnictwo i przemysł żywnościowy. Susza rozumiana, jako gwałtowne zaburzenie obiegu wody w środowisku, wpływa znacząco nie tylko na funkcjonowanie roślin, ale również na obieg węgla, jednakże w sposób odmienny niż stopniowe zmiany klimatyczne. Dlatego konieczne jest uwzględnienie strategii radzenia sobie roślin ze stresem deficytu wody w globalnych modelach roślinności i opisie obiegu węgla w przyrodzie (van der Molen i wsp., 2011).

Wagę problemu suszy we współczesnym rolnictwie potwierdzają coraz liczniejsze doniesienia o pustoszeniu gleb i nieoczekiwane pojawiających się ekstremach temperaturowych oraz pesymistyczne prognozy, dotyczące wzrostu częstości zjawiska deficytu wody w glebie (Schindler i wsp., 2007; Trenberth, 2007). Szacuje się, że w 2050 roku ogólnoswiatowa liczba ludności wyniesie 9,6 miliardów (<http://esa.un.org/unpd/wpp/index.htm>). Te przewidywania zwracają uwagę na potrzebę lepszego użytkowania zasobów wody oraz stosowania rolnictwa zrównoważonego wobec środowiska. Konieczne są również badania w kierunku wytworzenia odmian nie tylko tolerancyjnych, ale odpornych na stres suszy, dających w niekorzystnych warunkach środowiskowych wysoki plon o dobrej jakości. Sam problem odporności na stresy środowiskowe ma charakter wieloaspektowy, co utrudnia zastosowanie odpowiednich metod badawczych. Dużą nadzieję w otrzymywaniu nowych odmian, przywiązuje się do form dziko rosnących, jako potencjalnych dawców korzystnych genów. Szczególną uwagę poświęca się roślinom rosnącym w regionach narażonych na stres deficytu wody, które w wyniku długotrwałej selekcji naturalnej wykształciły liczne adaptacje do niekorzystnych warunków środowiska (Moraes i wsp., 2012; Mullet and Whitsitt 1996; Zhu i wsp., 1997.). Stale poszukiwane są również markery genetyczne tolerancji i odporności na stresy środowiskowe, które muszą łączyć w sobie łatwość w użytkowaniu, opłacalność oraz odpowiednią efektywność, a jednymi z rozważanych w tej kwestii są *loci* cech ilościowych (ang. *Quantitative Trait Loci*, QTL) oraz geny kandydujące związane z zawartością cukrów rozpuszczalnych w roślinie. W nowoczesnej hodowli wykorzystywane są różnorodne narzędzia biotechnologiczne służące do szybkiego uzyskiwania nowych odmian, jak produkcja *in vitro* podwojonych haploidów, czy inżynieria genetyczna. W porównaniu z nimi tradycyjna hodowla jest często zbyt długotrwała, kosztowna i dodatkowo niesie

ryzyko przeniesienia wraz z korzystnymi genami, także genów o uciążliwej dla hodowców ekspresji fenotypowej (Collard i Mackill, 2008).

### **1.1. Pszenica – wczoraj, dziś i jutro?**

Zboża, na czele z pszenicą oraz ryżem, już od zaczątków historii upraw stanowią główne źródło energii w diecie człowieka. Pszenica jest uprawą o szczególnym znaczeniu historycznym. Jej udomowienie nastąpiło ponad 9 tys. lat p.n.e., co stanowiło punkt zwrotny w historii ludzkości. Ten ważny krok poczyniono najprawdopodobniej w południowo-wschodniej części Turcji (Dubcovsky i Dvorak, 2007; Heun i wsp., 1997). Było to związane z wyborem roślin i ziaren wśród diploidalnej samopszy oraz tetraploidalnej płaskurki, zatem z powstaniem pierwszych, jeszcze nie w pełni świadomych zabiegów selekcyjnych na tych gatunkach. Kolejne pokolenia hodowców dążyły do uzyskania najlepszych zestawień cech w liniach hodowlanych tak, aby mogły być wykorzystywane jako nowe odmiany. Uprawa roślin pozwoliła człowiekowi na zmianę trybu życia z koczowniczego (zbieractwo i polowania) na osiadły (rolnictwo).

Pomimo upływu czasu pszenica jest stale zbożem o dużym znaczeniu. Jej uprawa rozszerzyła się z Turcji na Bliski Wschód (Feldman, 2001). Pszenice samopsza i płaskurka wyewoluowały w naturalnych populacjach, natomiast *T. aestivum* L. występuje nadal jedynie w uprawach. Obecnie pszenica zwyczajna jest najszerzej rozpowszechnionym gatunkiem uprawnym. Jest uprawiana od Skandynawii ( $67^{\circ}$  N) po Argentynę ( $45^{\circ}$  S), jest wysiewana również na terenach górskich i subtropikalnych (Shewry, 2009). Pszenica zajmuje trzecie miejsce po kukurydzy i ryżu w globalnej produkcji zbóż. Jej światowy areal pozostaje od wielu lat na stosunkowo stałym poziomie około 220 mln ha. FAO donosi, że w 2016 roku wyprodukowano łącznie na świecie 749 mln·t pszenicy, z czego w Unii Europejskiej 19% (146 mln·t), a w Polsce 1,4% (10,8 mln·t) (FAOSTAT, 2016). W 2016 roku średni plon pszenicy z jednostki powierzchni wyniósł  $4,5 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ , co stawia nasz kraj powyżej średniej światowej ( $3,4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ), a poniżej średniej dla Europy ( $5,3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ ). Największy udział w globalnej produkcji pszenicy od dwudziestu lat (średnia wieloletnia: 1995-2014) mają: Chiny (108,3 mln·t), Indie (75,8 mln·t) oraz USA (59 mln·t) i Rosja (44,7 mln·t), natomiast w Europie, poza wspomnianą już Rosją: Francja (6%), Niemcy (4%) oraz Polska (2%) (FAOSTAT, 2016). Pszenica jest jednym z najchętniej wykorzystywanych zbóż, zarówno w diecie człowieka jak i żywieniu zwierząt hodowlanych (pasze), na co przeznaczanych jest corocznie odpowiednio około 66% i 20% plonu ziarna. Natomiast niewielki procent ziarniaków (5-8%) wraca do gleby w ponownym zasiewie (AgraFood

Europe, 2008). W Polsce pszenica nie ma właściwie konkurencji pod względem powierzchni upraw – zajmuje stale największy obszar zasiewu.

Pszenica zawiera istotne dla zdrowia aminokwasy, minerały, witaminy oraz błonnik, ale również coraz częściej jest kojarzona z nietolerancją pokarmową (celiakia) czy alergiami (zarówno pokarmowymi, jak też wziewnymi). Pszenica może być wykorzystywana do wytworzenia wielu produktów, w tym chleba, ciast, ciastek, makaronów i klusek. W niektórych rejonach świata służy, jako pasza lub częściej do wytworzenia etanolu do celów przemysłowych, głównie na paliwo. Wśród cech użytkowych liczą się przede wszystkim te związane z jakością mąki do celów chlebowych lub wyrobu ciast. Przewaga pszenicy nad innymi zbożami polega w dużej mierze na występowaniu szerokiego spektrum odmian, o różnych wymogach i możliwościach, które gwarantują sukces rolnikom w wielu, często odmiennych środowiskach klimatu umiarkowanego (Reinststein i Nałęcz, 1990).

Pszenica zwyczajna jest alloheksaploidem (AABBDD,  $2n=42$ ), jej trzy zestawy chromosomów pochodzą od *Aegilops tauschii* (genom A), *Triticum urartu* (genom B) oraz *Aegilops speltoides*. Rodzaj *Triticum* obejmuje blisko 20 gatunków należących do rodziny wiechlinowatych (traw) i wraz z jęczmieniem uprawiany jest na chleb od początków rolnictwa. Obecnie, prawie 95% pszenicy wysiewanej na świecie, to heksaploidalna pszenica zwyczajna. Pozostałe 5% przypada głównie tetraploidalnej pszenicy twardej, która cechuje się większą wytrzymałością na niedobory wody w glebie i jest chętnie wysiewana na Bliskim Wschodzie oraz w południowo-zachodniej Azji. Cechuje ją jednak niższa wydajność plonu, w przeliczeniu na hektar powierzchni zasiewu, w porównaniu z *T. aestivum* L. Niewielka ilość innych gatunków pszenicy – w tym samopsza, płaskurka czy orkisz, uprawianych jest nadal w niektórych regionach świata, w tym w Hiszpanii, Turcji i na Bałkanach oraz w Indiach. Ostatnimi czasy wzrasta zainteresowanie orkiszem i innymi starożytnymi gatunkami pszenicy, w tym kamutem (*Triticum turgidum* ssp. *Turanicum*), a produkty zawierające tzw. „starożytne zboża” zyskują na popularności, co może wyznaczyć kierunek uprawy pszenicy na przyszłość.

Pszenica zwyczajna wykazuje dużą różnorodność genetyczną, co pozwala na wyróżnienie licznych typów (Feldman i wsp., 1995), które są zaadaptowane do szerokiego zakresu środowisk klimatu umiarkowanego (Ruebenbauer 1976). Odmiany wyróżniają unikalne zestawy cech jak pokrój, plonowanie, odporność na choroby, tolerancja na zasolenie i suszę oraz przydatność użytkowa czy wymagania uprawowe. Do tej pory stwierdzono, że plon ziarna pszenicy oraz jej adaptacja do zróżnicowanych warunków

środowiska, związane są w dużej mierze z genami wernalizacji (*Vrn*) oraz fotoperiodyzmu (*Prd*), które łącznie regulują moment wejścia rośliny w fazę reprodukcji. Współistnienie tych dwóch systemów pozwala na przystosowanie organizmu poprzez zmianę czasu pojawienia się oraz trwania fazy reprodukcyjnej tak, aby przebiegała ona w sprzyjających warunkach środowiska (Guedira i wsp., 2014). Różnice w grupie *Vrn1* genów wernalizacyjnych, w tym: *Vrn-A1*, *Vrn-B1* i *Vrn-D1*, dzielą pszenice na dwie klasy: jare (dominujące) oraz ozime (recesywne) (Fu i wsp., 2005). W Polsce najczęściej uprawiane są wysokopienne odmiany ozime (70-75% powierzchni zasiewu). Wysiewane są głównie na Pomorzu, w południowo-wschodniej części Wielkopolski, Mazowszu, Lubelszczyźnie, Dolnym Śląsku oraz w centrum Małopolski. Odmiany jare pomimo wysokiej wartości użytkowej są rzadziej uprawiane i rozproszone na terenie całego kraju (25-30% powierzchni zasiewu), co wynika w pewnej mierze z ich dużych wymagań wodnych.

Szczególne miejsce, jakie zajmuje pszenica w życiu człowieka sprawia, że jest przedmiotem intensywnych badań systematycznych, biochemiczno-fizjologicznych oraz z zakresu genomiki. *Triticum aestivum* L. wyróżnia się na tle roślin uprawnych obszernym genomem, o całkowitym rozmiarze ok. 17 GB (Brenchley i wsp., 2012), który przekracza prawie pięciokrotnie wielkość genomu ludzkiego (ok. 3,3 GB). Obecność trzech genomów zwiększa liczbę genów determinujących ważne cechy użytkowe i utrudnia analizę *loci* cech użytkowych. Ze względu na rozmiar i skomplikowanie materiału genetycznego pszenicy, do tej pory nie przeprowadzono sekwencjonowania jej całego genomu, a analiza genomowa cech ilościowych, w oparciu o coraz liczniejsze i dokładniejsze mapy genetyczne jest intensywnie wykorzystywana w celu lepszego poznania tego genomu oraz rozwiązania licznych problemów związanych z jej wrażliwością na różnorodne czynniki abiotyczne i biotyczne. Otrzymanie odmian odpornych na stresy środowiskowe jest trudne, ponieważ cechy jakościowe, które są zazwyczaj pod kontrolą wielu genów, często wykazują dużą stałość i zmieniają się bardzo powoli.

## **1.2. Stres suszy u pszenicy**

W świecie organizmów żywych, rośliny charakteryzują się silnie ograniczoną, zarówno osobniczą, jak i populacyjną zdolnością do przemieszczania. Zmuszone są do nieustannego dostosowywania się do zmieniających się warunków środowiska, a zatem do wykształcania adaptacji fizjologicznych i biochemicznych wobec stresów biotycznych i abiotycznych. Rodzaj stresów środowiskowych wynika w dużej mierze z klimatu i ekosystemu zajmowanego przez rośliny i jest dodatkowym ograniczeniem dla zasiedlenia



nowych regionów przez gatunek dziko rosnący, ale może również stanowić przeszkodę dla osiągnięcia sukcesu rolniczego w przypadku odmian uprawnych.

Pojęcie stresu wywodzi się z języka łacińskiego „*stringere*” i oznacza wymuszenie reakcji. Jednym z najznamienitszych badaczy, którzy poświęcili swoje życie badaniu zjawiska stresu, był Hans H. Selye, okrzyknięty pseudonimem „Doctor Stress”, który zdefiniował stres jako "niespecyficzne reakcje żywych organizmów na stawiane im niespecyficzne żądania" (za Nicpoń i Szerement, 2014). Stres, jako bodziec, wywołuje szereg odpowiedzi niezależnych tzw. reakcji „niespecyficznych”. Natomiast specyficzna odpowiedź, jest zależna nie tylko od zastosowanego bodźca, ale również od poziomu stresu, czasu jego trwania, stadium rozwojowego, a także kondycji i uwarunkowań genetycznych stresowanego osobnika (Bray, 1997, Xumei i wsp., 2010).

Spośród wielu czynników oddziałujących na roślinę, takich jak: temperatura, światło, skład i pH gleby, obecność metali ciężkich, wilgotność powietrza, czy dostępność wody (niedobór – susza, nadmiar – zalanie), szczególnie ważny jest ostatni z nich – o największej sile ograniczającej rozwój i plonowanie roślin (Blum, 2014). Wyodrębnia się trzy rodzaje suszy: atmosferyczną, glebową oraz fizjologiczną. Deficyt wody w glebie powstaje wskutek rzadkich bądź skąpych opadów atmosferycznych, a susza glebowa definiowana jest przy niedostatecznej dla potrzeb rośliny zawartości wody w glebie. Suszę atmosferyczną obserwujemy przy dodatnich ekstremach temperaturowych powiązanych z obniżoną wilgotnością powietrza (poniżej 30-35%) lub jako wynik silnych, osuszających prądów powietrza. Susza fizjologiczna występuje przy wystarczającym nawodnieniu gleby, a określa ją najlepiej brak dostępności wody dla roślin. Przyczyny mogą być różnorakie, począwszy od zasolenia gleby, przez zbyt niską temperaturę czy stan hipoksji korzeni wynikający paradoksalnie ze zbyt dużej ilości wody w glebie (zalanie). Rolnictwo natomiast definiuje suszę jako efekt zbyt długiego okresu bez opadów deszczu w sezonie wegetacyjnym. Zwłaszcza susza długotrwała lub mająca miejsce w kluczowych fazach rozwoju roślin zwiększa podatność na inne stresy środowiskowe oraz obniża jakość i objętość plonu poprzez czasowe zaburzenia w rozwoju, a czasem nawet trwałe uszkodzenia i deformacje roślin.

Oszacowano, że plon roślin uprawnych jest redukowany w ok. 70% wyłącznie przez bezpośredni wpływ stresów abiotycznych, w tym głównie suszy i stresu wysokich temperatur (Acquaah 2007; Lobell i Field 2007). Obecnie stres suszy dotyka już aż 42% ogólnoświatowej powierzchni pszenicy (Kosina i wsp., 2007) i jest najistotniejszym

czynnikiem ograniczającym jej plon (Ortiz i wsp., 2008). Podobnie jak przy optymalnym nawodnieniu, także w łagodnej suszy plon jest w dużej mierze zależny od potencjału plonowania, który to zamiast odporności na suszę powinien w takich warunkach stanowić główny przedmiot prac hodowlanych (Blum, 2006). Tradycyjne metody hodowlane pozwoliły na uzyskanie wysokiego potencjału plonowania wielu odmian, co jednak nie przekłada się na wysokość plonowania w warunkach stresu ostrej suszy glebowej (Blum, 2011). Ostro, długotrwały stres obejmujący cały cykl rozwoju rośliny, powoduje nie tylko zmniejszenie liczby kłosów w przeliczeniu na jednostkę powierzchni uprawy, ale również masy tysiąca ziaren, co może być spowodowane aborcją pędów i niepłodnością pylników (Gaudillère i Barcelo, 1990). Z fazą generatywną wiąże się szczególnie duża wrażliwość pszenicy na stesy środowiskowe (Prasad i wsp. 2008; Slafer, 2012). Stres suszy działający w fazie generatywnej zmniejsza plon ziarna głównie poprzez obniżenie ilości rezerw węglowodanowych (Prasad i wsp. 2008).

Długotrwały ujemny bilans wodny w roślinie włącza różnorakie mechanizmy obronne nie tylko w systemie korzeniowym, ale również w częściach nadziemnych. Do typowych mechanizmów unikania suszy należy zamykanie aparatów szparkowych, oraz w dalszym etapie, starzenie się i odrzucanie liści. Zamykanie aparatów szparkowych ma głównie za zadanie ograniczenie utraty wody poprzez transpirację. Utrzymanie wysokiego potencjału wody w komórkach oraz turgoru, uzyskiwane jest dzięki zwiększeniu przepuszczalności hydraulicznej błon komórkowych oraz zwielokrotnieniu liczby lub długości korzeni (Farooq i wsp., 2009 i prace tam cytowane; Saidi i wsp., 2010). Stres wyzwała w roślinie nie pojedynczą reakcję, lecz kaskadę odpowiedzi, w którą zaangażowanych jest wiele genów, a regulowane przez nie ścieżki i syntetyzowane lub rozkładane substancje decydują o plastyczności reakcji na różnorodne, nieprzewidziane i często nakładające się na siebie stesy o zmiennym natężeniu (Mahajan i Tueteja, 2005).

Jednym z mechanizmów obronnych wobec suszy jest regulacja potencjału osmotycznego poprzez gromadzenie dużych ilości substancji osmotycznie czynnych, w tym cukrów rozpuszczalnych i ich pochodnych – polioli jak mannitol, czy inozytol (Zielińska, 2012). Jak wskazują badania Al Hakimi i wsp. (1995; cyt. za: Zielińska, 2012) lepszym markerem tolerancji na stres u *T. durum* Desf. jest zawartość cukrów rozpuszczalnych niż prolina. Rośliny tolerancyjne na suszę są w stanie nie tylko przetrwać trudny okres i uruchomić mechanizmy obronne przed powstaniem rozległych uszkodzeń, ale także podjąć proces regeneracji tkanek i przywrócić organom prawidłowe funkcjonowanie. Zdolność

regeneracyjna zależy od czasu trwania i natężenia stresu, stadium rozwojowego, obecności chorób i innych niekorzystnych czynników zewnętrznych i wewnętrznych oraz uwarunkowań genotypowych stresowanego organizmu.

Rośliny odporne na stres suszy charakteryzują się wysoką produktywnością, którą uzyskują poprzez wysoką aktywność fotosyntetyczną pomimo niskiej wilgotności gleby. Turgor jest utrzymywany poprzez efektywne wychwytywanie wilgoci z podłoża i/ lub dostosowanie osmotyczne liści. Całkowita regulacja szparkowa transpiracji może być wspomagana przez epikutikularny wosk, który zwiększa albedo (frakcję światła odbitego) (cyt. za Blum 2014). Utrzymanie funkcji reprodukcyjnych przy niskim statusie wodnym rośliny jest kluczowe, zwłaszcza wówczas gdy stres występuje w fazie kwitnienia. Taka odporność może być kontrolowana poprzez utrzymanie turgoru i dostaw węgla oraz regulację hormonalną lub pewne cechy konstytutywne gametofitu (cyt. za Blum 2014). Wykazano, że akumulacja węglowodanów rozpuszczalnych jest wysoce skorelowana z odpornością roślin na suszę (Hoekstra i Buitink, 2001; za Zielińska, 2012). W warunkach ostrego stresu wysokiej temperatury lub suszy glebowej duże znaczenie mają rezerwy węglowodanowe łądygi, jako główne mechanizmy tolerancji i odporności (Yang i Zhang, 2006). Stresy środowiskowe, jak susza glebowa czy temperaturowa oraz nadmierne zasolenie, są głównymi przyczynami zmian w gospodarce węglowodanów w roślinie (Zielińska, 2012).

### **1.3. Rola cukrów rozpuszczalnych w plonowaniu roślin oraz adaptacji do stresu suszy**

Współcześnie dla najważniejszych gatunków uprawnych, w tym *T. aestivum* L., obok podłoża genetycznego najważniejszych cech agronomicznych, oceniane jest również warunkowanie cech fizjologicznych, które odgrywają kluczową rolę w adaptacji do stresu (Reynolds i wsp., 2009). Sama idea wykorzystania cech fizjologicznych nie jest nowa – pochodzi sprzed prawie czterdziestu lat i została wdrożona przez Passioura (1977) w badaniach nad poprawą efektywności wykorzystania wody (ang. *Water Use Efficiency*, WUE) w celu podniesienia współczynnika plonowania (ang. *Harvest Index*, HI) oraz plonu ziarna. Na produktywność w warunkach stresu, wpływają: wydajność fotosyntetyczna oraz gromadzenie węglowodanów zapasowych (Foulkes i wsp., 2011; Reynolds i wsp., 2009; Richards i wsp., 2002; Wardlaw, 1990), które w dużej mierze stanowią o wypełnieniu ziarna (Schnyder, 1993; Wardlaw 1990). Zróżnicowanie w wypełnieniu ziarna u różnych odmian i linii pszenicy wynika między innymi ze zmienności w ponownym wiązaniu CO<sub>2</sub>

uwalnianego przez ziarna w procesie oddychania (Bort i wsp., 1996). Reasymilowany dwutlenek węgla pozwala na wytworzenie nawet 70% sacharozy gromadzonej w plewach (Gebbing i Schnyder, 1999). Wyżej wymienione czynniki związane są ściśle ze zmianami w zawartości cukrów rozpuszczalnych w tkankach donorowych i akceptorowych wynikającymi z aktualnego etapu rozwoju rośliny, a także dostępności i natężenia światła (Jenner i Rathjen, 1972) oraz zależnych również od wielu innych czynników środowiskowych, w tym dostępności wody w glebie.

Dotychczas, na podstawie badań prowadzonych na populacjach pszenicy poddanych stresowi suszy i optymalnie nawadnianych stwierdzono, że zawartość cukrów w łodydze jest wysoce odziedziczalna i kontrolowana poligenicznie (Ruuska i wsp. 2006). Średnie zawartości cukrów rozpuszczalnych w wodzie (WSC, ang. *Water Soluble Carbohydrates*) wykryte dotąd w różnych doświadczeniach różniły się w zależności od warunków środowiska. Dominujący wpływ na tą zmienną miały dostępność wody i zawartość azotu w glebie. W kilku z badanych populacji stwierdzono negatywną korelację zawartości WSC z zawartością azotu w tkankach łodygi w okresie kwitnienia (Rebetzke i wsp., 2008; Ruuska i wsp., 2006, 2008; van Herwaarden i wsp., 2003).

Zróznicowanie zawartości cukrów wynika nie tylko z różnic genotypowych czy środowiskowych, ale również z uwarunkowań anatomicznych i funkcjonalnych badanych tkanek i części roślin. Inna jest zawartość cukrów w dokłosiu, a inna w niższych międzywęzłach (Evans i Rawson, 1970; Zhang i wsp., 2015) Niższe części łodygi, w porównaniu z dokłosem, otoczone są ściśle przez pochwy liściowe i w porównaniu z nim gromadzą więcej cukrów rozpuszczalnych. Dokłosie poprzez większy dostęp promieni świetlnych, prowadzi metabolizm cukrów zbliżony do autotroficznej blaszki liściowej.

Głównymi partiami pszenicy czynnymi fotosyntetycznie są blaszka liścia flagowego oraz kłos (Araus i Tapia, 1987; Araus i wsp., 1993; Bort i wsp., 1994; Evans i wsp., 1975; Maydup i wsp., 2010; Tambussi i wsp., 2007). Fotosyntetycznie czynne ości i plewy kłosa odgrywają znaczącą rolę w wypełnianiu ziarna, co może być szczególnie istotne w stresie ostrej suszy (Araus i wsp., 1993; Bort i wsp., 1994; Tambussi i wsp., 2005, 2007; Foulkes 2007; Maydup i wsp., 2010). Zielone części kłosa mają w wypełnianiu ziarna swój zdecydowany udział, który może wynosić od 10% do 76% asymilatów gromadzonych w ziarnie (Gebbing and Schnyder, 1999; Tambussi i wsp., 2007). Jak nadmieniono wyżej, szczytowa część dokłosa prowadzi metabolizm cukrów zbliżony do liścia flagowego, a produkty fotosyntezy dokłosa stanowią znaczną część asymilatów łodygi. Fotosynteza

pochwy liścia flagowego i dokłosa dostarcza od 9% do 12% suchej masy ziarna w zależności od odmiany pszenicy. Większa ilość aparatów szparkowych na jednostce powierzchni, wyższa stabilność membran tylakoidów chloroplastów w czasie - zwłaszcza w późniejszych fazach wypełniania ziarna, oraz wolniejszy spadek aktywności PSII - charakteryzuje wolne od pochwy liściowej dokłose w zestawieniu z liściem flagowym. Ze względu na duże zagęszczenie aparatów szparkowych zwiększona jest powierzchnia wymiany gazowej. Na wysokim poziomie pozostaje również wydajność fotosyntezy oraz efekt chłodzenia za pomocą szparek. Zatem zwłaszcza w późniejszych fazach wypełniania ziarna, dokłose o dużym zagęszczeniu aparatów szparkowych może wpływać na większą żywotność rośliny w gorących regionach (za Kong i wsp., 2010).

Cukry rozpuszczalne wytwarzane w tkankach aktywnych fotosyntetycznie gromadzone są w największych ilościach w łodydze i pochwie liściowej (Takahashi i wsp., 2001, Xue i wsp., 2008a). W komórkach roślinnych cukry akumulowane są głównie w cytozolu i chloroplastach. Są one magazynowane, gdy produkcja fotoasymilatów przewyższa ogólne zapotrzebowanie energetyczne rośliny (Xue i wsp., 2008b). Ich depozyt u pszenicy stanowią: fruktany i sacharoza (Chalmers i wsp., 2005; Goggin i Setter 2004; Pollock 1986; Pollock i Cairns 1991; Schnyder 1993; Wardlaw i Willenbrink 1994), a w mniejszym stopniu także glukoza i fruktoza oraz różnorodne oligosacharydy (Virgona i Barlow, 1991). Łodygi pszenicy zawierają głównie formy fruktanów o wiązaniach  $\beta$ -(2,6) (Yoshida i wsp., 2007). Udział procentowy WSC może wynosić nawet ponad 40% suchej masy łodygi we wczesnej fazie wypełniania ziarna (Kiniry, 1993; Reynolds i wsp., 2009). Pomimo, że fruktany stanowią dominującą formę węgla magazynowanego w łodygach pszenicy, sugeruje się również, że skrobia, która jest gromadzona w niewielkich ilościach w łodydze (Judel i Mengel, 1982; Schnyder, 1993; Scofield i wsp., 2009), może stanowić źródło węgla dostępnego do wzrostu oraz wypełnienia ziarna, zabezpieczając roślinę w okresie poprzedzającym akumulację fruktanów (Scofield i wsp., 2009). Znaczną akumulację fruktanów obserwuje się ponadto w rejonach charakteryzujących się wzmocnionym wzrostem i rozwojem, jak strefy wzrostu liści czy ziarniaki pszenicy (Schnyder i Nelson, 1989). Choć niektórzy badacze skłaniali się do krótszego okresu magazynowania fruktanów (Bonnett i Incoll, 1993), obecnie uważa się, że rezerwy cukrowe tworzone są w całym okresie kwitnienia oraz w czasie poprzedzającym i następującym po tej fazie (Goggin i Setter, 2004; Ruuska i wsp., 2006; Zhang i wsp., 2015).

Uwolnienie rezerw cukrowych pozwala na podtrzymanie dostaw węgla do tworzącego się ziarna (Blacklow i wsp., 1984; Schnyder, 1993). Jest to szczególnie ważne w warunkach obniżonej produkcji fotosyntetycznej, spowodowanej stresem (Bidinger i wsp., 1977; Blum i wsp., 1994; Schnyder, 1993; van Herwaarden i wsp., 1998a). Uwalnianie rezerw węglowodanowych w stresie ostrej suszy może stanowić dominujące źródło CO<sub>2</sub> (Plaut i wsp., 2004) i decydować w nawet 50% o końcowej masie ziarna (Ehdaie i wsp., 2008; Gebbing i wsp., 1999; Rattey i wsp., 2009; Rebetzke i wsp., 2008; van Herwaarden i wsp., 1998a, 2003). Natomiast w korzystnych warunkach środowiska, rezerwy cukrów rozpuszczalnych przyczyniają się również, choć w mniejszym stopniu (10-20%), do końcowego plonu ziarna (Davidson i Chevalier, 1992; Gebbing i wsp., 1999; Shearman i wsp., 2005).

Depozyt cukrowy w stresie suszy może być wykorzystywany do wytworzenia nowych pędów i kłosów czy też wzrostu elongacyjnego korzeni (Lopes i Reynolds, 2010). Magazynowanie fruktanów służy, jak stwierdzili Housley i Pollock (1993), utrzymaniu na odpowiednim poziomie gradientu sacharozy w komórkach, przez co pośrednio kontrolowany jest również metabolizm węgla w liściach (funkcja regulacyjna). Niski poziom cukrów rozpuszczalnych wzmacnia wydajność fotosyntezy i poprawia mobilizację zapasów węgla, natomiast wysoki poziom wpływa pozytywnie na wzrost biomasy i deponowanie rezerw cukrowych oraz zmniejsza produkcję asymilatów (Zielińska, 2012).

Sacharoza, która wraz ze skrobią jest produktem końcowym fotosyntezy jest też głównym cukrem eksportowym liścia flagowego u roślin wyższych (Komar, 2000). Może być gromadzona w wodniczkach tkanek nieczynnych fotosyntetycznie i stanowi również rezerwę buforową dla zmiennego zapotrzebowania tkanek na asymilaty (Schnyder i wsp., 1993). Jej transport nasila się zwłaszcza w późniejszych fazach wypełnienia ziarna (Inoue i wsp., 2004). Sacharoza jest polimeryzowana do fruktooligosacharydów w łodygach pszenicy (Valluru i van den Ende, 2008; van den Ende i wsp., 2003). Proces ten pozwala na utrzymanie gradientu sacharozy pomiędzy liściem, a łodygą, co zapobiega inhibicji fotosyntezy w wyniku gromadzenia sacharozy w liściu (Paul i Foyer, 2001). Następnie przy udziale syntazy fosforanowej sacharozy (SPS) oraz fosfatazy sacharozo-6-fosforanu (SPP) sacharoza jest na nowo syntetyzowana z produktów degradacji fruktooligosacharydów i transportowana do rozwijających się ziaren. Na jej podstawie powstają polisacharydy strukturalne takie jak celuloza, hemiceluloza czy pektyny. Stanowi również bazę dla glikoprotein, glikolipidów oraz glikozydów. Jej pochodne,  $\alpha$ -ketokwasy, mogą być

przekształcane w aminokwasy i budować szkielet białek (za Ciereszko, 2006; Duffus i Duffus, 1988). Sacharoza może być również wykorzystywana do syntezy witamin, hormonów, alkaloidów czy gum w roślinie (za Ciereszko, 2006; Kączkowski, 1992).

Rola cukrów rozpuszczalnych nie ogranicza się jednak wyłącznie do zaopatrywania tkanek w różne związki organiczne (Bielecki, 1993; Pilon-Smits i wsp., 1995; Vijn i Smeekens, 1999), bo sacharoza, fruktoza i glukoza pełnią rolę cząsteczek sygnałowych i regulatorowych w wielu szlakach metabolicznych (Ciereszko, 2002; Gibson, 2005; Hare i wsp., 1998; Price i wsp., 2004; Smeekens, 2000), związanych również z utrzymaniem homeostazy w stresie suszy (Gupta i Kaur, 2005; Housley i Pollock, 1993; McKersie i Leshem, 1994).

Cukry gromadzone w dużych ilościach w roślinie pełnią funkcje osmoprotekcyjne wspomagając utrzymanie turgoru komórek liści, podtrzymują także stabilność błon cytoplazmatycznych i zapobiegają denaturacji białek (za Bartels i Sunkar, 2007; Bohnert i Jensen, 1996). Mogą wykazywać działanie zbliżone do białek opiekuńczych, stanowią również pułapki na wolne rodniki (Serraj i Sinclair, 2002). Akumulacja cukrów może być odpowiedzią obronną (osmoprotekcja) wspomagającą system antyoksydacyjny w ochronie pylników przed szkodliwym działaniem wolnych rodników (Ramel i wsp., 2009; van den Ende i Valluru, 2009). Wśród cukrów pełniących funkcje osmoprotekcyjne należy wymienić przede wszystkim: heksozy (fruktoza i glukoza), dwucukry (trehaloza i sacharoza), oligosacharydy – jak rafinoza czy stachioza (Jouve i wsp., 2004) oraz pochodne, jak alkohole cukrowe (inozytol, mannitol). Natomiast zdania w kwestii udziału cukrów w systemie antyoksydacyjnym są nadal podzielone, a wątek ten budzi pewne kontrowersje, jak w przypadku tolerancji na stres roślin transgenicznych o podwyższonej zawartości trehalozy (Cairns, 2003).

Pomimo ogromnego postępu w dziedzinie genomiki, do tej pory nie sprecyzował się obraz adaptacji pszenicy w warunkach suszy, a doniesienia dotyczące zawartości cukrów w różnych częściach roślin nie są jednobrzmiące. Jedna z grup badaczy odnotowała wyższe zawartości WSC w liściach lub łodygach genotypów, które rosły w warunkach suszy w porównaniu do genotypów podlewanych optymalnie (McIntyre i wsp., 2010, 2011; Rattey i wsp., 2009; Xue i wsp., 2008a, b). Badania Ehdaie i wsp. (2008) oraz Foulkes'a i wsp. (2007) wykazały, że pszenica uprawiana w stresie suszy wykazywała niższą zawartość WSC w łodydze w okresie kwitnienia, w porównaniu do roślin nawadnianych. Nie poznano w pełni roli cukrów w stresie suszy, zagadnienie to wymaga dalszych badań.

#### 1.4. Identyfikacja QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych

Rozmiar i złożoność genomu pszenicy zwyczajnej, gdzie aż 80% zajętych jest przez sekwencje powtarzalne, znacznie utrudniają badania nad kontrolą genetyczną ważnych rolniczo cech. Mimo to pszenica zwyczajna ze względu na jej ogólnoświatową popularność jest materiałem intensywnych badań z zakresu genomiki. Cechy warunkowane poligenicznie jak plon czy zawartość cukrów rozpuszczalnych należą do grupy cech ilościowych (mierzalnych) regulowanych przez liczne geny. Analiza QTL jest połączeniem danych genotypowych oraz fenotypowych. Analiza statystyczna umożliwia znalezienie związku pomiędzy genotypem a fenotypem, czego efektem są specyficzne *loci*, które mogą tłumaczyć nawet znaczną część zmienności fenotypowej danej cechy (Doerge, 2002). W praktyce jednak najczęściej wykrywane są miejsca na mapie o mniejszym kilkunastoprocentowym wpływie.

Analiza *loci* cechy ilościowej zazwyczaj bazuje na uprzednio skonstruowanej mapie genetycznej zawierającej grupy sprzężeń markerów w postaci chromosomów (Luo i Kersey, 1992). Do tej pory dla pszenicy powstało wiele map genetycznych (Ammiraju i wsp., 2001; Czembor i wsp., 2007; Czyczyło-Mysza, 2013; Czyczyło-Mysza i wsp., 2013; Gupta i wsp., 2002; Korzun i wsp., 1999; Liu i Tsunewaki 1991; Messmer i wsp., 1999; Quarrie i wsp., 2005). Nieocenionym źródłem informacji o mapach i *loci* cech ilościowych dotychczas zidentyfikowanych u pszenicy jest ogólnodostępna baza GrainGenes.

Większość analiz QTL prowadzonych jest przy użyciu odpowiedniego oprogramowania i w oparciu o złożone warunkowanie. Istnieje wiele darmowych lub odpłatnych programów opartych na różnorodnych testach statystycznych, w tym: R/qtl, Windows QTLCartographer czy MapQTL. Umożliwiają one wskazanie z określonym prawdopodobieństwem regionów na genomie, które odpowiadają za rozkład cechy ilościowej w populacji. Testowanie w każdym z programów oparte jest na zbliżonych zasadach, ponieważ istotą mapowania QTL jest testowanie istotności różnicy statystycznej średnich wartości cechy uzyskiwanych przez osobniki homozygotyczne wyposażonych w różne allele w danym *locus*. Często stosowane jest testowanie oparte o ML (ang. *Maximum Likelihood*, największe prawdopodobieństwo), między innymi: analiza pojedynczego markera (ang. *Single marker analysis*, SMA) czy mapowanie przedziałowe (ang. *Interval Mapping*, IM) (Jansen, 1993; Lander i Bostein, 1989) oraz jej wariacje:



złożone (ang. *Composite Interval Mapping*, CIM) oraz wielokrotne (ang. *Multiple Interval Mapping*, MIM) mapowanie przedziałowe.

Mapowanie interwałowe (przedziałowe) polega na ustaleniu sprzężenia pomiędzy QTL, a markerami flankującymi wycinek mapy genetycznej, co dokonuje się na podstawie metody oceny największej wiarygodności. Dla każdej z cech analizowanych z użyciem tej metody wzdłuż chromosomu na mapie genetycznej powstaje krzywa logarytmu ilorazu wiarygodności, której piki przekraczające ustaloną wartość krytyczną wskazują na możliwość wystąpienia QTL. Poza wskazaniem regionów odpowiedzialnych za wartość fenotypową badanej cechy, analiza dostarcza również informacji o markerach molekularnych sprzężonych z QTL, co jest pomocne w selekcji prowadzonej w oparciu o markery (ang. *Marker-Assisted Selection*, MAS) (Mauricio, 2001).

W trakcie planowania projektów mających na celu identyfikację *loci* cech ilościowych należy przede wszystkim pamiętać, że wymierne wyniki mapowania otrzymywane są poprzez wielokrotne powtarzanie doświadczeń w różnych sezonach wegetacyjnych (zmiennie warunki pogodowe w różnych latach) oraz na różnych stanowiskach (odmienne warunki środowiska) (Lander i Bostein, 1989). Szczególnie predysponowane do tego typu testów ze względu na stosunkowo dobrą powtarzalność wyników są linie DH (ang. *Doubled Haploid*, podwojony haploid) oraz RIL (ang. *Recombinant Inbred Line*, rekombinacyjna linia wsobna), co wynika z ich wysokiego stopnia homozygotyczności.

Niezwykle ważne dla porównywania wyników uzyskanych przez różnych badaczy jest określenie wartości progowej ilorazu logarytmu wiarygodności (ang. *Logarithm of the Odds*, LOD), powyżej której uzyskany wynik w postaci *locus* analizowanej cechy jest uznawany za istotny. W praktyce w przypadku populacji mapujących linii podwojonych haploidów w liczbie zbliżonej lub przekraczającej 100 DHL wynik uznaje się za istotny już od wartości LOD na poziomie 2,0-3,0 (Lander i Bostein 1989; Zhuang i wsp., 1997), lub  $\geq 3,0$  (Lu i wsp., 1997). W tym celu stosuje się również testy permutacyjne pozwalające na dobranie wartości krytycznej LOD dla każdej z cech w zależności od mapy (markery molekularne) oraz zmienności fenotypowej populacji. W przypadku metody SMA otrzymujemy wynik w postaci punktowego oszacowania najwyższego prawdopodobieństwa ingerencji *locus* w wartość fenotypową analizowanej cechy, a dla metod przedziałowych otrzymujemy przedział ufności (ang. *Confidence Interval*, CI).

Precyzja określenia *locus* zależy głównie od zagęszczenia mapy, liczebności populacji (liczebności danych fenotypowych) oraz również od wielkości efektu QTL (Hyne i wsp., 1995; van Oijen, 1992). Szacunkowy udział *locus* w generowaniu obserwowanego w populacji efektu fenotypowego może być wyrażony za pomocą współczynnika determinacji,  $R^2$  (Lincoln i wsp., 1993). Ze względu na wartość parametru  $R^2$  wyróżniamy QTL: główne (ang. *major*) o wpływie  $\geq 10\%$  oraz drugorzędne (ang. *minor*) ( $R^2 < 10\%$ ) (według Collard i wsp., 2005).

Analizy *loci* ważnych użytkowo cech ilościowych gatunków roślin uprawnych prowadzono między innymi u: ryżu (Babu i wsp., 2003; Bernier i wsp., 2007 i 2009), jęczmienia (Diab i wsp., 2004; Guo i wsp., 2008; Teulat i wsp., 2001, 2002, 2003), kukurydzy (Messmer i wsp., 2009; Tuberosa i wsp., 2002), sorga (Sanchez i wsp., 2002), czy pszenicy (Börner i wsp., 2002; Czyczyło-Mysza i wsp., 2013; Quarrie i wsp., 2005). Zastosowanie QTL w hodowli pszenicy jest powszechne i ma pozytywny wpływ zarówno na precyzję jak i szybkość ulepszania nowych odmian w programach hodowlanych. Natomiast w literaturze możemy spotkać nieliczne badania dotyczące identyfikacji QTL warunkujących zawartość cukrów rozpuszczalnych u odmian uprawnych. QTL ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych zidentyfikowano u ryżu (Nagata i wsp., 2002; Takai i wsp., 2005) oraz żywiczy trwałej (Turner i wsp., 2006) oraz pszenicy. Analizy QTL cukrów u rajgrasu wiązały się z wykryciem różnych *loci* w zależności od sezonu badawczego (Turner i wsp., 2006). U pszenicy badania QTL dotyczące zawartości cukrów w łodydze lub w pędzie były dotychczas prowadzone w licznych populacjach (Bennett i wsp. 2012a, b, Bouffier, 2014; Li i wsp., 2015a; McIntyre i wsp., 2010; Rebetzke i wsp., 2008; Snape i wsp., 2007; Yang i wsp., 2007). Dodatkowo Fu i wsp. (2011) opublikowali wyniki badań QTL zawartości wybranych cukrów rozpuszczalnych w ziarnie pszenicy. Wśród wykrywanych *loci* cech ilościowych związanych z odpornością na stres suszy, przeważają te o niskim jednostkowym wpływie na zmienność populacyjną (McIntyre i wsp., 2010; Peleg i wsp., 2009; Pinto i wsp., 2010). Istotnie, w przypadku większości cech ilościowych o znaczeniu gospodarczym można wyróżnić kilka *loci* o znacznym wpływie oraz liczne o znikomym znaczeniu. Dodatkowo, jak już zaznaczono, możliwe jest pozyskanie informacji na temat markerów, które są najściślej związane z *locus* wpływającym w dużym stopniu na cechę. Charakteryzacja ważnych cech agronomicznych i fizjologicznych w różnych populacjach pozwala na identyfikację genotypów pszenicy, które mogłyby zostać wykorzystane w hodowli, jako modelowe dla adaptacji do stresu suszy oraz w celu

określenia udziału cech fizjologicznych w genetycznym ulepszeniu plonu (Reynolds i wsp., 2007). Możliwe jest również użycie markerów w selekcji przedhodowlanej choćby do doboru odpowiednich form rodzicielskich do krzyżówek, zwłaszcza w celu stworzenia map, których analiza cech jest szczególnie kosztowna (Campbell i wsp., 2003).

Ze względu na stosunek korzyści do kosztów, do celów hodowli warto jest wyróżnić główne QTL oddziałujące na interesującą nas cechę i dążyć do efektu piramidyzacji - nagromadzenia korzystnych alleli poprzez stopniowe wzbogacanie puli genowej. Z reguły obie formy rodzicielskie posiadają użyteczne do celów hodowlanych allele, a zdarzające się w potomstwie transgresje mogą być z powodzeniem identyfikowane z użyciem złożonego mapowania przedziałowego.

Selekcja z użyciem markerów molekularnych stwarza nowe możliwości. Najbardziej obiecujące w tym zakresie są markery RFLP (ang. *Restriction Fragment Length Polymorphism*, polimorfizm fragmentów długości restrykcyjnych), RAPD (ang. *Random Amplification of Polymorphic DNA*, losowo amplifikowany polimorficzny DNA), SSR (ang. *Simple Sequence Repeats*, mikrosatelitarny polimorfizm krótkich tandemowych powtórzeń) i AFLP (ang. *Amplified Fragment Length Polymorphism*, polimorfizm długości amplifikowanego fragmentu) sprzężone z głównymi QTL warunkującymi ważne gospodarczo cechy, jak plonowanie czy odporność na stropy środowiskowe, a w szczególności działanie patogenów czy deficyt wodny. Wyrażna przewaga markerów molekularnych nad selekcją fenotypową zaznacza się przede wszystkim w czasie jaki jest potrzebny do dokonania selekcji – wybór osobników w oparciu o markery molekularne może być prowadzony na wczesnych stadiach rozwojowych, ponadto rezultaty są widoczne właściwie od razu, w porównaniu z koniecznością testowania roślin w tradycyjnej hodowli nawet przez dekadę.

Tradycyjna hodowla pszenicy w oparciu o kontrolowaną hybrydyzację poprzedzoną samozapyłaniem, kształtuje od dawna zmienność genetyczną tego gatunku. Selekcja linii wsobnych wyprowadzonych z krzyżówek ma na celu wytworzenie nowych odmian. Niestety tradycyjne metody hodowlane są pracochłonne, długotrwałe i kosztowne. W przybliżeniu około 10 pokoleń jest wymaganych, aby wyprowadzić linie odpowiednie do oceny odmianowej. Również selekcja jest procesem długotrwałej oceny czystości, tak aby upewnić się że odmiany posiadają cechy o wysokiej odziedziczalności i mogą być przydatne do celów produkcyjnych. Era nowoczesnych map molekularnych rozpoczęła się w latach

80-tych XX w. (Botstein i wsp., 1980). Dwadzieścia lat później dostępne już były mapy genetyczne o wysokiej rozdzielczości dla większości gatunków uprawnych w tym dla pszenicy (Somers i wsp., 2004). Mapowanie molekularne oraz intensywny rozwój markerów genetycznych cech agronomicznych, chorób i cech jakościowych (np. McCartney i wsp., 2005, 2006) stanowią obecnie duży potencjał, który może być wykorzystany z pożytkiem w efektywnej selekcji interesujących nas cech.

W wyniku dynamicznego rozwoju metod i technik badawczych biologii molekularnej i biotechnologii, możliwy jest znaczny postęp w otrzymywaniu nowych odmian. Selekcja wspomagana markerami molekularnymi w porównaniu z próbą wprowadzenia genów metodami tradycyjnymi, jak choćby poprzez wielokrotne krzyżowanie wsteczne wypierające, jest znacznie szybsza i mniej kosztowna. Markery molekularne znajdują również zastosowanie w ocenie stopnia samo- oraz obcocyfności, oraz ewaluacji efektywności procesu krzyżowania. Możliwe jest również sprawdzenie podobieństwa genetycznego, co pomaga w doborze form rodzicielskich do krzyżowań oraz przy ocenie zdolności kombinacyjnej. Markery ułatwiają również utrzymanie właściwej klasyfikacji w bankach genów poprzez ustalenie powiązań pomiędzy zasobami oraz wskazanie duplikatów. Idealne markery to takie, które po pierwsze związane są bezpośrednio z genem kontrolującym ważną dla hodowców cechę, po drugie gen, z którym związany jest marker nie powinien wykazywać rekombinacji z badaną cechą.

Porównywanie homologicznych regionów QTL głównych gatunków roślin uprawnych na świecie – kukurydzy, ryżu i pszenicy zwyczajnej przynosi potwierdzenie słuszności teorii syntenii genomów (podobieństwo genów i ich ułożenia w chromosomach). Częste nagromadzenie w jednym regionie QTL różnych cech fenotypowych wynika najprawdopodobniej albo z plejotropowego charakteru genu zlokalizowanego w tym obszarze lub też ze sprzężenia odrębnych *loci* (tzw. grupy sprzężeń).

Pomimo coraz rozleglejszej wiedzy na temat funkcjonowania genomów roślin uprawnych, jej obecny stan jest zaledwie kroplą w morzu przyszłych odkryć – stale uaktualnianych zasobów wiadomości w tej tematyce. Postęp w rolnictwie i hodowli dzięki technologiom DH, mapom genetycznym, mapowaniu QTL i genom kandydującym już następuje, a im więcej będzie badań prowadzonych w różnych środowiskach i warunkach dla ważnych gospodarczo gatunków – jak pszenica – tym będziemy bliżej lepszego poznania funkcjonowania genomu i efektywniejszego wyprowadzania nowych wartościowych odmian.

## 2. CELE BADAŃ

Podjęcie badań dotyczących zawartości cukrów rozpuszczalnych w wybranych organach asymilacyjnych pszenicy zwyczajnej (*Triticum aestivum* L.), z równoczesną oceną wielkości plonu w warunkach suszy glebowej, wynika z braku dostatecznej wiedzy na temat ich udziału w adaptacji do tego rodzaju stresu. Niewiele jest również danych dotyczących powiązania wartości tych parametrów z badaniami molekularnymi, opierającymi się między innymi na identyfikacji QTL, w celu zrozumienia genetycznego podłoża reakcji roślin na suszę.

Cel poznawczy był realizowany poprzez:

- Identyfikację *loci* cech ilościowych (QTL) wybranych elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych w wybranych organach asymilacyjnych (liść flagowy, dokłósie, kłos) roślin populacji mapującej linii podwojonych haploidów (CSDH) pszenicy w warunkach stresu suszy glebowej i optymalnego nawodnienia.
- Analizę rozmieszczenia na chromosomach zidentyfikowanych QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych oraz wskazanie regionów o działaniu plejotropowym.
- Wskazanie regionów genomu oraz markerów molekularnych stabilnych oraz najsilniej sprzężonych z badanymi cechami ilościowymi.

Celem aplikacyjnym pracy było:

- Określenie możliwości wykorzystania zawartości cukrów w liściu, dokłósiu oraz kłosie jako wskaźnika plonowania w suszy oraz przy optymalnym nawadnianiu.
- Wytypowanie regionów oraz markerów molekularnych przydatnych do selekcji genotypów o zwiększonym plonowaniu i podwyższonej odporności na stres suszy z możliwością wykorzystania ich w hodowli roślin.

### 3. MATERIAŁ BADAŃ I METODY

#### 3.1. Materiał roślinny

Dziewięćdziesiąt cztery linie podwojonych haploidów populacji CSDH pszenicy jarej, o heksaploidalnym genomie (AABBDD), wraz z formami rodzicielskimi – Chinese Spring (CS) i SQ1, stanowiło materiał doświadczeń niniejszej pracy. Wykorzystana populacja mapująca została wyprowadzona przez prof. S. Quarrie z mieszańca F1 krzyżówki



Fotografia 1. Dojrzałe kłosy CS (A) i SQ1 (B)

CS, dobrze zbadanej w doświadczeniach laboratoryjnych i polowych pszenicy jarej oraz SQ1, linii o podwyższonym poziomie kwasu abscysynowego. Forma SQ1 osiąga niższy pokrój, wykształca liście o mniejszej powierzchni blaszki oraz posiada ościste kłosy – w przeciwieństwie do CS (fotografia 1). Ponadto charakteryzuje się mniejszą przepuszczalnością szparek i wyższą wydajnością zużycia wody (Quarrie i wsp., 1994; 2005). W populacji CSDH występuje duża zmienność linii pod względem ważnych cech agronomicznych, oraz istotnych dla plonowania charakterystyk morfologicznych, anatomicznych i fizjologicznych (Czyczyło-Mysza 2013; Czyczyło-Mysza i wsp., 2013, Habash i wsp., 2007; Małek i wsp., 2012, Quarrie i wsp., 2005).

#### 3.2. Mapa genetyczna

Mapa markerów sporządzona przez zespół prof. Steve'a Quarrie (2005) oraz uzupełniona o markery DArT (ang. *Diversity Array Technology*, technologia zróżnicowanych mikromacierzy) (Czyczyło-Mysza i wsp., 2013) posłużyła do realizacji niniejszej pracy. Mapa uwzględnia 920 markerów molekularnych różnego typu (AFLP, RFLP, SSR oraz DArT) obejmujących łącznie długość około 4040 cM w 21 grupach sprzężeń (genomy: A, B i D).

#### 3.3. Przebieg doświadczenia i warunki wzrostu roślin

Ziarniaki 94 linii CSDH oraz 2 form rodzicielskich (12 ziarniaków/linię DH), po zabezpieczeniu zaprawą nasienną T (Fotografia 2.A), skielkowano w pojemnikach z wysterylizowanym (120°C, 0,5 MPa, 20 min.) i zwilżonym pożywką Hoaglanda perlitem przez 2 dni w ciemności (Fotografia 2.B i 2.C), w temperaturze pokojowej (19-21°C).

Kiełkujące ziarniaki przeniesiono następnie do ludy chłodniczej, gdzie następowała wernalizacja (Fotografia 2.D i 2.E) przy zachowaniu 8 h fotoperiodu w temperaturze 4 °C, przez okres 7 tygodni. Otrzymane siewki aklimatyzowano przez okres 3 dni w temperaturze pokojowej przy naturalnym oświetleniu (Fot. 2F). Następnie przeniesiono je do wazonów (śr. 15 cm, wys. 20 cm, siewka/wazon) wypełnionych mieszanką glebową i umieszczono w tunelu wegetacyjnym, zabezpieczonym przed opadami. Mieszanke glebową otrzymano poprzez dokładne zmieszanie ziemi ogrodniczej z substratem torfowym oraz piasku (v:v, 1:1) i przesianie przez sito ( $\phi$  1 cm). Wazony napełniano powietrznie suchą glebą o masie 2,1-2,3 kg (w zależności od doświadczenia). Wzrost roślin odbywał się w warunkach zbliżonych do naturalnych (Fotografia 2.G i 2.H), przy zachowanej długości dnia i temperaturze powietrza przypadających na okres wiosenno-jesienny (V-IX), a wilgotność i temperatura powietrza mierzona i zapisywana była w różnych punktach tunelu przez rejestrator danych AR 205, APAR Polska.

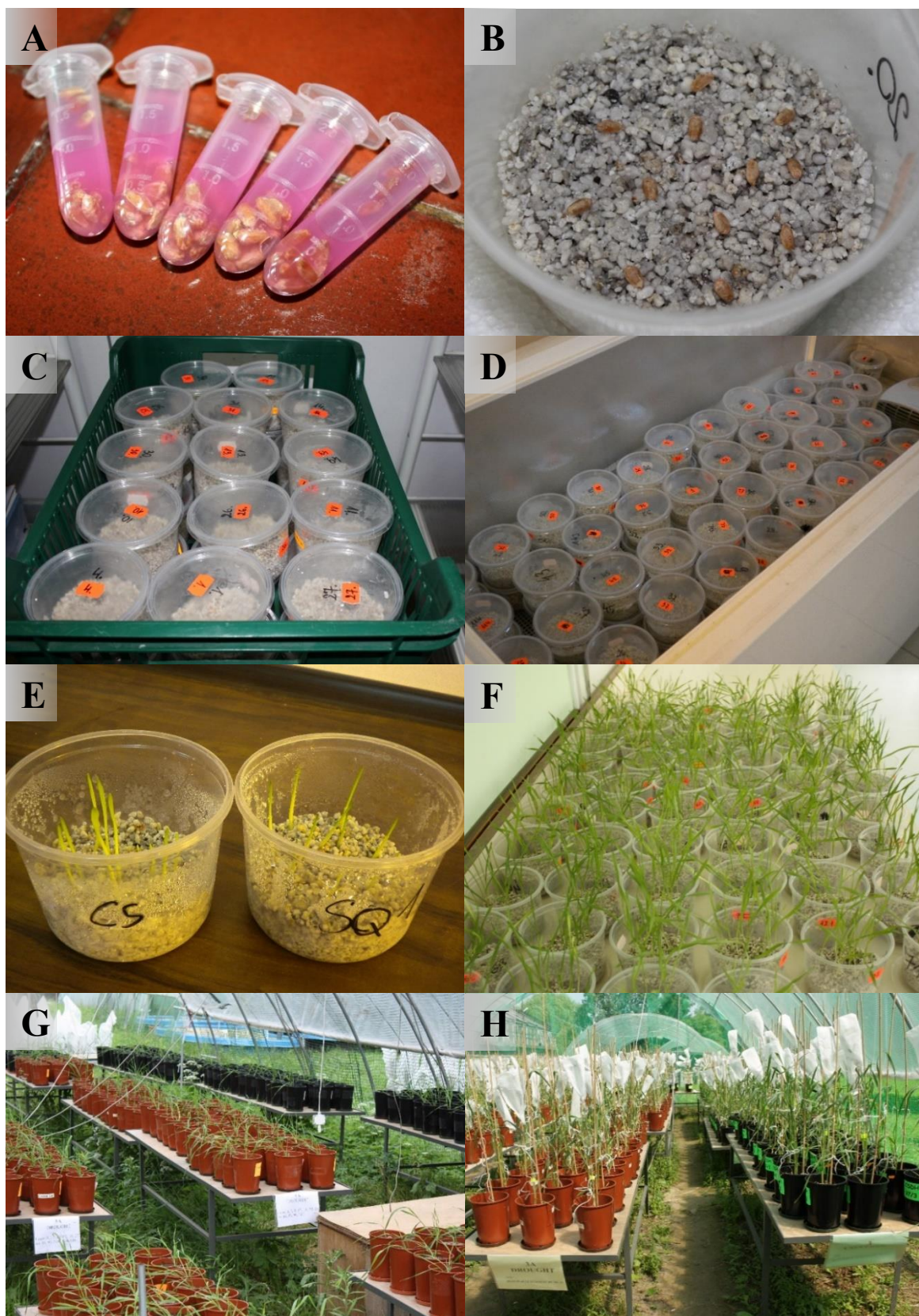
Doświadczenia prowadzono w latach: 2010-2013. W pierwszym etapie każdego sezonu wegetacja roślin przebiegała przy optymalnej wilgotności gleby (65-70% połowej pojemności wody, ppw)<sup>1</sup>. W stadium krzewienia (lata: 2010, 2011 i 2012) oraz w stadium strzelania w źdźbło (rok 2013) u roślin przeznaczonych do traktowania stresem suszy, ograniczono nawadnianie w celu uzyskania stresu suszy (D, ang. *drought*) na poziomie 20-25% ppw przez 4 tygodnie. W każdym z doświadczeń rośliny kontrolne (C, ang. *control*) utrzymywano na optymalnym poziomie nawodnienia (65-70%). Każdy obiekt (C i D) był złożony z trzech powtórzeń prowadzonych w osobnych wazonach (3 rośliny z linii DH/traktowanie). W trakcie doświadczenia kontrolowano poziom wilgotności gleby (wilgotnościomierz CS620, Campbell, Wielka Brytania oraz pomiary wagowe).

W ostatnim dniu trwania 4-tygodniowej suszy, gdy ziarniaki kłosów pędu głównego znajdowały się w fazie wodnistej (2010-2012 r.) lub mlecznej (2013 r.), zebrano i zamrożono (-64°C) liście flagowe (2010-2013 r.), dokłosa i kłosa (2012-2013 r.) pędów głównych do badań biochemicznych.

---

<sup>1</sup> Oznaczenie połowej pojemności gleby wykonano wg Hillel i van Bavel (1976). Powietrznie suche próby 100 g gleby umieszczono w stalowych cylindrach ( $\phi$  5 cm, wys. 13 cm) z perforowanym dnem i umieszczono na 1 h w wodzie. Po 24 i 48 h oznaczono objętościową pojemność wody (OPW) w glebie: 0,43 i 0,25 (cm<sup>3</sup> cm<sup>3</sup>), odpowiednio. Przyjęto 100% ppw przy 0,25 cm<sup>3</sup> cm<sup>3</sup> OPW.





Fotografia 2. Przebieg doświadczenia: (A) zabezpieczenie materiału nasiennego zaprawą T, (B) ułożenie ziarniaków w perlite, (C) kielkowanie w ciemności (2 dni, 21-23<sup>0</sup>C), (D) wernalizacja (7 tygodni, 4<sup>0</sup>C, 8h fotoperiod), (E) siewki CS i SQ1 kielkujące w chłodzie, (F) aklimatyzacja siewek w stadium trzech liści, (G, H) wzrost i dojrzewanie



### 3.4. Pomiary biochemiczne

#### 3.4.1. Przygotowanie materiału

Zamrożony materiał roślinny poddano liofilizacji (liofilizator Freezone 4.5, Labconco, USA) przez 48 h (liście, dokłosa) lub 72 h (kłosy) i sproszkowano (30 Hz, 2 min) w miksującym młynie kulowym (MM 400, Retsch, Kroll, Niemcy).

#### 3.4.2. Badanie całkowitej zawartości cukrów rozpuszczalnych

Cukry rozpuszczalne wyekstrahowano z naważek o masie 6 mg ( $\pm 0,1$  mg) wytrząsanych w 95% etanolu w młynie kulowym (Retsch MM 400, Kroll, Niemcy) (15 min, 30 Hz), a następnie uzyskany ekstrakt odwirowano (15 min.,  $10^{\circ}\text{C}$ ,  $21\ 000 \times g$ ). Zawartość cukrów rozpuszczalnych (WSC) w próbkach została określona zmodyfikowaną metodą fenolową (Dubois i wsp., 1951). Pomiar absorbancji ( $\lambda=490$  nm) wykonano na 96-dołkowych płytkach przy użyciu spektrofotometru (Synergy 2, BioTek, USA). Wyniki odnoszono do sześciopunktowej krzywej kalibracyjnej glukozy (Sigma, Aldrich, Niemcy).

#### 3.4.3. Badanie składu puli cukrów

Ekstrakcję prób o masie 10 mg ( $\pm 0,5$  mg) prowadzono w 1 ml wody dejonizowanej przez 1h przy  $250 \text{ obr} \cdot \text{min}^{-1}$  w rotatorze (RL 2002, JW Electronic, Polska), a następnie odwirowano. W celu wytrącenia białek, ekstrakt rozcieńczono acetonitrylem (1:1, v:v) i odwirowano (15 min.,  $10^{\circ}\text{C}$ ,  $21\ 000 \times g$ ). Supernatanty po przefiltrowaniu przez membranę  $0,20 \mu\text{m}$  (Costar Spin-X) nastrzykiwano na kolumnę. Analizę cukrów wykonano za pomocą wysokosprawnego chromatografu cieczowego złożonego z następujących modułów: G1312A; autosampler Agilent G1329A, termostat Dionex STH 585 Column Oven, detektor ESA CoulochemII Analytical Cell 5040 z elektrodą złotą, przetwornik A/D Agilent Interface 35900E, program sterujący i zbierający dane: ChemStation Rev.B.04.01. Rozdział badanych cukrów prowadzono na kolumnie Hamilton RCX-10  $250 \times 4,1$  mm; przy przepływie fazy ruchomej:  $1,5 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ . Zastosowano elucję izokratyczną  $75 \text{ mM}$  roztworem wodnym NaOH. Detekcję amperometryczną wykonywano techniką impulsową przy potencjale analitycznym  $200 \text{ mV}$ ; potencjale utleniającym  $800 \text{ mV}$  i potencjale redukującym  $-900 \text{ mV}$  (względem palladowej elektrody porównawczej). Objętość dozowana wynosiła  $5 \mu\text{l}$ , temperatura kolumny:  $35^{\circ}\text{C}$ , a czas integracji 12 min. Identyfikację poszczególnych cukrów (glukoza, fruktoza, sacharoza, maltoza) przeprowadzono na podstawie parametrów retencji odpowiednich standardów (Sigma, Aldrich, Niemcy) nastrzykiwanych w identycznych warunkach jak analizowane próbki. Analizę ilościową oparto na pięcio- lub sześciopunktowych krzywych kalibracyjnych.

### 3.5. Pomiar elementów składowych plonu (2011-2013 r.)

Określono biomasę części nadziemnych rośliny (ang. *Dry Weight per Plant*, DWP), liczbę ziaren z rośliny (ang. *Grain Number per Plant*, GNP) oraz masę ziaren z rośliny (ang. *Grain Weight per Plant*, GWP). Wyżej wymienione komponenty plonu nie obejmowały kłosa pierwszego pędu ze względu na wykorzystanie go do badań biochemicznych. Określono natomiast suchą masę kłosa (ang. *Dry Weight per Ear*, DWE) pędu głównego, ściętego w ostatnim dniu suszy ( $\pm 1$ mg).

### 3.6. Opracowanie wyników i analizy statystyczne

#### 3.6.1. Opracowanie wyników, podstawowe statystyki, normalność rozkładów oraz testowanie istotności różnic

Wyniki pomiaru absorbancji ogólnej puli cukrów rozpuszczalnych opracowano przy użyciu oprogramowania GEN 5.1, a składu puli cukrów za pomocą ChemStation Rev.B.04.01. Do zestawienia i przedstawienia graficznego danych użyto pakietu Microsoft Office 2013. Wyniki fenotypowania poddano analizie statystycznej (Statistica v. 9.0). Sprawdzone zgodność rozkładów cech populacji CSDH oraz form rodzicielskich z rozkładem normalnym w oparciu o podstawowe charakterystyki (średnia, odchylenie standardowe, skośność i kurtoza), histogramy i wykresy normalności (dane nie prezentowane). Odrzucono odbiegające dane. W przypadku stwierdzenia odchylenia od rozkładu normalnego, wykonano transformację danych metodą Boxa-Coxa. Następnie przeprowadzono wieloczynnikową analizę wariancji (ANOVA), w celu określenia istotności różnic pomiędzy średnimi grupowymi w populacji CSDH. Dla określenia istotności różnic pomiędzy liniami rodzicielskimi wykorzystano test T studenta dla prób niezależnych (wzgl. grup). W oparciu o analizę wariancji obliczono współczynnik odziedziczalności w szerokim zakresie ( $h^2$ ) według Cherif i wsp., (2010) oraz International Rice Research Institute (2006).

#### 3.6.2. Identyfikacja QTL

Analizy QTL prowadzone były na uśrednionych danych osobno dla każdego roku i traktowania przy pomocy programu Windows QTLCartographer v. 2.5 (Wang i wsp., 2011) metodą analizy regresji liniowej (SMA) oraz złożonego mapowania przedziałowego (CIM).

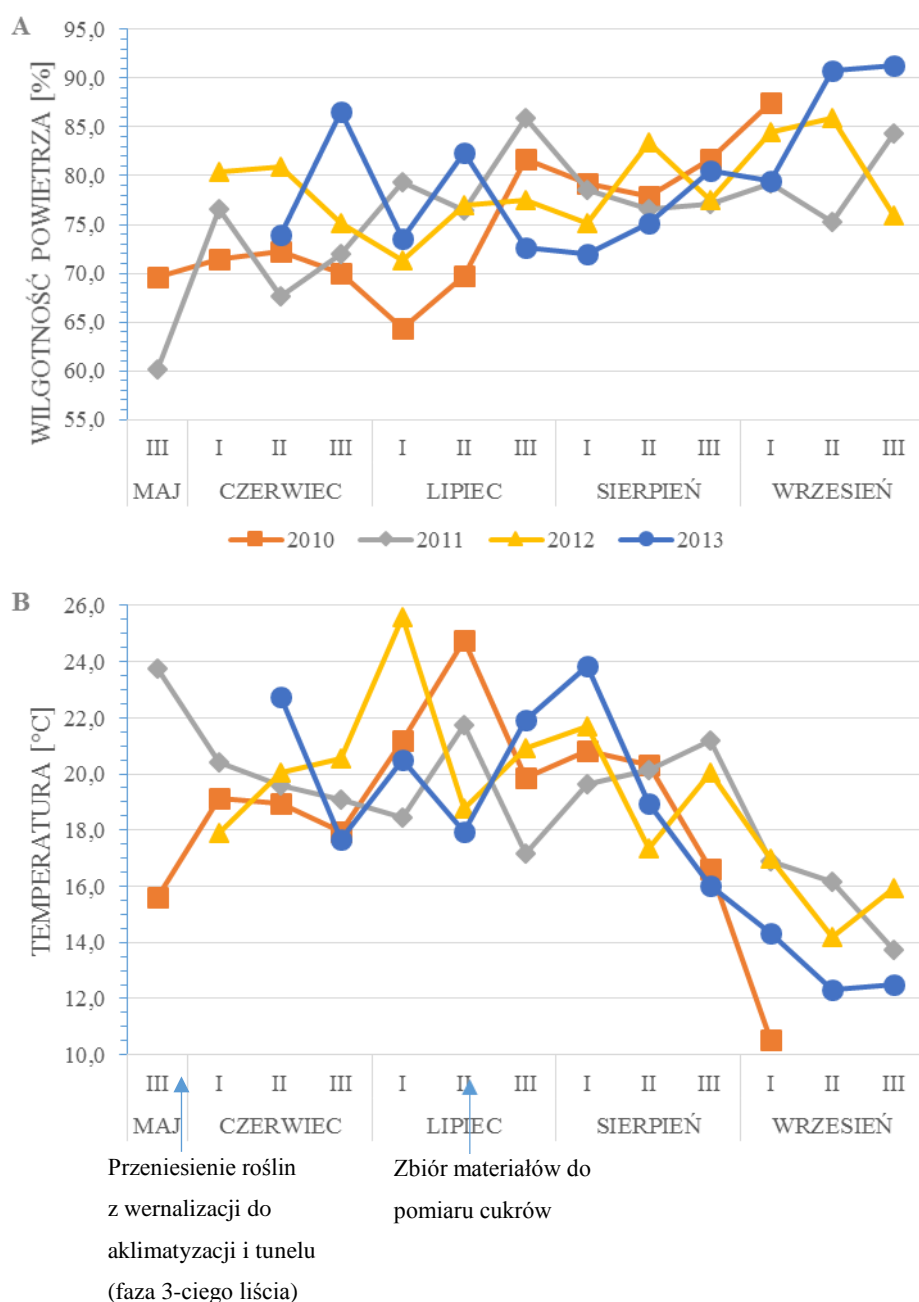
Metoda CIM została zastosowana jako główna w wyznaczaniu markerów i regionów warunkujących zmienność populacyjną badanych w pracy cech. Poprzez ocenę

największego prawdopodobieństwa (ang. *Maximum Likelihood Ratio*, max. LR) umożliwia ona określenie związku pomiędzy efektem QTL, a markerami wyznaczającymi przedział na mapie genetycznej w jednej z grup sprzężeń. Krzywa LOD, proporcjonalna względem krzywej LR, jest określana dla każdej z cech, a piki których szczyt znajduje się na równi lub ponad wyznaczoną wartością krytyczną LOD są uznawane za istotne – w ten sposób wyznaczany jest region QTL. W pracy przyjęto poziom krytyczny  $LOD=2,0$ , a dodatkowo wyróżniono QTL o dużej wiarygodności, które zostały potwierdzone przy progu LOD wyznaczonym testem 1000 permutacji. Metoda umożliwia również określenie markera, który znajduje się najbliżej max. LOD piku uznanego za QTL i z największym prawdopodobieństwem jest sprzężony z wykrytym efektem. Oprócz lokalizacji [cM] maksimum LOD analiza dostarcza informacji o kierunku i sile efektu addytywnego allela matczynego (a) wyrażonego w jednostkach pomiaru analizowanej cechy, a także określa wartość współczynnika determinacji  $R^2$  [%] szacującego procentowy wpływ konkretnego QTL na zmienność fenotypową cechy obserwowaną w badanej populacji. QTL o wartości  $R^2 \geq 10\%$  oznaczono w pracy jako główne.

Metoda SMA polega na badaniu istotności związku pojedynczego markera z analizowaną cechą i została zastosowana w pracy – jako komplementarna wobec CIM. Porównanie lokalizacji QTL uzyskanych w obu metodach dla każdej z badanych cech pozwoliło na potwierdzenie wyników QTL. Ponadto w oparciu o rezultaty uzyskiwane w metodzie SMA dla różnych kombinacji czynników: cecha  $\times$  traktowanie  $\times$  rok, osobno dla dodatnich i ujemnych efektów addytywnych, obliczono średni względny efekt addytywny pojedynczego markera w stosunku do najniższej dodatniej lub najwyższej ujemnej wartości dla której występowały QTL przy  $p \leq 0.05$ . Następnie dla tej samej cechy i traktowania w różnych latach wyliczono średni względny efekt addytywny pojedynczego markera (SMAadd.). Użycie tej samej skali dla różnych cech umożliwiło porównanie efektów addytywnych różnych cech, gdzie piki dodatnie powyżej 1 oraz ujemne, poniżej -1 wskazują na istnienie QTL w danym *locus* przy  $p \leq 0.05$ . Uogólniając, zabieg ten miał na celu uzyskanie stabilniejszego obrazu QTL w obrębie tego samego traktowania w różnych latach doświadczeń i został zastosowany jako uzupełnienie wyników analizy CIM.

## 4. WYNIKI

### 4.1. Warunki pogodowe



Rycina 1. Średnia wilgotność (A) i temperatura powietrza (B) w dekadach sezonów wegetacyjnych 2010-2013. Strzałkami zaznaczono terminy: przeniesienia roślin do wazonów oraz zbioru prób do pomiaru zawartości cukrów.

Średnie dekadowe wilgotności (rycyna 1.A) oraz średnie dekadowe temperatury powietrza (rycyna 1.B) w sezonach wegetacyjnych 2010-2013 zostały obliczone na podstawie danych z rejestratora AR 205 (APAR, Polska) w oparciu o pomiary temperatury i wilgotności dokonywane przez całą dobę podczas wzrostu roślin w tunelu wegetacyjnym (6 pomiarów  $\text{punkt} \cdot \text{h}^{-1}$ ), odpowiednio w czterech oraz dwu punktach tunelu. Sezony

wegetacyjne różniły się między sobą, zarówno średnią dobową temperaturą, jak i wilgotnością dla dekad. Rok 2013 pod względem temperatur w pierwszym okresie wzrostu roślin w hali wegetacyjnej (II-ga dekada czerwca), był najcieplejszy spośród wszystkich lat doświadczeń. Szczególnie istotne dla wzrostu i plonowania roślin oraz zawartości cukrów w badanych organach były warunki pogodowe w okresie prowadzenia suszy – od połowy czerwca do połowy lipca. W tym przedziale czasowym, rok 2012 odbiegał od pozostałych pod względem wysokich średnich dekadowych temperatur, przy wilgotności utrzymanej na zbliżonym poziomie do 2011 roku. Podczas zbioru materiałów najwyższą średnią dekadową temperaturą i najniższą wilgotnością, w porównaniu z innymi latami charakteryzowało się pierwsze doświadczenie (2010), natomiast ostatni rok doświadczeń odznaczał się najniższą średnią dekadową temperaturą przy najwyższej wilgotności w tym okresie. W okresie wypełniania i dojrzewania kłosów najmniej korzystne, niższe temperatury, występowały w latach 2010 i 2013.

#### **4.2. Badanie zmienności elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie**

##### *4.2.1. Analiza zmienności elementów składowych plonu*

Analiza wariancji wykazała istotne zróżnicowanie dla wszystkich elementów składowych plonu pokazanych w tabeli 1 ( $p \leq 0.001$ ). Głównym źródłem zmienności GNP, GWP oraz DWP było traktowanie, natomiast w przypadku DWE największe różnice związane były ze zmiennością roczną. Dużą stałością, w porównaniu do innych czynników, charakteryzowały się linie DH rozpatrywane osobno oraz ich interakcje z traktowaniem i rokiem doświadczeń (odpowiednio: 0,16-0,85%, 0,04-0,12% oraz 0,05-0,16%). Odziedziczalność każdej z omawianych cech była wysoka: od 80,8% (DWP) do 99,5% (GWP), co wskazuje na duży udział zmienności genetycznej w obserwowanej zmienności fenotypowej badanych elementów składowych plonu.

W tabeli 2 przedstawiono średnie wartości elementów składowych plonu linii rodzicielskich i populacji mapującej CSDH w warunkach optymalnego nawodnienia (C) i suszy glebowej (D) z trzech lat doświadczeń. Populację CSDH charakteryzuje duża zmienność, która w przypadku każdej z badanych cech wychodzi poza zakres średnich wartości obserwowanych u osobników rodzicielskich. Wykazano istotne statystycznie różnice pomiędzy rodzicami w liczbie ziaren na roślinę (C) oraz w suchej masie kłosa (D). Susza wywołała drastyczny spadek masy i liczby ziaren z rośliny oraz biomasy części nadziemnych w porównaniu do optymalnego nawadniania (odpowiednio o: 61%, 53%

i 51%). Natomiast wpłynęła istotnie, choć w znacznie mniejszym stopniu, na suchą masę pędu głównego, obniżając ją o 9%, w porównaniu do roślin kontrolnych. Wartości skośności i kurtozy nie przekraczały zakresu od -1 do 1 dla większości z cech, a jedynie dla GNP oraz GWP w suszy przedział ten nie został zachowany.

Tabela 1. Źródła zmienności elementów składowych plonu populacji CSDH w latach 2011-2013 – ze statystyką [45F, udziałem wariancji[%] i odziedziczalnością ( $h^2$ [%])

Źródło zmienności	Cecha				
	DWE	GNP	GWP	DWP	
<b>Linia DH (1)</b>	F	22,9***	11,2***	10,6***	20,1***
	%	0,85	0,33	0,16	0,25
<b>Traktowanie (2)</b>	F	80,7***	2926,2***	5597,4***	6074,1***
	%	2,98	86,31	84,65	74,16
<b>Rok (3)</b>	F	2341,7***	279,9***	756,6***	1897,8***
	%	86,62	8,26	11,44	23,17
<b>1*2</b>	F	1,9***	4,2***	4,0***	3,5***
	%	0,07	0,12	0,06	0,04
<b>1*3</b>	F	4,3***	4,4***	4,2***	3,9***
	%	0,16	0,13	0,06	0,05
<b>2*3</b>	F	251,8***	164,3***	239,4***	190,8***
	%	9,32	4,85	3,62	2,33
	<b>h<sup>2</sup></b>	81,3	98,5	99,5	80,8

DWE – sucha masa kłosa, GNP – liczba ziaren z rośliny, GWP – masa ziaren z rośliny, DWP – biomasa (części nadziemnych) rośliny, \*\*\* –  $p \leq 0,001$

Tabela 2. Statystyka opisowa elementów składowych plonu pszenicy populacji CSDH i linii rodzicielskich roślin kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D): średnia  $\pm$ SD (odchylenie standardowe), minimum (Min.), maksimum (Max.), skośność (Sk) i kurtoza (K) – z zaznaczeniem liczebności prób (N).

Cecha	Linie rodzicielskie			CSDH						
	CS	SQ1	t	N	Średnia $\pm$ SD	Min.	Max.	Sk	K	
<b>DWE</b> [g]	C	0,64 $\pm$ 0,18	0,98 $\pm$ 0,41	NS	822	0,65 $\pm$ 0,28	0,16	1,52	0,84	-0,18
	D	0,56 $\pm$ 0,13	0,86 $\pm$ 0,13	**	825	0,59 $\pm$ 0,17	0,07	1,32	0,59	0,81
<b>GNP</b>	C	75,2 $\pm$ 25,40	55,4 $\pm$ 8,09	*	831	73,7 $\pm$ 28,19	12,00	229,00	0,74	0,98
	D	31,8 $\pm$ 17,09	21,4 $\pm$ 10,92	NS	831	34,5 $\pm$ 20,70	0,00	149,00	1,02	2,71
<b>GWP</b> [g]	C	2,06 $\pm$ 0,83	2,10 $\pm$ 0,57	NS	831	2,38 $\pm$ 0,87	0,42	4,83	0,25	-0,62
	D	0,76 $\pm$ 0,49	0,59 $\pm$ 0,25	NS	831	0,92 $\pm$ 0,56	0,00	4,02	0,90	1,45
<b>DWP</b> [g]	C	4,32 $\pm$ 1,71	3,65 $\pm$ 0,98	NS	831	4,78 $\pm$ 1,72	1,38	9,82	0,13	-0,69
	D	2,21 $\pm$ 0,91	1,76 $\pm$ 0,40	NS	831	2,36 $\pm$ 1,11	0,18	7,69	0,84	0,59

DWE – sucha masa kłosa, GNP – liczba ziaren z rośliny, GWP – masa ziaren z rośliny, DWP – biomasa (części nadziemnych) rośliny

Średnie dla rodziców obliczono na podstawie 18 pomiarów, a istotność różnic pomiędzy nimi określono za pomocą testu t-Studenta (\*\* -  $p \leq 0,01$ , \* -  $p < 0,05$ , NS – brak różnic).

#### 4.2.2. *Analiza zmienności zawartości cukrów w liściu flagowym*

Największy wpływ na zmienność populacyjną ogólnej puli cukrów oraz zawartość poszczególnych cukrów w liściu flagowym (Tabela 3), wykazano względem roku doświadczenia (40-98%), a najmniejszy dla linii DH rozpatrywanej: *per se* (0,17-1,00%) oraz pod kątem poszczególnych traktowań (0,08-0,38%) i lat (0,10-0,52%). Odziedziczalność zawartości cukrów mierzonych w liściu flagowym nie przekraczała 50%, a najwyższe wartości uzyskano dla: glukozy, fruktozy i sacharozy. Dla traktowania zbliżone wartości procentowe zmienności populacyjnej wykazano dla glukozy (21%) i sacharozy (17%).

Tabela 3. Źródła zmienności zawartości cukrów w liściu flagowym populacji CSDH w trzech latach doświadczeń (2010, 2012, 2013) – ze statystyką F, udziałem wariancji[%] i odziedziczalnością ( $h^2$ [%])

Źródło zmienności		Cecha				
		WSC <sub>FL</sub>	GLU <sub>FL</sub>	FRU <sub>FL</sub>	SUC <sub>FL</sub>	MAL <sub>FL</sub>
Linia DH (1)	F	8,1***	13,7***	14,6***	7,6***	12,0***
	%	0,58	0,83	1,00	0,17	0,65
Traktowanie (2)	F	60,7***	343,7***	701,6***	760,4***	6,2*
	%	4,29	20,83	48,13	17,07	0,33
Rok (3)	F	1171,1***	1132,0***	583,9***	3406,4***	1814,3***
	%	82,79	68,59	40,05	76,47	97,71
1*2	F	2,7***	3,0***	3,5***	3,7***	7,0***
	%	0,19	0,18	0,24	0,08	0,38
1*3	F	3,9***	6,9***	7,7***	4,5***	9,0***
	%	0,28	0,42	0,52	0,10	0,49
2*3	F	168,0***	151,0***	146,6***	271,9***	8,3***
	%	11,88	9,15	10,06	6,10	0,45
	$h^2$	36,3	50,0	47,5	40,3	24,9

WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, [...] <sub>FL</sub> – zawartość [...] w liściu

Wśród cukrów największy wpływ traktowania (48%), przy jednocześnie najniższej zmienności rocznej (40%), odnotowano dla fruktozy. Najmniejszy wpływ traktowania wśród badanych cukrów wykazano dla zawartości maltozy (0,33%). Ponadto charakteryzowała ją najniższa odziedziczalność (25%). Traktowanie miało również niewielki wpływ (4%) na ogólną zawartość cukrów rozpuszczalnych w liściu, a odziedziczalność tej cechy nie była wysoka (36%). Jednakże dla każdej z omawianych cech wykazano istotność różnic we wszystkich uwzględnianych czynnikach zmienności populacyjnej, natomiast nie wykazano jej między CS a SQ1 (tabela 4). U roślin poddanych suszy, w porównaniu z kontrolnymi, odnotowano niższe wartości średniej WSC oraz

SUC<sub>FL</sub>, odpowiednio o 7% i 20%. Natomiast zawartość pozostałych z badanych cukrów była wyższa u roślin poddanych suszy średnio o 6% (MAL<sub>FL</sub>), 31% (GLU<sub>FL</sub>) oraz 52% (FRU<sub>FL</sub>), w odniesieniu do roślin kontrolnych. Średnia zawartość poszczególnych cukrów wahała się w granicach 12-56 mg·g<sup>-1</sup> (C) i 15-45 mg·g<sup>-1</sup> (D) suchej masy liścia flagowego. Minima i maksima w populacji CSDH w znacznym stopniu wykraczały poza zakres zmienności obserwowany u linii rodzicielskich w przypadku każdej z badanych cech. Rozkład danych empirycznych w każdym z badanych przypadków za wyjątkiem FRU<sub>FL</sub> był zbliżony do rozkładu normalnego, na co wskazują wartości skośności i kurtozy.

Tabela 4. Statystyka opisowa zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym pszenicy populacji CSDH i linii rodzicielskich roślin kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D): średnia ( $\pm$ SD, odchylenie standardowe), minimum (Min.), maksimum (Max.), skośność (Sk) i kurtoza (K) – z zaznaczeniem liczebności prób (N).

Cecha	Linie rodzicielskie			CSDH						
	CS	SQ1	t	N	Średnia $\pm$ SD	Min.	Max.	Sk	K	
WSC <sub>FL</sub>	C	90,35 $\pm$ 47,18	79,98 $\pm$ 26,36	NS	1113	80,53 $\pm$ 31,42	17,62	172,42	0,01	-0,76
	D	82,74 $\pm$ 37,62	72,73 $\pm$ 41,26	NS	1113	74,81 $\pm$ 33,62	14,24	201,03	0,54	-0,26
GLU <sub>FL</sub>	C	13,46 $\pm$ 9,81	12,75 $\pm$ 6,72	NS	823	13,63 $\pm$ 7,42	1,88	41,73	0,66	0,18
	D	11,02 $\pm$ 3,33	11,01 $\pm$ 3,97	NS	817	17,82 $\pm$ 10,23	2,06	58,50	1,06	0,89
FRU <sub>FL</sub>	C	13,42 $\pm$ 10,17	12,78 $\pm$ 8,09	NS	823	12,32 $\pm$ 6,85	0,02	44,97	0,95	1,56
	D	12,25 $\pm$ 4,03	11,83 $\pm$ 4,03	NS	817	18,77 $\pm$ 11,53	1,99	92,00	1,60	3,85
SUC <sub>FL</sub>	C	72,68 $\pm$ 34,67	64,18 $\pm$ 26,45	NS	823	55,83 $\pm$ 21,58	10,57	123,53	0,17	-0,54
	D	62,29 $\pm$ 35,73	34,16 $\pm$ 33,65	NS	817	44,64 $\pm$ 31,82	5,19	174,72	0,97	0,64
MAL <sub>FL</sub>	C	14,46 $\pm$ 9,84	15,27 $\pm$ 6,37	NS	823	14,35 $\pm$ 8,46	0,32	41,52	0,31	-0,55
	D	15,58 $\pm$ 3,94	15,27 $\pm$ 6,40	NS	817	15,21 $\pm$ 9,75	0,25	58,40	0,65	0,96

WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, [...] <sub>FL</sub> – zawartość [...] w liściu

Średnie dla rodziców obliczono na podstawie 18 pomiarów, a istotność różnic pomiędzy nimi określono za pomocą testu t-Studenta (\*\* -  $p \leq 0,01$ , \* -  $p < 0,05$ , NS – brak różnic).

#### 4.2.3. Analiza zmienności zawartości cukrów w dokłosiu

Wszystkie wymienione w tabeli 5 czynniki różnicowały w sposób znaczący populację CSDH pod względem zmierzonych w dokłosiu zawartości cukrów. W ponad 90% obserwowana zmienność w zakresie WSC<sub>P</sub> oraz GLU<sub>P</sub> wynikała z roku doświadczalnego. Podobnie w przypadku MAL<sub>P</sub> przeważający procent zmienności (65%) był wynikiem różnych lat doświadczeń. SUC<sub>P</sub> również była w dużym stopniu warunkowana przez rok (33%), choć przede wszystkim przez traktowanie w zależności od roku (39%). Jedyne FRU<sub>P</sub>, pomimo dużego wpływu roku doświadczenia (38%), w przeważającej części zależna była od traktowania (53%). W dużej mierze zmienność fenotypowa WSC<sub>P</sub>, GLU<sub>P</sub> i FRU<sub>P</sub> wynikała ze zmienności genetycznej ( $h^2 > 50\%$ ), ponadto wykazano największy wpływ



środowiska na SUC<sub>P</sub> i MAL<sub>P</sub>. CS i SQ1 przy optymalnym poziomie nawodnienia różniły się pod względem ogólnej zawartości cukrów oraz zawartości glukozy i fruktozy, natomiast nie wykazano różnic dla sacharozy i maltozy (tabela 6). Pomimo braku różnic statystycznych w WSC pomiędzy roślinami rodzicielskimi w suszy, wykazano istotne statystycznie różnice w zawartości poszczególnych cukrów ( $p \leq 0,001$ ) w badanych liniach populacji CSDH. Największa średnia zawartość spośród analizowanych cukrów cechowała w obu grupach roślin (C, D) sacharozę, natomiast najmniejszy procent stanowiła frakcja glukozy i fruktozy. Dodatkowo odznaczały się one najwyższymi wartościami współczynnika skupienia i prawoskośnością rozkładów, co mogło wynikać z błędów oznaczenia przy stosunkowo niskiej zawartości cukrów. Również rozkład empiryczny MAL<sub>P</sub> odbiegał od rozkładu normalnego.

Tabela 5. Źródła zmienności zawartości cukrów w dokłosiu populacji CSDH w dwu latach doświadczeń (2012, 2013) – ze statystyką F, udziałem wariancji[%] i odziedziczalnością ( $h^2$ [%])

Źródło zmienności		Cecha				
		WSC <sub>P</sub>	GLU <sub>P</sub>	FRU <sub>P</sub>	SUC <sub>P</sub>	MAL <sub>P</sub>
<b>Linia DH (1)</b>	F	12,3***	14,4***	15,2***	8,3***	7,6***
	%	0,52	1,51	2,33	1,61	4,27
<b>Traktowanie (2)</b>	F	164,4***	20,5***	349,7***	125,7***	29,2***
	%	7,02	2,16	53,50	24,39	16,32
<b>Rok (3)</b>	F	2148,9***	893,0***	250,3***	170,9***	115,6***
	%	91,78	94,02	38,29	33,16	64,65
<b>1*2</b>	F	3,6***	3,3***	4,6***	3,0***	3,7***
	%	0,15	0,35	0,70	0,59	2,08
<b>1*3</b>	F	3,9***	5,6***	6,4***	5,7***	6,2***
	%	0,16	0,59	0,97	1,11	3,44
<b>2*3</b>	F	8,3***	13,0***	27,5***	201,7***	16,5***
	%	0,35	1,37	4,20	39,14	9,24
<b>h<sup>2</sup></b>		68,6	60,8	58,2	30,9	19,4

WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, [...] – zawartość [...] w dokłosiu

Tabela 6. Statystyka opisowa zawartości cukrów rozpuszczalnych w dokłosiu pszenicy populacji CSDH i linii rodzicielskich roślin kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D): średnia  $\pm$ SD (odchylenie standardowe), minimum (Min.), maksimum (Max.), skośność (Sk) i kurtoza (K) – z zaznaczeniem liczebności prób (N)

Cecha	Linie rodzicielskie			CSDH						
	CS	SQ1	t	N	Średnia $\pm$ SD	Min.	Max.	Sk	K	
<b>WSC<sub>P</sub></b>	C	50,60 $\pm$ 22,70	33,11 $\pm$ 6,33	*	831	42,78 $\pm$ 21,68	11,55	138,36	1,12	0,64
	D	42,19 $\pm$ 24,84	31,06 $\pm$ 19,23	NS	831	38,71 $\pm$ 22,47	8,13	144,18	1,20	1,18
<b>GLU<sub>P</sub></b>	C	3,87 $\pm$ 0,66	0,82 $\pm$ 0,29	***	546	3,31 $\pm$ 3,44	0,45	26,18	3,19	13,50

Cecha	Linie rodzicielskie			CSDH						
	CS	SQ1	t	N	Średnia±SD	Min.	Max.	Sk	K	
GLU <sub>P</sub>	D	5,14±1,37	1,84±0,54	***	549	3,72±4,18	0,51	34,97	4,12	22,30
	C	2,56±0,82	0,46±0,15	***	546	2,45±1,95	0,23	13,53	1,66	3,56
FRU <sub>P</sub>	D	6,98±2,81	1,96±0,54	**	549	4,22±3,72	0,24	25,45	2,23	6,65
	C	35,52±5,40	33,67±4,51	NS	546	33,21±9,31	11,01	76,79	0,89	1,64
SUC <sub>P</sub>	D	35,11±5,68	26,58±2,29	**	549	29,48±7,86	10,13	60,21	0,70	1,05
	C	14,25±3,34	11,04±3,22	NS	546	14,66±7,68	3,34	73,13	2,29	9,95
MAL <sub>P</sub>	D	25,18±10,07	13,62±3,33	*	549	16,02±7,61	4,61	57,25	1,52	3,53

WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, [...]P – zawartość [...] w dokłosiu

Średnie dla rodziców obliczono na podstawie 12 pomiarów, a istotność różnic pomiędzy nimi określono za pomocą testu t-Studenta (\*\*\* –  $p \leq 0,001$ , \*\* –  $p \leq 0,01$ , \* –  $p \leq 0,05$ , NS – brak różnic).

#### 4.2.4. Analiza zmienności zawartości cukrów w kłosie

Tabela 7. Źródła zmienności zawartości cukrów w kłosie populacji CSDH w trzech latach doświadczeń (2012, 2013) – ze statystyką F, udziałem wariancji [%] i odziedziczalnością ( $h^2$ [%])

Źródło zmienności		Cecha				
		WSC <sub>E</sub>	GLU <sub>E</sub>	FRU <sub>E</sub>	SUC <sub>E</sub>	MAL <sub>E</sub>
Linia DH (1)	F	12,0***	23,0***	36,7***	12,8***	6,1***
	%	0,37	1,55	1,64	0,53	2,80
Traktowanie (2)	F	71,6***	649,6***	347,2***	0,4NS	4,3*
	%	2,21	43,78	15,48	0,02	2,00
Rok (3)	F	2933,9***	760,4***	1739,7***	2368,6***	190,7***
	%	90,61	51,26	77,59	98,57	87,70
1*2	F	4,8***	3,4***	3,8***	5,5***	3,2***
	%	0,15	0,23	0,17	0,23	1,46
1*3	F	5,6***	11,7***	15,6***	9,5***	6,2***
	%	0,17	0,79	0,70	0,40	2,85
2*3	F	209,9***	35,5***	99,2***	6,2*	7,0**
	%	6,48	2,39	4,42	0,26	3,20
<b>h<sup>2</sup></b>		53,3	98,5	99,1	99,6	96,8

WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, [...]P – zawartość [...] w kłosie

Dla wszystkich cech i czynników analizowanych w kłosach CSDH (tabela 7), za wyjątkiem zawartości sacharozy w zależności od traktowania, wykazano różnice istotne statystycznie. Podobnie jak w przypadku większości wyżej omówionych cech, także i tu największy wpływ na zmienność miał rok doświadczenia (51-99%). Jedyne w przypadku GLU<sub>E</sub> dość duże znaczenie miało również traktowanie (44%). Wszystkie poszczególne cukry charakteryzowała wysoka odziedziczalność (96,8-99,6%), natomiast w przypadku ogólnej zawartości cukrów wartość  $h^2$  była niższa, choć nadal wysoka (53,3%). Wartości skośności i kurtozy opisujące rozkład wszystkich analizowanych dla kłosa cech (tabela 8)

nie odbiegały w dużej mierze od właściwych dla rozkładu normalnego za wyjątkiem  $GLU_E$  (C) i  $FRU_E$  (C). Wśród wszystkich cukrów analizowanych w kłosie populacji CSDH, niezależnie od warunków, odnotowano najwięcej maltozy (średnio ok.  $52 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s.m.}$ ), a najmniej sacharozy (ok.  $8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s.m.}$ ). Różnice obserwowane pomiędzy roślinami kontrolnymi linii rodzicielskich, dla każdego z poszczególnych cukrów, u roślin rodzicielskich poddanych suszy były nieistotne statystycznie (NS). W żadnym z obiektów (C, D) nie stwierdzono istotnych różnic w  $WSC_E$  pomiędzy roślinami CS i SQ1.

Tabela 8. Statystyka opisowa zawartości cukrów rozpuszczalnych w kłosie pszenicy populacji CSDH i linii rodzicielskich roślin kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D): średnia ( $\pm SD$ , odchylenie standardowe), minimum (Min.), maksimum (Max.), skośność (Sk) i kurtoza (K) – z zaznaczeniem liczebności prób (N)

Cecha	Linie rodzicielskie			CSDH						
	CS	SQ1	t	N	Średnia $\pm$ SD	Min.	Max.	Sk	K	
$WSC_E$	C	48,689 $\pm$ 32,01	51,57 $\pm$ 36,82	NS	831	41,79 $\pm$ 26,20	7,10	146,66	0,95	0,68
	D	41,92 $\pm$ 41,20	37,80 $\pm$ 30,15	NS	831	35,21 $\pm$ 19,31	10,00	112,91	1,24	1,24
$GLU_E$	C	17,68 $\pm$ 2,01	12,39 $\pm$ 2,45	**	549	18,85 $\pm$ 7,91	6,91	56,04	1,40	2,96
	D	10,13 $\pm$ 1,28	11,34 $\pm$ 1,18	NS	549	14,24 $\pm$ 4,83	5,22	34,84	1,21	1,69
$FRU_E$	C	16,43 $\pm$ 3,50	9,07 $\pm$ 1,72	***	549	15,87 $\pm$ 7,92	2,47	60,58	1,29	3,18
	D	9,61 $\pm$ 1,55	9,11 $\pm$ 0,84	NS	549	12,71 $\pm$ 5,59	3,64	36,14	1,13	1,60
$SUC_E$	C	4,53 $\pm$ 2,65	10,61 $\pm$ 1,63	***	549	8,04 $\pm$ 4,29	0,20	21,81	0,32	-0,57
	D	6,13 $\pm$ 3,00	9,36 $\pm$ 4,63	NS	549	7,96 $\pm$ 4,45	0,35	27,09	0,77	0,50
$MAL_E$	C	55,85 $\pm$ 8,31	39,80 $\pm$ 7,40	**	549	51,89 $\pm$ 14,12	9,20	94,68	0,46	0,12
	D	54,75 $\pm$ 13,39	53,68 $\pm$ 12,37	NS	549	50,82 $\pm$ 14,90	9,39	112,56	0,39	0,83

$WSC$  – cukry rozpuszczalne w wodzie,  $GLU$  – glukoza,  $FRU$  – fruktoza,  $SUC$  – sacharoza,  $MAL$  – maltoza, [...]E – zawartość [...] w kłosie

Średnie dla rodziców obliczono na podstawie 12 pomiarów, a istotność różnic pomiędzy nimi określono za pomocą testu t-Studenta (\*\*\* -  $p \leq 0,001$ , \*\* -  $p \leq 0,01$ , NS – brak różnic)

### 4.3. Analiza związków pomiędzy badanymi cechami

W tabeli 9 przedstawiono istotne statystycznie ( $p < 0,05$ ) korelacje liniowe r Pearsona badanych elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie. Wyniki o wyższej istotności ( $p < 0,01$ ) oznaczono pogrubioną czcionką. Powyżej prostej odcięto korelacje uzyskane u roślin kontrolnych, a poniżej zaprezentowano wyniki otrzymane w stresie suszy. Zastosowano klasyfikację siły związku cech według Góralskiego (1976).

Tabela 9. Macierz korelacji liniowej  $r$  elementów składowych plonu i zawartości cukrów u roślin kontrolnych i poddanych stresowi suszy

Cecha	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 DWE		-0,09		0,66	0,72	0,57	0,37	0,71	0,59	0,16	0,22	0,14	0,42	0,18	0,48	0,21	0,28	-0,54	-0,40
2 GNP	0,51		0,89	0,84	0,51	0,42	0,29	0,53	0,48	0,18	0,22	0,17	0,30	0,15	0,48	0,22	0,30	-0,47	-0,17
3 GWP	0,66	0,91		0,93	0,62	0,52	0,35	0,63	0,54	0,23	0,26	0,18	0,38	0,17	0,58	0,32	0,40	-0,51	-0,23
4 DWP	0,13	0,81	0,91		0,65	0,57	0,41	0,64	0,57	0,32	0,39	0,30	0,42	0,28	0,70	0,45	0,54	-0,54	-0,22
5 WSC <sub>FL</sub>		0,17	0,19	0,21		0,72	0,57	0,81	0,67	0,25	0,30	0,20	0,43	0,25	0,51	0,22	0,28	-0,45	-0,32
6 GLU <sub>FL</sub>		0,11	0,15	0,20	0,68		0,92	0,62	0,63	0,21	0,34	0,28	0,37	0,20		0,32	0,36	-0,34	-0,20
7 FRU <sub>FL</sub>	-0,11	0,09	0,11	0,11	0,63	0,92		0,47	0,49	0,18	0,24	0,22	0,23	0,14		0,26	0,29	-0,18	
8 SUC <sub>FL</sub>	0,45		0,16	0,39	0,24	0,19		0,68		0,32	0,30	0,19	0,50	0,23	0,32	0,22	0,27	-0,45	-0,35
9 MAL <sub>FL</sub>	0,26		0,13	0,30	0,20	0,29	0,14	0,61		0,31	0,33	0,29	0,35	0,32	0,22	0,21	0,27	-0,43	-0,25
10 WSC <sub>P</sub>		0,22	0,28	0,39	0,21	0,26	0,22	0,22	0,21		0,49	0,42	0,47	0,36	0,35	0,34	0,37		
11 GLU <sub>P</sub>	0,10		0,14	0,25	0,13	0,15		0,37	0,32	0,57		0,82	0,27	0,52	0,20	0,48	0,50	-0,27	
12 FRU <sub>P</sub>	0,11	0,10	0,10	0,17	0,13	0,09		0,26	0,20	0,49	0,83		0,29	0,63	0,13	0,37	0,41	-0,19	
13 SUC <sub>P</sub>				0,15	0,14	0,09	0,10	0,21		0,42	0,08	0,17		0,34	0,13	0,18	0,22	-0,19	-0,21
14 MAL <sub>P</sub>		0,11	0,12	0,26	0,19	0,14	0,10	0,32	0,32	0,38	0,46	0,52	0,31		0,21	0,26	0,30	-0,15	
15 WSC <sub>E</sub>		0,36	0,41	0,50		0,45	0,31	0,49	0,55	0,30	0,46	0,40	0,35	0,38		0,66	0,73	-0,46	
16 GLU <sub>E</sub>		0,21	0,28	0,39	0,13	0,12		0,32	0,14	0,37	0,21	0,14	0,22	0,16	0,65		0,96	-0,19	0,24
17 FRU <sub>E</sub>	0,14	0,25	0,32	0,45	0,17	0,17	0,09	0,39	0,19	0,37	0,23	0,18	0,22	0,23	0,69	0,94		-0,25	0,17
18 SUC <sub>E</sub>	-0,37			-0,12	0,13	0,09	0,22	-0,39	-0,24	0,12	-0,20	-0,13	0,27			0,11	0,13		0,31
19 MAL <sub>E</sub>	-0,31		-0,10	-0,12				-0,15								0,19			0,11

**DWE** – sucha masa kłosa, **GNP** – liczba ziaren z rośliny, **GWP** – masa ziaren z rośliny, **DWP** – biomasa (części nadziemnych) rośliny,

**WSC** –cukry rozpuszczalne w wodzie, **GLU** –glukoza, **FRU** –fruktoza, **SUC** –sacharoza, **MAL** –maltoza; W liściu flagowym (FL), dokłosiu (P), oraz kłosie (E) populacji CSDH w trzech (elementy składowe plonu, cukry w liściu) lub dwu latach doświadczeń (cukry w dokłosiu i w kłosie).

Wyniki zaprezentowane ponad linią (prawa strona macierzy) przedstawiają zależności obserwowane w warunkach kontrolnych, a poniżej linii (lewa strona macierzy) zestawiono korelacje w suszy. Wszystkie zaprezentowane dane są istotne przy  $p < 0,05$ , dodatkowo **pogrubioną czcionką zaznaczono korelacje istotne przy  $p \leq 0,01$** . Pominięto korelacje nieistotne statystycznie ( $p < 0,05$ ) oraz korelacje tej samej cechy pomiędzy grupami roślin (C i D)

r>	0,100	0,300	0,500	0,700	0,900
r<	-0,100	-0,300	-0,500		

- 0<|r|≤0,1 - korelacja nikła
- 0,1<|r|≤0,3 - korelacja słaba
- 0,3<|r|≤0,5 - korelacja przeciętna
- 0,5<|r|≤0,7 - korelacja wysoka
- 0,7<|r|≤0,9 - korelacja bardzo wysoka
- 0,9<|r|<1,0 - korelacja niemal pełna

#### 4.3.1. Zależności pomiędzy elementami składowymi plonu

W warunkach optymalnego nawadniania wykazano wysoką korelację pomiędzy DWE a DWP, natomiast w suszy związek ten jest słaby, choć obserwuje się wysoką zależność pomiędzy DWE i GNP oraz pomiędzy DWE i GWP, których nie stwierdzono w takim nasileniu. U roślin kontrolnych związek DWE z GNP ma charakter nikłej, choć istotnej statystycznie negatywnej korelacji. Natomiast w przypadku DWE i GWP nie wykazano korelacji w tych warunkach.

#### 4.3.2. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w liściu flagowym

Wzajemne zależności pomiędzy cechami opisującymi zawartość cukrów w liściu flagowym mają w każdym z przypadków znak dodatni, choć w suszy następuje osłabienie większości korelacji ( $r_{\min}=0,19$ ) w porównaniu z roślinami kontrolnymi ( $r_{\min}=0,47$ ). Najwyższe wartości współczynnika  $r$  dotyczą związku glukozy i fruktozy, niezmiennie od warunków ( $r=0,92$ ). U roślin kontrolnych, ogólna zawartość cukrów w liściu flagowym jest najsilniej związana z zawartością sacharozy w tym organie ( $r=0,81$ ), natomiast u roślin stresowanych związek tych dwu cech jest słaby.

#### 4.3.3. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w dokłosisi

Nie wykazano dużych różnic we wzajemnych korelacjach zawartości cukrów w dokłosisi pomiędzy roślinami kontrolnymi, a poddanymi suszy. Jednakże większość par cech charakteryzuje w suszy słabszy związek, w porównaniu z roślinami kontrolnymi. Między innymi stwierdzono słabą korelację ( $r=0,27$ ) glukozy i sacharozy u roślin kontrolnych oraz nikłą u roślin stresowanych ( $r=0,08$ ), a korelacja wysoka maltozy z glukozą oraz fruktozą u roślin kontrolnych, odpowiada zależności o przeciętnej sile u roślin poddanych suszy (D). Wzmocnienie siły wzajemnej zależności w stresie, w porównaniu z optymalnymi warunkami wzrostu, z przeciętnej do wysokiej, miało natomiast miejsce w przypadku  $WSC_P$  i  $GLU_P$ . Podobnie, jak w przypadku liścia flagowego, najsilniejsza korelacja występuje w obu z traktowań pomiędzy glukozą a fruktozą ( $r: 0,82-0,83$ ).

#### 4.3.4. Zależności wewnątrzgrupowe zawartości cukrów w kłosie

W kłosie, przy optymalnym nawadnianiu, pomiędzy zawartością sacharozy, a zawartością ogólną cukrów oraz glukozy i fruktozy, występują korelacje negatywne o przeciętnej lub słabej sile. Natomiast w suszy nie wykryto związku ( $p<0,05$ ) pomiędzy  $WSC_E$  i  $SUC_E$  oraz zidentyfikowano słabe korelacje dodatnie sacharozy z glukozą i fruktozą. U roślin poddanych suszy, korelacje dodatnie: sacharozy i maltozy oraz  $WSC$  i glukozy, w porównaniu do roślin kontrolnych były słabsze. W przeciwieństwie do roślin kontrolnych, u roślin poddanych stresowi suszy nie stwierdzono ( $p<0,05$ ) związku pomiędzy  $FRU_E$  i  $MAL_E$ . W kłosie podobnie jak w innych organach, niezależnie od warunków najsilniejsza, niemal pełna dodatnia korelacja występowała pomiędzy zawartościami glukozy i fruktozy. U roślin stresowanych w porównaniu z roślinami kontrolnymi, siły związku  $WSC_E$  z glukozą oraz fruktozą były podobne.

#### 4.3.5. Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym

Wszystkie elementy składowe plonu u roślin kontrolnych wykazywały dodatnią korelację z  $WSC_{FL}$  i zawartością poszczególnych cukrów liścia flagowego (glukozą, fruktozą, sacharozą, maltozą) z zakresu  $0,29 \leq r \leq 0,72$ . Najslabszą korelację określono pomiędzy GNP a  $FRU_{FL}$ , a najsilniejszy związek występował pomiędzy DWE i  $WSC_{FL}$  oraz DWE i  $SUC_{FL}$ . Wykazano przeciętną dodatnią korelację DWE i  $FRU_{FL}$  u roślin kontrolnych, w porównaniu do słabej choć istotnej korelacji ujemnej ( $p < 0,05$ ) u roślin poddanych stresowi suszy glebowej. W przypadku większości korelacji zawartości cukrów w liściu flagowym ze składowymi plonu, wykazano dużo słabsze związki u roślin poddanych suszy, w zestawieniu z kontrolnymi. Najsilniejsze, choć jedynie przeciętne zależności wykazano u roślin stresowanych między zawartością sacharozy w liściu flagowym, a suchą masą kłosa oraz biomasą.

#### 4.3.6. Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w dokłosiu

Podobnie jak w przypadku liścia flagowego, wszystkie cukry mierzone w dokłosiu przy optymalnym nawadnianiu wykazują pozytywną korelację z każdym analizowanym w pracy elementem składowym plonu, choć siła związku jest tu słabsza i przeważają słabe choć istotne statystycznie korelacje ( $p < 0,01$ ). Korelacje o przeciętnej sile występują u roślin kontrolnych pomiędzy poszczególnymi składowymi plonu, a zawartością sacharozy, a także między DWP i  $GLU_P$  oraz DWP i  $WSC_P$ . U roślin poddanych suszy w porównaniu do kontrolnych wiele relacji jest słabszych, tak iż nie wykazano istotnych zależności pomiędzy  $WSC_P$  a DWE,  $GLU_P$  a GNP, a także pomiędzy  $SUC_P$  a DWE, GNP i GWP oraz pomiędzy  $MAL_P$  i DWE. U roślin poddanych suszy najwyższą korelację, spośród porównywanych cech, choć o przeciętnej sile, zaobserwowano pomiędzy DWP i  $WSC_P$ .

#### 4.3.7. Zależności międzygrupowe elementów składowych plonu i zawartości cukrów w kłosie

U roślin kontrolnych wykazano w kłosie dodatnie korelacje, od słabych po wysokie, pomiędzy każdą z analizowanych składowych plonu, a  $WSC$ ,  $GLU_E$  i  $FRU_E$ . Natomiast ujemne korelacje zaobserwowano między wszystkimi elementami składowymi plonu, a zawartością sacharozy oraz maltozy w kłosie. Najsilniejsze korelacje dodatnie zidentyfikowano dla DWP i  $WSC_E$ , GWP i  $WSC_E$  oraz DWP i  $FRU_E$ , a najsilniejsze korelacje ujemne odnotowano pomiędzy  $SUC_E$ , a analizowanymi elementami składowymi

plonu (min.: -0,54 dla  $SUC_E$  i DWE oraz  $SUC_E$  i DWP). Wszystkie wymienione związki były przy optymalnym nawadnianiu istotnie statystycznie ( $p < 0,01$ ).

U roślin stresowanych, podobnie jak u kontrolnych, najsilniejszą dodatnią korelację, obserwowano dla WSC i DWP. Pomędzy DWE a sacharozą oraz maltozą wykazano negatywne korelacje o przeciętnej sile. Nie wykazano związku pomiędzy DWE i  $WSC_E$ , DWE i  $GLU_E$ , GNP i  $SUC_E$ , GNP i  $MAL_E$  oraz GWP i  $SUC_E$ . W pozostałych przypadkach u roślin poddanych stresowi, w porównaniu do kontrolnych, odnotowano mniejszą siłę zależności, choć o tym samym znaku.

#### 4.3.8. *Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w liściu i dokłosiu*

Zawartość cukrów w dokłosiu roślin kontrolnych jest dodatnio skorelowana z zawartością cukrów w liściu flagowym, o czym świadczą wszystkie badane zależności (tabela 9). Związki o przeciętnej sile, a zarazem najwyższych wartościach  $r$  występują, u roślin kontrolnych, pomiędzy zawartością sacharozy w dokłosiu a zawartością wszystkich z badanych w liściu flagowym cukrów, za wyjątkiem fruktozy, w przypadku której siła relacji jest słaba. Zależności o przeciętnej sile odnotowano pomiędzy  $MAL_{FL}$ , a wszystkimi cukrami badanymi w dokłosiu oprócz fruktozy (słaba zależność). Najsilniejsza dodatnia korelacja została odnotowana dla  $SUC_{FL}$  i  $SUC_P$  ( $r=0,50$ ). Związek o przeciętnej sile zaobserwowano pomiędzy zawartością sacharozy w liściu, a ogólną zawartością cukrów rozpuszczalnych w dokłosiu, a także zawartością glukozy w obu organach.

Zarówno u roślin stresowanych jak i kontrolnych korelacje zawartości fruktozy (w liściu lub w dokłosiu) z innymi cukrami (odpowiednio: w dokłosiu lub w liściu) są w większości najsłabsze z obserwowanych w tej grupie zależności. U roślin stresowanych w przeciwieństwie do kontrolnych, przy ustalonym poziomie istotności ( $p < 0,05$ ), nie znaleziono związku pomiędzy:  $FRU_{FL}$  a  $GLU_P$ ,  $FRU_{FL}$  a  $FRU_P$  oraz pomiędzy  $MAL_{FL}$  a  $SUC_P$ . Najsilniejsze związki, ale o przeciętnej sile, stwierdzono u roślin stresowanych pomiędzy  $SUC_{FL}$  i  $GLU_P$ ,  $SUC_{FL}$  i  $MAL_P$ ,  $MAL_{FL}$  i  $GLU_P$  oraz  $MAL_{FL}$  i  $MAL_P$ .

#### 4.3.9. *Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w liściu i kłosie*

Dodatnie lub ujemne zależności międzygrupowe zawartości cukrów w liściu flagowym i kłosie roślin kontrolnych, są zbliżone do opisanych już wyżej korelacji elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym w tej samej grupie roślin, z tą różnicą, że nie stwierdzono istotnego związku pomiędzy  $WSC_E$  i  $GLU_{FL}$  oraz  $WSC_E$  i  $FRU_{FL}$ , oraz  $MAL_E$  i  $SUC_{FL}$ . Najwyższą dodatnią zależność zidentyfikowano

pomiędzy zawartością ogólną cukrów w liściu i w kłosie ( $r=0,51$ ), a związki o przeciętnej sile zanotowano pomiędzy  $SUC_{FL}$  i  $WSC_E$ ,  $GLU_{FL}$  i  $GLU_E$ ,  $GLU_{FL}$  i  $FRU_E$ . Ujemne korelacje o przeciętnej mocy zidentyfikowano między zawartością sacharozy w kłosie a wszystkimi cukrami badanymi w liściu, oprócz fruktozy, jak również pomiędzy maltozą w kłosie, a  $WSC_{FL}$  i  $SUC_{FL}$ .

U roślin poddanych stresowi suszy najsilniejsza dodatnia korelacja została wykazana pomiędzy zawartością maltozy w liściu flagowym, a ogólną zawartością cukrów w kłosie ( $r=0,55$ ). Związki o przeciętnej sile i dodatnim znaku łączyły  $WSC_E$  z  $GLU_{FL}$  oraz  $FRU_{FL}$  i  $SUC_{FL}$ . Jednakże nie wykazano ( $p<0,05$ ) związku pomiędzy ogólną zawartością cukrów w liściu i w kłosie oraz pomiędzy  $GLU_E$  i  $FRU_{FL}$ . Zawartość sacharozy w liściu w warunkach stresu była pozytywnie skorelowana z zawartością glukozy i fruktozy w kłosie, a negatywnie z zawartością sacharozy i maltozy w kłosie. U roślin stresowanych, w przeciwieństwie do kontrolnych, nie wykazano istotnych statystycznie korelacji  $MAL_E$  z  $WSC_{FL}$ ,  $GLU_{FL}$  czy  $MAL_{FL}$ , stwierdzono jedynie słabą korelację z  $SUC_{FL}$ .

#### 4.3.10. Zależności międzygrupowe zawartości cukrów w dokłosiu i kłosie

U roślin kontrolnych nie wykazano istotnego związku pomiędzy zawartością maltozy w kłosie, a wszystkimi badanymi zawartościami cukrów w dokłosiu oprócz zawartości sacharozy ( $r=-0,21$ ). Podobnie nie stwierdzono zależności ( $p<0,05$ ) pomiędzy  $WSC_P$  a  $SUC_E$ , a zależności łączące pozostałe cukry dokłosia z sacharozą w kłosie miały charakter słaby negatywny. W innych przypadkach korelacje były dodatnie, a najsilniejszą zidentyfikowano pomiędzy  $GLU_P$  a  $FRU_E$  ( $r=0,50$ ).

U roślin stresowanych, w porównaniu z kontrolnymi, odnotowano przeciwne znaki korelacji  $SUC_E$  i  $WSC_P$  oraz  $SUC_E$  i  $SUC_P$ . Nie wykazano związku zawartości maltozy w kłosie z żadnym z analizowanych w dokłosiu cukrów oraz pomiędzy  $SUC_E$  i  $MAL_P$ . Najsilniejsze korelacje, choć o przeciętnej sile, wykazano dla  $WSC_E$  ze wszystkimi badanymi w dokłosiu cukrami, oraz pomiędzy  $WSC_P$  a  $GLU_E$  i  $FRU_E$ .

Charakter zależności obserwowanych w niniejszej pracy jest bardzo złożony i niełatwy w interpretacji, co wynika w pewnej mierze z dużej liczby analizowanych cech. Ogólny obraz zależności w grupie roślin poddanych stresowi suszy jest słabszy i odmienny – w zestawieniu z grupą roślin kontrolnych.



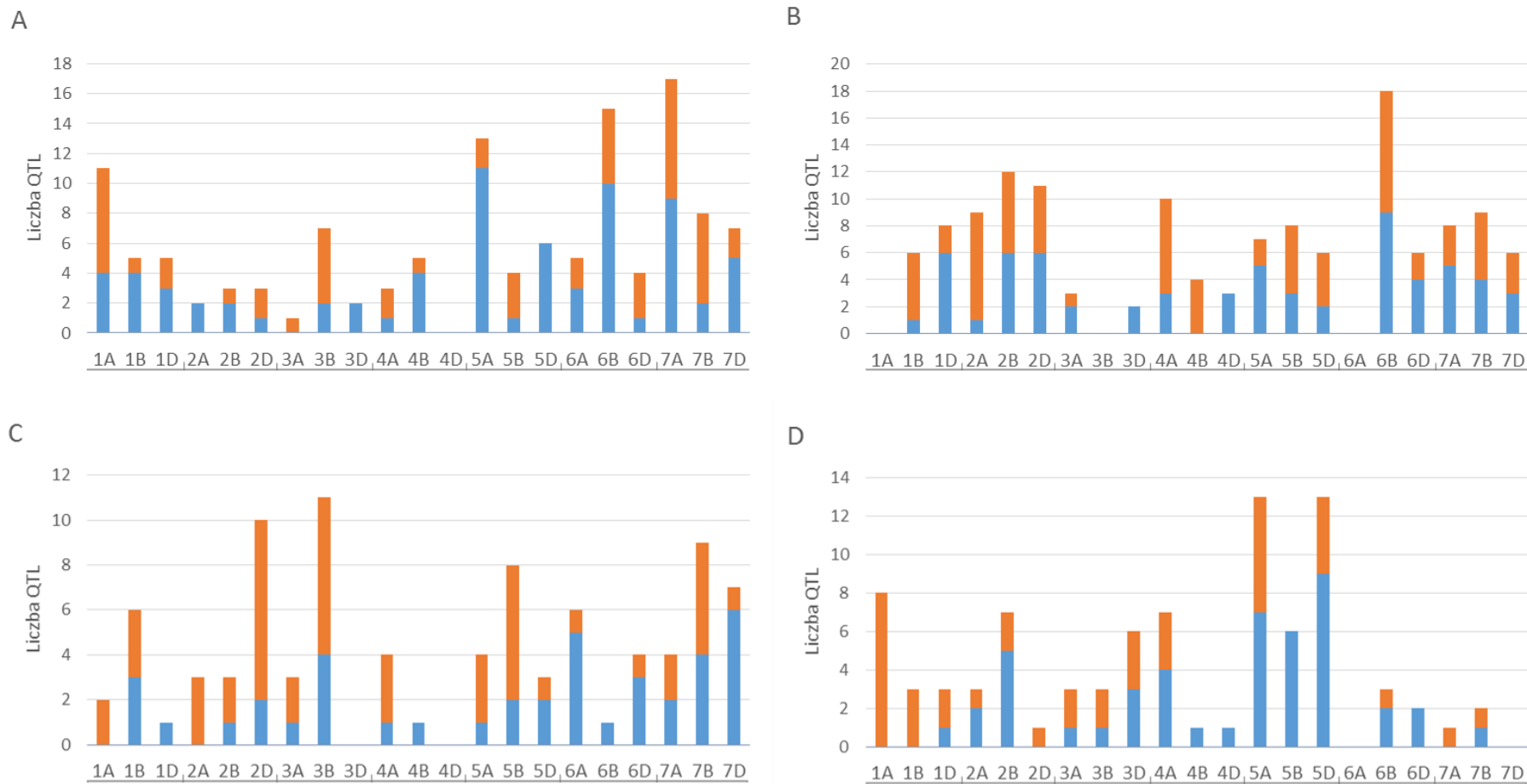
#### **4.4. Identyfikacja *loci* elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie**

Analizę QTL badanych cech prowadzono metodą analizy regresji liniowej pojedynczego markera oraz złożonego mapowania interwałowego. QTL, zidentyfikowanym metodą CIM, nadano oznaczenia wedle reprezentowanej cechy, traktowania, lokalizacji i kolejności na chromosomie. W przypadku lokalizacji QTL tej samej cechy, lecz wykrytej w innych latach w tym samym *locus*, dla odróżnienia zastosowano odpowiednią numerację. QTL poszeregowano względem cech, obiektów (O), lat badań i grup chromosomów (Ch.) oraz przedstawiono w tabelach: 10-13 i na rycinach 2-23.

Przy użyciu CIM, dla 19 rozpatrywanych w tej pracy cech i założonym progu LOD =2,0, zidentyfikowano ogółem 438 QTL rozmieszczonych na wszystkich 21 chromosomach *T. aestivum* (tabele: 10-13; ryciny: 2-23). Spośród wszystkich zmapowanych QTL, 191 QTL zostało zlokalizowanych przy lub powyżej LOD wyznaczonego, osobno dla każdej z cech, za pomocą testu 1000 permutacji (1000P). Najwięcej QTL zlokalizowano na genomie B (168 QTL), zbliżoną liczbę (150 QTL) na genomie A, a najmniej na genomie D (120 QTL).

W analizie SMA (tabele: 10-13) potwierdzono (przy jednakowym znaku efektu addytywnego), 81,7% QTL zmapowanych przy użyciu złożonego mapowania przedziałowego. Wśród nich 33 QTL poświadczono przy  $p \leq 0.0001$  (\*\*\*\*), 50 QTL przy  $p \leq 0.001$  (\*\*\*), 135 QTL przy  $p \leq 0.01$  (\*\*), oraz 140 QTL przy  $p \leq 0.05$  (\*). Wpływ alleli rodzicielskich na badane cechy był zbliżony, z niewielką przewagą (50,9%) w kierunku dodatniego efektu addytywnego allele CS. Jedynie QTL zmapowane dla  $MAL_P$  odróżniały się jednokierunkowym dodatnim efektem addytywnym, w pozostałych przypadkach efekty były różnokierunkowe. Należy podkreślić również, iż dla DWE występowała duża przewaga ujemnych efektów addytywnych i w zależności od traktowania wynosiła 90% (rośliny kontrolne) lub 95% (rośliny stresowane).

W grupie roślin poddanych suszy stwierdzono łącznie 214 QTL z ogólnej liczby 438 QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów.



Rycina 2. Liczba i rozmieszczenie QTL elementów składowych plonu (A) oraz zawartości cukrów w liściu flagowym (B), dokłosiu (C), kłosie roślin pszenicy CSDH kontrolnych (na niebiesko) i poddanych suszy glebowej (zaznaczone na pomarańczowo). W tabelach poniżej wykresów określono łączną liczbę QTL uzyskanych w kontroli i w suszy dla każdej z grup chromosomów

#### 4.4.1. *Analiza loci elementów składowych plonu*

Na 20 chromosomach *T. aestivum*, za wyjątkiem chromosomu 4D, zidentyfikowano 126 QTL elementów składowych plonu (tabela 10; ryciny: 2-13, 15-23), z przewagą QTL wykrytych w warunkach optymalnego nawadniania (58%). Spośród QTL uzyskanych metodą CIM, 80,1% potwierdzono przy użyciu SMA, w tym po 11 QTL uwierzytelniono przy  $p \leq 0.0001$  (\*\*\*\*) i  $p \leq 0.001$  (\*\*\*), a przy  $p \leq 0.01$  (\*\*) oraz  $p \leq 0.05$  (\*) zmapowanych zostało odpowiednio 39 i 40 QTL. Metodą CIM najczęściej QTL zidentyfikowano na genomie A (41%) i genomie B (37%). Najwyższą liczbę QTL zlokalizowano dla grupy 7 chromosomów (32 QTL), a największą grupę QTL (17) na chromosomie 7A. Na drugim miejscu pod względem liczności znalazła się grupa 6 (24 QTL), w której najczęściej QTL wykryto w związku z chromosomem 6B (15 QTL). Kolejno: grupa 5 (23 QTL) z największym skupieniem QTL na chromosomie 5A (13 QTL) oraz grupa 1 (21 QTL), z najwyższą liczbą zidentyfikowanych QTL (11) na chromosomie 1A. Wymienione powyżej chromosomy najliczniej reprezentowanych grup, zestawione według tej samej kolejności, były zarazem najbogatsze w QTL elementów składowych plonu na całym genomie *T. aestivum* L.

*Tabela 10. Charakterystyka QTL elementów składowych plonu (DWE – sucha masa kłosa, GNP – liczba ziaren z rośliny, GWP – masa ziaren z rośliny, DWP – biomasa części nadziemnych rośliny) uzyskanych metodą CIM w populacji CSDH pszenicy u roślin: kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D)*

Cecha	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja	LOD	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
					[cM]	max.			
DWE C	2013	<i>QDWE(C)-1D.1</i>	1D	<i>wPt-732602</i>	114.7	2.2	-0.02	5%	
	2013	<i>QDWE(C)-1D.2</i>	1D	<i>wPt-734057</i>	123.7	2.3	-0.02	5%	
	2013	<i>QDWE(C)-2D</i>	2D	<i>wPt-1301</i>	201.5	2.7	-0.03	6%	**
	2011	<i>QDWE(C)-3B</i>	3B	<i>Xm60p64.11</i>	93.8	2.9	-0.03	7%	*
	2011	<i>QDWE(C)-4A</i>	4A	<i>Xmwg58</i>	137.8	5.5	-0.04	14%	
	2013	<i>QDWE(C)-5A</i>	5A	<i>Xgwm639.1</i>	92.5	2.5	0.03	6%	**
	2012	<i>QDWE(C)-6B.1</i>	6B	<i>wPt-2424</i>	73.6	7.1	-0.10	23%	****
	2011	<i>QDWE(C)-6B.2.1</i>	6B	<i>wPt-2000</i>	78.2	6.3	-0.05	20%	***
	2013	<i>QDWE(C)-6B.2.2</i>	6B	<i>wPt-2000</i>	75.2	8.2	-0.05	22%	****
	2012	<i>QDWE(C)-6B.3</i>	6B	<i>Xpsp3118</i>	80.8	8.6	-0.10	26%	****
	2011	<i>QDWE(C)-6B.4A</i>	6B	<i>wPt-3060</i>	84.1	8.2	-0.05	23%	***
	2013	<i>QDWE(C)-6B.4B</i>	6B	<i>wPt-3060</i>	85.1	6.2	-0.04	18%	****
	2011	<i>QDWE(C)-7A.1</i>	7A	<i>Xm21p76.6</i>	140.6	4.0	-0.03	10%	**
	2011	<i>QDWE(C)-7A.2</i>	7A	<i>wPt-4810</i>	151.9	3.8	-0.03	10%	***
	2013	<i>QDWE(C)-7A.3</i>	7A	<i>Xm51p65.7</i>	167.2	4.8	-0.04	14%	***
	2012	<i>QDWE(C)-7A.4</i>	7A	<i>Xm68p78.6</i>	183.4	3.2	-0.06	7%	**

Cecha	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
<b>C</b>	2012	<i>QDWE(C)-7A.5</i>	<b>7A</b>	<i>wPt-6872</i>	<b>192.5</b>	<b>3.4</b>	<b>-0.06</b>	<b>8%</b>	<b>***</b>
	2012	<i>QDWE(C)-7B</i>	<b>7B</b>	<i>tPt-7360</i>	<b>13.4</b>	<b>5.5</b>	<b>-0.08</b>	<b>13%</b>	<b>***</b>
	2011	<i>QDWE(C)-7D</i>	<b>7D</b>	<i>Xgwm37</i>	190.9	2.3	-0.03	6%	
<b>DWE</b>	2011	<i>QDWE(D)-1D</i>	<b>1D</b>	<i>wPt-671592</i>	22.5	2.5	0.03	5%	
	2012	<i>QDWE(D)-2B</i>	<b>2B</b>	<i>wPt-3109</i>	127.9	2.2	0.04	6%	*
	2013	<i>QDWE(D)-2D.1</i>	<b>2D</b>	<i>wPt-9749</i>	<b>196.4</b>	<b>3.6</b>	<b>-0.03</b>	<b>9%</b>	<b>**</b>
	2013	<i>QDWE(D)-2D.2</i>	<b>2D</b>	<i>wPt-665102</i>	<b>203.7</b>	<b>4.0</b>	<b>-0.03</b>	<b>10%</b>	<b>***</b>
	2011	<i>QDWE(D)-3B</i>	<b>3B</b>	<i>wPt-731789</i>	222.2	3.0	-0.03	7%	*
	2011	<i>QDWE(D)-4A.1</i>	<b>4A</b>	<i>Xpsr593.2</i>	124.7	2.1	-0.03	5%	*
	2011	<i>QDWE(D)-4A.2</i>	<b>4A</b>	<i>wPt-6748</i>	133.5	2.1	-0.02	4%	**
	2011	<i>QDWE(D)-6A</i>	<b>6A</b>	<i>Xcsb112</i>	<b>104.2</b>	<b>3.6</b>	<b>-0.03</b>	<b>9%</b>	<b>*</b>
	2011	<i>QDWE(D)-6B.1</i>	<b>6B</b>	<i>Xgwm325</i>	<b>71.7</b>	<b>10.4</b>	<b>-0.06</b>	<b>31%</b>	<b>****</b>
	2011	<i>QDWE(D)-6B.2.1</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-2000</i>	<b>78.2</b>	<b>10.1</b>	<b>-0.06</b>	<b>30%</b>	<b>****</b>
	2012	<i>QDWE(D)-6B.2.2</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-2000</i>	<b>78.2</b>	<b>7.8</b>	<b>-0.07</b>	<b>24%</b>	<b>***</b>
	2013	<i>QDWE(D)-6B.2.3</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-2000</i>	<b>77.2</b>	<b>7.7</b>	<b>-0.05</b>	<b>22%</b>	<b>****</b>
	2013	<i>QDWE(D)-6B.3</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-3060</i>	<b>84.1</b>	<b>6.7</b>	<b>-0.04</b>	<b>18%</b>	<b>****</b>
	2011	<i>QDWE(D)-6D</i>	<b>6D</b>	<i>Xbarc175</i>	<b>98.3</b>	<b>3.7</b>	<b>-0.03</b>	<b>9%</b>	<b>**</b>
	2012	<i>QDWE(D)-7A.1</i>	<b>7A</b>	<i>Xm67p77.4</i>	127.6	2.9	-0.04	8%	**
	2011	<i>QDWE(D)-7A.2</i>	<b>7A</b>	<i>wPt-4515</i>	<b>128.3</b>	<b>3.8</b>	<b>-0.03</b>	<b>9%</b>	<b>*</b>
	2013	<i>QDWE(D)-7A.3</i>	<b>7A</b>	<i>wPt-4637</i>	<b>153</b>	<b>5.9</b>	<b>-0.04</b>	<b>15%</b>	<b>***</b>
	2013	<i>QDWE(D)-7A.4</i>	<b>7A</b>	<i>Xm51p65.7</i>	<b>171.2</b>	<b>5.4</b>	<b>-0.04</b>	<b>18%</b>	<b>***</b>
	2012	<i>QDWE(D)-7B.1</i>	<b>7B</b>	<i>tPt-7360</i>	<b>17.4</b>	<b>3.3</b>	<b>-0.05</b>	<b>10%</b>	<b>**</b>
	2013	<i>QDWE(D)-7B.2</i>	<b>7B</b>	<i>wPt-664114</i>	106.5	2.6	-0.03	6%	
<b>GNP</b>	2011	<i>QGNP(C)-1A</i>	<b>1A</b>	<i>Xm21p76.5</i>	120.9	2.3	6.07	6%	*
	2012	<i>QGNP(C)-1B</i>	<b>1B</b>	<i>Xgwm11</i>	<b>77.9</b>	<b>4.4</b>	<b>8.35</b>	<b>14%</b>	<b>*</b>
	2012	<i>QGNP(C)-1D</i>	<b>1D</b>	<i>wPt-7946</i>	42.8	2.1	5.54	6%	
	2011	<i>QGNP(C)-4B</i>	<b>4B</b>	<i>Xgwm149</i>	91	2.8	-6.68	8%	
	2011	<i>QGNP(C)-5A</i>	<b>5A</b>	<i>wPt-5231</i>	<b>189.2</b>	<b>4.2</b>	<b>8.66</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
	2011	<i>QGNP(C)-5D.1</i>	<b>5D</b>	<i>Xcfd57</i>	<b>116.5</b>	<b>4.8</b>	<b>9.30</b>	<b>14%</b>	<b>**</b>
	2012	<i>QGNP(C)-5D.2</i>	<b>5D</b>	<i>lbf-5D</i>	144.2	2.2	5.42	6%	*
	2012	<i>QGNP(C)-5D.3</i>	<b>5D</b>	<i>Xwmc97</i>	196.5	2.1	5.33	6%	
	2012	<i>QGNP(C)-6A.1</i>	<b>6A</b>	<i>Xgwm334</i>	24.3	2.9	-6.88	9%	
	2012	<i>QGNP(C)-6A.2</i>	<b>6A</b>	<i>wPt-667844</i>	<b>66.5</b>	<b>4.9</b>	<b>9.91</b>	<b>20%</b>	<b>*</b>
	2012	<i>QGNP(C)-6A.3</i>	<b>6A</b>	<i>Xpsp3029.1</i>	<b>86</b>	<b>3.3</b>	<b>7.47</b>	<b>12%</b>	<b>*</b>
	2012	<i>QGNP(C)-6B.1</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-2000</i>	75.2	2.9	6.58	9%	**
	2012	<i>QGNP(C)-6B.2</i>	<b>6B</b>	<i>wPt-3060</i>	86.1	2.4	6.00	8%	*
	2011	<i>QGNP(C)-6B.3</i>	<b>6B</b>	<i>Xm87p78.5a</i>	<b>87.5</b>	<b>3.5</b>	<b>7.67</b>	<b>10%</b>	<b>***</b>
	2013	<i>QGNP(C)-7A.1</i>	<b>7A</b>	<i>wPt-4835</i>	<b>41.8</b>	<b>5.7</b>	<b>5.02</b>	<b>17%</b>	<b>****</b>
	2013	<i>QGNP(C)-7A.2</i>	<b>7A</b>	<i>Xm68p78.6</i>	<b>183.4</b>	<b>5.2</b>	<b>-4.82</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>
	2013	<i>QGNP(C)-7B</i>	<b>7B</b>	<i>wPt-4309</i>	0	2.5	-3.22	7%	
2013	<i>QGNP(C)-7D</i>	<b>7D</b>	<i>wPt-5674</i>	<b>187.6</b>	<b>3.7</b>	<b>4.12</b>	<b>11%</b>	<b>**</b>	
<b>D</b>	2012	<i>QGNP(D)-1A.1</i>	<b>1A</b>	<i>wPt-666822</i>	52.6	2.4	-1.61	8%	

Cecha	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
GNP	2012	<b>QGNP(D)-1A.2</b>	<b>1A</b>	<b>wPt-731190</b>	<b>66</b>	<b>4.3</b>	<b>2.18</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>
	2011	QGNP(D)-5A.1	5A	Xwg232.5	9	2.3	-5.86	7%	
	2011	QGNP(D)-5A.2	5A	Xpsr150	65.5	2.4	4.61	7%	**
	2012	<b>QGNP(D)-5B</b>	<b>5B</b>	<b>wPt-1951</b>	<b>51.9</b>	<b>4.3</b>	<b>-1.38</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>
	2012	QGNP(D)-6A	6A	Xwmc256	87.6	2.5	1.07	8%	*
	2011	<b>QGNP(D)-7A.1</b>	<b>7A</b>	<b>wPt-4835</b>	<b>41.8</b>	<b>4.1</b>	<b>6.40</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>
	2011	QGNP(D)-7A.2	7A	Xm51p65.7	182.2	2.2	-4.23	7%	*
	2011	QGNP(D)-7B.1.1	7B	tPt-7360	16.4	3.1	-5.47	11%	**
	2013	<b>QGNP(D)-7B.1.2</b>	<b>7B</b>	<b>tPt-7360</b>	<b>13.4</b>	<b>4.1</b>	<b>-5.28</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>
	2011	QGNP(D)-7D	7D	wPt-3359	1.1	2.2	-4.50	7%	
GWP	2013	<b>QGWP(C)-1B.1</b>	<b>1B</b>	<b>wPt-6425</b>	<b>81.1</b>	<b>3.6</b>	<b>0.11</b>	<b>11%</b>	<b>**</b>
	2013	QGWP(C)-1B.2	1B	Xm67p77.5	175.8	2.1	-0.08	5%	
	2011	<b>QGWP(C)-2A</b>	<b>2A</b>	<b>Xpsr575.1</b>	<b>110.7</b>	<b>4.2</b>	<b>0.21</b>	<b>12%</b>	
	2013	QGWP(C)-3B	3B	wPt-7984	11.8	2.6	-0.09	7%	*
	2013	QGWP(C)-3D	3D	Xcfd35	0	3.1	-0.10	9%	
	2011	QGWP(C)-4B	4B	Xgwm149	91	2.2	-0.14	5%	*
	2013	QGWP(C)-5A.1	5A	Xm71p77.8	96	3.2	0.10	9%	**
	2013	QGWP(C)-5A.2	5A	Xpsr1202	105.5	2.8	0.10	8%	**
	2012	<b>QGWP(C)-5A.3</b>	<b>5A</b>	<b>Xpsr575.2</b>	<b>125</b>	<b>3.9</b>	<b>-0.22</b>	<b>13%</b>	<b>*</b>
	2011	<b>QGWP(C)-5A.4.1</b>	<b>5A</b>	<b>wPt-1903</b>	<b>187</b>	<b>7.1</b>	<b>0.38</b>	<b>22%</b>	<b>**</b>
	2012	QGWP(C)-5A.4.2	5A	wPt-1903	187.1	3.0	0.19	10%	
	2011	QGWP(C)-5A.5	5A	tPt-6495	204	2.6	-0.22	7%	
	2012	QGWP(C)-5B	5B	Xm72p78.3	0	2.1	0.15	6%	*
	2011	<b>QGWP(C)-5D.1</b>	<b>5D</b>	<b>Xcfd57</b>	<b>116.5</b>	<b>5.9</b>	<b>0.26</b>	<b>17%</b>	<b>**</b>
	2012	<b>QGWP(C)-5D.2</b>	<b>5D</b>	<b>Ibf</b>	<b>144.2</b>	<b>3.4</b>	<b>0.21</b>	<b>11%</b>	<b>*</b>
	2012	QGWP(C)-6B	6B	Xpsr167	0	2.3	-0.17	8%	*
	2011	<b>QGWP(C)-7A</b>	<b>7A</b>	<b>Xwmc422</b>	<b>133.9</b>	<b>5.7</b>	<b>-0.25</b>	<b>17%</b>	<b>**</b>
	2013	<b>QGWP(C)-7D.1</b>	<b>7D</b>	<b>Xwmc157</b>	<b>182.4</b>	<b>5.3</b>	<b>0.14</b>	<b>18%</b>	<b>*</b>
2013	QGWP(C)-7D.2	7D	Xgwm37	194.9	3.3	0.11	11%	*	
D	2012	QGWP(D)-1A.1	1A	wPt-731190	66	2.7	0.16	9%	*
	2012	QGWP(D)-1A.2	1A	Xpsr2019.1	73.5	2.2	0.15	8%	*
	2011	<b>QGWP(D)-1A.3</b>	<b>1A</b>	<b>wPt-664972</b>	<b>86.7</b>	<b>3.5</b>	<b>0.17</b>	<b>12%</b>	<b>*</b>
	2011	<b>QGWP(D)-1B</b>	<b>1B</b>	<b>Xm67p77.5</b>	<b>175.8</b>	<b>3.4</b>	<b>-0.16</b>	<b>11%</b>	<b>**</b>
	2012	QGWP(D)-3A	3A	rPt-9057	66.8	2.4	0.15	8%	
	2011	<b>QGWP(D)-3B.1</b>	<b>3B</b>	<b>Xm43p78.11</b>	<b>9.4</b>	<b>5.1</b>	<b>-0.21</b>	<b>17%</b>	<b>*</b>
	2011	<b>QGWP(D)-3B.2</b>	<b>3B</b>	<b>wPt-6132</b>	<b>17.4</b>	<b>4.8</b>	<b>-0.21</b>	<b>16%</b>	<b>*</b>
	2011	QGWP(D)-3B.3	3B	wPt-2298	47.6	2.2	0.14	7%	
	2012	<b>QGWP(D)-5B</b>	<b>5B</b>	<b>wPt-5120</b>	<b>43</b>	<b>6.3</b>	<b>-0.25</b>	<b>23%</b>	<b>****</b>
	2013	QGWP(D)-6D	6D	Xcfd80	82	2.2	0.09	8%	
	2013	<b>QGWP(D)-7B.1</b>	<b>7B</b>	<b>wPt-4309</b>	<b>11</b>	<b>4.1</b>	<b>-0.12</b>	<b>15%</b>	<b>*</b>
	2012	QGWP(D)-7B.2	7B	Xpsp3033	155.8	2.4	0.15	8%	

Cecha	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
	C	2011	<i>QDWP(C)-1A.1</i>	1A	<i>wPt-8016</i>	111.9	2.3	0.36	8%
<b>2011</b>		<b><i>QDWP(C)-1A.2</i></b>	<b>1A</b>	<b><i>Xm21p76.5</i></b>	<b>120.9</b>	<b>4.8</b>	<b>0.49</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>
2011		<i>QDWP(C)-1A.3</i>	1A	<i>wPt-664703</i>	132.6	3.0	0.42	11%	**
2012		<i>QDWP(C)-1B</i>	1B	<i>wPt-3176-1B</i>	17.9	2.4	0.28	8%	**
2013		<i>QDWP(C)-2A</i>	2A	<i>Xm69p78.9</i>	122.2	2.1	0.16	6%	*
<b>2013</b>		<b><i>QDWP(C)-2B.1</i></b>	<b>2B</b>	<b><i>wPt-5556</i></b>	<b>83</b>	<b>4.3</b>	<b>-0.24</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>
<b>2012</b>		<b><i>QDWP(C)-2B.2</i></b>	<b>2B</b>	<b><i>wPt-666389</i></b>	<b>84.1</b>	<b>3.6</b>	<b>-0.36</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
2011		<i>QDWP(C)-3D</i>	3D	<i>Xdupw173</i>	14.4	2.3	-0.34	7%	*
<b>2012</b>		<b><i>QDWP(C)-4B.1</i></b>	<b>4B</b>	<b><i>Rht-B1</i></b>	<b>65.2</b>	<b>3.5</b>	<b>0.34</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
2012		<i>QDWP(C)-4B.2</i>	4B	<i>Xm65p64.8</i>	137.2	2.7	-0.30	9%	
2011		<i>QDWP(C)-5A.1</i>	5A	<i>Xpsr575.2</i>	125	2.8	0.38	9%	**
<b>2011</b>		<b><i>QDWP(C)-5A.2</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr426.1</i></b>	<b>138.5</b>	<b>4.0</b>	<b>0.45</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
<b>2011</b>		<b><i>QDWP(C)-5A.3</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>wPt-7255</i></b>	<b>152.3</b>	<b>3.4</b>	<b>0.42</b>	<b>11%</b>	<b>*</b>
<b>2011</b>		<b><i>QDWP(C)-5D</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xcfd57</i></b>	<b>116.5</b>	<b>4.8</b>	<b>0.49</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>
2013		<i>QDWP(C)-6D</i>	6D	<i>wPt-740553</i>	162.7	2.1	-0.15	6%	*
2013	<i>QDWP(C)-7A.1</i>	7A	<i>Xm51p65.7</i>	182.2	3.0	-0.20	9%	*	
<b>2013</b>	<b><i>QDWP(C)-7D</i></b>	<b>7D</b>	<b><i>Xbarc154</i></b>	<b>72.2</b>	<b>5.7</b>	<b>-0.28</b>	<b>19%</b>	<b>**</b>	
D	2012	<i>QDWP(D)-1A.1</i>	1A	<i>wPt-731190</i>	66	2.1	0.09	8%	*
	2012	<i>QDWP(D)-1A.2</i>	1A	<i>GluA</i>	78.3	2.5	0.10	9%	**
	2011	<i>QDWP(D)-1D</i>	1D	<i>Xwmc429</i>	87.6	2.3	0.25	7%	
	2011	<i>QDWP(D)-3B</i>	3B	<i>wPt-3260</i>	16.3	2.0	-0.21	5%	*
	<b>2011</b>	<b><i>QDWP(D)-4B</i></b>	<b>4B</b>	<b><i>Rht-B1</i></b>	<b>65.2</b>	<b>8.2</b>	<b>0.51</b>	<b>28%</b>	<b>****</b>
	2011	<i>QDWP(D)-5B</i>	5B	<i>Xpsr806.2</i>	80.9	2.6	-0.25	8%	*
	<b>2012</b>	<b><i>QDWP(D)-6D</i></b>	<b>6D</b>	<b><i>wPt-732626</i></b>	<b>163.8</b>	<b>3.4</b>	<b>-0.12</b>	<b>12%</b>	<b>*</b>
	2013	<i>QDWP(D)-7A.1</i>	7A	<i>Xm68p78.6</i>	183.4	3.0	-0.18	11%	*
	2013	<i>QDWP(D)-7A.2</i>	7A	<i>wPt-6836</i>	194.5	3.3	-0.19	12%	*
	2013	<i>QDWP(D)-7D</i>	7D	<i>Xwmc463</i>	68.2	3.3	-0.20	15%	**

Podano pozycję dla której pik LOD osiągał wartość maksymalną i wskazano leżący najbliżej marker. Oszacowano wartość efektu addytywnego allele CS (add.), współczynnik determinacji (R<sup>2</sup>) oraz zaznaczono poziom istotności dla którego QTL otrzymany przy użyciu CIM potwierdzono metodą SMA (\*\*\*\* -  $p \leq 0.0001$ , \*\*\* -  $p \leq 0.001$ , \*\* -  $p \leq 0.01$ , \* -  $p \leq 0.05$ ). Pogrubioną czcionką oznaczono QTL potwierdzone przy LOD wyznaczonym w teście 1000 permutacji, pozostałe QTL wyznaczone przy LOD=2,0.

Chr. – chromosom

W kontrolnej grupie roślin, 73 QTL rozmieszczone były na 19 chromosomach, z wyłączeniem chromosomów 3A i 4D. Największą liczbę QTL zidentyfikowano w grupach: 5 (18 QTL), 7 (16 QTL), 6 (14 QTL) oraz 1 (11 QTL). Wśród nich, najwięcej QTL przyporządkowano chromosomom: 5A (11 QTL), 6B (10 QTL) oraz 7A (9 QTL).

W stresie suszy, zmapowano 53 QTL rozłożone na wszystkich chromosomach genomu B, sześciu chromosomach grupy A (za wyjątkiem 2A) i czterech chromosomach

grupy D (tj. 1D, 2D, 6D i 7D). Najliczniejsze były: grupa 7 (16 QTL) oraz *ex aequo* grupy: 1 i 6 (po 10 QTL). Udział grupy 5 u roślin stresowanych, względem kontrolnych, był mniejszy o 72%. U roślin poddanych suszy najwięcej QTL znaleziono na chromosomie 7A (8 QTL), 1A i 7B (po 6 QTL).

Różnice w sprzężeniu QTL z poszczególnymi chromosomami w zależności od traktowania są widoczne w pierwszym rzędzie w przypadku chromosomów, dla których wyniki uzyskano tylko w jednym z traktowań, są to: 2A i 5D (C) oraz 3A (D).

#### 4.4.1.1. QTL suchej masy kłosa (DWE)

Mapowanie QTL suchej masy kłosa (DWE) w dwu latach doświadczeń wykazało łączną liczbę 39 QTL, spośród których zaledwie sześć nie otrzymało uwierzytelnienia w metodzie SMA. Większość QTL została wykryta metodą CIM przy LOD określonym w teście 1000P (C:63%, D:65%).

Spośród 19 QTL otrzymanych w grupie roślin kontrolnych, pięć przynależnych było do chromosomu 7A oraz po jednym zlokalizowano na chromosomach: 4A i 5A. Na genomie B najliczniejszym skupiskiem QTL było zlokalizowane na chromosomie 6B (6 QTL). Ponadto pojedyncze QTL przyporządkowane zostały także do chromosomu 3B oraz 7B. W obrębie genomu 1D wymieniłem należy dwa QTL na chromosomie 1D, a także chromosomy 2D i 7D z pojedynczymi przypadkami QTL. QTL DWE w grupie kontrolnej roślin cechowały maksima LOD z przedziału: 2,2-8,6 oraz wartości współczynnika determinacji od 5% do 26%. Przy optymalnym nawadnianiu otrzymano 11 głównych QTL. Na chromosomie 6B zlokalizowano grupę QTL, dla max. wartości testu logarytmicznego z zakresu: 6,2-8,6, o najwyższych wartościach  $R^2$  (18-26%) i pozycji 73,6-85,1 cM, o jednokierunkowym ujemnym efekcie addytywnym i pokrywających się *loci* dla 3 lat doświadczeń. Kolejna grupa QTL, o wysokich wartościach LOD (3,2-4,8), zajmuje zakres 140,6-192,5 cM chromosomu 7A, przy wartości maksymalnej  $R^2=14%$  i ujemnym efekcie addytywnym allele CS, co zostało potwierdzone także we wszystkich prezentowanych latach doświadczalnych. Pozostałe QTL nie zyskały potwierdzenia w przynajmniej dwu latach badań.

W grupie roślin stresowanych zlokalizowano zbliżoną liczbę QTL (20) do otrzymanej w grupie kontrolnej, spośród których najwięcej (9 QTL) zgrupowanych było w obrębie genomu B na chromosomach: 6B (5), 7B (2), 2B (1) oraz 3B (1). Drugi, pod względem liczności QTL, był genom A [7 QTL: 7A (4), 4A (2), 6A (1)]. Na genomie D

odnotowano zaledwie 2 QTL na chromosomie 2D oraz pojedyncze QTL na chromosomach 1D i 6D. QTL zidentyfikowane u roślin poddanych suszy, przy wartościach max. LOD z zakresu 2,1-10,4, charakteryzowały się szerokim zakresem zmienności współczynnika  $R^2$  (4-31%). 90% z nich wykazywało ujemny efekt addytywny kontrolując, z osobna, masę kłosa w granicach od 20 mg do 70 mg. Wyniki uzyskane w grupie roślin poddanych suszy potwierdzają istnienie wytypowanych w warunkach optymalnego nawodnienia obszarów QTL szczególnie istotnych dla warunkowania DWE – na chromosomach: 6B (71,7-84,1 cM,  $R^2$ :18-31%, LOD max. 10,4, 3 lata doświadczeń) oraz 7A (153-171,2 cM, 15-18%  $R^2$ , LOD max. 5,9). Ponadto, u roślin poddanych stresowi suszy w latach 2011 i 2012, zlokalizowano na chromosomie 7A drugi obszar QTL, w okolicy 127,6-128,3 cM przy LOD max. 2,9-3,8, o niskiej wartości współczynnika determinacji (8-9%).

W obu grupach roślin (C, D), w tym samym regionie chromosomu 2D (około 200 cM), wykryto QTL o ujemnym efekcie addytywnym allele matczynego, pochodzące z jednego roku doświadczeń. U roślin poddanych stresowi suszy, w porównaniu z kontrolnymi, obszar ten warunkuje większy, choć nadal niski procent zmienności fenotypowej (9-10%). QTL, zidentyfikowanemu w grupie kontrolnej roślin na chromosomie 4A ( $R^2=14%$ ,  $a=-0,04$  g), u roślin poddanych suszy odpowiadają dwa QTL zlokalizowane na podobnej wysokości przy zbliżonym efekcie addytywnym, lecz o niższej wartości  $R^2$  (4-5%). Na chromosomie, przy markerze *tpt-7360*, w obu grupach roślin (C i D) w jednym z lat doświadczalnych, wykryto QTL tłumaczące 13% i 10% zmienności DWE (C i D, odpowiednio). Unikalne w suszy były *loci* DWE związane z chromosomami: 2B, 6A, oraz 6D, natomiast wyłącznie w kontroli wykryto QTL na chromosomach: 2D, 5A i 7D.

#### 4.4.1.2. QTL liczby ziaren (GNP)

Badając podłoże molekularne liczby ziaren z rośliny zlokalizowano łącznie 29 QTL przy LOD max. z zakresu 2,1-5,7.

Przeważająca część (18 QTL) została wykryta w warunkach kontrolnych na wszystkich chromosomach grupy 1 (po 1 QTL) i 7 (7A: 2QTL, pozostałe po 1 QTL), oraz chromosomach: 5A (1 QTL) i 5D (3QTL), 6A i 6B (po 3 QTL) oraz 4B (1 QTL). Zidentyfikowane QTL tłumaczyły od 6% do 20% zmienności cechy obserwowanej w populacji CSDH, a główne QTL stanowiły 50% wszystkich wykrytych *loci*. QTL GNP (C) zostały zlokalizowane w zakresie max. LOD od 2,1 do 5,7. Połowa spośród *loci* została zidentyfikowana w oparciu o test 1000P, a metodą SMA potwierdzono istnienie 72% wykrytych QTL. Większość QTL (78%) cechował dodatni wpływ allele CS na liczbę ziaren.



Zarówno na chromosomie 5D jak i 6B, zlokalizowano w bliskim sąsiedztwie, w dwu latach doświadczeń, QTL GNP warunkujące od 5% do 9% zmienności, o dodatnich wartościach efektu addytywnego.

W suszy zidentyfikowano łącznie 11 QTL liczby ziaren z rośliny przy LOD max. z zakresu: 2,2-4,3. Jedynie cztery z nich zostały wykryte przy granicznej wartości LOD wyznaczonej z testu 1000P. Aż 73% ogólnej liczby zidentyfikowanych QTL stanowiły *loci* potwierdzone w obu analizach QTL. Opisane QTL warunkowały od 7% do 15% zmienności cechy. Wyróżniono 5 głównych QTL. Wykryto po 2 QTL na chromosomach: 1A, 5A, 7A i 7B oraz pojedyncze QTL na chromosomach 5B, 6A i 7D. Jedynie na chromosomie 7B potwierdzono w dwu latach doświadczeń to samo *locus*, związane z markerem *tPt-7360* (13,4-16,4 cM), warunkujące max. 13% zmienności GNP, obniżające – w obecności allela CS – liczbę ziaren z pędów bocznych o 5.

Porównanie wyników uzyskanych w obu grupach roślin (C, D) umożliwiło wyróżnienie w kontroli większej liczby grup sprzężeń wyłącznych dla traktowania (1B, 1D, 4B, 5D, 6B), w porównaniu z suszą (5B). W obu traktowaniach wykryto QTL na chromosomach: 1A, 5A, 6A, 7A, 7B i 7D, lecz jedynie na trzech chromosomach stwierdzono QTL w zbliżonych regionach. Na chromosomie 6A, w okolicy 86-87,6 cM, stwierdzono QTL o dodatnim znaku efektu addytywnego i współczynnika determinacji równym 12% (C) lub 8% (D). Na chromosomie 7A, przy markerze *wPt-4835* (41,8 cM), wykryto dwa QTL o dodatnim efekcie addytywnym i  $R^2$  równym 17% (C) i 13% (D). Również na chromosomie 7A, ale przy 182,2-183,4 cM, zidentyfikowano QTL o ujemnym wpływie allela CS i współczynnika determinacji 15% (C) oraz 7% (D). Na chromosomie 7B, na odcinku 0-16,4 cM mapy genetycznej, zlokalizowano QTL tłumaczące 7% (C) lub 11-13% (D) zmienności cechy, których efekty addytywne wskazują na podwyższający wpływ allela SQ1 na liczbę ziaren z pędów bocznych.

#### 4.4.1.3. QTL masy ziaren (GWP)

Analiza CIM masy ziaren wykazała łączną liczbę 31 QTL zidentyfikowanych przy LOD max. od 2,1 do 7,1 na 16 chromosomach *T. aestivum* L.

Przy optymalnym nawodnieniu zmapowano 19 QTL GWP na chromosomach: 5A (6 QTL), 1B, 5D i 7D (po 2 QTL) oraz 2A, 3B, 3D, 4B, 5B, 6B i 7A (pojedyncze QTL). Jedynie 8 QTL wykryto przy lub powyżej LOD 1000P, natomiast w analizie SMA potwierdzono aż 74% QTL. Wartości LOD max. mieściły się w granicach 2,1-7,1,

a współczynnika determinacji w zakresie 5-22%. Wyróżniono 10 głównych QTL. Zbliżona liczba QTL cechowała się dodatnim oraz ujemnym efektem addytywnym allele matczynego. Na chromosomie 5D, w dwu latach doświadczeń, zmapowano QTL o dodatnim efekcie addytywnym, z max. LOD w pozycjach 116,5 cM oraz 144,2 cM, które tłumaczyły odpowiednio 17% i 11% zmienności analizowanej cechy przy optymalnym nawadnianiu. Ponadto na chromosomie 5A wykryto QTL w trzech latach badań. Z czego dwuletnie wyniki sprzężone z markerem *wPt-1903* (187-187,1 cM), charakteryzowały się dodatnim efektem addytywnym i współczynnikiem determinacji 10% lub 22%, w zależności od roku.

W grupie roślin poddanych suszy, w porównaniu z kontrolną, odnotowano mniejszą liczbę QTL (12), spośród których zaledwie połowa została wykryta przy lub powyżej LOD z testu 1000P. Osiem QTL uzyskało potwierdzenie w analizie regresji liniowej pojedynczego markera, a spośród nich wyróżniono 6 głównych QTL, o  $R^2$  od 11% do 23% oraz LOD max.: 3,4-6,3. QTL rozlokowane były na mapie następująco: po 3 QTL na chromosomach 1A i 3B, 2 QTL na chromosomie 7B oraz pojedyncze przypadki związane z: 1B, 3A, 5B i 6D. Na chromosomie 1A stwierdzono istnienie wspólnego dla dwu lat doświadczeń obszaru QTL, zajmującego długość 66-86,7 cM mapy genetycznej, o dodatnim efekcie addytywnym CS. Ponadto w dwu latach doświadczeń, na chromosomie 7B, ale w znacznym oddaleniu od siebie, zlokalizowano 2 QTL tłumaczące od 8% do 15% zmienności, o różnych znakach efektu addytywnego.

Zarówno w suszy jak i w kontroli wykryto QTL na chromosomach: 1B, 3B i 5B, ale jedynie na chromosomie 3B były one zidentyfikowane na zbliżonej długości mapy (9,4-17,4 cM). Warunkowały one od 7% (C) do 17% (D) zmienności populacyjnej GWP, przy ujemnym znaku efektu addytywnego. W suszy nie wykryto QTL przynależnych do grup: 2A, 3D, 4B, 5A, 5D, 6B, 7A i 7D, jak to miało miejsce w kontroli. Natomiast analiza CIM w grupie roślin poddanych suszy, w przeciwieństwie do kontrolnej, umożliwiła identyfikację QTL na chromosomach 1A, 3A, 6D i 7B.

#### 4.4.1.4. QTL biomasy (DWP)

Zidentyfikowano ogółem 27 QTL biomasy części nadziemnych rozlokowanych na 14 chromosomach pszenicy zwyczajnej, z przewagą genomu A.

Zastosowanie obu metod analiz umożliwiło potwierdzenie 16 z 17 QTL kontrolujących DWP w kontroli. Osiem z nich wykryto przy lub powyżej progu LOD wyznaczonego w teście 1000P. Piki QTL osiągały max. LOD od 2,1 do 5,7. Spośród

zmapowanych QTL, ponad połowę (59%) cechowało dodatnie oddziaływanie allela CS na biomasa. QTL DWE w kontroli rozmieszczone były na chromosomach: 1A i 5A (po 3 QTL), 2B i 4B (po 2 QTL) oraz 1B, 2A, 3D, 5D, 6D, 7A, 7D (pojedyncze QTL). Stwierdzono 9 głównych QTL, kontrolujących od 11% do 19% zaobserwowanej zmienności cechy. Na chromosomie 2B, na odcinku 83-84,1 cM, przy LOD max. 3,6-4,3 potwierdzono QTL w dwu latach doświadczeń, o ujemnym efekcie addytywnym allela CS oraz zbliżonych wartościach  $R^2$  w kontroli (12% lub 13%).

W warunkach stresu, przy LOD: 2,0-8,2, zlokalizowano 10 QTL: po 2 QTL na chromosomach 1A i 7A oraz pojedyncze przypadki na: 1D, 3B, 4B, 5B, 6D oraz 7D. Dziewięć z nich potwierdzono metodą SMA, a tylko dwa zostały wykryte powyżej przyjętego w wyniku testu 1000P progu LOD. 50% spośród wszystkich QTL DWP charakteryzowało się wartością  $R^2 \geq 10\%$  (11-28%). Wyniki analizy CIM DWP w suszy nie pokrywały się w latach.

W obu obiektach (C i D) QTL biomasy części nadziemnych wykryto na chromosomach: 1A, 4B, 6D, 7A i 7D. Spośród nich, jedynie na chromosomie 1A nie stwierdzono bliskiej lokalizacji QTL różnych traktowań. Natomiast na chromosomie 4B, przy markerze *Rht-B1*, zidentyfikowano QTL o dodatniej wartości współczynnika addytywnego, który w suszy tłumaczył znaczną część zaobserwowanej zmienności DWP ( $R^2=28\%$ ), a w kontroli miał mniejszy wpływ ( $R^2=12\%$ ) na zmienność cechy. QTL o negatywnym wpływie allela CS, zarówno w suszy jak i w kontroli, wykryto w tych samych okolicach chromosomów: 6D (162,7-163,8 cM), 7A (182,2-183,4 cM) i 7D (68,2-72,2 cM). Unikalne dla suszy wyniki były związane z chromosomami: 1D, 3B i 5B, a dla kontroli z chromosomami: 1B, 2A, 2B, 3D, 5A oraz 5D.

#### 4.4.2. QTL kontrolujące zawartość cukrów

Dla zawartości cukrów we wszystkich badanych organach opisano łącznie 312 QTL (tabele: 11-13, ryciny: 2-23), w tym w liściu flagowym uzyskano 136 QTL (C: 65, D: 71), w dokłosiu 90 QTL (C: 40, D: 50), a w kłosie 86 QTL (C: 46, D: 40).

##### 4.4.2.1. QTL zawartości cukrów w liściu flagowym

Mapowanie QTL zawartości cukrów w liściu flagowym umożliwiło identyfikację 136 QTL w trzech latach doświadczeń, rozlokowanych w 18 grupach sprzężeń, za wyjątkiem chromosomów: 1A, 3B oraz 6A (tabela 11, ryciny: 2, 3-8, 10-17, 19-23). Największą liczbę *loci*, wśród obu traktowań, zidentyfikowano w grupach chromosomów: 2

(32 QTL), 6 (24 QTL), 7 (23 QTL) oraz 5 (21 QTL). Natomiast najwyższą łączną liczbę QTL zmapowano na chromosomach: 6B (18 QTL), 2B (12 QTL), 2D (11 QTL) oraz 4A (10 QTL). W kontroli najliczniejsze były grupy: 2 i 6 (po 13 QTL), a także grupa 7 (12 QTL) i 5 (10 QTL). W tych warunkach najliczniejszy był chromosom 6B (9 QTL), a za nim chromosomy: 1D, 2B i 2D (po 6 QTL). W suszy najliczniejsza w QTL była grupa 2 (19 QTL) oraz grup od 4 do 7 (po 11 QTL). Na chromosomie 6B, w warunkach stresu, zidentyfikowano najwięcej QTL zawartości cukrów w liściu flagowym (9 QTL). Po sześć QTL zmapowano natomiast na chromosomach: 1D, 2B oraz 2D. Na chromosomach 3D i 4D zidentyfikowano QTL jedynie w grupie roślin kontrolnych, natomiast na chromosomie 4B tylko w grupie roślin poddanej suszy.

#### 4.4.2.1.1. *QTL ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym ( $WSC_{FL}$ )*

Badanie zawartości ogólnej cukrów rozpuszczalnych w wodzie w liściu flagowym, przy optymalnym nawadnianiu, umożliwiło lokalizację 21 QTL rozmieszczonych na 12 chromosomach (1D, 2B, 2D, 3D, 4D, 5B, 5D, 6B, 6D, 7A, 7B oraz 7D), przy LOD od 2,0 do 4,8 i  $R^2$ : 6-20%. W tej grupie wyróżniono 9 głównych QTL. Spośród zmapowanych *loci*, 2/3 potwierdzono przy użyciu analizy regresji liniowej pojedynczego markera, a 8 z nich zlokalizowano powyżej LOD z testu 1000P. Większość (13 QTL) cechowała się ujemnym znakiem efektu addytywnego allela CS. Na chromosomie 1D zlokalizowano po 2 QTL – dla dwóch lat – rozrzucone w trzech miejscach chromosomu. Na chromosomie 6B ulokowano w sumie 3 QTL dla 2 lat doświadczeń (LOD: 2,7-4,7), z których dwa, pochodzące z różnych lat, były zlokalizowane blisko siebie. Zmapowane QTL tłumaczyły 8-14% zmienności  $WSC_{FL}$  i odznaczały się ujemnym efektem addytywnym allela CS. Na chromosomie 7A zidentyfikowano również 3 QTL, a dwa spośród nich wykryto w jednym doświadczeniu. Pomimo niewielkich różnic w lokalizacji (66,8 cM i 80,6 cM), cechował je przeciwny znak efektu addytywnego. Trzeci z QTL, zlokalizowany był w dużej odległości od pozostałych i warunkował zaledwie 6% zmienności cechy, w przeciwieństwie do pozostałych ( $R^2$ : 11% lub 18%). Natomiast na końcu chromosomu 7B, w bliskim sąsiedztwie, zidentyfikowano w różnych latach 2 QTL, tłumaczące max. 10% zmienności, o ujemnym wpływem allela CS na ogólną zawartość cukrów w liściu flagowym.

Tabela 11. Charakterystyka QTL cukrów rozpuszczalnych liścia flagowego (WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza) uzyskanych metodą CIM w populacji CSDH pszenicy u roślin: kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D)

Cecha	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja		R <sup>2</sup> [%]	SMA	
						[cM]	LOD			
						max.	add.			
C		2010	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.1</i>	1D	<i>wPt-3707</i>	46.1	2.4	4.56	7%	
		2010	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.2</i>	1D	<i>wPt-732102</i>	63.9	2.5	5.13	8%	*
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.3</i>	1D	<i>wPt-734081</i>	124.8	3.2	-5.32	9%	***
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.4</i>	1D	<i>Xm65p64.3</i>	179.9	2.7	-5.20	9%	***
		2010	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-2B.1</i>	2B	<i>Xm65p64.5</i>	161.8	2.0	4.58	7%	
		<b>2011</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-2D</i></b>	<b>2D</b>	<b><i>Xgwm261</i></b>	<b>20.9</b>	<b>4.8</b>	<b>6.25</b>	<b>16%</b>	<b>**</b>
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-3D</i>	3D	<i>Xgwm664</i>	131.3	2.8	4.50	8%	**
		2013	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-4D.1</i>	4D	<i>Xpsp3103</i>	33	2.9	-8.49	20%	
		<b>2013</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-4D.2</i></b>	<b>4D</b>	<b><i>Xblt101.t7</i></b>	<b>54.9</b>	<b>4.8</b>	<b>6.11</b>	<b>15%</b>	<b>*</b>
		2013	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-5B</i>	5B	<i>Xgwm271</i>	121.6	2.5	-4.02	7%	*
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-5D</i>	5D	<i>Xgwm583</i>	104	2.5	-4.19	7%	**
		<b>2012</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.1</i></b>	<b>6B</b>	<b><i>wPt-2000</i></b>	<b>75.2</b>	<b>4.3</b>	<b>-6.40</b>	<b>13%</b>	<b>***</b>
		<b>2012</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i></b>	<b>6B</b>	<b><i>wPt-5461</i></b>	<b>83</b>	<b>4.7</b>	<b>-6.81</b>	<b>14%</b>	<b>****</b>
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.3</i>	6B	<i>wPt-3060</i>	84.1	2.7	-4.43	8%	
		2010	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6D</i>	6D	<i>wPt-667005</i>	3.4	2.4	4.84	7%	**
		<b>2013</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7A.1</i></b>	<b>7A</b>	<b><i>wPt-4835</i></b>	<b>66.8</b>	<b>3.3</b>	<b>-7.96</b>	<b>11%</b>	
		<b>2013</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7A.2</i></b>	<b>7A</b>	<b><i>wPt-9796</i></b>	<b>80.6</b>	<b>4.7</b>	<b>9.44</b>	<b>18%</b>	<b>**</b>
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7A.3</i>	7A	<i>wPt-4637</i>	153	2.2	-3.75	6%	
		<b>2013</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7B.1</i></b>	<b>7B</b>	<b><i>wPt-4309</i></b>	<b>0</b>	<b>3.4</b>	<b>-4.80</b>	<b>10%</b>	
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7B.2</i>	7B	<i>Xm59p78.7</i>	22.1	2.2	-4.53	7%	*
	<b>2011</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7D</i></b>	<b>7D</b>	<b><i>Xwmc157</i></b>	<b>171.4</b>	<b>4.3</b>	<b>-5.88</b>	<b>14%</b>	<b>**</b>	
D		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1B.1</i>	1B	<i>wPt-3266</i>	51.6	2.1	-4.56	5%	*
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1B.2</i>	1B	<i>Xm43p78.7</i>	59.4	2.5	-5.09	7%	**
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1D.1</i>	1D	<i>wPt-3743</i>	113.6	2.7	-4.87	9%	*
		<b>2012</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1D.2</i></b>	<b>1D</b>	<b><i>wPt-734057</i></b>	<b>123.7</b>	<b>3.4</b>	<b>-5.53</b>	<b>11%</b>	<b>**</b>
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.1</i>	2A	<i>Xm85p65.8</i>	77.1	3.0	5.29	10%	*
		2010	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.2</i>	2A	<i>Xm60p64.6</i>	127.5	2.9	7.29	10%	**
		2011	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.3</i>	2A	<i>Xbarc5</i>	130.6	2.1	4.93	6%	*
		2012	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2B.1</i>	2B	<i>wPt-9274</i>	0	2.3	-4.47	8%	
		<b>2010</b>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2B.2</i></b>	<b>2B</b>	<b><i>wPt-3949</i></b>	<b>7.8</b>	<b>3.3</b>	<b>-7.82</b>	<b>11%</b>	<b>***</b>

Cecha	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja	LOD		R <sup>2</sup> [%]	SMA
						[cM]	max.	add.		
WSC <sub>FL</sub>	D	2011	<b>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2D.1</b>	<b>2D</b>	<b>wPt-730613</b>	<b>177.2</b>	<b>4.5</b>	<b>7.46</b>	<b>14%</b>	<b>**</b>
		2011	<b>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2D.2</b>	<b>2D</b>	<b>wPt-9749</b>	<b>186.4</b>	<b>4.3</b>	<b>8.29</b>	<b>17%</b>	<b>*</b>
		2010	QWSC <sub>FL</sub> (D)-4A	4A	wPt-5935	29.3	2.2	6.21	7%	*
		2011	<b>QWSC<sub>FL</sub>(D)-5A</b>	<b>5A</b>	<b>Xpsr426.1</b>	<b>141.5</b>	<b>3.6</b>	<b>-6.68</b>	<b>12%</b>	<b>***</b>
		2012	QWSC <sub>FL</sub> (D)-5D	5D	Xcfd7	140.4	2.5	-4.72	8%	
		2011	<b>QWSC<sub>FL</sub>(D)-6B.1</b>	<b>6B</b>	<b>wPt-665704</b>	<b>58.5</b>	<b>4.0</b>	<b>-6.78</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
		2013	QWSC <sub>FL</sub> (D)-6B.2	6B	wPt-9881	93	3.0	-0.03	9%	***
		2013	QWSC <sub>FL</sub> (D)-6D	6D	wPt-665166	47.4	2.3	0.03	7%	**
		2013	QWSC <sub>FL</sub> (D)-7A	7A	wPt-9796	80.6	2.4	0.03	7%	**
		2012	QWSC <sub>FL</sub> (D)-7D	7D	wPt-743332	14.6	2.2	-4.39	7%	*
C	C	2010	QGLU <sub>FL</sub> (C)-1B	1B	wPt-6425	79.1	3.2	-2.08	10%	
		2010	<b>QGLU<sub>FL</sub>(C)-2B</b>	<b>2B</b>	<b>wPt-8072</b>	<b>76.1</b>	<b>5.2</b>	<b>2.91</b>	<b>21%</b>	<b>*</b>
		2012	QGLU <sub>FL</sub> (C)-2D	2D	wPt-2761	127.8	2.1	1.39	7%	***
		2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(C)-3D</b>	<b>3D</b>	<b>wPt-732908</b>	<b>206.3</b>	<b>2.7</b>	<b>-1.59</b>	<b>8%</b>	<b>*</b>
		2010	<b>QGLU<sub>FL</sub>(C)-5A</b>	<b>5A</b>	<b>Xpsr1202</b>	<b>105.5</b>	<b>3.3</b>	<b>2.06</b>	<b>11%</b>	<b>*</b>
		2012	QGLU <sub>FL</sub> (C)-5B	5B	wPt-5346	30.6	2.0	-1.24	6%	**
		2013	QGLU <sub>FL</sub> (C)-6B.1	6B	wPt-9791	81.9	2.6	-1.53	7%	**
		2012	<b>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.2</b>	<b>6B</b>	<b>wPt-3060</b>	<b>84</b>	<b>4.7</b>	<b>-1.98</b>	<b>15%</b>	<b>***</b>
2010	<b>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.3</b>	<b>6B</b>	<b>Xgwm608.3</b>	<b>160.1</b>	<b>4.6</b>	<b>-2.49</b>	<b>15%</b>	<b>**</b>		
D	D	2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-1B.1</b>	<b>1B</b>	<b>wPt-0044</b>	<b>2.3</b>	<b>4.3</b>	<b>0.11</b>	<b>12%</b>	<b>***</b>
		2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-1B.2</b>	<b>1B</b>	<b>Xm65p64.4</b>	<b>7.8</b>	<b>4.3</b>	<b>0.11</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
		2010	QGLU <sub>FL</sub> (D)-2A.1	2A	Xpsr575.1	115.7	2.6	2.63	9%	*
		2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2A.2</b>	<b>2A</b>	<b>Xpsp2151.3</b>	<b>170.1</b>	<b>4.9</b>	<b>-0.13</b>	<b>15%</b>	<b>*</b>
		2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2A.3</b>	<b>2A</b>	<b>wPt-729945</b>	<b>182.8</b>	<b>4.4</b>	<b>-0.12</b>	<b>13%</b>	<b>*</b>
		2013	QGLU <sub>FL</sub> (D)-2D.1	2D	Xgwm102	94.4	2.9	0.09	8%	*
		2012	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2D.2</b>	<b>2D</b>	<b>wPt-2761</b>	<b>122.8</b>	<b>5.2</b>	<b>0.04</b>	<b>20%</b>	<b>****</b>
		2010	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-4B</b>	<b>4B</b>	<b>Xpsp3163</b>	<b>63.1</b>	<b>3.8</b>	<b>3.16</b>	<b>13%</b>	<b>*</b>
		2013	<b>QGLU<sub>FL</sub>(D)-5B</b>	<b>5B</b>	<b>Xpsp3037</b>	<b>78.7</b>	<b>5.0</b>	<b>-0.12</b>	<b>14%</b>	<b>***</b>
		2010	QGLU <sub>FL</sub> (D)-6B.1	6B	wPt-2424	73.6	2.6	-2.60	9%	**
		2010	QGLU <sub>FL</sub> (D)-6B.2	6B	Xm87p78.5aYT	87.5	2.5	-2.51	8%	**
		2012	QGLU <sub>FL</sub> (D)-6D	6D	Xbarc175	98.3	2.3	0.02	7%	**
		2010	QGLU <sub>FL</sub> (D)-7A	7A	Xbarc174	117.1	2.2	-2.30	7%	
		2013	QGLU <sub>FL</sub> (D)-7B	7B	wPt-664114	104.5	3.2	0.10	8%	*
		2010	QGLU <sub>FL</sub> (D)-7D	7D	Xmgl59	78.4	3.0	-2.90	11%	**

Cecha	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja	LOD		R <sup>2</sup> [%]	SMA
						[cM]	max.	add.		
FRU <sub>FL</sub>	C	2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-2B</b>	<b>2B</b>	<b>wPt-8072</b>	<b>75.1</b>	<b>5.4</b>	<b>2.86</b>	<b>24%</b>	<b>**</b>
		2012	QFRU <sub>FL</sub> (C)-2D	2D	wPt-4413	129.5	2.1	1.12	6%	***
		2012	QFRU <sub>FL</sub> (C)-5A.1	5A	Xgwm639.1	92.5	2.4	1.15	8%	
		2012	QFRU <sub>FL</sub> (C)-5A.3	5A	wPt-9094	99.4	2.2	1.08	7%	
		2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.4</b>	<b>5A</b>	<b>Xpsr1202</b>	<b>105.5</b>	<b>5.9</b>	<b>2.58</b>	<b>19%</b>	<b>**</b>
		2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.5</b>	<b>5A</b>	<b>Xpsp3003</b>	<b>116.8</b>	<b>5.0</b>	<b>2.42</b>	<b>16%</b>	<b>*</b>
		2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-6B</b>	<b>6B</b>	<b>Xgwm608.3</b>	<b>158.1</b>	<b>4.1</b>	<b>-2.13</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>
		2013	QFRU <sub>FL</sub> (C)-6D.1	6D	Xm69p78.10	154.6	2.7	-0.10	11%	**
		2013	QFRU <sub>FL</sub> (C)-6D.2	6D	wPt-732626	164.8	2.6	-0.09	9%	**
		2013	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-7B</b>	<b>7B</b>	<b>wPt-3402</b>	<b>252.5</b>	<b>4.2</b>	<b>0.13</b>	<b>15%</b>	
		2013	<b>QFRU<sub>FL</sub>(C)-7D</b>	<b>7D</b>	<b>Xgwm37</b>	<b>190.9</b>	<b>4.5</b>	<b>0.12</b>	<b>16%</b>	<b>**</b>
		2013	QFRU <sub>FL</sub> (D)-2A.1	2A	Xbarc5	136.6	2.3	0.16	8%	
		2013	QFRU <sub>FL</sub> (D)-2A.2	2A	Xpsp2151.3	166.1	3.4	-0.17	12%	*
		D	2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(D)-2B</b>	<b>2B</b>	<b>wPt-9654</b>	<b>133.5</b>	<b>3.4</b>	<b>3.03</b>	<b>10%</b>
2012	<b>QFRU<sub>FL</sub>(D)-2D</b>		<b>2D</b>	<b>wPt-2761</b>	<b>120.8</b>	<b>4.5</b>	<b>1.50</b>	<b>18%</b>	<b>***</b>	
2010	QFRU <sub>FL</sub> (D)-4B		4B	Rht-B1	67.2	2.9	2.86	10%	**	
2012	QFRU <sub>FL</sub> (D)-5D.1		5D	Xcfd8	93.6	2.1	-0.91	7%	*	
2013	QFRU <sub>FL</sub> (D)-5D.2		5D	Xm62p64.9a	212.9	2.2	-0.18	14%	*	
2012	QFRU <sub>FL</sub> (D)-6B.1		6B	Xgwm325	67.7	2.0	-0.90	6%	**	
2010	<b>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.2</b>		<b>6B</b>	<b>wPt-5461</b>	<b>83</b>	<b>5.8</b>	<b>-4.03</b>	<b>18%</b>	<b>***</b>	
2013	<b>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.3</b>		<b>6B</b>	<b>wPt-3060</b>	<b>84.1</b>	<b>3.6</b>	<b>-0.17</b>	<b>11%</b>	<b>**</b>	
2010	QFRU <sub>FL</sub> (D)-7A		7A	Xpsp3050	129.4	3.1	-2.89	9%	*	
2013	QFRU <sub>FL</sub> (D)-7D		7D	Xwmc463	70.2	3.1	-0.15	10%	***	
SUC <sub>FL</sub>	C	2013	QSUC <sub>FL</sub> (C)-1D	1D	wPt-6316	101	3.1	3.37	12%	*
		2010	QSUC <sub>FL</sub> (C)-2B.1	2B	Xwmc25b	26.9	2.9	4.33	10%	
		2013	QSUC <sub>FL</sub> (C)-2B.2	2B	wPt-666389	84.1	2.3	-2.66	8%	
		2012	QSUC <sub>FL</sub> (C)-2D	2D	wPt-730613	177.2	2.5	3.35	9%	*
		2012	QSUC <sub>FL</sub> (C)-3A	3A	rPt-9057	66.8	3.0	-3.77	10%	***
		2012	QSUC <sub>FL</sub> (C)-6B.1	6B	wPt-2424	73.6	2.8	-6.44	10%	**
		2013	QSUC <sub>FL</sub> (C)-6B.2	6B	wPt-9791	81.9	3.2	-3.15	11%	*
		2010	<b>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7A.1</b>	<b>7A</b>	<b>wPt-7151</b>	<b>25.4</b>	<b>4.4</b>	<b>5.99</b>	<b>17%</b>	<b>*</b>
		2010	<b>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7A.2</b>	<b>7A</b>	<b>Xwmc479</b>	<b>34.8</b>	<b>6.8</b>	<b>7.51</b>	<b>26%</b>	<b>**</b>
		2013	<b>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7B</b>	<b>7B</b>	<b>wPt-4309</b>	<b>0</b>	<b>3.5</b>	<b>-3.29</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
D	2010	<b>QSUC<sub>FL</sub>(D)-2B.1</b>	<b>2B</b>	<b>wPt-3949</b>	<b>7.7</b>	<b>2.6</b>	<b>-15.31</b>	<b>9%</b>	<b>**</b>	
	2010	QSUC <sub>FL</sub> (D)-2B.2	2B	Xwmc243a	21.1	3.1	12.01	10%	**	

Cecha	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja		LOD	R <sup>2</sup> [%]	SMA
						[cM]	add.			
SUC <sub>FL</sub>	D	2012	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-3A</i>	3A	<i>wPt-8892</i>	149.4	3.6	5.25	12%	**
		2010	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4A.1</i>	4A	<i>wPt-5935</i>	29.3	5.0	10.23	16%	***
		2012	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4A.2</i>	4A	<i>Xwmc232</i>	55.6	2.3	4.48	9%	*
		2012	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4A.3</i>	4A	<i>wPt-667130</i>	70.7	2.4	4.44	8%	**
		2013	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4B</i>	4B	<i>Xm62p64.4</i>	74	3.4	1.63	12%	*
		2013	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-5B.1</i>	5B	<i>Xm72p78.3</i>	3	4.0	-1.80	14%	*
		2013	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-5B.2</i>	5B	<i>Xpsr580</i>	200.8	2.5	1.48	10%	
		2013	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-6B</i>	6B	<i>wPt-6247</i>	60.7	5.0	-1.91	17%	***
		2012	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-7B.1</i>	7B	<i>wPt-4309</i>	0	3.6	5.19	12%	***
		2010	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-7B.2</i>	7B	<i>Xm59p78.7</i>	28.1	2.3	-7.27	8%	
MAL <sub>FL</sub>	C	2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-1D</i>	1D	<i>wPt-4671</i>	75.4	3.9	-1.41	15%	**
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2A</i>	2A	<i>wPt-7306</i>	109.6	4.0	1.15	13%	***
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2B</i>	2B	<i>wPt-3109</i>	127.9	3.8	0.28	8%	**
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2D.1</i>	2D	<i>wPt-732876</i>	87.4	2.0	0.87	7%	
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2D.2</i>	2D	<i>Xgwm30.1</i>	112.5	2.0	0.79	6%	
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-3A</i>	3A	<i>Xgwm2</i>	57.6	5.1	-0.35	12%	*
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.1</i>	4A	<i>wPt-742056</i>	18.2	14.2	-0.61	38%	****
		2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.2</i>	4A	<i>Xwmc420</i>	130.2	2.9	-1.15	9%	*
		2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.3</i>	4A	<i>Xgwm165.3</i>	139.1	2.6	-1.09	9%	*
		2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4D</i>	4D	<i>Xpsr375.1</i>	138.7	2.8	-1.08	9%	***
MAL <sub>FL</sub>	D	2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-5B</i>	5B	<i>Xm72p78.3</i>	0	2.4	0.23	5%	
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-5D</i>	5D	<i>wPt-4295</i>	29.3	2.1	0.82	7%	*
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-6D</i>	6D	<i>wPt-667005</i>	5.4	3.1	-1.06	11%	**
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-7D</i>	7D	<i>Xpsp3045</i>	153.7	2.4	-0.22	5%	*
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-1B</i>	1B	<i>Xpsr2019.2</i>	101.5	4.3	0.36	9%	**
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-2B</i>	2B	<i>wPt-8072</i>	57.1	4.1	-0.37	9%	
		2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.1</i>	4A	<i>Xpsr392.1</i>	11	3.7	-1.79	17%	*
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.2</i>	4A	<i>Xwmc313</i>	22.6	15.3	-0.81	42%	****
		2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.3</i>	4A	<i>Xm68p78.y</i>	30.4	10.9	-0.73	33%	****
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4B</i>	4B	<i>Xm62p64.4</i>	74	3.4	1.63	12%	*
MAL <sub>FL</sub>	D	2010	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-5A</i>	5A	<i>Xm65p64.9a</i>	206.3	3.2	0.32	7%	
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-5B.1</i>	5B	<i>Xm72p78.3</i>	3	4.0	-1.80	14%	*
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-5B.2</i>	5B	<i>Xpsr580</i>	200.8	2.5	1.48	10%	
		2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-5D</i>	5D	<i>Xm62p64.9a</i>	245.9	3.3	1.56	13%	*
		2013	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-6B</i>	6B	<i>wPt-6247</i>	60.7	5.0	-1.91	17%	***



Cecha										
	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
<b>MAL<sub>FL</sub></b>	<b>D</b>	2012	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-7B.1</i>	7B	<i>Xm59p78.7</i>	24.1	2.2	1.32	8%	
		2012	<b><i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-7B.2</i></b>	<b>7B</b>	<b><i>wPt-8919</i></b>	<b>137.9</b>	<b>3.4</b>	<b>-1.53</b>	<b>11%</b>	<b>*</b>

*Podano pozycję dla której pik LOD osiągał wartość maksymalną i wskazano leżący najbliżej marker. Oszacowano wartość efektu addytywnego allele CS (add.), współczynnik determinacji (R<sup>2</sup>) oraz zaznaczono poziom istotności dla którego QTL otrzymany przy użyciu CIM potwierdzono metodą SMA (\*\*\*\* - p≤0.0001, \*\*\* - p≤0.001, \*\* - p≤0.01, \* - p≤0.05). Pogrubioną czcionką oznaczono QTL potwierdzone przy LOD wyznaczonym w teście 1000 permutacji, pozostałe QTL wyznaczone przy LOD=2,0.*

*Chr. – chromosom*  
*FL – liść flagowy*

W suszy, wśród wykrytych metodą CIM 19 QTL (LOD max. 2,1-4,5) kontrolujących WSC<sub>FL</sub>, zaledwie sześć loci zostało zmapowanych przy lub powyżej LOD określonego w teście 1000P, a 17 zyskało potwierdzenie w SMA. Większość z tych QTL (58%), charakteryzował negatywny efekt allele CS względem zawartości cukrów w liściu flagowym. Zidentyfikowano 8 głównych QTL (R<sup>2</sup>: 10-17%), wśród których najwyższe wartości współczynnika determinacji (11% oraz 14%) otrzymano dla dwu QTL zlokalizowanych na chromosomie 2D. Na pozostałych chromosomach grupy 2, wykryto w bliskim sąsiedztwie QTL dla conajmniej dwu lat doświadczeń. Z chromosomem 2A związane były trzy QTL zidentyfikowane w różnych latach, z których dwa leżały we wzajemnym sąsiedztwie (max. LOD przy 127,5 cM i 130,6 cM odpowiednio). Wspomniane QTL warunkowały 6% lub 10% zmienności WSC<sub>FL</sub> i wykazywały dodatni efekt addytywny. Z chromosomem 2B powiązано QTL o ujemnym efekcie addytywnym, leżące w bliskim sąsiedztwie i warunkujące od 8% do 11% zmienności cechy. Na chromosomie 6B (przy 58,5 i 93 cM), w dwu różnych latach, zmapowano QTL o jednokierunkowym efekcie addytywnym (-) i R<sup>2</sup> równym 9% lub 12%. Zestawienie obu grup roślin (C i D) pozwoliło na wyróżnienie wspólnych loci jedynie w trzech przypadkach, na chromosomach: 1D (123,7 i 124,8 cM, R<sup>2</sup>: 9% lub 11%, ujemny efekt add.), 6B (D: 58,5 i 93 cM, C: 75,2- 84,1 cM, R<sup>2</sup>: 8-14%, ujemny efekt add.) oraz 7A (80,6 cM przy markerze *wPt-9796*, R<sup>2</sup>: 7% lub 18%, dodatni efekt add.).

#### 4.4.2.1.2. QTL zawartości glukozy w liściu flagowym (GLU<sub>FL</sub>)

Osiem z dziewięciu loci zawartości glukozy w liściu flagowym roślin kontrolnych zostało wykrytych przy użyciu obu metod identyfikacji. Pięć z nich zostało zmapowanych przy lub powyżej LOD wyznaczonego w teście 1000P, a maksima ich LOD mieściły się w zakresie: 2,0-5,2. Większość (67%) zidentyfikowanych QTL odznaczało się ujemnym efektem allele CS na zawartość badanego cukru w liściu. Taki sam odsetek, choć nie

tożsame z wspomnianą wyżej grupą QTL, stanowiły główne QTL, o wartościach  $R^2 \leq 21\%$ . W obrębie jednej grupy sprzężeń (6B), stwierdzono QTL w trzech latach doświadczeń, na długości odpowiednio: 81,9 cM, 84 cM oraz 160,1 cM, z czego pierwsze dwa QTL wyraźnie kolokalizowały ze sobą. Wszystkie z nich charakteryzowały się ujemnym efektem addytywnym i tłumaczyły zmienność populacyjną cechy na poziomie  $\leq 15\%$ .

W grupie roślin poddanych suszy, w porównaniu z kontrolną, określono większą liczbę QTL  $GLU_{FL}$  (15 QTL). Pomimo, że zaledwie 47% z nich zostało stwierdzonych po zastosowaniu testu permutacji, to aż 93% z ogólnej liczby zyskało potwierdzenie w obu metodach detekcji QTL. Wyniki otrzymano przy LOD max. z zakresu 2,2-5,2, a główne QTL stanowiły 53% ogółu zidentyfikowanych *loci* warunkujących zmienność – każde z zakresu  $R^2$ : 7-20%. Osiem z piętnastu QTL  $GLU_{FL}$  (D) opisuje pozytywny wpływ allela matczynego na warunkowaną cechę. Pomimo wielu przypadków lokalizacji dwu QTL w obrębie pojedynczej grupy sprzężeń, jedynie w przypadku grupy 2 stwierdzono kolokalizację wyników dla odmiennych lat doświadczeń. Na chromosomie 2A, przy LOD od 2,6 do 4,9, zidentyfikowano dwa miejsca zawierające QTL różnych lat doświadczeń: pierwsze przy 115,7 cM oraz drugie 170,1-182,8 cM. QTL zidentyfikowany przy 115,7 cM ( $R^2=8\%$ ) charakteryzował dodatni, a pozostałe ( $R^2$ : 13% lub 15%) ujemny efekt addytywny allela CS na zawartość glukozy w liściu flagowym. Z chromosomem 2D, związane 2 QTL o dodatnich efektach addytywnych allela CS, tłumaczące 8% i 22% zmienności, zlokalizowane dla dwu różnych lat doświadczeń w niedużym oddaleniu od siebie (ok. 28 cM).

Unikalne dla traktowań były QTL  $GLU_{FL}$  zmapowane na chromosomach: 5A (grupa kontrolna) oraz 2A, 4B, 6D, 7A, 7B i 7D (grupa roślin poddanych suszy). Spomiędzy wspólnych chromosomów, dla których dokonano lokalizacji QTL w obu obiektach, jedynie na chromosomie 2D (marker *wPt-2761*,  $R^2$ : 7-20%, dodatni efekt addytywny) i 6B (73,6-87,5 cM,  $R^2$ : 7-9%, ujemny efekt addytywny) stwierdzono kolokalizację QTL glukozy w liściu.

#### 4.4.2.1.3. QTL zawartości fruktozy w liściu flagowym ( $FRU_{FL}$ )

Dla zawartości fruktozy w liściu w kontroli, zidentyfikowano metodą CIM 11 QTL na siedmiu chromosomach: 2B, 2D, 5A, 6B, 6D, 7B i 7D, przy LOD max. z zakresu 2,1-5,9. Osiem z nich wykryto również metodą SMA, a ponad połowa QTL (55%) została zidentyfikowana po zastosowaniu testu 1000P. Większość *loci* (73%) wykazywała pozytywny wpływ obecności allela CS na wartość badanego parametru. Poszczególne QTL

zidentyfikowane w kontroli, wyjaśniały zmienność  $FRU_{FL}(C)$  w zakresie od 6% do 24%. Główne QTL stanowiły 64% ogólnej liczby zmapowanych QTL. Najliczniejsza grupa QTL została zidentyfikowana w obszarze 92,5-116,8 cM chromosomu 5A (przy max. LOD z zakresu: 2,2-5,9). QTL stwierdzone w tym obszarze warunkowały od 7% do 19% zmienności  $FRU_{FL}(C)$ , a cechował je dodatni efekt addytywny CS. Druga, jednoroczna para QTL, zlokalizowanych na chromosomie 6D w bliskiej odległości, charakteryzowała się ujemnym efektem allele matczynego. Z osobna kontrolowały one maksymalnie 11% zmienności  $FRU_{FL}$ .

Susza pozwoliła na wyróżnienie łącznie 12 QTL  $FRU_{FL}$ , z czego 92% potwierdzono metodą SMA, a jedynie 4 z nich zostały ustalone po zastosowaniu testu 1000P. Osiem głównych QTL warunkowało od 10% do 18% zmienności rozważanej cechy. Negatywny wpływ na cechę w obecności allele CS wykazywało 67% *loci*. Na chromosomie 5D zidentyfikowano *loci* w dwu latach doświadczeń, w dużej od siebie odległości genetycznej (119,3 cM), ale o jednokierunkowym efekcie allele matczynego. Każdy z nich warunkował <15% zmienności populacyjnej  $FRU_{FL}$ . Współistnienie QTL trzech lat badań, stwierdzono na chromosomie 6B w obszarze, wyznaczonym przy max. LOD (2,0-5,8), na długości 67,7-84,1 cM. W zależności od roku QTL zlokalizowane w tym odcinku charakteryzowały się wartościami parametru  $R^2$  od 6% do 18%. Wszystkie te *loci* cechował ujemny efekt addytywny allele CS.

Dla zawartości fruktozy w kontroli, unikalne były chromosomy: 5A, 6D i 7B, natomiast w suszy: 2A, 4B, 5D i 7A. Pomędzy traktowaniami, zidentyfikowano tylko jedno wspólne *locus*, o dodatnim wpływie allele CS na zawartość fruktozy w liściu, na chromosomie 2D (120,8-129,5 cM). W zależności od roku doświadczalnego kształtowało ono od 7% do 18% obserwowanej zmienności cechy. Pomimo sprzężenia QTL z tym samym chromosomem w obu z obiektów, odległość genetyczna pomiędzy QTL zidentyfikowanymi na chromosomie 2B, a także na 7A – była zbyt duża (58 cM lub 120 cM), aby ocenić ją jako bezpośrednią kolokalizację.

#### 4.4.2.1.4. QTL zawartości sacharozy w liściu flagowym ( $SUC_{FL}$ )

W toku prowadzonych przez okres 3 lat analiz w grupie kontrolnej roślin, w złożonym mapowaniu przedziałowym, zidentyfikowano łącznie 10 QTL  $SUC_{FL}$  na chromosomach: 1D, 2B, 2D, 3A, 6B, 7A i 7B. Test 1000 P pozwolił na identyfikację tylko 30% przedstawionych QTL, natomiast metoda SMA potwierdziła 80% z ogółu  $SUC_{FL}(C)$ . Osiem QTL, wyróżnionych jako główne, cechowała wartość  $R^2 < 26\%$ . Wśród wykrytych

QTL, grupy QTL o tożsamych znakach efektu addytywnego były równoliczne. Dwa chromosomy genomu B, ze względu na współistnienie QTL dwu różnych lat, zasługują na szczególną uwagę: chromosom 2B, wraz z odrębnymi *loci* (26,9 cM oraz 84,1 cM) oraz chromosom 6B, z bliskim umiejscowieniem dwu QTL (73,6 cM i 81,9 cM). QTL wykryte na chromosomie 2B cechuje różnokierunkowe działanie allele CS i niska wartość współczynnika determinacji (8% lub 10%, w zależności od roku). Obszar genomu B grupy 6 chromosomów, zawierający dwa QTL o równie niskim współczynniku determinacji (10% i 11%), cechuje ujemny efekt addytywny allele CS.

Zastosowanie czynnika stresowego pozwoliło na wyróżnienie, w porównaniu z grupą kontrolną, większej liczby QTL (12), z których 83% potwierdzono w dwu metodach analiz, a jedynie połowa została wykazana za pomocą testu 1000P. Spośród wykrytych *loci*, 67% charakteryzowało się dodatnim efektem addytywnym allele matczynego, a równie liczny zbiór, stanowiły główne QTL ( $R^2 \leq 17\%$ ). Na chromosomie 4A zidentyfikowano 3 QTL z dwu lat analiz, przy długości 29,3 cM oraz 55,6-70,7cM, o dodatnim efekcie addytywnym i  $R^2 \leq 16\%$ . Na chromosomie 7B, w bliskim sąsiedztwie, zlokalizowane zostały QTL o przeciwnych znakach efektu allele CS, determinujące zmienność cechy w 8% oraz 12%, w zależności od roku doświadczenia. Jeden z nich, zlokalizowany w pobliżu markera *wPt-4309*, był wspólny w obu obiektach dla dwu różnych lat i pomimo, że wpływał w tym samym stopniu na zmienność populacyjną  $SUC_{FL}$  ( $R^2 = 12\%$ ), to odznaczał się nieukierunkowanym działaniem (efekt addytywny o przeciwnych znakach w różnych latach i traktowaniach). Natomiast, niezależnie od traktowania, obszar 21,1-26,9 cM chromosomu 2B, wpływał na ok. 10% zmienności zawartości sacharozy w liściu. Allelem podnoszącym wartość cechy był w tym przypadku allel pochodzący od CS. Natomiast unikalne w traktowaniach były QTL zlokalizowane na chromosomach: 1D, 2D i 7A (grupa kontrolna roślin) oraz 4A, 4B i 5B (grupa roślin poddanych suszy).

#### 4.4.2.1.5. QTL zawartości maltozy w liściu flagowym ( $MAL_{FL}$ )

Zawartość maltozy w liściu flagowym, w warunkach optymalnego nawodnienia, umożliwiła detekcję 11 QTL przy użyciu obu metod analiz. Spośród 14 QTL uzyskanych w wyniku zastosowania złożonego mapowania przedziałowego, jedynie pięć QTL zyskało potwierdzenie za pomocą testu 1000 permutacji. W metodzie CIM zmapowano QTL przy LOD od 2,0 do 14,2 i współczynnika determinacji: 5-38%. Wyszczególniono pięć głównych QTL na chromosomach 1D, 2A, 3A, 4A oraz 6D. W ponad połowie zidentyfikowanych QTL (57%), allelem obniżającym zawartość maltozy w liściu, był allel pochodzący od rodzica

CS. Jedynie na chromosomie 4A, stwierdzono współlistnienie QTL dla dwu różnych lat eksperymentalnych, jednakże QTL o jednokierunkowych efektach addytywnych zlokalizowane były dla różnych lat w osobnych miejscach (2010: 18,2 cM oraz 2012: 130,2-139,2 cM). Wśród nich znajdował się QTL o wysokim LOD max. (14,2) i znacznym współczynnikiem determinacji ( $R^2=38\%$ ).

W suszy glebowej oznaczono 13 QTL, wśród nich siedem przy 1000P oraz dziewięć w obu metodach detekcji. QTL zlokalizowane przy LOD max. od 2,2 do 15,3 wpływały w 7-42% na obserwowaną zmienność fenotypową cechy. Spośród wszystkich QTL zawartości maltozy w liściu, 54% wykazywało negatywny wpływ allela CS, a dziewięć zostało wykrytych przy  $R^2 \geq 10\%$ . Na mapie genetycznej chromosomu 4A, w bliskiej odległości (11 cM, 22,6 cM i 30,4 cM), rozmieszczone zostały zostały 3 QTL dla 2 lat doświadczeń, które cechuje ujemny znak efektu addytywnego i wysoka wartość  $R^2$  (17-42%).

Zestawienie wyników uzyskanych w suszy i kontroli, pozwoliło na wyróżnienie jedynie czterech wspólnych chromosomów (2B, 4A, 5B i 5D), spośród których wyraźne kolokalizacje stwierdzono tylko na chromosomie 4A (11-30,4 cM;  $R^2$ : 17-38%, ujemny efekt add.) i 5B (0-3cM, marker *Xm72p78.3*,  $R^2$ : 5-14%, różne znaki efektu addytywnego).

#### 4.4.2.2. QTL zawartości cukrów w dokłosiu

Analiza QTL zawartości cukrów w dokłosiu roślin poddanych stresowi suszy i kontrolnych pozwoliła na wyróżnienie 90 QTL na dwudziestu chromosomach, za wyjątkiem 3D i 4D (tabela 12, ryciny: 2-10, 12-13, 15-22). Najliczniejsze QTL były związane z grupą 7 (20 QTL), 2 (16 QTL), 5 (15 QTL) i 3 (14 QTL), a najwięcej QTL sprzężono z chromosomami: 3B (11 QTL), 2D (10 QTL), 7B (9 QTL) i 5B (8 QTL). Przy optymalnym nawadnianiu najszerzej reprezentowane były grupy: 7 (12 QTL) oraz 6 (9 QTL), a wśród chromosomów, w kolejności malejącej liczby QTL, układ był następujący: 7D (6 QTL), 6A (5 QTL) oraz 3B i 7B (po 4 QTL). W grupie roślin poddanych suszy wykryto 55,6% ogółu zidentyfikowanych QTL zawartości cukrów w dokłosiu, a najliczniejsze były tu grupy: 2 (13 QTL), 5 (10 QTL), 3 (9 QTL) oraz 7 (8 QTL). W ich obrębie znajdowały się chromosomy o największej liczbie QTL: 2D (8 QTL), 3B (7 QTL) i 5B (6 QTL). QTL wykryte tylko w jednym ze środowisk były związane z chromosomami: 1D, 4B, 6B (C) oraz 1A i 2A (D).

Tabela 12. Charakterystyka QTL cukrów rozpuszczalnych doklosia (WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza) uzyskanych metodą CIM w populacji CSDH pszenicy u roślin: kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D)

Cecha	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja		R <sup>2</sup> [%]	SMA
						[cM]	LOD max. add.		
C		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.1</i>	1B	<i>wPt-732347</i>	26.9	3.1 4.53	9%	**
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.2</i>	1B	<i>Xwmc406</i>	<b>32.1</b>	<b>3.5 4.91</b>	<b>10%</b>	<b>**</b>
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.3</i>	1B	<i>Xm67p77.5</i>	<b>176.8</b>	<b>4.2 2.76</b>	<b>14%</b>	<b>***</b>
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1D</i>	1D	<i>wPt-732102</i>	<b>62.9</b>	<b>3.4 5.15</b>	<b>11%</b>	<b>*</b>
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-2D</i>	2D	<i>wPt-4413</i>	<b>129.5</b>	<b>6.9 7.09</b>	<b>22%</b>	<b>****</b>
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-4B</i>	4B	<i>Rht-B1</i>	<b>65.1</b>	<b>3.7 2.56</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-5B</i>	5B	<i>Xgwm639.2</i>	73.6	2.8 -2.20	9%	*
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-6A.1</i>	6A	<i>wPt-2573</i>	33.3	2.5 -4.11	7%	
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-6A.2</i>	6A	<i>Xpsp3029.1</i>	84	2.7 -2.22	9%	*
		2013	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-7B</i>	7B	<i>wPt-4309</i>	<b>3</b>	<b>6.1 3.16</b>	<b>23%</b>	<b>****</b>
WSC <sub>P</sub>		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-1A</i>	1A	<i>Xpsr2019.1</i>	75.5	2.4 0.01	8%	
		2013	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-1B.1</i>	1B	<i>wPt-9787</i>	<b>48.3</b>	<b>2.7 2.47</b>	<b>9%</b>	<b>*</b>
		2013	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-1B.2</i>	1B	<i>Xm43p78.7</i>	<b>59.4</b>	<b>2.9 2.59</b>	<b>10%</b>	<b>**</b>
		2013	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-2B.1</i>	2B	<i>Xwmc25b</i>	<b>47.9</b>	<b>2.4 -2.55</b>	<b>10%</b>	<b>*</b>
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-2B.2</i>	2B	<i>wPt-744181</i>	<b>170.3</b>	<b>3.7 6.10</b>	<b>10%</b>	<b>*</b>
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-2D</i>	2D	<i>wPt-2761</i>	<b>118.8</b>	<b>6.5 8.90</b>	<b>22%</b>	<b>***</b>
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.1</i>	3B	<i>Xm21p76.3</i>	6.4	2.3 0.01	8%	**
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.2</i>	3B	<i>wPt-798970</i>	16.9	3.2 -0.03	10%	
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.3</i>	3B	<i>Xgwm493</i>	22.9	2.9 -0.02	9%	
		2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.4</i>	3B	<i>wPt-4048</i>	103.8	2.9 5.42	8%	
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-5A</i>	5A	<i>wPt-8794</i>	119.5	3.3 0.01	10%	*
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-5B.1</i>	5B	<i>Xbarc74</i>	53	3.3 -0.01	10%	**
		2012	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-5B.2</i>	5B	<i>wPt-5514</i>	<b>61.9</b>	<b>3.5 -0.01</b>	<b>11%</b>	<b>***</b>
		2013	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-6D</i>	6D	<i>wPt-665166</i>	<b>47.4</b>	<b>2.1 2.18</b>	<b>7%</b>	<b>*</b>
	2011	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-7D</i>	7D	<i>wPt-5150</i>	<b>0</b>	<b>4.9 -7.10</b>	<b>14%</b>	<b>****</b>	
GLU <sub>P</sub>		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-2D</i>	2D	<i>wPt-4413</i>	129.5	2.2 0.11	6%	*
		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-4A</i>	4A	<i>Xpsp3028</i>	155.2	2.1 0.11	6%	*
		2013	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-5A</i>	5A	<i>Xpsr426.1</i>	140.5	2.4 0.11	9%	*
		2013	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-5D</i>	5D	<i>Xgwm212</i>	172.6	3.3 -0.12	11%	**
		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-6A</i>	6A	<i>Xwmc417</i>	<b>117.5</b>	<b>7.0 -0.22</b>	<b>24%</b>	<b>****</b>
		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-7B</i>	7B	<i>Xm71p78.6</i>	216.8	3.0 -0.13	9%	**
		2013	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-7D.1</i>	7D	<i>Xwmc157</i>	177.4	3.5 0.14	15%	*
		2013	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-7D.2</i>	7D	<i>Xgwm37</i>	190.9	3.4 0.12	11%	**
D		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(D)-1A</i>	1A	<i>Xbarc148</i>	48.2	2.4 -0.16	6%	*
		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(D)-2A</i>	2A	<i>wPt-8068</i>	70	2.6 0.17	7%	**
		2013	<i>QGLU<sub>P</sub>(D)-2D.1</i>	2D	<i>wPt-732876</i>	87.4	2.4 0.11	8%	*
		2012	<i>QGLU<sub>P</sub>(D)-2D.2</i>	2D	<i>Xwmc18</i>	109	2.8 0.19	8%	

Cecha										
	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
GLUp	D	2012	<i>QGLUP(D)-4A</i>	4A	<i>Xpsr392.1</i>	14	6.2	-0.31	22%	*
		2013	<i>QGLUP(D)-5A.1</i>	5A	<i>Xpsr637</i>	108.1	4.7	0.15	16%	**
		2013	<i>QGLUP(D)-5B</i>	5B	<i>Xm51p65.4</i>	37.4	2.6	-0.10	8%	
		2013	<i>QGLUP(D)-7A</i>	7A	<i>Xm51p65.7</i>	166.2	2.1	-0.10	7%	*
		2012	<i>QGLUP(D)-7B.1</i>	7B	<i>wPt-4309</i>	8	8.9	0.36	28%	****
		2013	<i>QGLUP(D)-7B.2</i>	7B	<i>tPt-7360</i>	17.4	4.4	0.15	16%	****
FRUp	C	2012	<i>QFRUP(C)-3B</i>	3B	<i>wPt-2298</i>	47.6	2.7	-0.12	8%	
		2013	<i>QFRUP(C)-5D</i>	5D	<i>Xgwm292</i>	171.1	3.4	-0.22	12%	**
		2012	<i>QFRUP(C)-6A</i>	6A	<i>Xpsp3029.1</i>	83	2.6	-0.12	8%	
		2012	<i>QFRUP(C)-7A</i>	7A	<i>Xcfa2028</i>	101.2	2.4	0.12	8%	
		2013	<i>QFRUP(C)-7B.1</i>	7B	<i>wPt-4309</i>	3	3.3	0.22	12%	*
		2012	<i>QFRUP(C)-7B.2</i>	7B	<i>wPt-3093</i>	215.5	3.4	-0.15	12%	
	D	2013	<i>QFRUP(C)-7D.1</i>	7D	<i>Xwmc157</i>	178.4	3.6	0.25	15%	**
		2013	<i>QFRUP(C)-7D.2</i>	7D	<i>Xgwm37</i>	190.9	4.5	0.25	15%	****
		2012	<i>QFRUP(D)-2A</i>	2A	<i>Xwmc177</i>	62.5	3.7	0.29	10%	**
		2013	<i>QFRUP(D)-2D.1</i>	2D	<i>wPt-731961</i>	69.7	2.0	-2.06	24%	**
		2013	<i>QFRUP(D)-2D.2</i>	2D	<i>wPt-732876</i>	90.4	5.0	1.07	19%	**
		2012	<i>QFRUP(D)-4A</i>	4A	<i>Xpsr392.1</i>	15	5.9	-0.42	20%	**
SUCp	C	2012	<i>QFRUP(D)-5B</i>	5B	<i>wPt-5896</i>	136.8	3.0	0.28	9%	*
		2013	<i>QFRUP(D)-5D</i>	5D	<i>rPt-3825</i>	259.6	2.2	-0.64	7%	*
		2012	<i>QFRUP(D)-7B</i>	7B	<i>wPt-4309</i>	3	7.6	0.46	25%	****
		2013	<i>QSUCP(C)-3A</i>	3A	<i>wPt-3133</i>	117.2	2.2	-1.54	8%	
		2012	<i>QSUCP(C)-3B</i>	3B	<i>wPt-5244</i>	74.7	2.3	0.01	8%	*
	D	2013	<i>QSUCP(C)-6D</i>	6D	<i>Xbarc173</i>	25	3.4	1.90	12%	*
		2013	<i>QSUCP(C)-7D.1</i>	7D	<i>Xbarc154</i>	71.2	3.0	-2.22	10%	
		2013	<i>QSUCP(C)-7D.2</i>	7D	<i>wPt-0789</i>	89.5	6.0	3.26	21%	**
		2013	<i>QSUCP(D)-1B</i>	1B	<i>wPt-3852</i>	55	4.0	2.49	13%	****
		2012	<i>QSUCP(D)-2D.1</i>	2D	<i>wPt-732882</i>	154	3.0	2.42	11%	*
MALp	C	2012	<i>QSUCP(D)-2D.2</i>	2D	<i>wPt-668239</i>	169	3.2	2.47	11%	**
		2013	<i>QSUCP(D)-3A</i>	3A	<i>wPt-8892</i>	151.4	2.9	-2.08	9%	
		2012	<i>QSUCP(D)-3B</i>	3B	<i>wPt-4209</i>	92.7	3.9	2.61	13%	**
		2012	<i>QSUCP(D)-4A</i>	4A	<i>wPt-4828</i>	20.6	3.2	2.32	10%	****
		2013	<i>QSUCP(D)-6A</i>	6A	<i>Xpsp3029.1</i>	82	2.2	-1.75	7%	*
		2013	<i>QSUCP(D)-7B</i>	7B	<i>Xm59p78.7</i>	21.1	2.2	1.78	7%	**
		2013	<i>QMALP(C)-2B</i>	2B	<i>Xwmc477</i>	110.8	2.7	-1.36	9%	**
MALp	C	2012	<i>QMALP(C)-3B.1</i>	3B	<i>wPt-2298</i>	50.6	3.0	-0.13	11%	
		2012	<i>QMALP(C)-3B.2</i>	3B	<i>Xwmc231</i>	90.5	7.3	0.18	25%	****
		2013	<i>QMALP(C)-5B</i>	5B	<i>Xm51p65.4</i>	37.4	2.3	-1.23	8%	*
		2013	<i>QMALP(C)-6A</i>	6A	<i>Xm87p78.7</i>	0	2.3	1.23	8%	**
		2012	<i>QMALP(C)-6B</i>	6B	<i>Xpsp3009</i>	55.1	2.3	-0.08	7%	*
2012	<i>QMALP(C)-6D.1.1</i>	6D	<i>Xgwm469</i>	34.6	3.0	0.12	14%	**		

Cecha										
	O	Rok	QTL	Chr.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
<b>C</b>	2013		<i>QMAL<sub>P</sub>(C)-6D.1.2</i>	6D	<i>Xgwm469</i>	30.6	2.1	1.17	7%	
	2012		<i>QMAL<sub>P</sub>(C)-7A</i>	7A	<i>Xm39p78.4</i>	16.4	2.1	-0.08	6%	
<b>MAL<sub>P</sub></b>	2012		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-2A</i>	2A	<i>Xm92p78.10</i>	52.2	3.6	0.21	12%	*
	2013		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-2D</i>	2D	<i>wPt-732876</i>	84.4	3.2	1.48	10%	**
	2013		<b><i>QMAL<sub>P</sub>(D)-3A</i></b>	<b>3A</b>	<b><i>wPt-0836</i></b>	<b>24.6</b>	<b>3.3</b>	<b>1.45</b>	<b>11%</b>	*
	2013		<b><i>QMAL<sub>P</sub>(D)-3B.1</i></b>	<b>3B</b>	<b><i>wPt-1162</i></b>	<b>14.1</b>	<b>3.8</b>	<b>1.56</b>	<b>13%</b>	**
	2013		<b><i>QMAL<sub>P</sub>(D)-3B.2</i></b>	<b>3B</b>	<b><i>wPt-3536</i></b>	<b>22.5</b>	<b>3.7</b>	<b>1.57</b>	<b>13%</b>	**
	2013		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-5A</i>	5A	<i>Xpsr145</i>	153.1	2.0	1.11	6%	*
	2012		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-5B.1</i>	5B	<i>wPt-5896</i>	141.8	2.3	0.17	8%	
	2012		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-5B.2</i>	5B	<i>wPt-9103</i>	151.8	2.5	0.17	8%	
	2012		<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-7A</i>	7A	<i>Xwmc283.1</i>	85	3.0	0.20	11%	*
	2012		<b><i>QMAL<sub>P</sub>(D)-7B</i></b>	<b>7B</b>	<b><i>tPt-7360</i></b>	<b>17.4</b>	<b>5.4</b>	<b>0.26</b>	<b>20%</b>	***

Podano pozycję dla której pik LOD osiągał wartość maksymalną i wskazano leżący najbliżej marker. Oszacowano wartość efektu addytywnego allele CS (add.), współczynnik determinacji (R<sup>2</sup>) oraz zaznaczono poziom istotności dla którego QTL otrzymany przy użyciu CIM potwierdzono metodą SMA (\*\*\*\* - p≤0.0001, \*\*\* - p≤0.001, \*\* - p≤0.01, \* - p≤0.05). Pogrubioną czcionką oznaczono QTL potwierdzone przy LOD wyznaczonym w teście 1000 permutacji, pozostałe QTL wyznaczono przy LOD=2,0.

Chr. – chromosom

P – dokłosisie

#### 4.4.2.2.1. QTL ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w dokłosisie (WSC<sub>P</sub>)

W grupie roślin kontrolnych, w obrębie dwu lat doświadczeń, przy użyciu CIM i LOD max. z zakresu: 2,5-6,9, wykryto łącznie 10 QTL związanych z ogólną zawartością cukrów rozpuszczalnych w dokłosisie. Metodą SMA uwierzytelniono 90% z nich, a tylko 6 zostało zidentyfikowanych testem 1000P. Większość (7 z 10 QTL) cechował dodatni efekt addytywny, a współczynnik determinacji powyżej 10% dotyczył sześciu loci. Na chromosomie 1B, w bliskiej od siebie odległości (26,9 cM i 32,1 cM), zlokalizowano dwa QTL dla jednego roku eksperymentalnego. Natomiast w dużym oddaleniu wykryto ponadto pojedynczy QTL z odrębnego doświadczenia. QTL, umiejscowione na tym chromosomie, cechowały: dodatni efekt addytywny oraz wartości współczynnika R<sup>2</sup> w granicach: 9-14%. Natomiast na chromosomie 6A zidentyfikowano dwa QTL o ujemnym efekcie allele CS, niskim współczynnikiem determinacji (R<sup>2</sup>≤9%), znajdujące się w dużym oddaleniu od siebie (33,3 cM oraz 84 cM odpowiednio).

W stresie przeanalizowano łącznie 15 QTL (LOD max.: 2,3-6,5), z których 11 zostało wykrytych za pomocą obu metod analiz QTL, a 8 zostało znalezionych powyżej granicy LOD ustalonej w teście 1000P. Stwierdzono 9 głównych QTL o współczynniku



determinacji <22%. QTL o dodatnim efekcie addytywnym, stanowiły 60% ogólnej liczby QTL wykrytych w stresie suszy. Na genomie B, w dwóch odalonych wzajemnie lokalizacjach chromosomów 2B oraz 3B, wykryto QTL dwu lat doświadczeń (2B: 47,9 cM i 170,3 cM,  $R^2$ :10%; 3B: 6,4-22,9 cM i 103,8 cM,  $R^2$ :8-10%). Na żadnym z wymienionych chromosomów QTL różnych lat nie pokrywały się, a ich efekty addytywne wykazywały działanie różnokierunkowe. Unikalne w suszy były chromosomy: 1A, 2B, 3B, 5A, 6D i 7D, natomiast w kontroli: 1D, 4B, 6A i 7B. Wśród QTL występujących na tych samych chromosomach (1B, 2D i 5B) w grupie roślin stresowanych oraz kontrolnych, nie zidentyfikowano *loci* dla wspólnego markera, lecz jedynie stwierdzono bliskie sprzężenia w odległości kilkunastu cM.

#### 4.4.2.2.2. QTL zawartości glukozy w dokłosiu (*GLU<sub>P</sub>*)

W warunkach optymalnego nawadniania, przy LOD max. 2,1-7,0, zidentyfikowano łącznie 8 QTL *GLU<sub>P</sub>* na siedmiu chromosomach pszenicy zwyczajnej. Całość potwierdzono dwoma metodami detekcji (CIM i SMA), a tylko jeden QTL – o najwyższym współczynniku determinacji (24%) i ujemnym efekcie addytywnym, zmapowany na chromosomie 6A w pozycji 117,5 cM, został stwierdzony po przeprowadzeniu testu 1000P. Spośród wszystkich QTL, warunkujących od 6% do 24% fenotypowej zmienności tej cechy, stwierdzono 4 główne ( $R^2$ : 11-24%). Większość QTL (63%) charakteryzował dodatni wpływ allela CS na zawartość glukozy w dokłosiu. Niestety wyniki dwu lat badań nad QTL zawartości glukozy w dokłosiu przy optymalnym nawadnianiu, nie znalazły wzajemnego pokrycia na mapie genetycznej.

W suszy przyporządkowano pojedyncze QTL do chromosomów: 1A, 2A, 4A, 5A, 5B i 7A oraz po 2 QTL chromosomom: 2D i 7B. *Loci* zawartości glukozy w dokłosiu (D), zidentyfikowane przy LOD max. z zakresu: 2,1-8,9, z osobna tłumaczyły od 6% do 28% zaobserwowanej zmienności fenotypowej cechy. Zdecydowaną większość QTL (8 na 10) zmapowano przy zastosowaniu obu metod analiz, w tym zaledwie połowa z nich została wykryta po użyciu testu 1000 permutacji i równocześnie określona przy  $R^2 \geq 10\%$ . Na chromosomie 2D wykryto QTL dla dwu lat doświadczeń, które znajdowały się we wzajemnej bliskości (max. LOD przy 87,4 cM i 109 cM) i warunkowały w zbliżony sposób rozpatrywaną cechę ( $R^2=8\%$ , dodatni efekt addytywny allela CS). Z chromosomem 7B związana była druga kolokalizacja dwu lat, gdzie przy 8cM i 17,4 cM zostały zidentyfikowane QTL o tym samym znaku (+) i dużym wpływie na zmienność cechy (16%

i 28%, w zależności od roku). Były one potwierdzone zarówno w teście 1000P jak i w obu rodzajach analiz QTL.

Nie wykryto bezpośredniej kolokalizacji QTL pomiędzy obiektami, a jedynie na chromosomach 2D i 5A, w pewnej odległości od siebie (2D: 20,5 cM, 5A: 32,4 cM dystansu), stwierdzono QTL o dodatnim wpływie allela matczynego na  $GLU_P$ . Unikalne dla suszy były lokalizacje QTL na chromosomach: 1A, 2A, 5B i 7A, a w kontroli na chromosomach: 5D, 6A i 7D.

#### 4.4.2.2.3. QTL zawartości fruktozy w dokłosiu ( $FRU_P$ )

Spośród ośmiu QTL zawartości fruktozy w dokłosiu w kontroli, jedynie połowa została potwierdzona metodą SMA i zaledwie  $\frac{1}{4}$  zmapowana została po zastosowaniu testu 1000P. Lokalizacja QTL nastąpiła, przy LOD z przedziału: 2,4-4,5, na sześciu chromosomach: 3B, 5D, 6A, 7A, 7B i 7D. Uzyskano wyjaśnienie w postaci pojedynczych QTL w 8% do 15% obserwowanej zmienności fenotypowej, a spośród nich wyróżniono 5 głównych QTL. Grupy QTL o przeciwnych znakach efektu addytywnego były równoliczne. Tylko na chromosomie 7B można było wskazać istnienie QTL z różnych lat doświadczeń. Jednakże, zajmowały one odległe miejsca na mapie i pomimo jednakowej siły wpływu na zmienność populacyjną cechy (12%), kontrolowały ją w sposób całkowicie odmienny (różne kierunki działania allela CS).

Wszystkie, spośród siedmiu QTL zidentyfikowanych w suszy metodą CIM, zostały także potwierdzone w analizie pojedynczego markera. Cztery z nich zostały uznane powyżej krytycznego LOD wyznaczonego w teście permutacji. Detekcja QTL miała miejsce, przy LOD z zakresu: 2,0-7,6, na chromosomach: 2A, 2D, 4A, 5B, 5D i 7B. Zmapowane QTL tłumaczyły zmienność populacyjną zawartości fruktozy w suszy w zakresie od 7% do 25%, a wśród nich wyznaczono 5 głównych QTL. Nie stwierdzono kolokalizacji QTL  $FRU_P$ . Większość *loci* (57%) cechował dodatni efekt addytywny allela CS. Na chromosomie 7B, przy markerze *wPt-4309*, zmapowano QTL o najwyższej wartości  $R^2$  (25%) oraz dodatnim efekcie addytywnym. W tym miejscu, pomiędzy obiektami i dla odrębnych lat doświadczeń, stwierdzono kolokalizację QTL  $FRU_P$  o jednokierunkowym efekcie addytywnym.

Odrębne dla traktowań są wyniki uzyskane na chromosomach: 3B, 6A, 7A i 7D (C) oraz 2A, 2D, 4A i 5B (D).

#### 4.4.2.2.4. QTL zawartości sacharozy w dokłosiu ( $SUC_P$ )

W grupie kontrolnej roślin metodą CIM, przy LOD z przedziału 2,2-6,0, wykryto pięć QTL zawartości sacharozy w dokłosiu na chromosomach: 3A, 3B, 6D, oraz 7D (2 QTL). Dwa z nich zidentyfikowano powyżej progu LOD 1000P, a 60% stwierdzonych QTL zyskało potwierdzenie w wynikach SMA. Wyróżniono trzy główne QTL o współczynniku determinacji  $\leq 21\%$ . Większość wykrytych *loci* (60%) wykazywała dodatni wpływ allele CS na analizowaną cechę.

Podobnie jak w grupie kontrolnej, także i u roślin stresowanych część QTL (6 z 8 QTL), zidentyfikowanych przy LOD max. od 2,2 do 4,0, wykazywała dodatni efekt addytywny allele CS. Jedynie dwa QTL – na chromosomie 1B i 3B – zostały wyznaczone powyżej progu LOD z testu 1000P. Natomiast wszystkie, za wyjątkiem jednego na chromosomie 3A, uwierzytelniono metodą SMA. Wyznaczono pięć głównych QTL, o wartościach  $R^2$  od 10% do 13%, na chromosomach: 1B, 2D, 3B i 4A.

Nie stwierdzono istnienia wspólnych regionów QTL w obrębie jednego traktowania dla różnych lat doświadczeń. Natomiast wykazano współlistnienie QTL pomiędzy grupami roślin (C, D), a w obrębie tego samego chromosomu: 3A [117,2 cM (C), 151,4 cM (D);  $R^2$ : 8% (C) i 9% (D); ujemny efekt addytywny] oraz 3B [74,7 cM (C), 92,7 cM (D);  $R^2$ : 8% (C) i 13% (D); dodatni efekt addytywny]. QTL zidentyfikowane tylko u roślin stresowanych zlokalizowano na chromosomach: 1B, 2D, 4A, 6A i 7B, a tylko w grupie kontrolnej na chromosomach 6D i 7D.

#### 4.4.2.2.5. QTL zawartości maltozy w dokłosiu ( $MAL_P$ )

Analiza zawartości maltozy w dokłosiu w warunkach optymalnego nawadniania umożliwiła stwierdzenie 9 QTL (LOD max.: 2,1-7,3;  $R^2$ : 6-25%) związanych z chromosomami: 2B, 3B (2 QTL), 5B, 6A, 6B, 6D (2 QTL) oraz 7A. Analiza pojedynczego markera potwierdziła 67% QTL zlokalizowanych przy użyciu CIM. Wyznaczono trzy główne QTL o współczynniku determinacji równym: 11%, 14% oraz 25%. Ostatni z nich (90,5 cM, najbliższy marker *Xwmc231*) jako jedyny został wyznaczony na podstawie testu permutacji, przy LOD max. 7,3. Na chromosomie 6D stwierdzono kolokalizację QTL obu lat analiz CIM, przy markerze *Xgwm469*, cechującą się dodatnim efektem addytywnym oraz  $R^2$  równym 7% lub 14%, w zależności od sezonu badawczego.

Dla  $MAL_P$ (D) opisano łącznie 10 QTL na chromosomach: 2A, 2D, 3A, 3B (2 QTL), 5A, 5B (2 QTL), 7A i 7B, z czego 40% zostało zatwierdzonych w teście 1000P.

W mapowaniu SMA uwierzytelniono 80% wyników analizy CIM. Wyznaczono 7 głównych QTL o LOD: 3,2-5,4 i  $R^2$ : 10-20%. Zidentyfikowane *loci*, bez wyjątku, cechowały się dodatnim znakiem efektu addytywnego CS. Nie powiodło się wyznaczenie regionów wspólnych dla obu lat doświadczeń w grupie roślin poddanych stresowi suszy. QTL o najwyższych wartościach  $R^2$  (20%) i LOD max. (5,4), przypisano markerowi *tPt-7360* (17,4 cM chromosomu 7B).

Porównanie obu grup roślin (C, D) pozwoliło na stwierdzenie QTL w tym samym chromosomie jedynie w przypadku 3B oraz 6A, lecz w odrębnych lokalizacjach. Jedynie w grupie roślin kontrolnych zidentyfikowano QTL na wszystkich chromosomach grupy 6 oraz na 2B. Natomiast wyniki unikalne, wyłącznie dla grupy roślin poddanych suszy, uzyskano w związku z chromosomami: 2A, 2D, 3A, 5A i 7B.

#### 4.4.2.3. QTL zawartości cukrów w kłosie

Analiza *loci* zawartości cukrów w kłosie umożliwiła wykrycie 87 QTL rozlokowanych na 19 chromosomach, za wyjątkiem 6A i 7D (tabela 13; ryciny: 2-16, 18-21). Wśród grup chromosomów homologicznych, najliczniej reprezentowana była grupa 5 z 32 QTL. Przeważającą część (22 QTL) w tej grupie stanowiły QTL zlokalizowane u roślin kontrolnych, przy czym najwięcej QTL w tej grupie było na chromosomach: 5D (9 QTL), 5A (7 QTL) i 5B (6 QTL). Pozostałe grupy chromosomów zawierały znacznie niższą liczbę wykrytych QTL. W grupie roślin poddanych suszy, oprócz dość licznej 5 grupy (10 QTL), najwięcej QTL zlokalizowano w grupie 1 (13 QTL). Ostatnia z wymienionych grup była w dużej mierze aktywna jedynie w suszy – 93% zidentyfikowanych QTL zawartości cukrów w kłosie związanych było z zastosowaniem stresu, a chromosomy 1A oraz 1B zawierały wyłącznie QTL zmapowane w niekorzystnych warunkach środowiska. QTL wykryte tylko w jednej z grup roślin zawierały również chromosomy: 2D i 7A (D), oraz 4B, 4D, 5B i 6D (C). U roślin poddanych suszy najwięcej QTL wykryto na chromosomach: 1A (8 QTL), 5A (6 QTL) i 5D (4 QTL).

##### 4.4.2.3.1. QTL ogólnej zawartości w kłosie cukrów rozpuszczalnych w wodzie ( $WSC_E$ )

Warunkowanie ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w wodzie w kłosie, na podstawie danych z grupy kontrolnej roślin populacji CSDH, wyrażono w postaci 12 QTL zidentyfikowanych przy LOD od 2,0 do 9,0 i  $R^2$  od 7% do 24%. Większość *loci* zidentyfikowano w grupie 5 – 5 QTL na chromosomie 5B oraz po 2 QTL na 5A i 5D. Pojedyncze QTL zidentyfikowano również na chromosomach: 3D, 4B i 7B. Sześć z siedmiu

głównych QTL związanych było z grupą 5 chromosomów, a wśród sześciu QTL potwierdzonych testem 1000P, aż pięć znajdowało się w tej grupie. Na każdym z chromosomów grupy 5 wykryto QTL w przynajmniej dwu latach doświadczeń, a na chromosomie 5B w trzech latach. QTL związane z chromosomem 5A, znajdujące się w bliskiej lokalizacji [116,8 cM (2012) i 130,6 cM (2013)], zostały zmapowane przy LOD max.: 2,7 oraz 9,0 i R<sup>2</sup>: 9% i 24%, odpowiednio. Cechował je dodatni efekt addytywny allela CS. Na chromosomie 5D, pomimo detekcji QTL dwu różnych lat, nie wyróżniono jednego obszaru odpowiedzialnego za warunkowanie ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w oparciu o wyniki grupy kontrolnej roślin. Chromosom 5B, który był najbogatszy w QTL WSC<sub>E</sub>, zawierał trzy obszary QTL, wyróżnione osobno w trzech latach doświadczalnych (2011: 37,4-44,1 cM, 2012: 68,3 cM oraz 2013: 8-19,5 cM). Charakteryzowały się one zgodnym znakiem (-) efektu addytywnego i współczynnikiem determinacji od 8% do 16%. Przy użyciu SMA potwierdzono 92% wszystkich zidentyfikowanych w CIM QWSC<sub>E</sub>(C).

Tabela 13. Charakterystyka QTL cukrów rozpuszczalnych kłosa (WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza) uzyskanych metodą CIM w populacji CSDH pszenicy u roślin: kontrolnych (C) i poddanych stresowi suszy (D)

Cecha	O	Rok	QTL	Ch.	Marker	Pozycja		R <sup>2</sup> [%]	SMA	
						[cM]	LOD max.			
C		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-3D	3D	wPt-4569	56.1	3.1	-1.72	11%	
		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-4B	4B	Xgwm513	80.9	4.4	1.65	10%	*
		2012	QWSC <sub>E</sub> (C)-5A.1	5A	Xpsp3003	116.8	2.7	3.53	9%	**
		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-5A.2	5A	vrn-A1	130.6	9.0	2.53	24%	****
		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-5B.1	5B	Xgwm234	8	3.5	-1.53	8%	*
		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-5B.2	5B	wPt-0033	19.5	4.5	-1.66	10%	**
		2011	QWSC <sub>E</sub> (C)-5B.3	5B	Xm51p65.4	37.4	4.2	-9.26	16%	**
		2011	QWSC <sub>E</sub> (C)-5B.4	5B	wPt-9814	44.1	2.9	-7.90	11%	**
		2012	QWSC <sub>E</sub> (C)-5B.5	5B	Xpsr725	68.3	2.3	-3.36	8%	*
		2013	QWSC <sub>E</sub> (C)-5D.1	5D	Xgwm292	170.1	7.3	-2.28	19%	***
D		2012	QWSC <sub>E</sub> (C)-5D.2	5D	rPt-3825	259.6	2.3	3.26	7%	*
		2012	QWSC <sub>E</sub> (C)-7B	7B	Xm59p78.7	25.1	2.0	3.31	8%	*
		2013	QWSC <sub>E</sub> (D)-1A.1	1A	Xpsp3151	24.7	3.2	2.73	10%	**
		2012	QWSC <sub>E</sub> (D)-1A.2	1A	Xbarc148	50.2	4.3	-4.72	16%	
		2012	QWSC <sub>E</sub> (D)-1A.3	1A	Xpsr2019.1	72.5	9.0	8.17	35%	**
		2011	QWSC <sub>E</sub> (D)-1B	1B	Xbarc152	15.4	2.7	-5.30	9%	**
		2013	QWSC <sub>E</sub> (D)-3B	3B	wPt-4209	92.7	2.1	2.22	6%	**
		2011	QWSC <sub>E</sub> (D)-3D	3D	Xgwm341	81	4.1	-6.90	14%	**
		2013	QWSC <sub>E</sub> (D)-5A.1	5A	Xpsr575.2	128	3.6	3.08	12%	*

Cecha		O	Rok	QTL	Ch.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA		
WSC <sub>E</sub>	D		2012	<i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5A.2</i>	5A	<i>Xpsr426.1</i>	141.5	2.0	2.52	8%	*		
			2012	<i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5A.3</i>	5A	<i>Xpsr145</i>	153.1	2.9	2.74	9%	*		
			2013	<i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5D</i>	5D	<i>Xcfd3</i>	147.7	3.2	-2.78	10%	***		
			2011	<i>QWSC<sub>E</sub>(D)-7A</i>	7A	<i>Xm21p76.6</i>	140.6	2.7	5.25	9%	***		
GLU <sub>E</sub>	C		2013	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-2B</i>	2B	<i>wPt-9274</i>	0	2.7	-1.32	7%			
			2013	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-3D</i>	3D	<i>Xdupw173</i>	14.4	2.6	-1.38	7%	**		
			2012	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.1</i>	5A	<i>Xm71p77.8</i>	96	2.6	2.04	9%	**		
			<b>2012</b>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.2</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr637</i></b>	<b>106.1</b>	<b>3.6</b>	<b>2.38</b>	<b>12%</b>	<b>***</b>		
			<b>2013</b>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.3</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr575.2</i></b>	<b>128</b>	<b>7.3</b>	<b>2.33</b>	<b>21%</b>	<b>**</b>		
			2012	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5B</i>	5B	<i>Xpsr806.2</i>	92.9	3.1	-2.32	11%	*		
			<b>2013</b>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5D.1</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xm77p64.8</i></b>	<b>167.7</b>	<b>6.5</b>	<b>-2.32</b>	<b>20%</b>	<b>****</b>		
			2013	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5D.2</i>	5D	<i>Xgwm212</i>	178.6	2.6	-1.75	8%	****		
			2012	<i>QGLU<sub>E</sub>(C)-6D</i>	6D	<i>wPt-667005</i>	15.4	2.8	-2.28	11%	*		
		GLU <sub>E</sub>	D		<b>2013</b>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-1A.1</i></b>	<b>1A</b>	<b><i>Xpsp3151</i></b>	<b>24.7</b>	<b>3.9</b>	<b>1.29</b>	<b>10%</b>	<b>*</b>
	<b>2013</b>			<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-1A.2</i></b>	<b>1A</b>	<b><i>wPt-5776</i></b>	<b>32.2</b>	<b>3.5</b>	<b>1.26</b>	<b>9%</b>	<b>*</b>		
	2012			<i>QGLU<sub>E</sub>(D)-3A</i>	3A	<i>Xgwm2</i>	56.6	2.1	1.14	7%	*		
	2013			<i>QGLU<sub>E</sub>(D)-3D.1</i>	3D	<i>wPt-4569</i>	50.1	2.0	-1.23	9%	*		
	2013			<i>QGLU<sub>E</sub>(D)-3D.2</i>	3D	<i>wPt-741507</i>	74.6	2.1	-0.93	5%			
	2012			<i>QGLU<sub>E</sub>(D)-4A</i>	4A	<i>Xwmc258</i>	75.9	2.4	1.19	8%	**		
	<b>2013</b>			<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-5A.1</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr575.2</i></b>	<b>129</b>	<b>9.1</b>	<b>2.18</b>	<b>28%</b>	<b>***</b>		
	<b>2012</b>			<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-5A.2</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xcfa2163b</i></b>	<b>163.3</b>	<b>3.5</b>	<b>1.52</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>		
	<b>2013</b>			<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-5D</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xcfd3</i></b>	<b>152.7</b>	<b>6.9</b>	<b>-1.78</b>	<b>20%</b>	<b>****</b>		
FRU <sub>E</sub>	C				2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(C)-3D</i>	3D	<i>wPt-4569</i>	48.1	2.3	-1.80	11%	**
			<b>2012</b>	<b><i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5A.1</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr637</i></b>	<b>106.1</b>	<b>4.3</b>	<b>2.27</b>	<b>15%</b>	<b>***</b>		
			<b>2013</b>	<b><i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5A.2</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr575.2</i></b>	<b>128</b>	<b>7.9</b>	<b>2.63</b>	<b>22%</b>	<b>**</b>		
			2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.1</i>	5D	<i>lbf</i>	144.2	2.1	-1.44	5%	****		
			<b>2013</b>	<b><i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.2</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xm77p64.8</i></b>	<b>163.7</b>	<b>6.3</b>	<b>-2.49</b>	<b>20%</b>	<b>****</b>		
			2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.3</i>	5D	<i>Xgwm212</i>	176.6	2.1	-1.73	6%	****		
		FRU <sub>E</sub>	D		2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(D)-1A.1</i>	1A	<i>Xpsp3151</i>	24.7	2.9	1.21	7%	*
					2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(D)-1A.2</i>	1A	<i>Xm71p78.5</i>	33.6	3.4	1.31	8%	*
					2013	<i>QFRU<sub>E</sub>(D)-1B</i>	1B	<i>wPt-0974</i>	24.6	3.1	1.24	7%	
					2012	<i>QFRU<sub>E</sub>(D)-4A</i>	4A	<i>Xwmc258</i>	77.9	2.6	0.03	10%	***
	<b>2013</b>			<b><i>QFRU<sub>E</sub>(D)-5A</i></b>	<b>5A</b>	<b><i>Xpsr575.2</i></b>	<b>129</b>	<b>8.9</b>	<b>2.31</b>	<b>26%</b>	<b>***</b>		
	<b>2013</b>			<b><i>QFRU<sub>E</sub>(D)-5D</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xm77p64.8</i></b>	<b>159.7</b>	<b>7.5</b>	<b>-2.19</b>	<b>23%</b>	<b>****</b>		
SUC <sub>E</sub>	C		2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2A.1</i>	2A	<i>wPt-7721</i>	58.1	2.2	0.72	6%	*		
			2013	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2A.2</i>	2A	<i>wPt-9320</i>	103.4	2.6	-0.92	10%	*		
			<b>2012</b>	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2B</i></b>	<b>2B</b>	<b><i>Xwmc360</i></b>	<b>140.1</b>	<b>6.0</b>	<b>-1.36</b>	<b>21%</b>	<b>**</b>		
			<b>2012</b>	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(C)-3A</i></b>	<b>3A</b>	<b><i>Xpsp3047</i></b>	<b>63.4</b>	<b>3.8</b>	<b>1.05</b>	<b>12%</b>	<b>*</b>		
			2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-3B</i>	3B	<i>wPt-10948</i>	63.3	2.3	0.81	7%			
			<b>2012</b>	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.1</i></b>	<b>4A</b>	<b><i>Xwmc420</i></b>	<b>130.2</b>	<b>5.6</b>	<b>-1.63</b>	<b>19%</b>	<b>*</b>		
			<b>2012</b>	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.2</i></b>	<b>4A</b>	<b><i>Xmwg58</i></b>	<b>138.8</b>	<b>3.6</b>	<b>-1.43</b>	<b>13%</b>	<b>*</b>		

Cecha	O	Rok	QTL	Ch.	Marker	Pozycja [cM]	LOD max.	add.	R <sup>2</sup> [%]	SMA
	SUC <sub>E</sub>	C	2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.3</i>	4A	<i>Xpsp3028</i>	155.2	3.0	1.12	9%
		2013	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(D)-1B</i></b>	<b>1B</b>	<b><i>wPt-2575</i></b>	<b>11</b>	<b>4.4</b>	<b>1.25</b>	<b>14%</b>	<b>**</b>
		2013	<i>QSUC<sub>E</sub>(D)-2B.1</i>	2B	<i>wPt-3755</i>	141.3	3.8	1.14	12%	*
		2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(D)-2B.2</i>	2B	<b><i>wPt-6643</i></b>	<b>187.2</b>	<b>3.4</b>	<b>-0.08</b>	<b>13%</b>	<b>**</b>
D		2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(D)-3A</i>	3A	<i>Xwmc532</i>	16.1	3.4	-0.09	13%	*
		2013	<i>QSUC<sub>E</sub>(D)-3B</i>	3B	<i>Xwmc418</i>	118.5	2.2	0.83	6%	
		2012	<i>QSUC<sub>E</sub>(D)-4A</i>	4A	<i>Xwmc420</i>	132.2	2.8	-0.08	11%	*
		2013	<b><i>QSUC<sub>E</sub>(D)-7B</i></b>	<b>7B</b>	<b><i>wPt-4309</i></b>	<b>8</b>	<b>5.8</b>	<b>1.43</b>	<b>20%</b>	<b>***</b>
MAL <sub>E</sub>		2013	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-1D</i>	1D	<i>wPt-5503</i>	71	3.2	-4.14	11%	*
		2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-2B.1</i>	2B	<i>Xpsr1870</i>	130	2.2	-2.53	7%	**
		2013	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-2B.2</i></b>	<b>2B</b>	<b><i>wPt-0694</i></b>	<b>147.4</b>	<b>4.5</b>	<b>5.26</b>	<b>17%</b>	<b>**</b>
		2013	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-2B.3</i>	2B	<i>Xm65p64.5</i>	163.8	2.2	3.55	8%	*
		2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-4A</i>	4A	<i>Xwmc258</i>	75.9	2.7	2.86	9%	*
	C	2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-4D</i>	4D	<i>Xgwm165.2</i>	67.4	2.1	3.24	11%	
		2013	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-5D.1</i>	5D	<i>Ibf</i>	144.2	2.8	-4.01	10%	**
		2013	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-5D.2</i></b>	<b>5D</b>	<b><i>Xm77p64.8</i></b>	<b>155.7</b>	<b>3.5</b>	<b>-4.42</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>
		2012	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6B.1</i></b>	<b>6B</b>	<b><i>Xgwm325</i></b>	<b>72.7</b>	<b>5.1</b>	<b>4.79</b>	<b>22%</b>	<b>**</b>
		2012	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6B.2</i></b>	<b>6B</b>	<b><i>wPt-3060</i></b>	<b>84.1</b>	<b>7.7</b>	<b>5.35</b>	<b>28%</b>	<b>****</b>
		2013	<i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6D</i>	6D	<i>Xm63p78.8</i>	96.2	2.3	3.53	8%	
		2013	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(D)-1A</i></b>	<b>1A</b>	<b><i>Xm51p65.5</i></b>	<b>20.2</b>	<b>4.8</b>	<b>4.89</b>	<b>16%</b>	<b>***</b>
		2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(D)-1D.1</i>	1D	<i>wPt-730783</i>	16	2.1	3.38	7%	*
		2013	<i>QMAL<sub>E</sub>(D)-1D.2</i>	1D	<i>wPt-732602</i>	118.7	2.8	4.14	10%	*
D	2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(D)-2A</i>	2A	<i>Xm69p78.9</i>	125.2	3.0	-3.86	9%	***	
	2013	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(D)-2D</i></b>	<b>2D</b>	<b><i>wPt-668239</i></b>	<b>167</b>	<b>3.6</b>	<b>-4.27</b>	<b>12%</b>	<b>**</b>	
	2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(D)-5D</i>	5D	<i>Xgwm212</i>	172.6	2.8	3.60	8%	**	
	2012	<i>QMAL<sub>E</sub>(D)-6B</i>	6B	<i>Xpsp3112.2</i>	97.7	3.1	3.77	9%	**	

Podano pozycję dla której pik LOD osiągał wartość maksymalną i wskazano leżący najbliżej marker. Oszacowano wartość efektu addytywnego allele CS (add.), współczynnik determinacji (R<sup>2</sup>) oraz zaznaczono poziom istotności dla którego QTL otrzymany przy użyciu CIM potwierdzono metodą SMA (\*\*\*\* - p≤0.0001, \*\*\* - p≤0.001, \*\* - p≤0.01, \* - p≤0.05). Pogrubioną czcionką oznaczono QTL potwierdzone przy LOD wyznaczonym w teście 1000 permutacji, pozostałe QTL wyznaczone przy LOD=2,0.

Chr. – chromosom

<sub>E</sub> – kłos

W grupie roślin poddanych stresowi suszy 10 z 11 QTL, zidentyfikowanych w analizie CIM przy LOD max.: 2,0-9,0 i R<sup>2</sup>: 6-35%, zostało potwierdzonych także przy zastosowaniu SMA. Zaledwie 36% wszystkich QTL (CIM) zmapowano dla testu 1000P. Również 36% ogólnej liczby zidentyfikowanych QTL wykazywało ujemny efekt addytywny allele CS. Określono sześć głównych QTL na chromosomach: 1A (3 QTL), 3D, 5A i 5D. QTL związane z chromosomem 1A były zlokalizowane dla dwu lat w trzech loci: przy 24,7 cM (max. LOD=3,2; R<sup>2</sup>=10%), 50,2 cM (max. LOD=4,3; R<sup>2</sup>=16%) i 72,5 cM (max. LOD=9,0; R<sup>2</sup>=35%). Środkowy z trzech QTL cechował przeciwny znak efektu

addytywnego ( $\text{add.} = -4,72 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) w stosunku do sąsiadujących QTL ( $\text{add.} = 2,73 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ,  $\text{add.} = 8,17 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ). Podobnie, trzy QTL zidentyfikowano w dwu latach doświadczeń na wysokości: 128 cM, 141,5 cM, 153,1 cM chromosomu 5A. Warunkowały one od 8% do 12% obserwowanej zmienności fenotypowej cechy i charakteryzowały się dodatnim wpływem allele CS.

W obu grupach roślin (C i D) zidentyfikowano QTL  $\text{WSC}_E$  na chromosomie 5A (C: 2 QTL przy 116,8 cM i 130,6 cM; D: 3 QTL przy 128 cM, 141,5 cM i 153,1 cM), co zostało potwierdzone w dwu latach doświadczeń, przy dodatnich efektach addytywnych allele CS wszystkich zmapowanych *loci*. Natomiast w związku z chromosomem 5D zidentyfikowano w grupie roślin poddanych suszy pojedynczy QTL, a w grupie kontrolnej QTL dla dwu lat doświadczeń. QTL pochodzące z obu grup (C, D) jednego z sezonów doświadczalnych (2013) zajmowały częściowo na siebie zachodzące obszary chromosomu 5D (147,7 cM i 170,1 cM). Unikalne w grupie kontrolnej były lokalizacje QTL na chromosomach: 3D, 4B, 5B i 7B, a w grupie roślin poddanych suszy na: 1A, 1B, 3B i 7A.

#### 4.4.2.3.2. QTL zawartości glukozy w kłosie ( $\text{GLU}_E$ )

Dwuletnie analizy *loci* zawartości glukozy w kłosach roślin kontrolnych populacji CSDH, umożliwiły lokalizację 9 QTL na chromosomach: 2B, 3D, 5A (3QTL), 5B, 5D (2QTL) i 6D przy max. LOD: 2,6-7,3. Zaledwie 1/3 z nich wykryto po zastosowaniu testu 1000P, a metodą SMA potwierdzono 89% *loci* zidentyfikowanych przy użyciu CIM. Wydzielono 5 głównych QTL o współczynniku determinacji od 11% do 21% na chromosomach: 5A (2 QTL), 5B, 5D oraz 6D. Większość wykrytych QTL (67%) wykazywała negatywny wpływ allele CS na wartość omawianej cechy. Na chromosomie 5A zidentyfikowano w 2012 r. QTL w dwu miejscach: na wys. 96 cM i 106,1 cM, o  $R^2$ : 9% i 12%, odpowiednio. W pobliżu ostatniego z nich, w kolejnym roku doświadczalnym zidentyfikowano QTL o  $R^2 = 21\%$  i tym samym znaku efektu addytywnego (+), co w roku poprzednim.

W grupie roślin poddanych suszy zmapowano taką samą liczbę QTL (9), jak w przypadku warunków kontrolnych, z czego pięć zostało wykrytych powyżej LOD wyznaczonego w teście 1000P. Osiem QTL zmapowanych metodą CIM uwierzytelniono przy użyciu SMA. Spośród nich wyróżniono, jako główne, cztery QTL o wartościach  $R^2$  od 10% do 28% i LOD 3,5-9,1. Na chromosomie 5A wykryto QTL obu lat analiz, na wys. 129 cM i 163,3 cM, przy max. LOD 9,1 oraz 3,5, o wspólnym znaku efektu addytywnego (+), wpływające na zmienność fenotypową w 28% lub 13%, odpowiednio.



QTL wykryte tylko u roślin stresowanych zlokalizowano na chromosomach: 1A, 3A i 4A, a tylko w grupie grupy kontrolnej na chromosomach: 2B, 5B oraz 6D. Natomiast w obu grupach wykryto QTL na chromosomach: 3D, 5A i 5D. Wspólnym mianownikiem dla obu grup roślin (C i D) jest marker *Xpsr575.2*, przy którym wykryto dwa QTL w 2013 roku. Cechuje je dodatni efekt addytywny i wysoka wartość  $R^2$  [21% (C) i 28%(D)].

#### 4.4.2.3.3. QTL zawartości fruktozy w kłosie ( $FRU_E$ )

Wszystkie spośród 6 QTL zidentyfikowanych dla zawartości fruktozy w kłosie (C) zyskały potwierdzenie metody SMA, a połowa z nich została zidentyfikowana w teście 1000P. Współczynnik determinacji od 5% do 22% uzyskano dla QTL określonych przy LOD od 2,1 do 7,9. Przeważającą część QTL (67%) cechował negatywny wpływ allela matczynego na wartość cechy. Wyodrębniono cztery główne QTL o  $R^2$  od 11% do 22%, związane z chromosomami: 3D, 5A (2 QTL) i 5D. Jedynie na chromosomie 5A wyznaczono w obu latach regiony QTL w niewielkiej odległości genetycznej (max. LOD przy 106,1 cM i 128 cM), o jednakowym znaku (+) efektu addytywnego CS. Kształtowały one  $FRU_E$  (C) w 15% lub 22%, w zależności od roku.

Analiza CIM zawartości fruktozy w kłosie roślin poddanych stresowi suszy umożliwiła stwierdzenie tej samej liczby QTL, co w grupie kontrolnej (6 QTL). Przy LOD max. od 2,9 do 8,9 zostały one sprzężone z chromosomami: 1A (2 QTL), 1B, 4A, 5A i 5D. Spośród nich, zaledwie dwa – z grupy 5 – wyznaczono w teście 1000P. Metodą SMA potwierdzono 83% spośród *loci* wykrytych przy zastosowaniu CIM. Wszystkie QTL, za wyjątkiem jednego, związanego z chromosomem 5D, charakteryzował dodatni efekt allela CS na wartość badanej cechy. Trzy główne QTL były związane z chromosomami 4A, 5A i 5D. Nie stwierdzono *locus* ani grupy sprzężeń, które zostałyby potwierdzone w obu latach analiz u roślin poddanych stresowi suszy.

Natomiast w jednym z dwu lat doświadczeń i w obu grupach roślin (C i D), na chromosomie 5A, przy markerze *Xpsr575.2*, stwierdzono QTL  $FRU_E$  o dodatnim wpływie allela CS. W zależności od warunków wspomniane QTL warunkowały 22% (C) lub 26% (D) zmienności cechy. Ponadto w obu grupach roślin (C, D) pochodzących z jednego z lat doświadczeń, na chromosomie 5D zidentyfikowano QTL w bliskiej odległości [163,7cM (C) oraz 159,7 cM (D)], charakteryzujące się ujemnym znakiem efektu addytywnego allela matczynego. Natomiast QTL  $FRU_E$  sprzężony z chromosomem 3D, w przeciwieństwie do wyżej wspomnianych, był unikalny w grupie kontrolnej, analogicznie do QTL zidentyfikowanych u roślin stresowanych na chromosomach: 1A, 1B i 4A.

#### 4.4.2.3.4. QTL zawartości sacharozy w kłosie ( $SUC_E$ )

Metodą CIM zidentyfikowano łącznie 8 QTL na chromosomach: 2A (2 QTL), 2B, 3A, 3B oraz 4A (3 QTL), przy LOD z zakresu: 2,2-6,0, kontrolujące od 6% do 21% zmienności populacyjnej  $SUC_E$  w grupie roślin kontrolnych. Połowa z nich została wykryta przy 1000P na chromosomach: 2B, 3A i 4A (2 QTL). Spośród pięciu głównych QTL ( $R^2$ : 10-21%), tylko jeden,  $QSUC_E(C)$ -3A, wyróżniał się dodatnim efektem addytywnym CS. Na chromosomie 2A, przy niskich wartościach LOD (2,2 i 2,6) i  $R^2$  (6% i 10%), wykryto QTL w obu latach doświadczalnych. Były one jednak zlokalizowane daleko od siebie i opisane przeciwnym znakiem efektu addytywnego. Z chromosomem 4A związane trzy QTL w jednym z dwu lat doświadczalnych.

W grupie roślin poddanych suszy zlokalizowano, przy użyciu obu metod statystycznych, 6 QTL na chromosomach: 1B, 2B (2 QTL), 3A, 4A i 7B, których wartości współczynnika determinacji ( $R^2$ : 11-20%) umożliwiły na zakwalifikowanie do grupy głównych QTL. Pięć z nich, za wyjątkiem  $QSUC_E(D)$ -4A, potwierdzono testem permutacji. Dodatkowo jedynie dla CIM wyznaczono QTL na chromosomie 3B. Spośród QTL zidentyfikowanych metodą CIM, 57% charakteryzowało się dodatnim efektem addytywnym allele CS. Z chromosomem 2B związane w suszy QTL obu lat analiz, o zbliżonym współczynniku determinacji (12% i 13%), ale różnokierunkowym efekcie addytywnym, oddalone od siebie o 46 cM.

Pomiędzy grupą roślin poddanych stresowi suszy i kontrolną stwierdzono kolokalizację QTL na długości 140,1-141,3 cM chromosomu 2B, przy LOD max. 6,0 (C) i 3,8 (D),  $R^2$  równym 21% (C) i 12% (D) oraz przeciwnych znakach efektu addytywnego, gdzie allele CS podwyższał w suszy zawartość sacharozy w kłosie. Na chromosomie 4A, dla markera *Xwmc420*, stwierdzono współlistnienie QTL z obu traktowań jednego roku doświadczalnego, przy max. LOD: 5,6 i 2,8, na dł. 130,2-132,2 cM, o jednokierunkowym (-) wpływie allele matczynego na badaną cechę. Porównując dalej wyniki uzyskane w stresie i przy optymalnym nawodnieniu, można stwierdzić, że pomimo identyfikacji QTL na tych samych chromosomach – 3A i 3B – wskazane w obu grupach sprzężeń *loci* były dla grup roślin (C, D) odmienne. Całkowicie unikalne dla grupy roślin poddanych suszy były lokalizacje związane z chromosomami 1B i 7B, a dla grupy kontrolnej z chromosomem 2A.

#### 4.4.2.3.5. QTL zawartości maltozy w kłosie ( $MAL_E$ )

W grupie roślin kontrolnych zidentyfikowano 11 QTL zawartości maltozy w kłosie na siedmiu chromosomach: 1D, 2B (3 QTL), 4A, 4D, 5D (2 QTL), 6B (2 QTL) oraz 6D przy

LOD w zakresie 2,1-7,7. Większość wyznaczonych *loci* (64%), w obecności allela CS, wpływało pozytywnie na warunkowaną cechę. QTL tłumaczyły pojedynczo od 7% do 28% obserwowanej zmienności fenotypowej MAL<sub>E</sub> (C). Wyznaczono 7 głównych QTL MAL<sub>E</sub> na chromosomach: 1D, 2B, 4D, 5D (2 QTL) oraz 6B (2 QTL), wśród których cztery potwierdzono powyżej LOD 1000P. Bliską lokalizację dwu QTL (odległość 17,4 cM), o dodatnim znaku efektu addytywnego, stwierdzono w dwu latach doświadczeń na chromosomie 2B.

W grupie roślin poddanych suszy, przy użyciu obu metod, wyróżniono 7 QTL na chromosomach: 1A, 1D (2 QTL), 2A, 2D, 5D i 6B. Trzy z nich, sklasyfikowane jako główne, charakteryzował współczynnik determinacji  $R^2 \leq 16\%$ . Dwa z nich, na chromosomach 1A i 2D, zostały wykryte powyżej progu LOD wyznaczonego na podstawie testu 1000P. W odległych genetycznie lokalizacjach (16 cM i 118,7 cM) chromosomu 1D, przy użyciu CIM, stwierdzono QTL zawartości maltozy w kłosie roślin poddanych stresowi suszy w dwu latach doświadczeń. Wspomniane QTL, zmapowane przy niskich wartościach LOD (2,1 i 2,8) i  $R^2$  (7% i 10%), charakteryzował dodatni efekt addytywny allela CS.

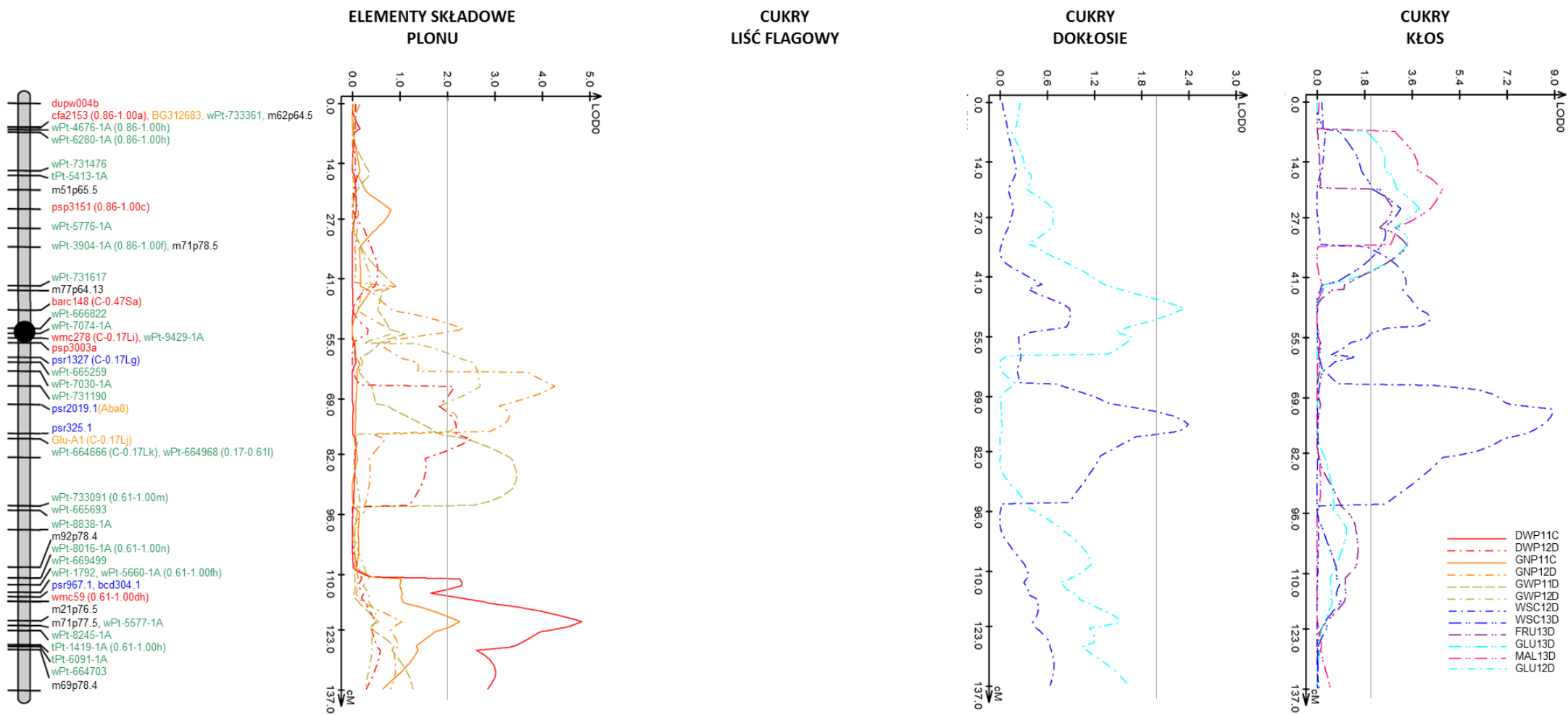
W obu grupach roślin (C i D) zidentyfikowano QTL na chromosomach: 1D, 5D i 6B, choć jedynie w przypadku ostatniej z lokalizacji stwierdzono bliskie rozmieszczenie QTL o tożsamym znaku efektu addytywnego allela matczynego: *Q*MAL<sub>E</sub>(C)-6B.2 (84,1 cM) i *Q*MAL<sub>E</sub>(D)-6B (97,7 cM). Wymienione QTL wpływały odpowiednio w większym (28%) lub mniejszym stopniu (9%) na zawartość maltozy w kłosie. Unikalne w grupie kontrolnej były lokalizacje QTL w związku z chromosomami: 2B, 4A, 4D i 6D, a dla roślin poddanych suszy w związku z: 1A, 2A oraz 2D.

*Rycina 3-23. Graficzne przedstawienie QTL (CIM) elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów rozpuszczalnych w wodzie w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie – wraz z ich rozmieszczeniem na mapie markerów genetycznych populacji CSDH pszenicy. Rodzaje markerów zostały wyróżnione kolorami: AFLP- czarny, RFLP- niebieski, SSR-czerwony, markery o znanej funkcji – pomarańczowy, DArT – zielony. Czarne koło oznacza prawdopodobną lokalizację centromeru. Prezentowane wyniki dotyczą QTL zidentyfikowanych przy wartości progowej LOD=2,0. Oznaczenia cech.: DWE – sucha masa kłosa, GNP – liczba ziaren z rośliny, GWP – masa ziarna z rośliny, DWP – biomasa (części nadziemnych) rośliny, WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza; rok (10 – 2010, 11 – 2011, 12 – 2012, 13 – 2013) i obiekt (C – rośliny kontrolne, D – rośliny poddane stresowi suszy).*

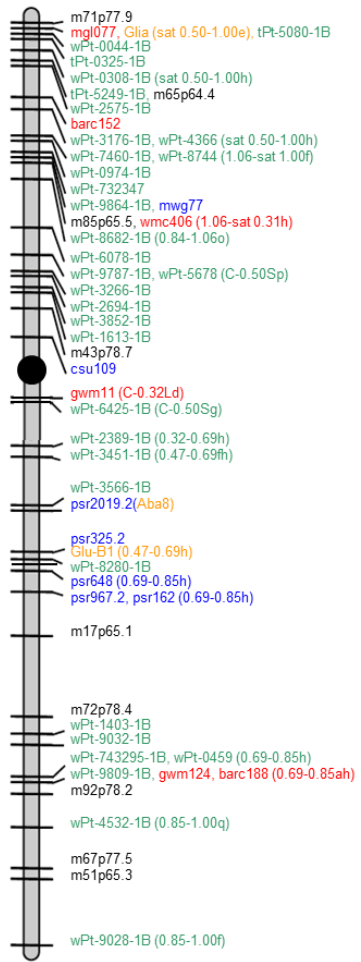
Rycina 3.  
mapa

# Chromosom 1A

CIM

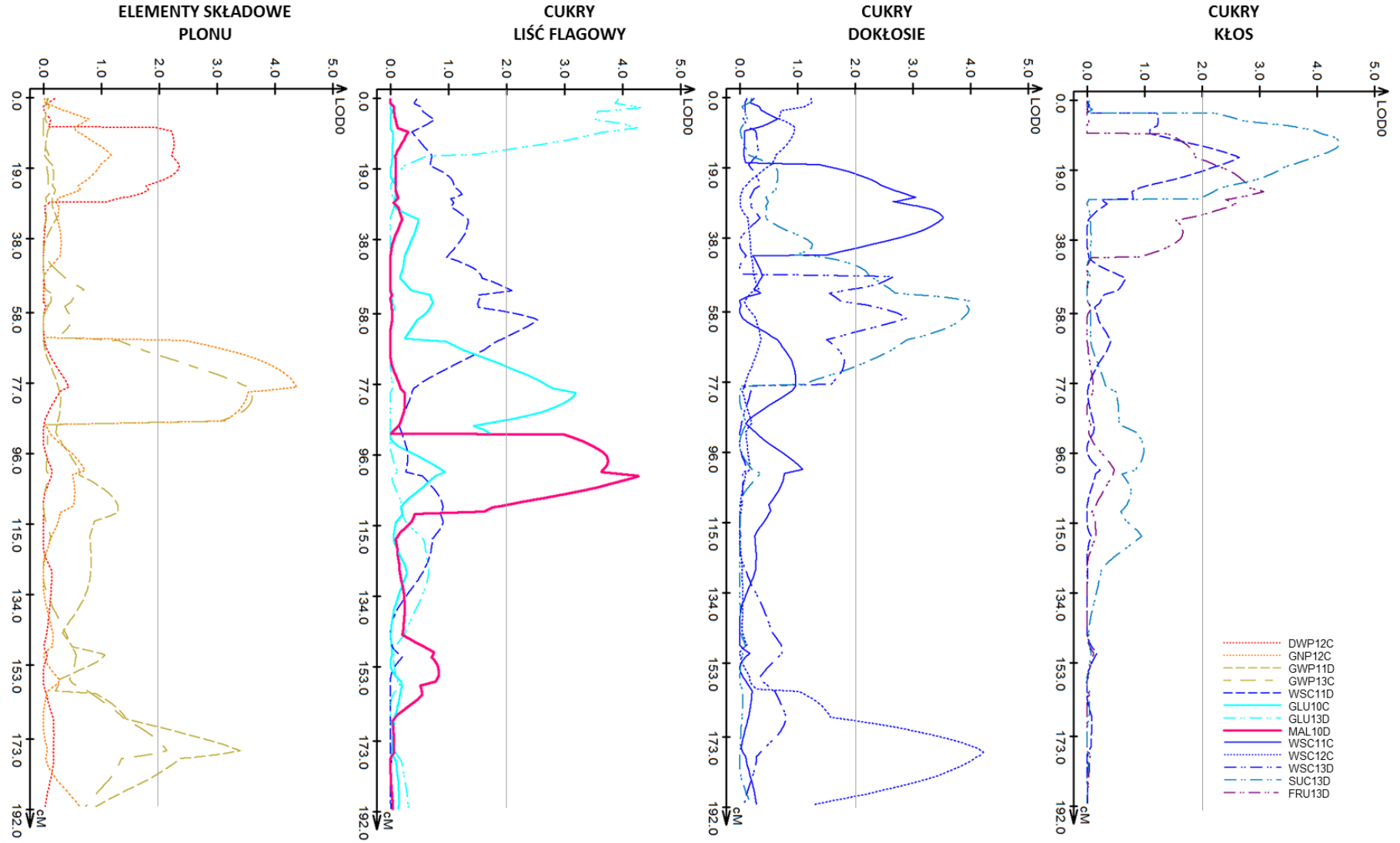


Rycina 4.  
mapa

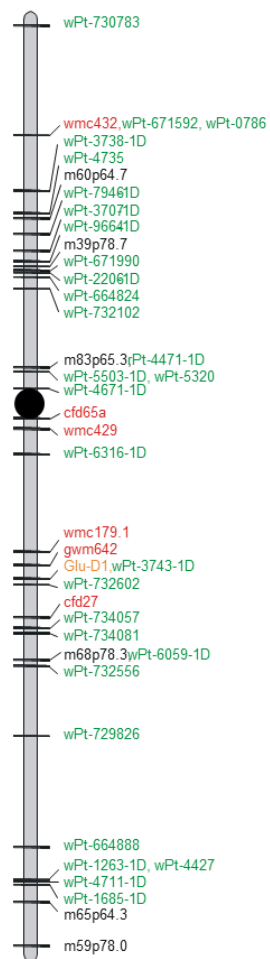


## Chromosom 1B

CIM

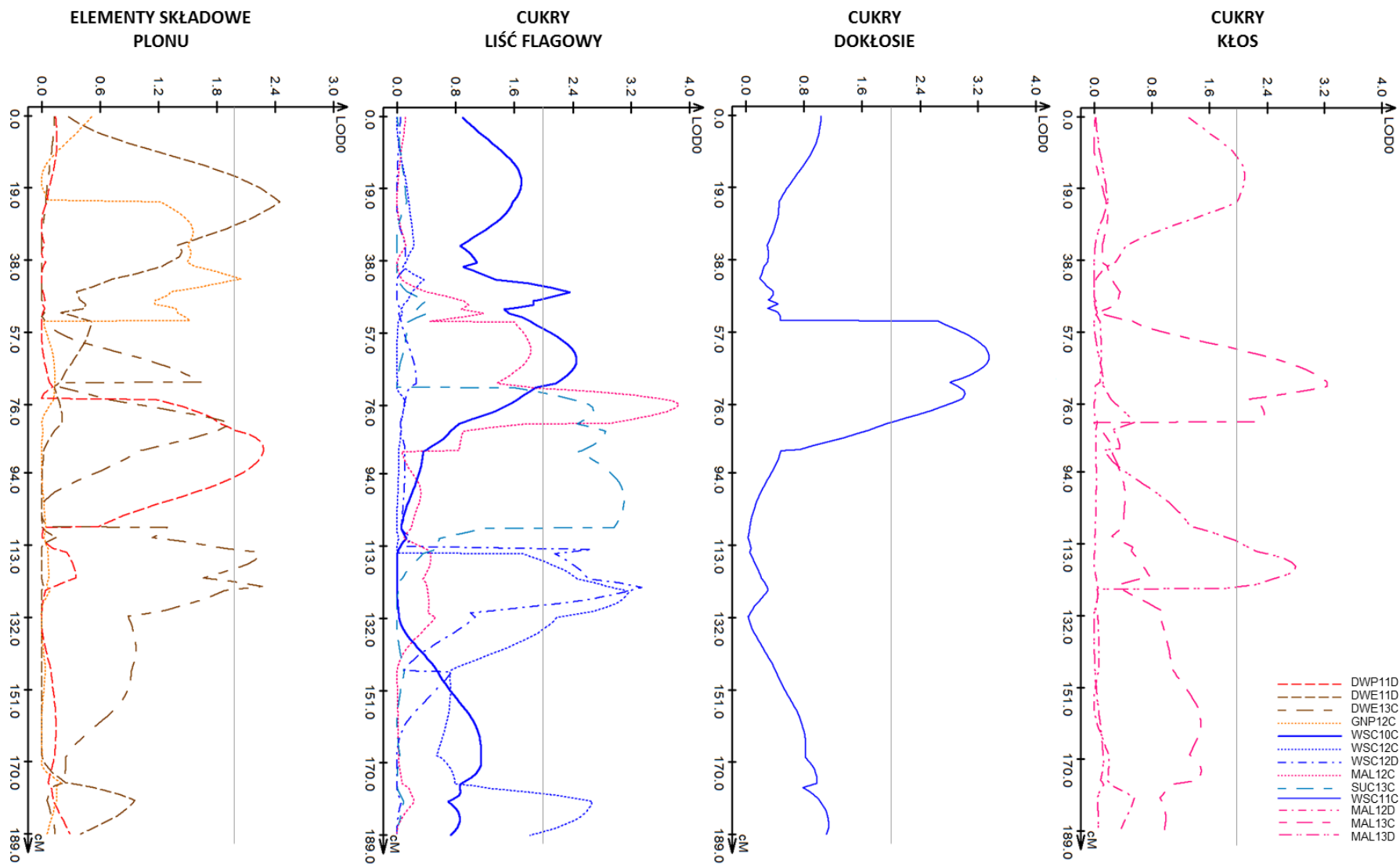


Rycina 5.  
mapa



## Chromosom 1D

CIM

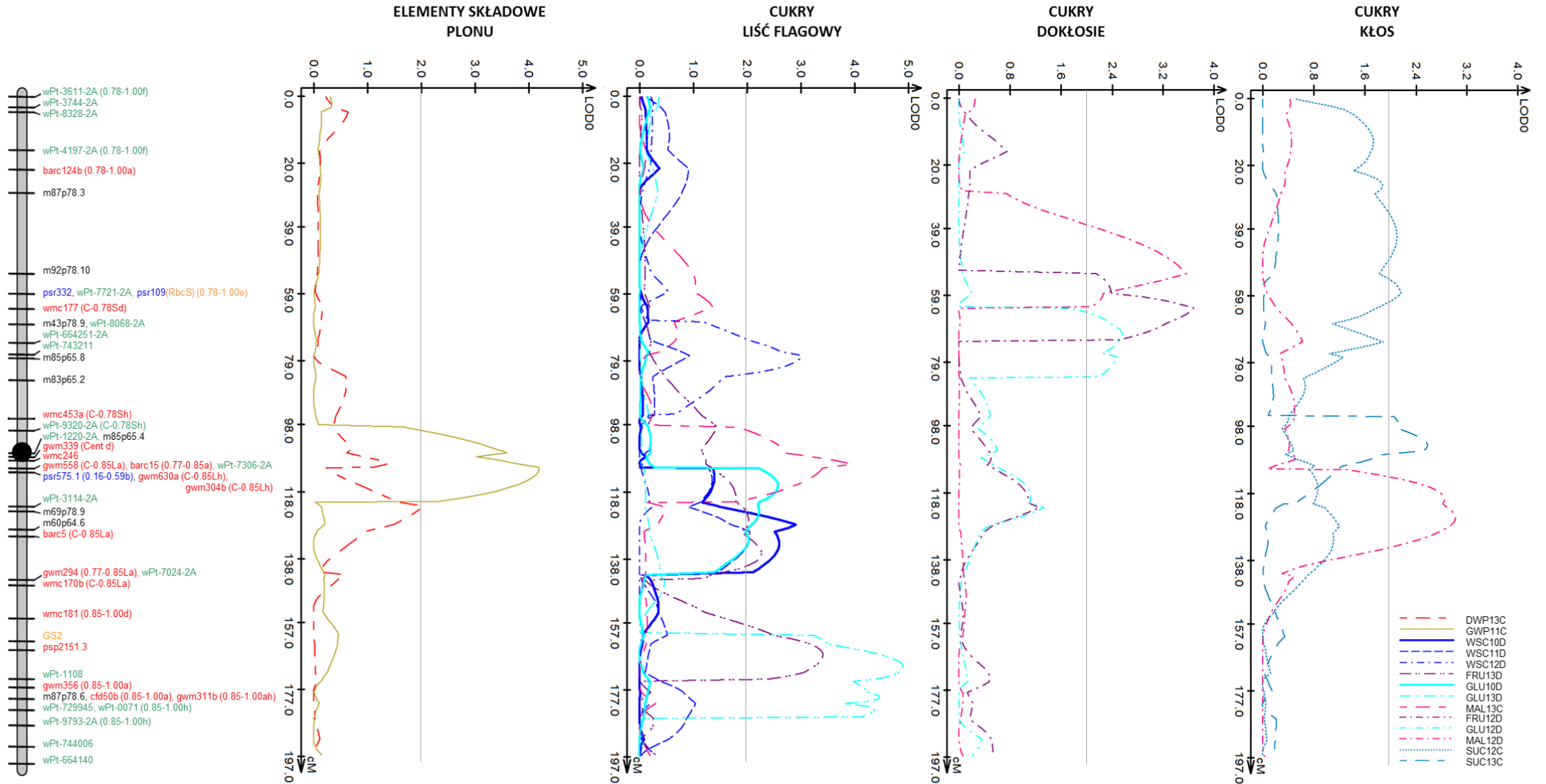


# Rycina 6.

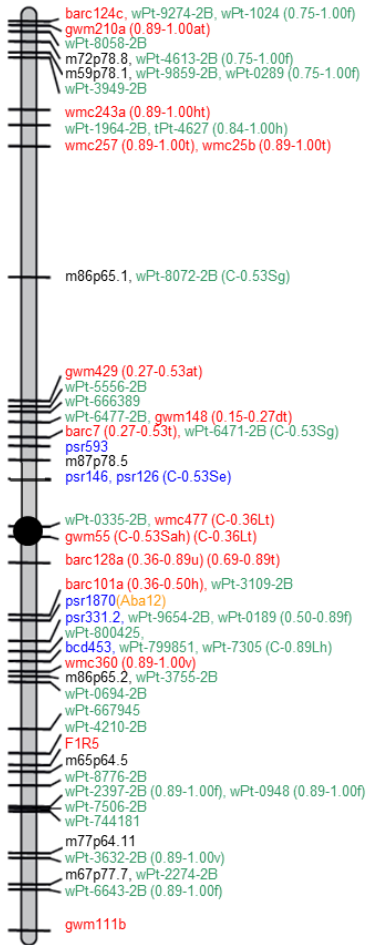
mapa

## Chromosom 2A

CIM

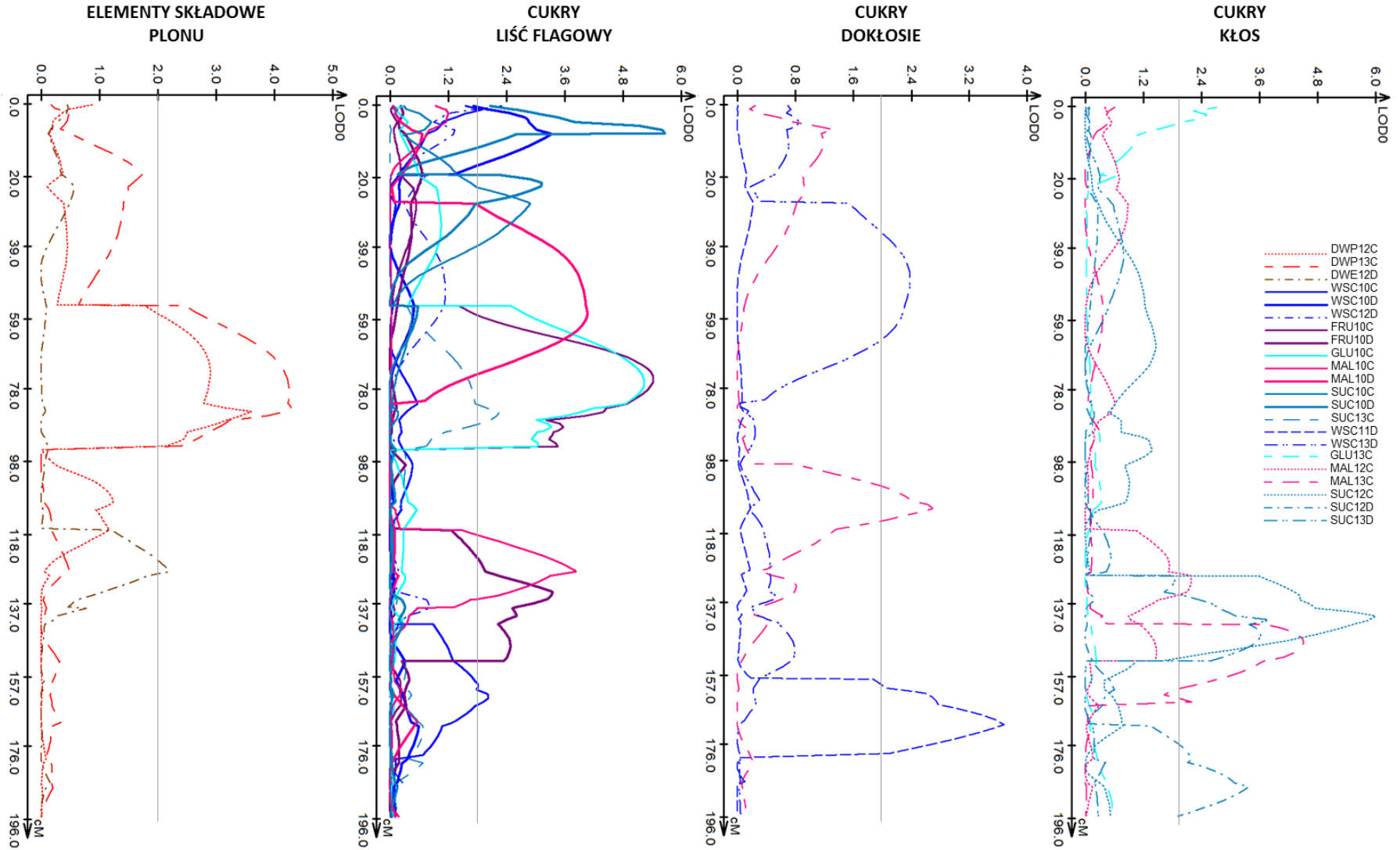


Rycina 7.  
mapa



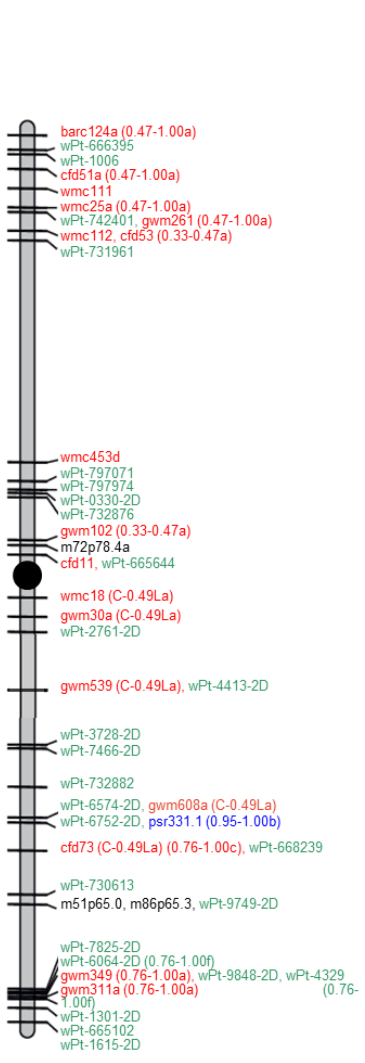
## Chromosom 2B

CIM



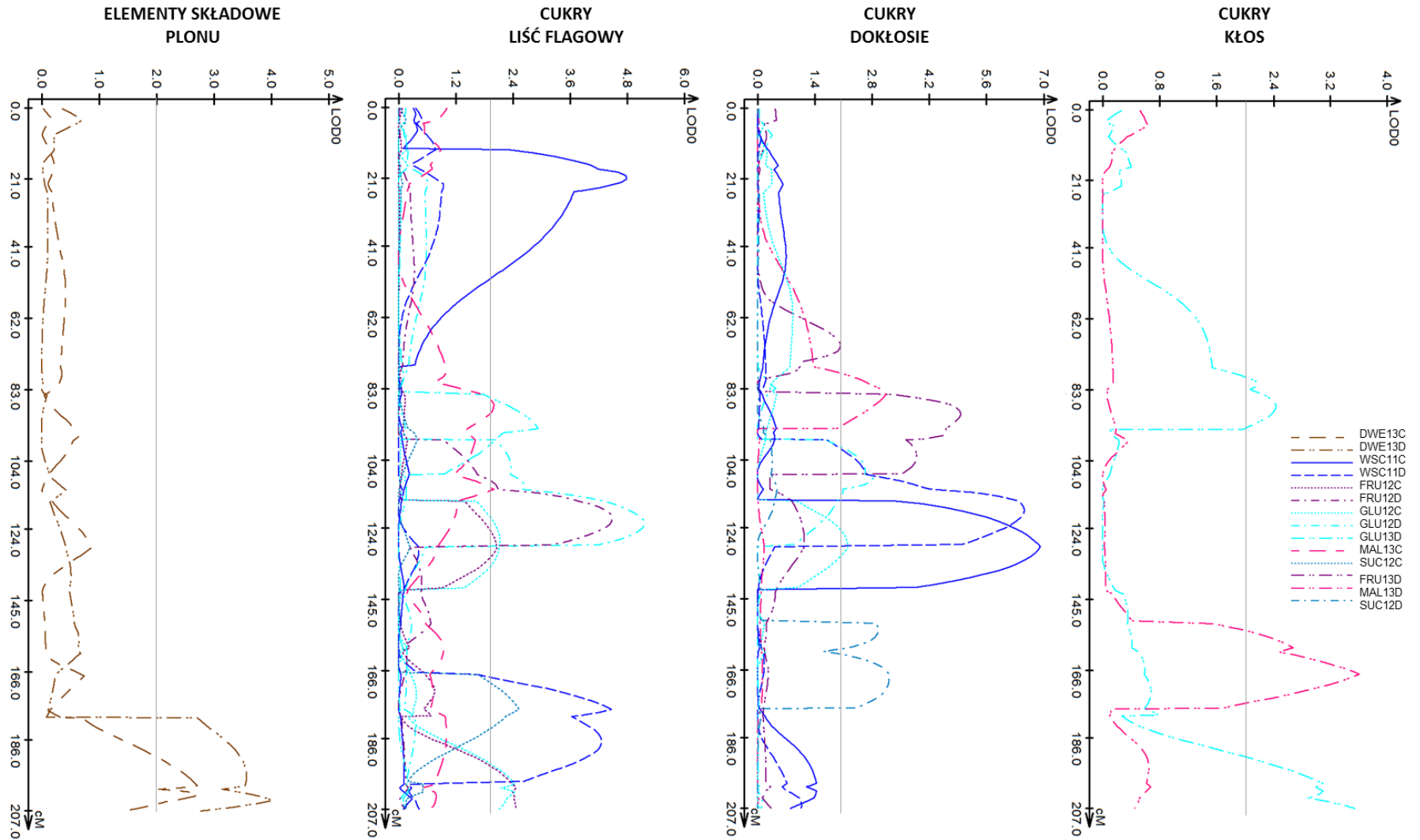


Rycina 8.  
mapa

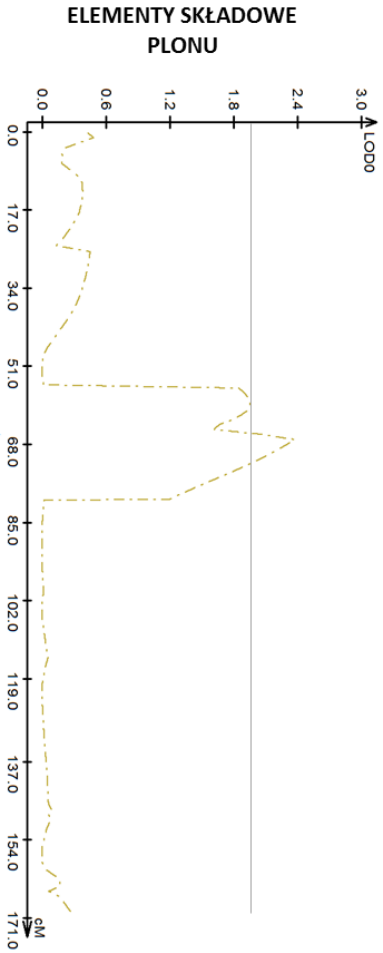
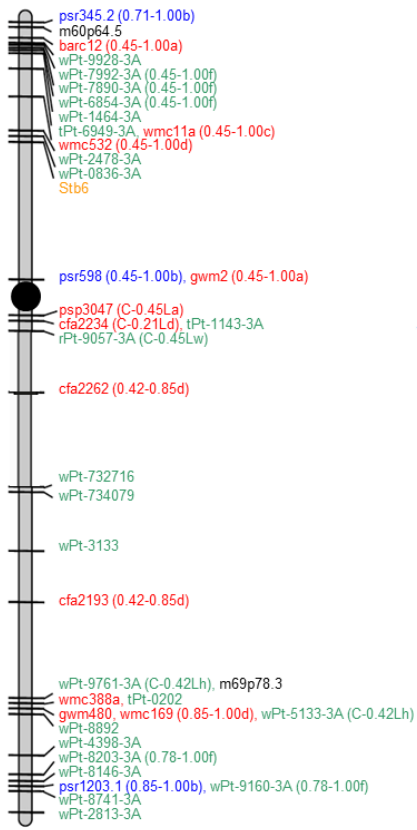


## Chromosom 2D

CIM

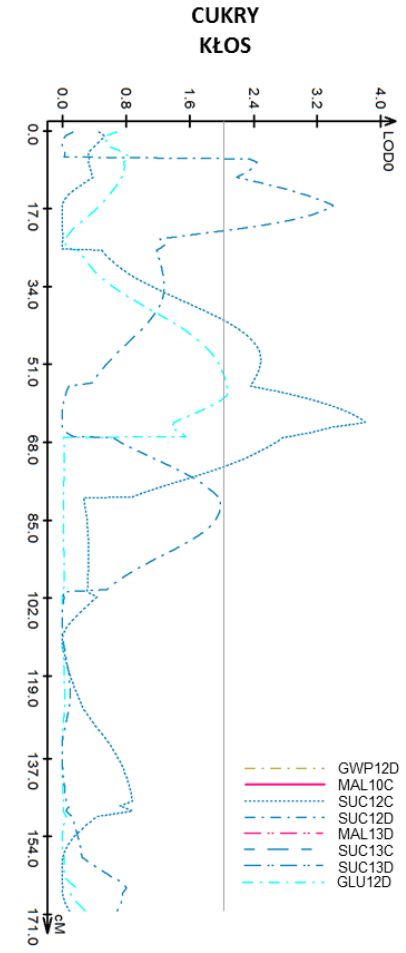
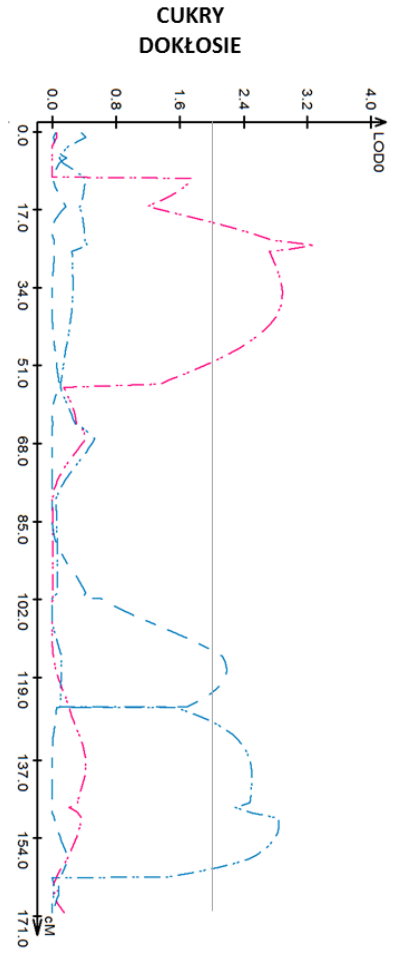
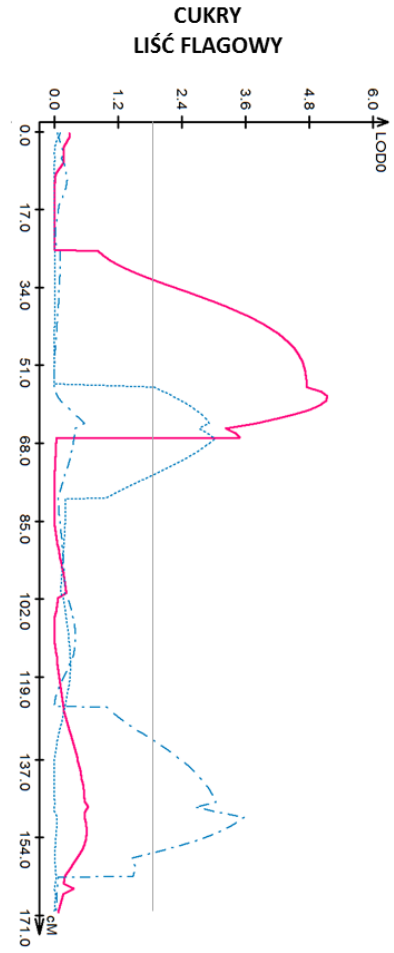


Rycina 9.  
mapa



## Chromosom 3A

CIM



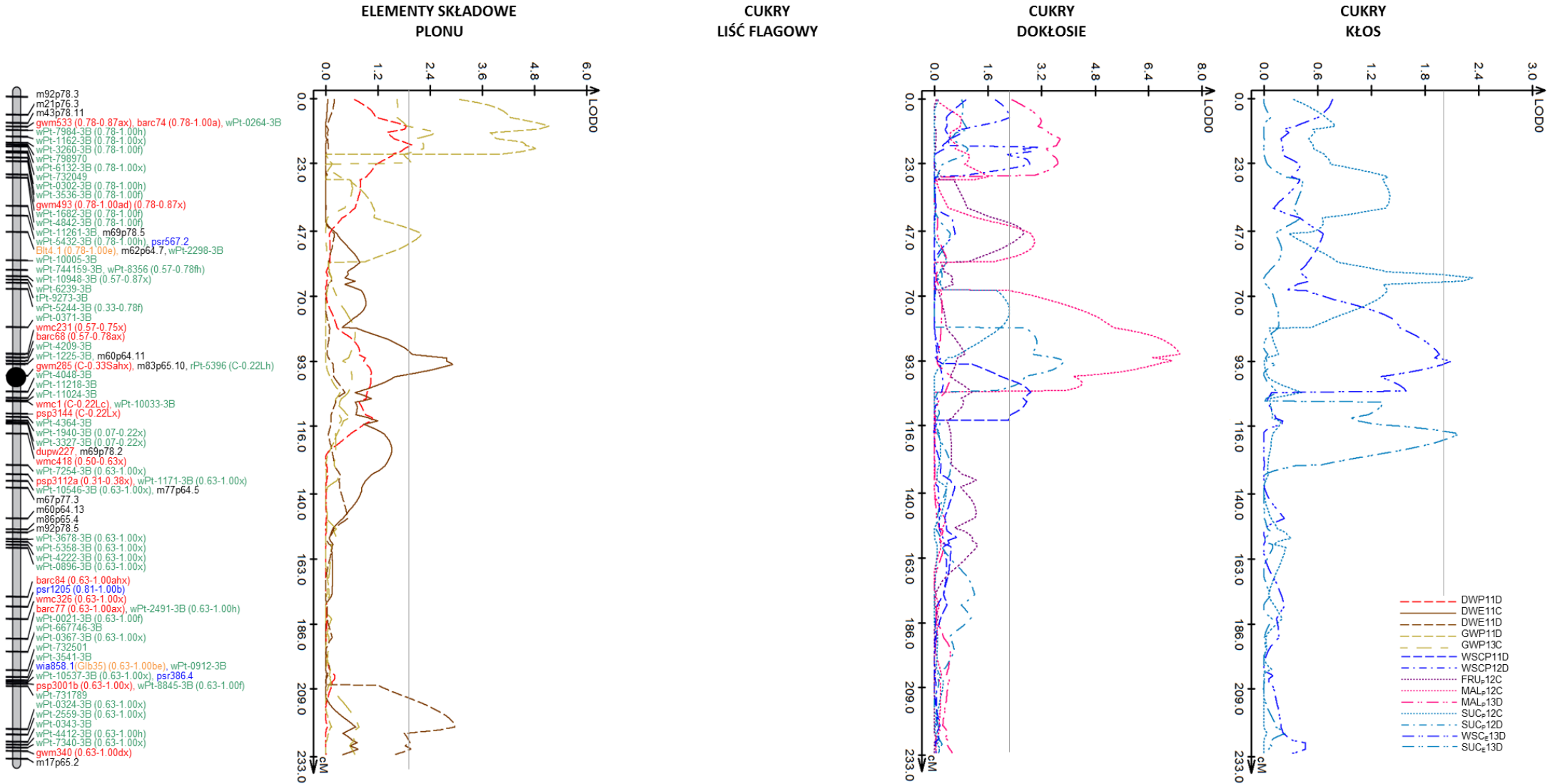
- GWP12D
- MAL10C
- ... SUC12C
- ... SUC12D
- MAL13D
- ... SUC13C
- ... SUC13D
- GLU12D

# Rycina 10.

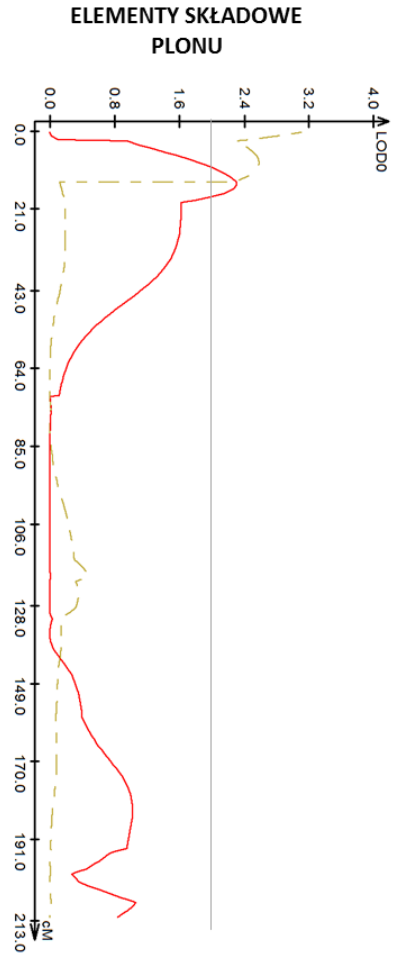
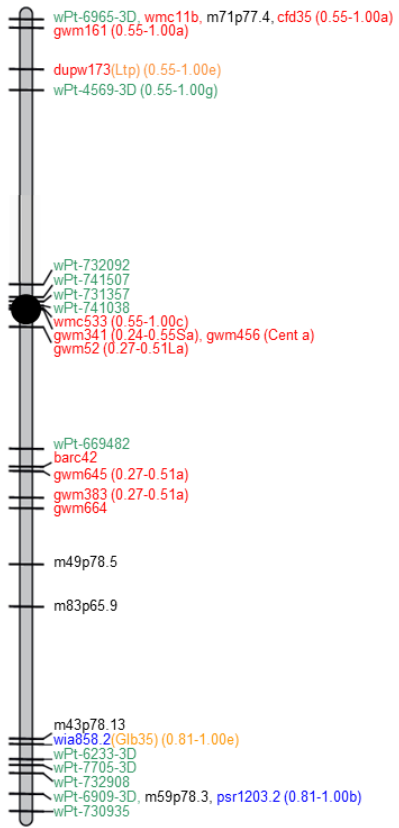
mapa

# Chromosom 3B

CIM

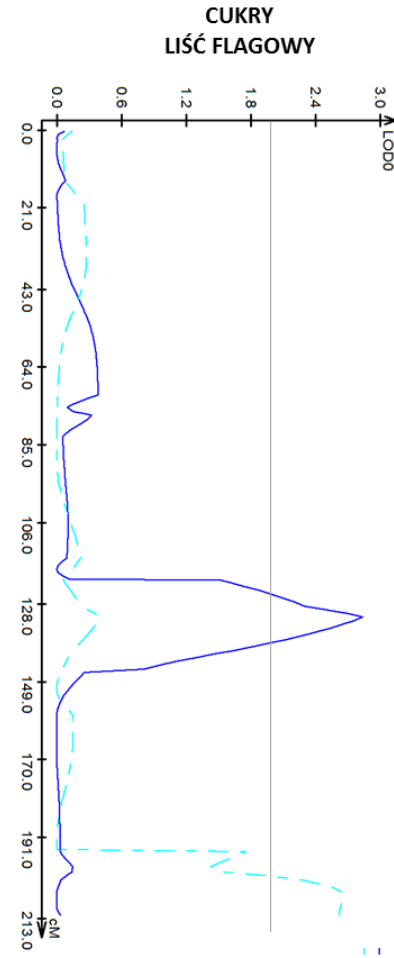


Rycina 11.  
mapa

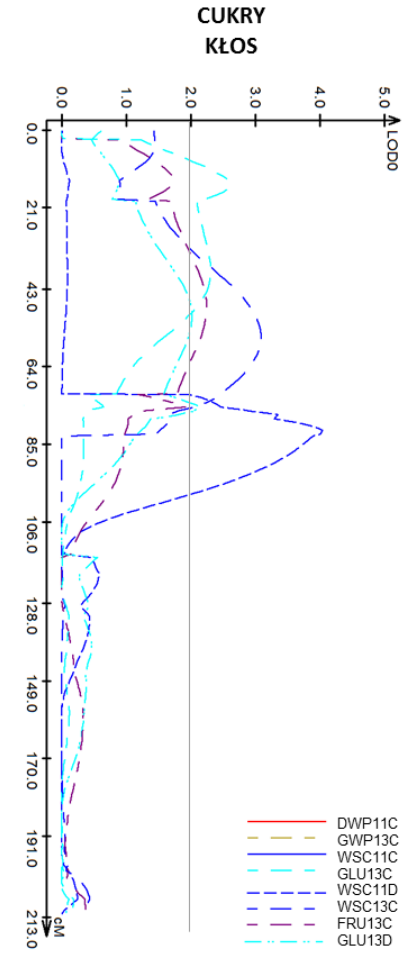


## Chromosom 3D

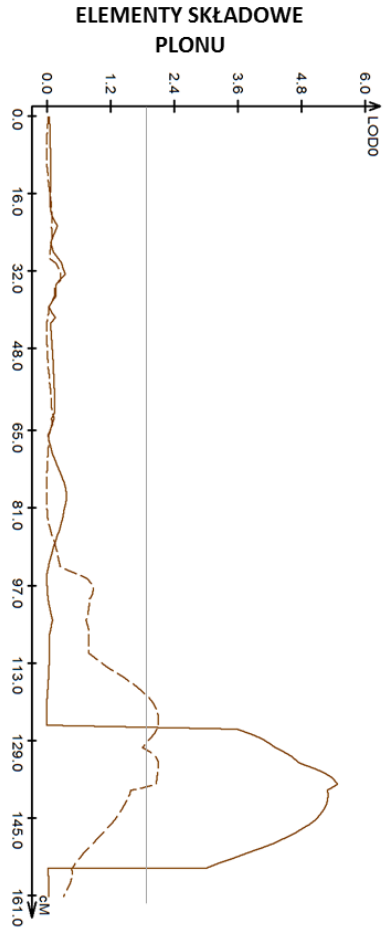
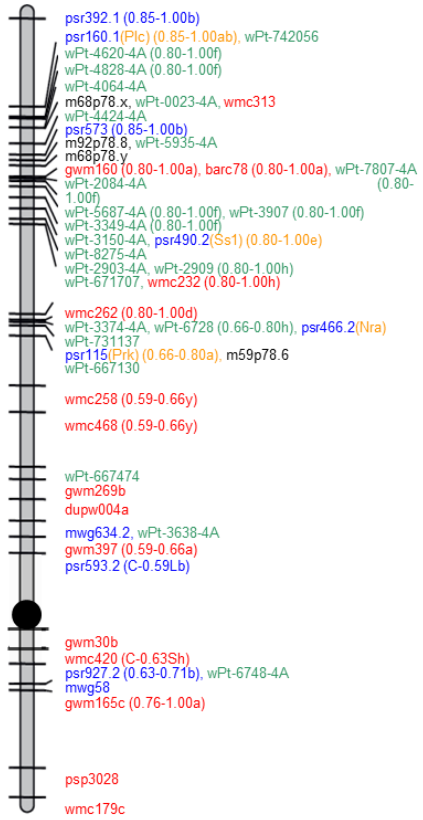
CIM



**CUKRY  
DOKŁOSIE**

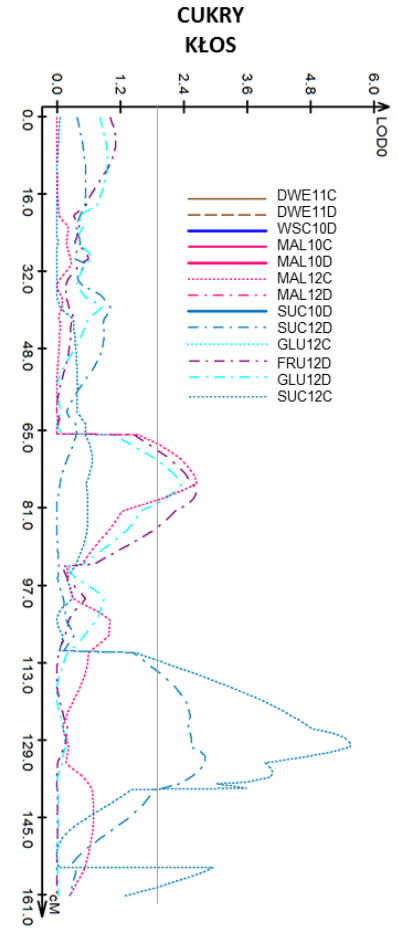
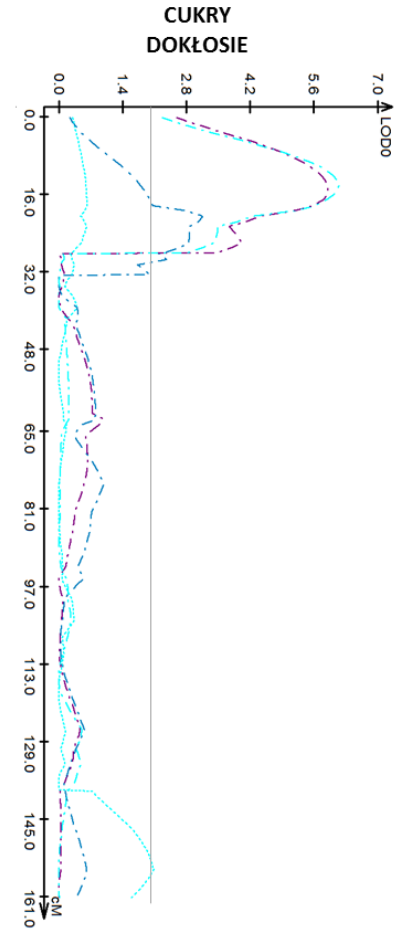
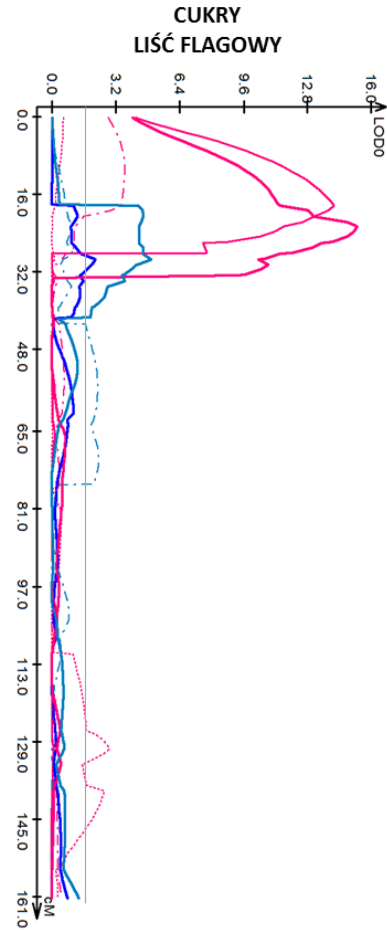


Rycina 12  
mapa

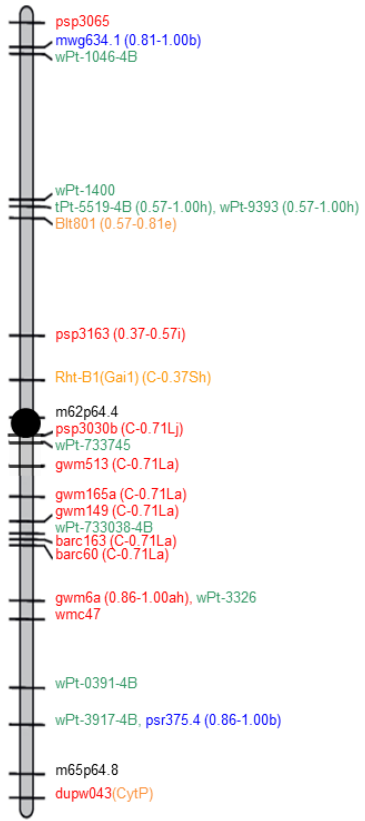


## Chromosom 4A

CIM

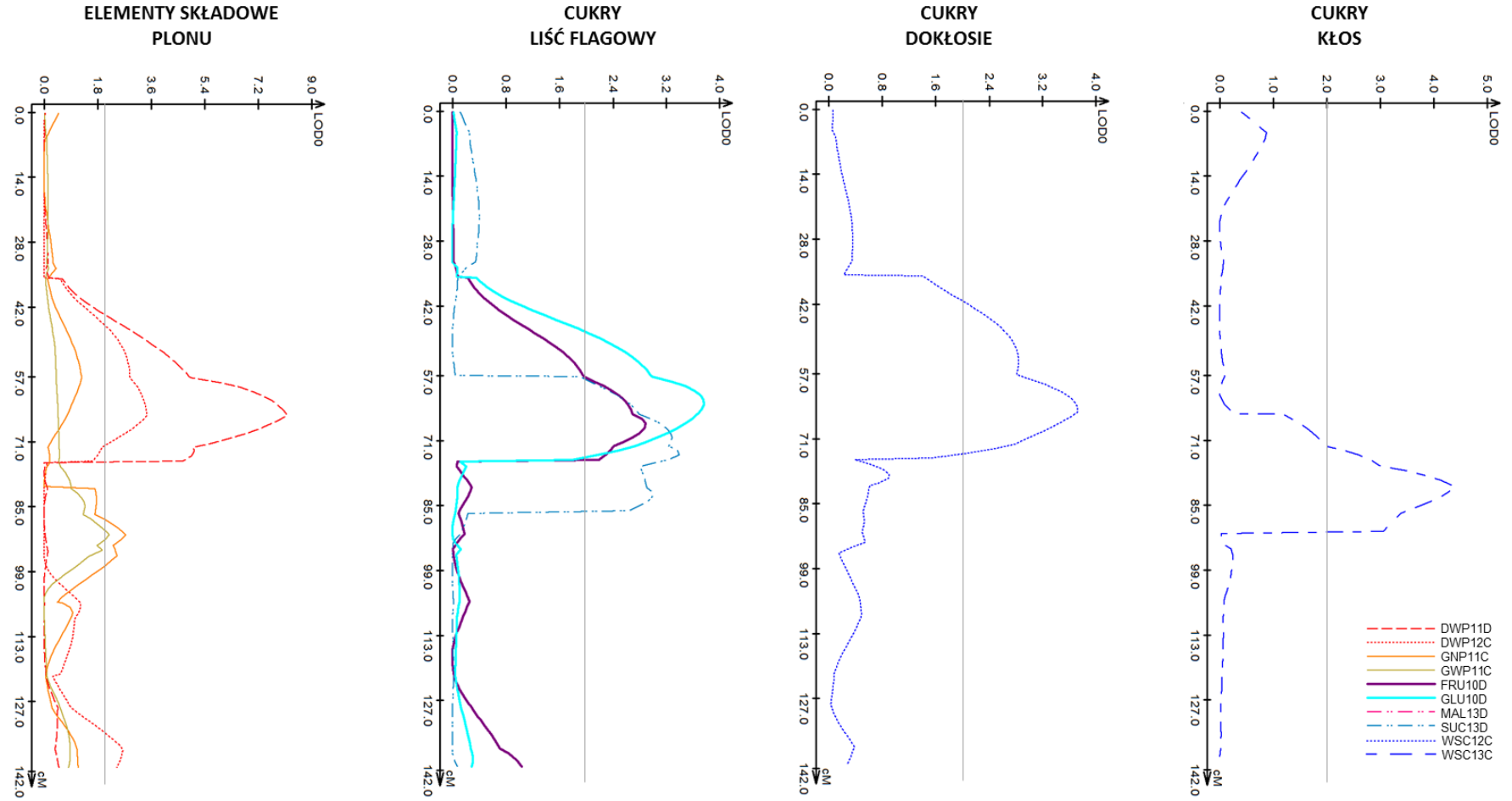


Rycina 13  
mapa



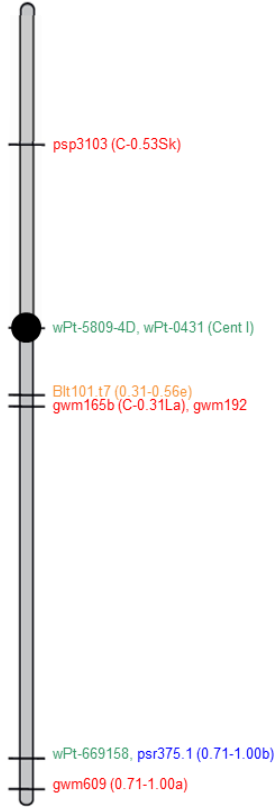
## Chromosom 4B

CIM



# Rycina 14

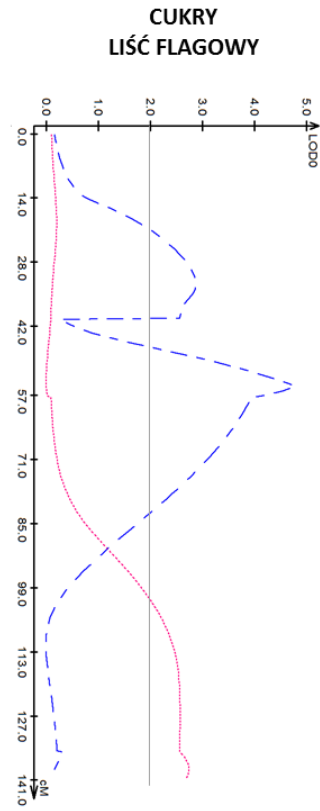
## mapa



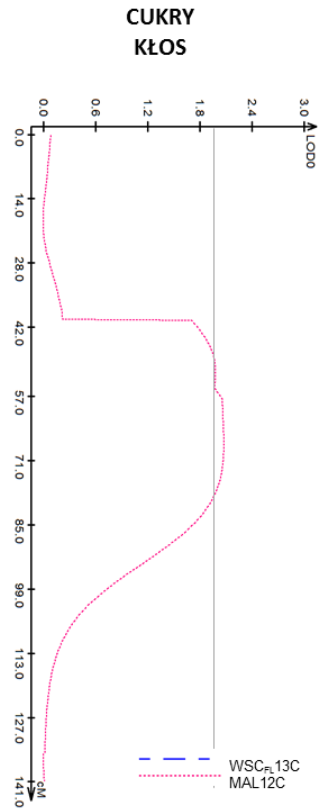
### ELEMENTY SKŁADOWE PŁONU

# Chromosom 4D

CIM

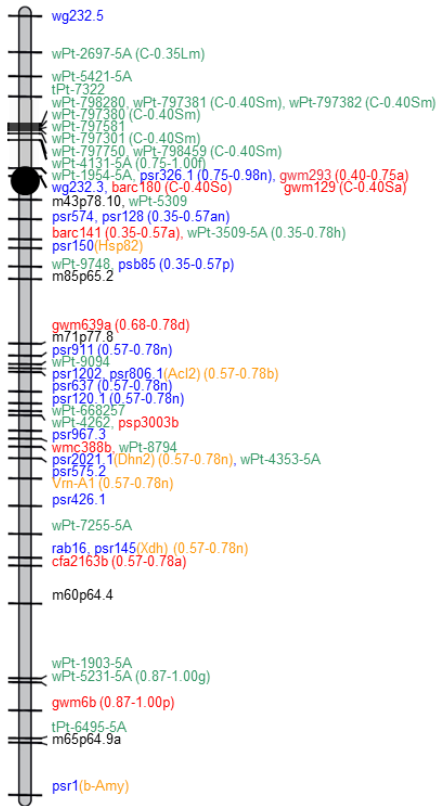


### CUKRY DOKŁOSIE

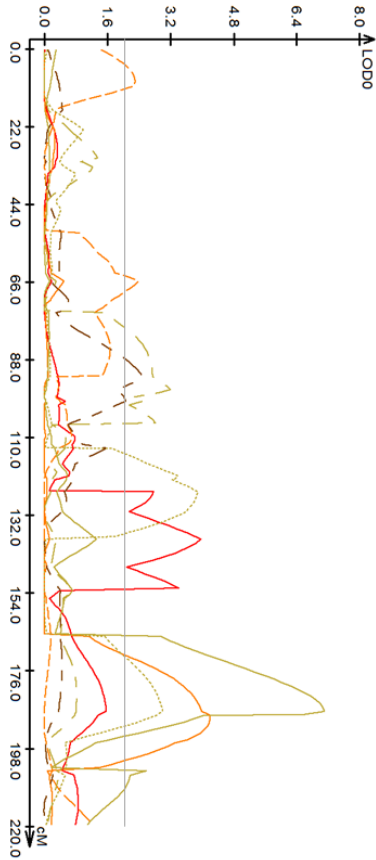


# Rycina 15

mapa



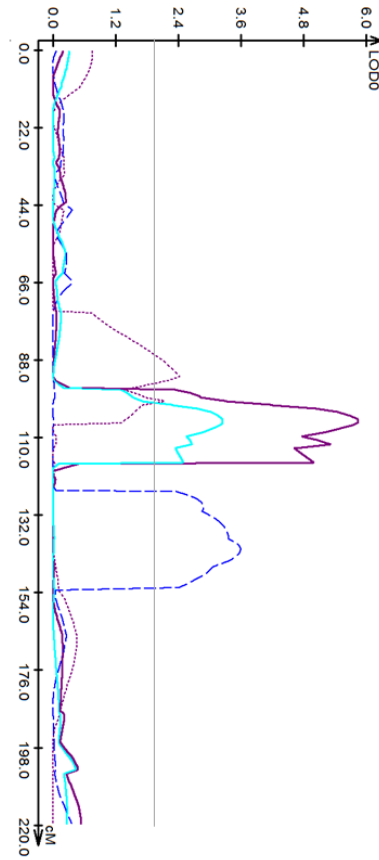
## ELEMENTY SKŁADOWE PLONU



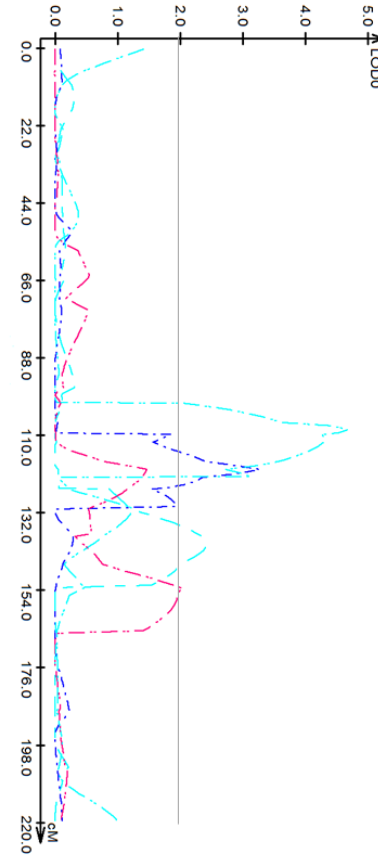
# Chromosom 5A

CIM

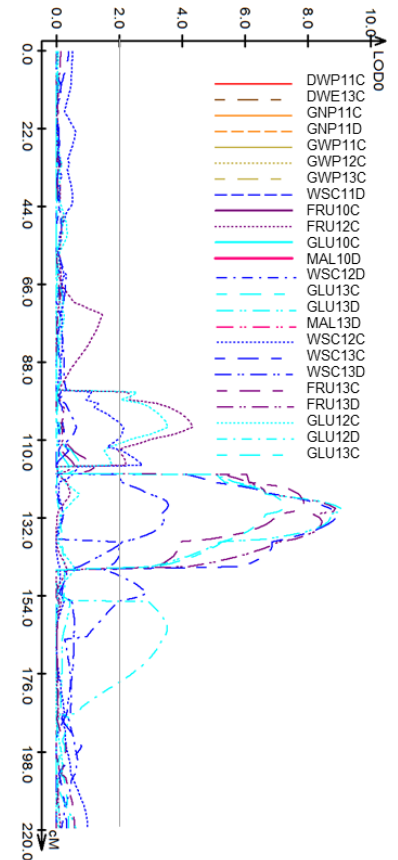
## CUKRY LIŚĆ FLAGOWY



## CUKRY DOKŁOSIE

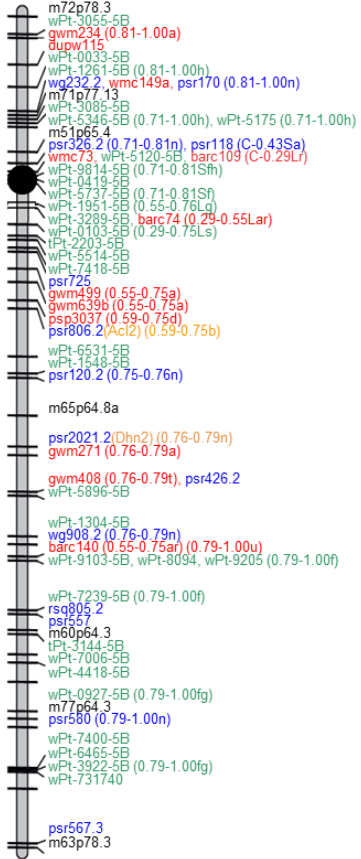


## CUKRY KŁOS

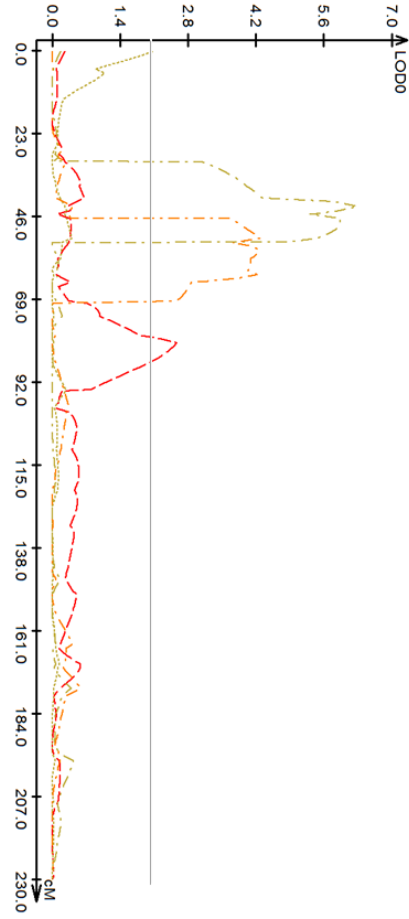




**Rycina 16**  
mapa



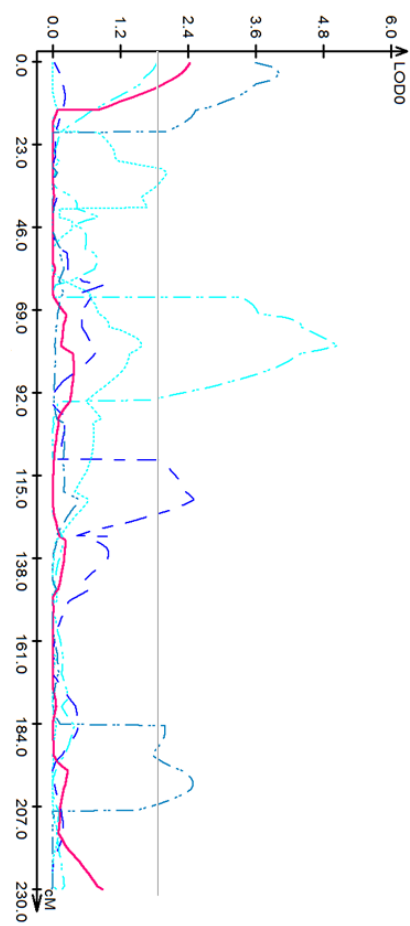
**ELEMENTY SKŁADOWE  
PLONU**



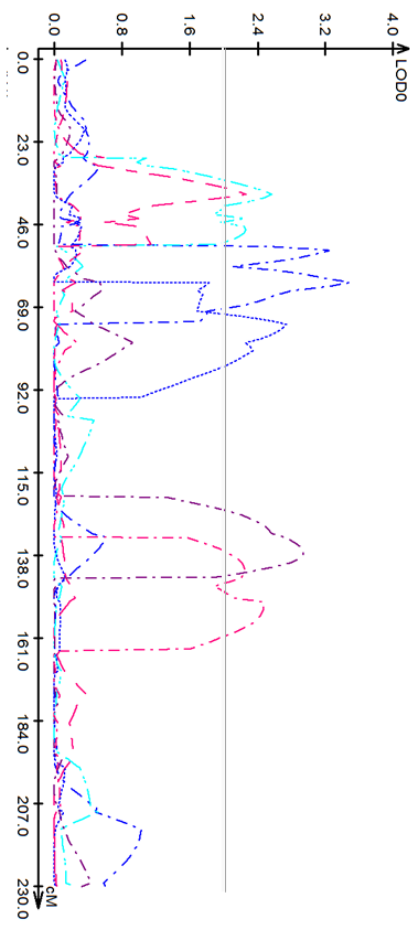
**Chromosom 5B**

CIM

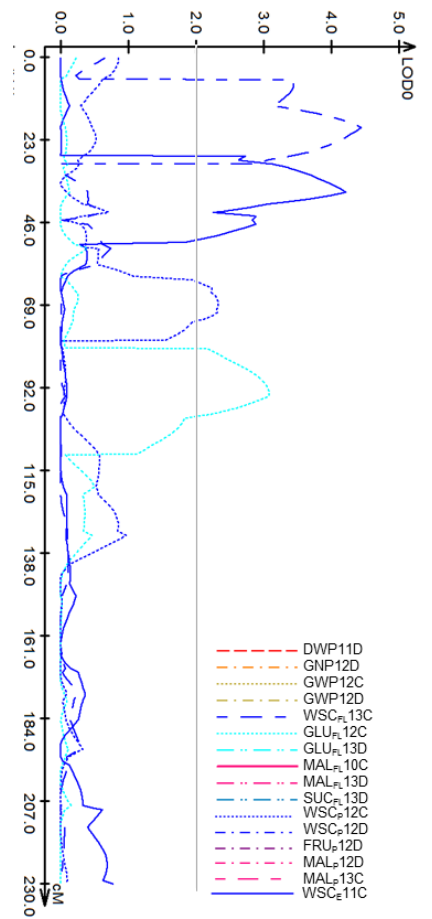
**CUKRY  
LIŚĆ FLAGOWY**



**CUKRY  
DOKŁOSIE**

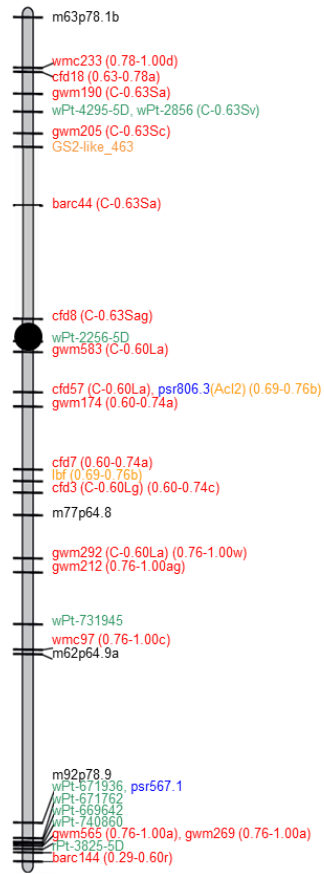


**CUKRY  
KŁOS**



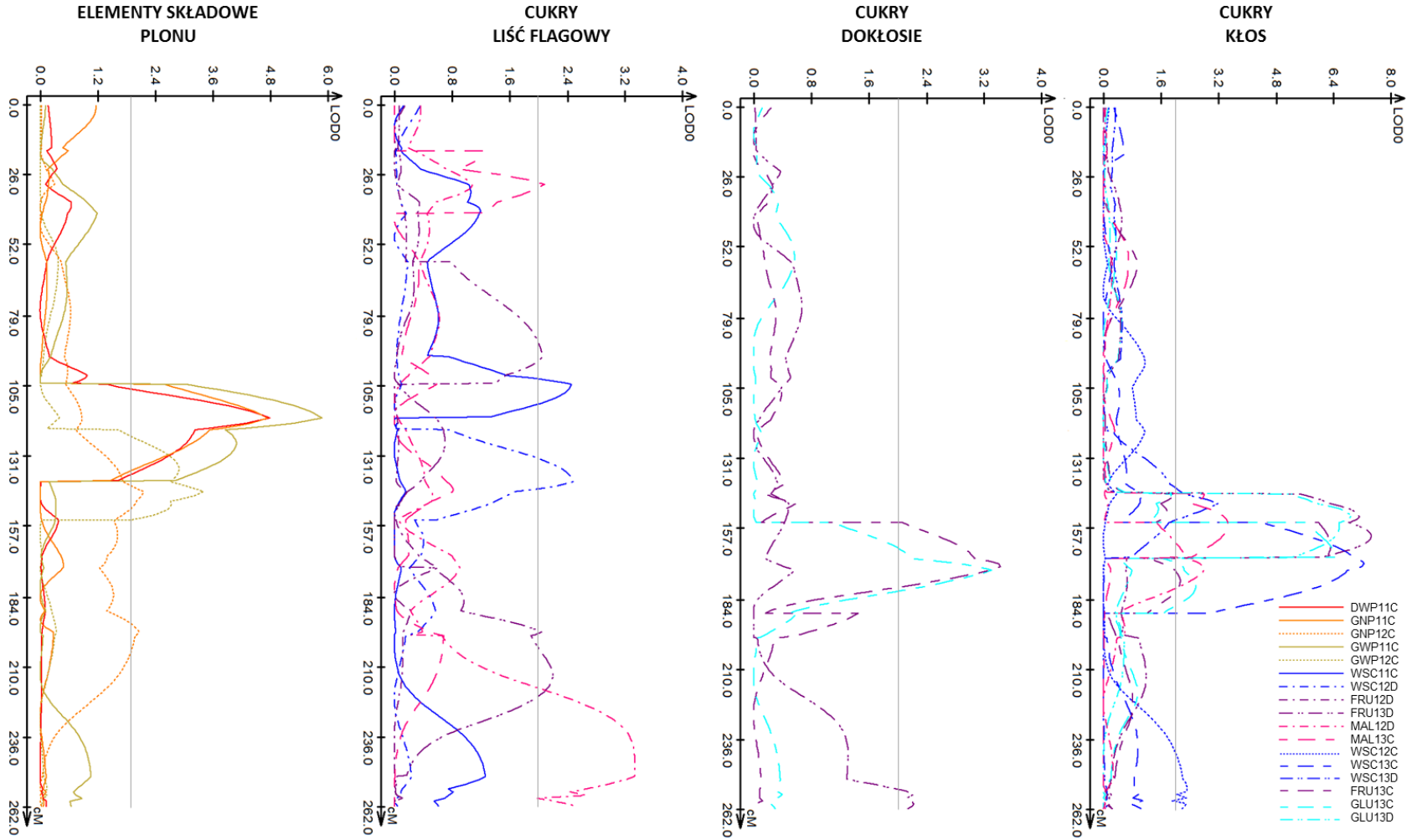
- DWP<sub>11D</sub>
- GNP<sub>12D</sub>
- GWP<sub>12C</sub>
- GWP<sub>12D</sub>
- WSC<sub>13C</sub>
- GLU<sub>12C</sub>
- GLU<sub>13D</sub>
- MAL<sub>10C</sub>
- MAL<sub>13D</sub>
- SUC<sub>13D</sub>
- WSC<sub>12C</sub>
- WSC<sub>12D</sub>
- FRU<sub>12D</sub>
- MAL<sub>12D</sub>
- MAL<sub>13C</sub>
- WSC<sub>11C</sub>

Rycina 17  
mapa



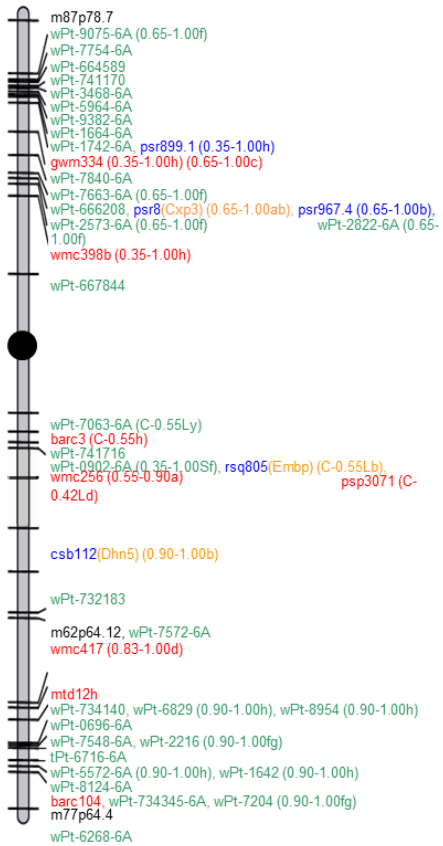
# Chromosom 5D

CIM

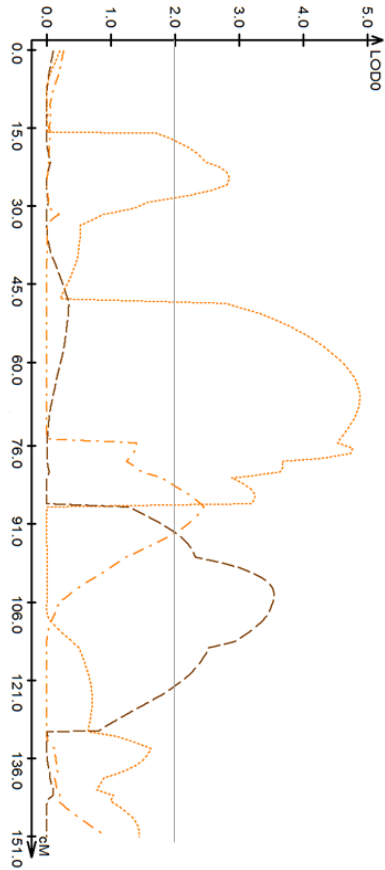


# Rycina 18

mapa



## ELEMENTY SKŁADOWE PŁONU

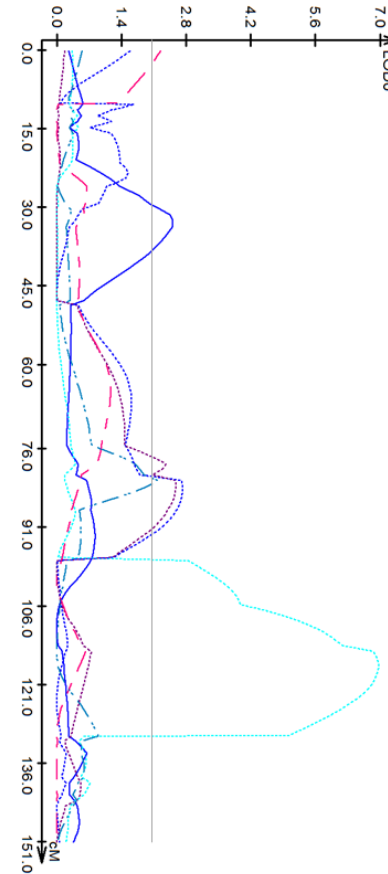


# Chromosom 6A

## CUKRY LIŚĆ FLAGOWY

CIM

## CUKRY DOKŁOSIE

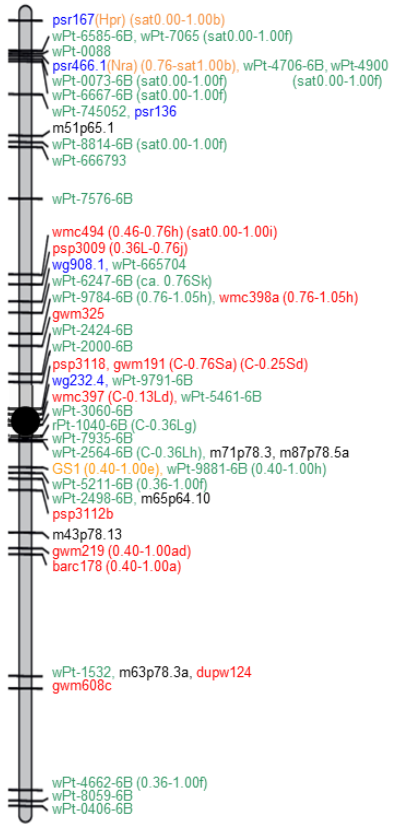


## CUKRY KŁOS

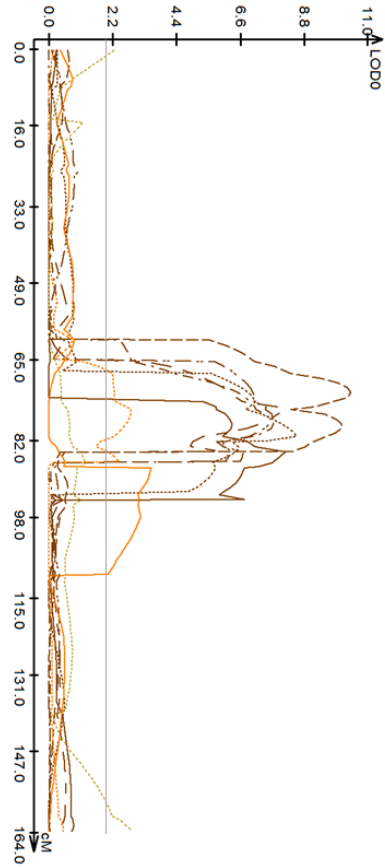
- DWE11D
- GNP12C
- GNP12D
- WSC<sub>s</sub>11C
- WSC<sub>s</sub>12C
- FRU<sub>s</sub>12C
- GLU<sub>s</sub>12C
- MAL<sub>s</sub>13C
- SUC<sub>s</sub>13D

# Rycina 19

mapa



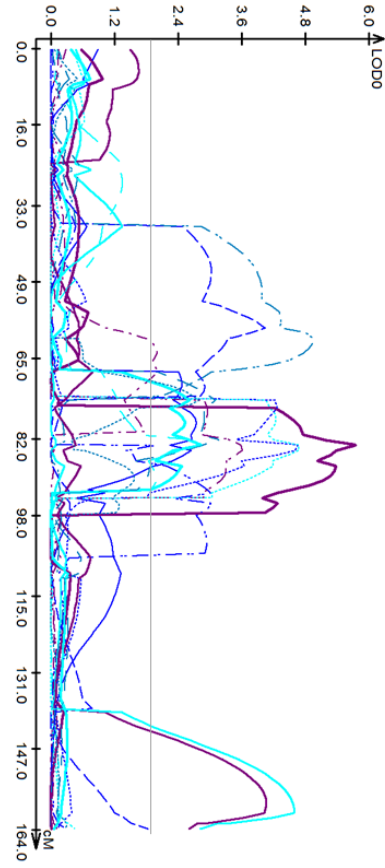
## ELEMENTY SKŁADOWE PLONU



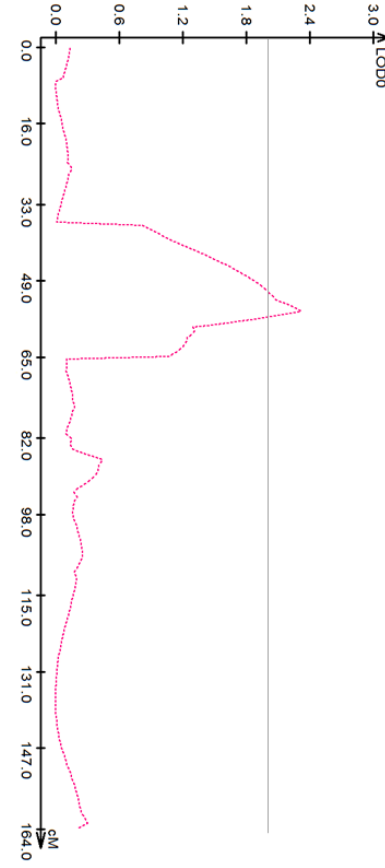
# Chromosom 6B

CIM

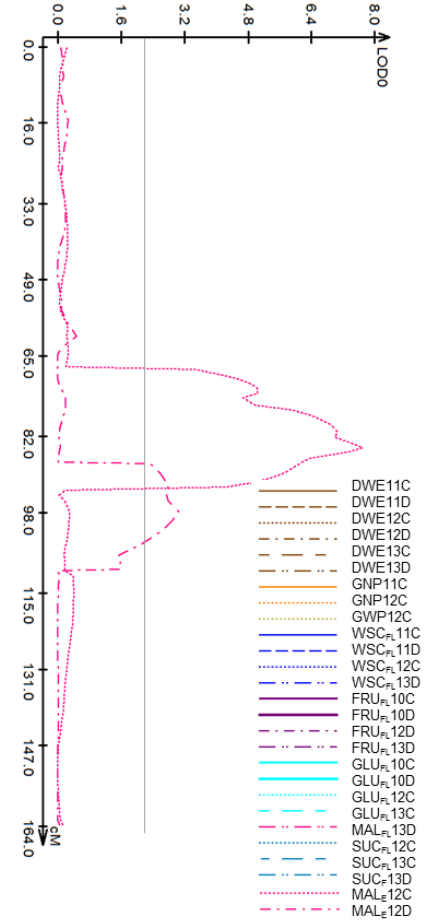
## CUKRY LIŚĆ FLAGOWY



## CUKRY DOKŁOSIE

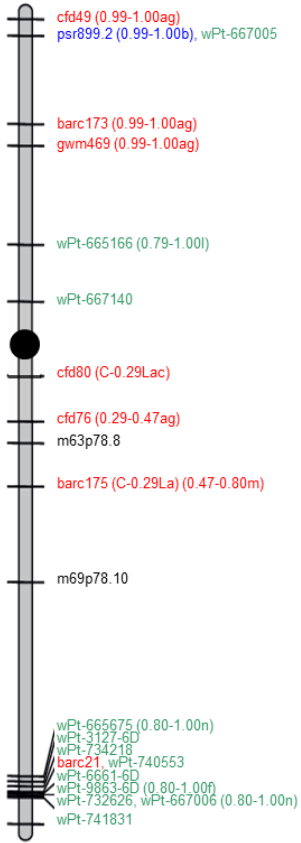


## CUKRY KŁOS



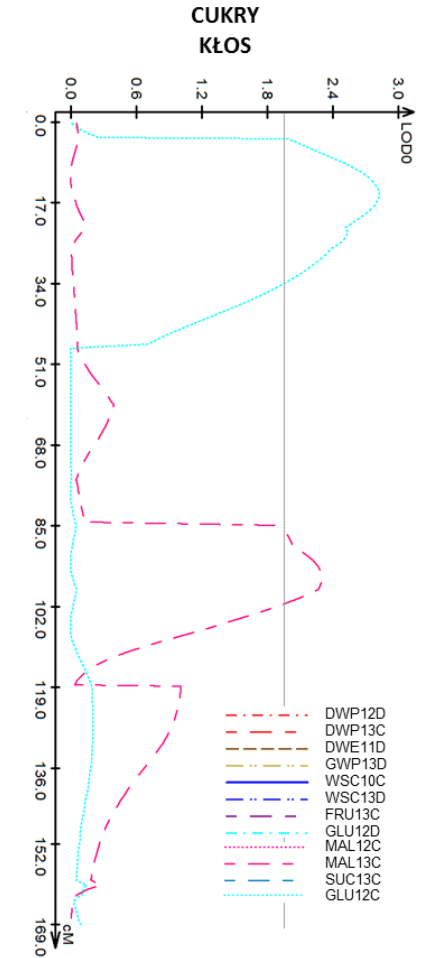
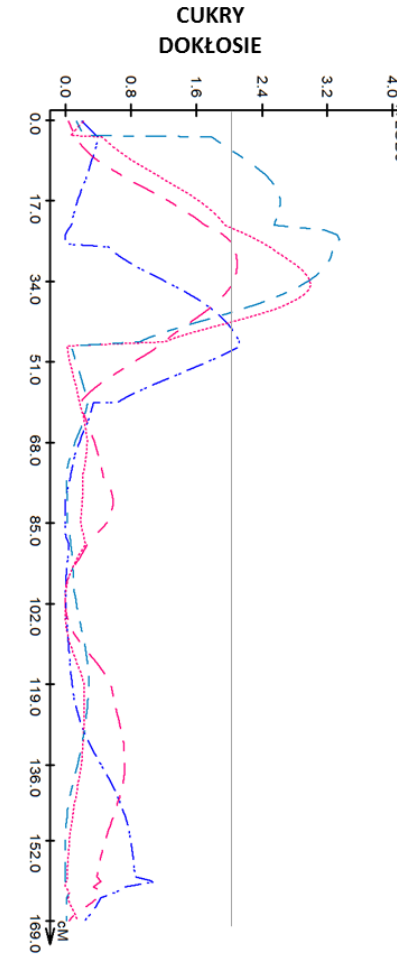
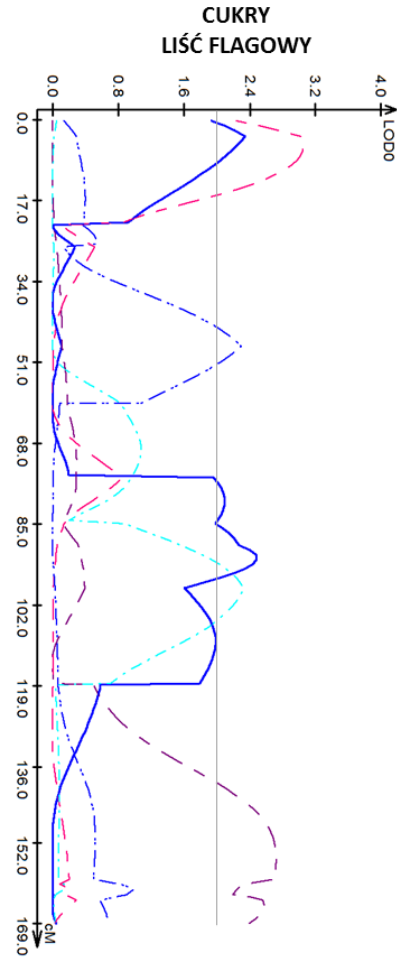
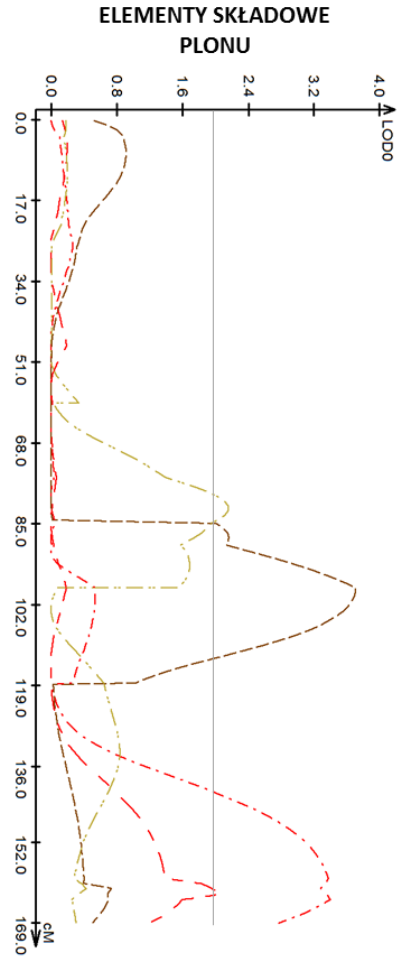
- DWE<sub>F</sub>11C
- DWE<sub>F</sub>11D
- DWE<sub>F</sub>12C
- DWE<sub>F</sub>12D
- DWE<sub>F</sub>13C
- DWE<sub>F</sub>13D
- GNP<sub>F</sub>11C
- GNP<sub>F</sub>11D
- GNP<sub>F</sub>12C
- GNP<sub>F</sub>12D
- GNP<sub>F</sub>13C
- GNP<sub>F</sub>13D
- WSC<sub>F</sub>11C
- WSC<sub>F</sub>11D
- WSC<sub>F</sub>12C
- WSC<sub>F</sub>12D
- WSC<sub>F</sub>13C
- WSC<sub>F</sub>13D
- FRU<sub>F</sub>10C
- FRU<sub>F</sub>10D
- FRU<sub>F</sub>12D
- FRU<sub>F</sub>13D
- GLU<sub>F</sub>10C
- GLU<sub>F</sub>10D
- GLU<sub>F</sub>12C
- GLU<sub>F</sub>12D
- GLU<sub>F</sub>13C
- GLU<sub>F</sub>13D
- MAL<sub>F</sub>13D
- SUC<sub>F</sub>12C
- SUC<sub>F</sub>13C
- SUC<sub>F</sub>13D
- MAL<sub>F</sub>12C
- MAL<sub>F</sub>12D

Rycina 20  
mapa



## Chromosom 6D

CIM



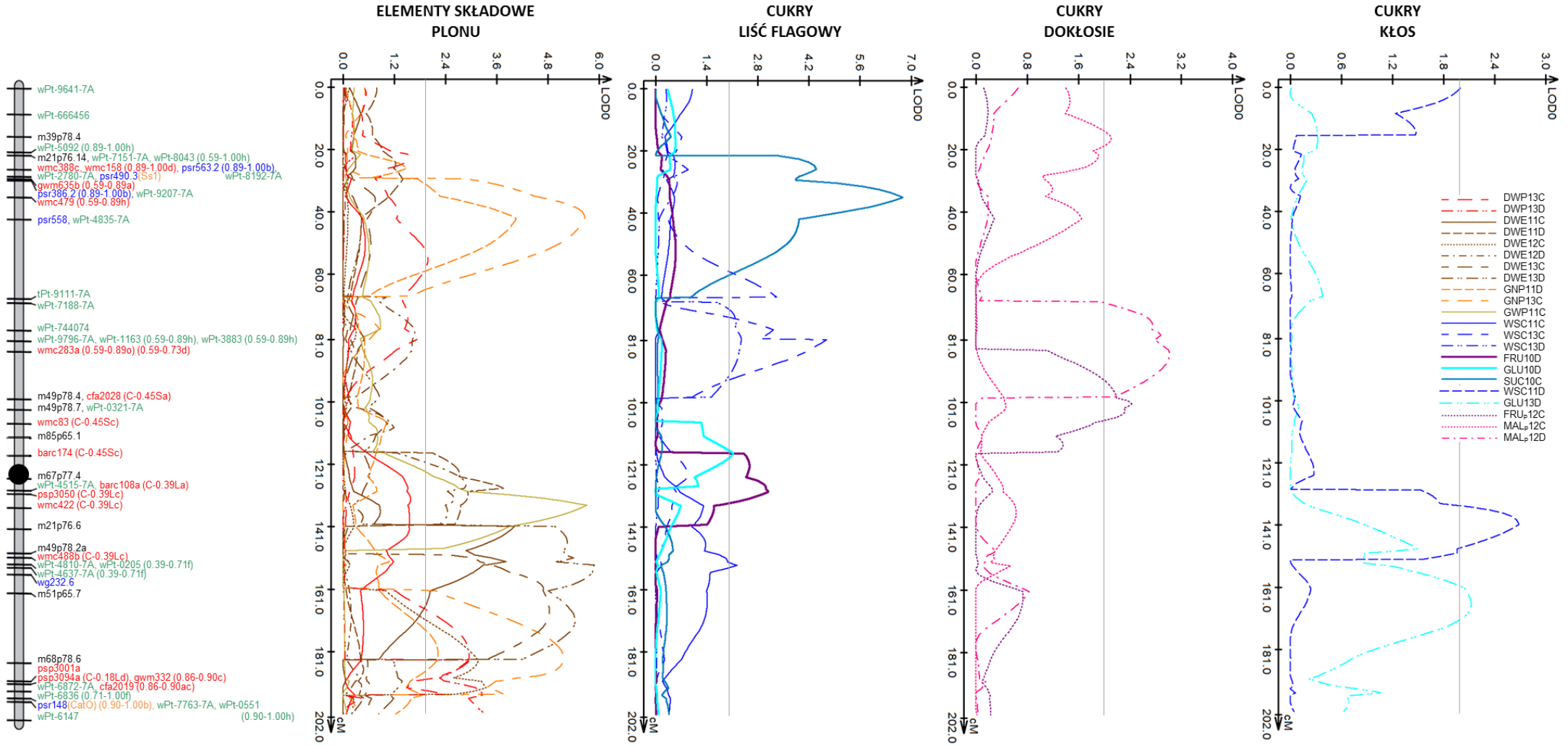
- DWP12D
- DWP13C
- DWE11D
- GWP13D
- WSC10C
- WSC13C
- FRU13C
- GLU12D
- MAL12C
- MAL13C
- SUC13C
- GLU12C

# Rycina 21

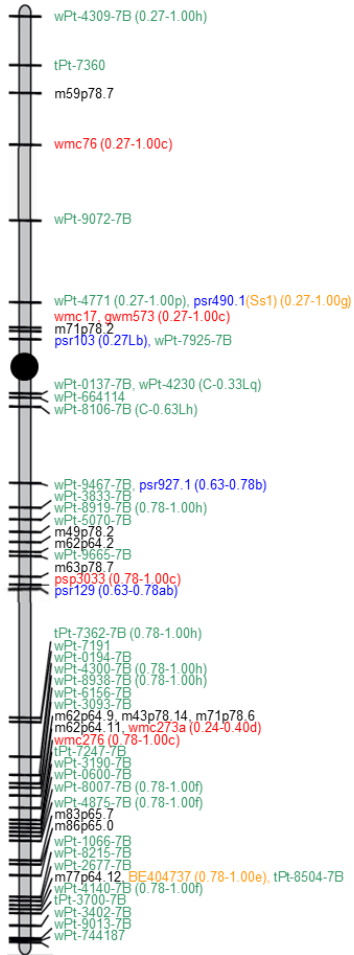
mapa

# Chromosom 7A

CIM

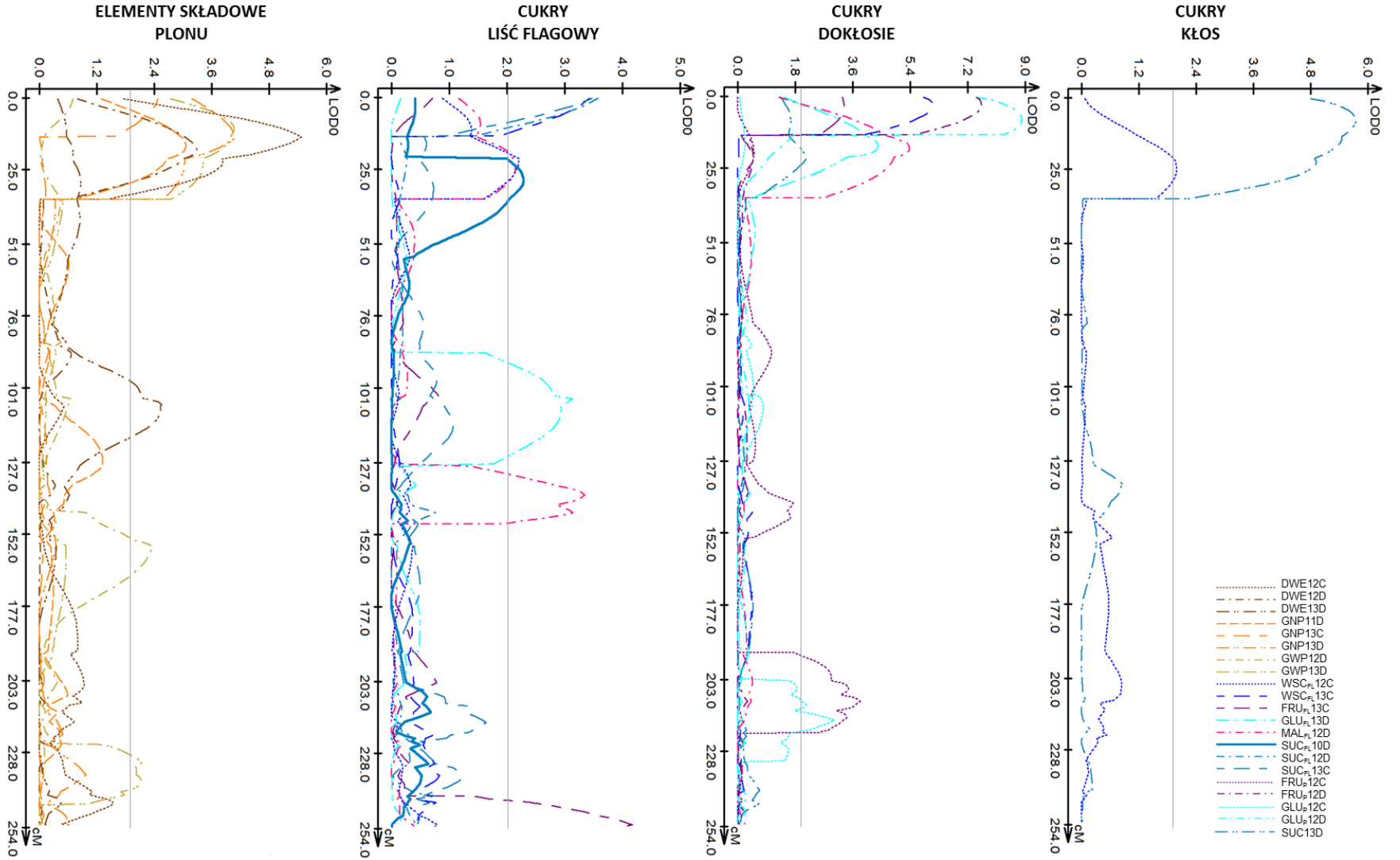


Rycina 22  
mapa



## Chromosom 7B

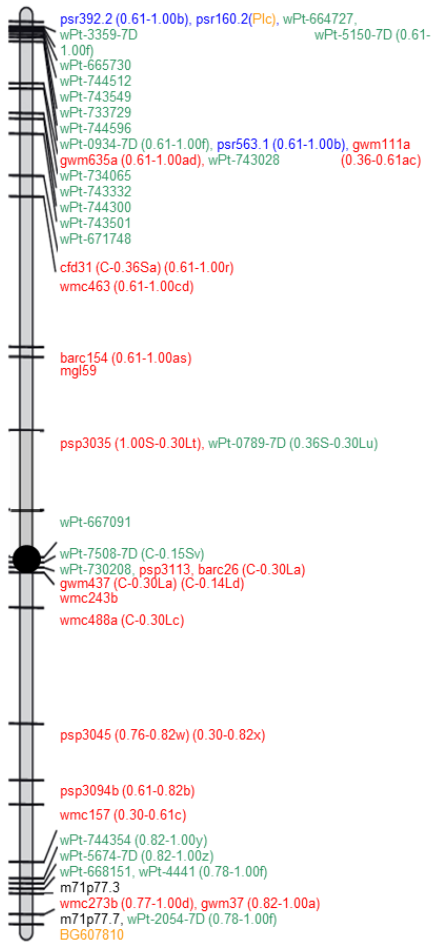
CIM





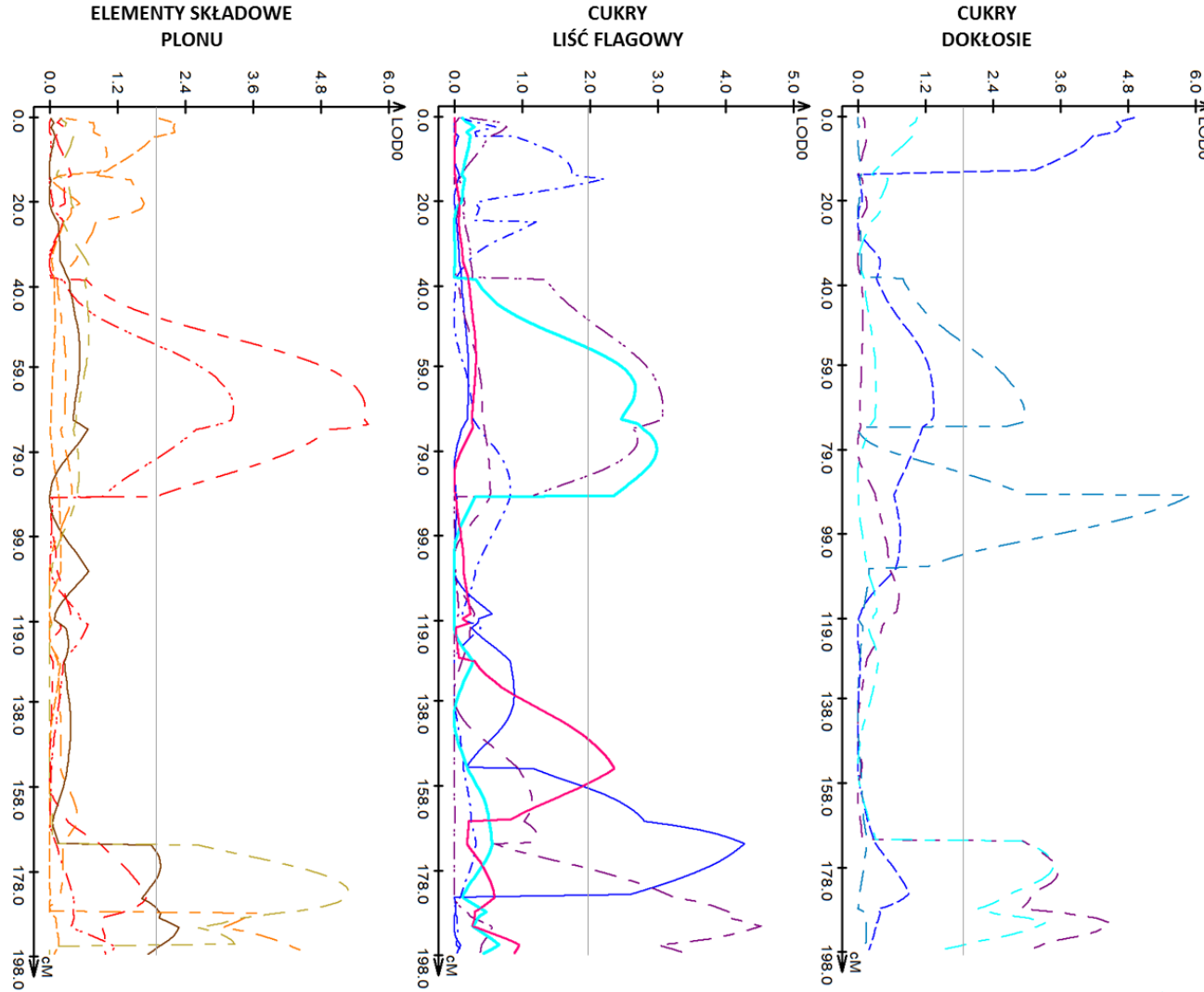
# Rycina 23

mapa



# Chromosom 7D

CIM



CUKRY  
KŁOS

- DWP13C
- DWP13D
- DWE11C
- GNP11D
- GNP13C
- GWP13C
- WSC<sub>n</sub>11C
- WSC<sub>n</sub>12D
- FRU<sub>n</sub>13C
- FRU<sub>n</sub>13D
- GLU<sub>n</sub>10D
- MAL<sub>n</sub>10C
- WSC<sub>n</sub>11D
- GLU<sub>n</sub>13C
- SUC<sub>n</sub>13C



#### 4.4.3. Badanie kolokalizacji QTL

Szczegółowa analiza rozmieszczenia QTL zidentyfikowanych przy użyciu CIM pozwoliła na wyróżnienie na chromosomach regionów, w których wykryto przynajmniej dwa QTL dla badanych w pracy cech (tabela 14). Dodatkowo w obrębie każdego z regionów, zaznaczono QTL, uzyskane w analizie średniego efektu addytywnego pojedynczego markera (SMAadd.), które nie zostały zidentyfikowane metodą CIM.

SMAadd. pozwoliła na sprzężenie ( $p < 0,05$ ) 823 QTL (dane nieprezentowane) dla 19 cech, z markerami zlokalizowanymi na wszystkich chromosomach mapy genetycznej pszenicy CS x SQ1, za wyjątkiem chromosomu 4D. Większość badanych *loci* pokrywała się z wynikami analizy złożonego mapowania przedziałowego dla różnych lat, co stanowi potwierdzenie poprawności przeprowadzonych analiz. Na podstawie analizy względnego efektu addytywnego pojedynczego markera zidentyfikowano 289 QTL, niepotwierdzonych metodą CIM, spośród których w pracy uwzględniono jedynie te, które zlokalizowano w obrębie wyznaczonych regionów (tabela 14: SMAadd.).

Tabela 14. Zestawienie regionów QTL z określeniem ich zakresu na mapie genetycznej pszenicy CS×SQ1

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
1A.I	6,6–39,4	<i>wPt-6280</i> <i>wPt-731617</i>	<i>QMALE(D)-1A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-1A.1</i> , <i>QGLUE(D)-1A.1</i> , <i>QFRUE(D)-1A.1</i> , <i>QGLUE(D)-1A.2</i> , <i>QFRUE(D)-1A.2</i>	
1A.II	46,1–54,4	<i>Xbarc148</i> <i>wPt-9429</i>	<i>QGLUP(D)-1A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-1A.2</i> , <i>QGNP(D)-1A.1</i>	
1A.III	58,2–77,4	<i>Xpsr1327</i> <i>Xpsr325.1</i>	<i>QGNP(D)-1A.2</i> , <i>QGWP(D)-1A.1</i> , <i>QDWP(D)-1A.1</i> , <i>QGWP(D)-1A.2</i> , <i>QWSCP(D)-1A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-1A.3</i>	GNP (C),
1A.IV	77,4–93,9	<i>Xpsr325.1</i> <i>wPt-733091</i>	<i>QDWP(D)-1A.2</i> , <i>QGWP(D)-1A.3</i>	GNP (C), <u>DWP (C)</u>
1A.V	114,8–137,2	<i>wPt-5660</i> <i>Xm69p78.4</i>	<i>QGNP(C)-1A</i> , <i>QDWP(C)-1A.2</i> , <i>QDWP(C)-1A.3</i>	WSC <sub>P</sub> (D), MAL <sub>P</sub> (C), WSC <sub>E</sub> (C), GLU <sub>E</sub> (D), <u>FRU<sub>E</sub> (C)</u> , <u>FRU<sub>E</sub> (D)</u>
2A.I	37,6–58,9	<i>Xm87p78.3</i> <i>wPt-7721</i>	<i>QMAL<sub>P</sub>(D)-2A</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2A.1</i>	
2A.II	58,9–82,3	<i>Xpsr332</i> <i>Xm83p65.2</i>	<i>QFRUP(D)-2A</i> , <i>QGLUP(D)-2A</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.1</i>	

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
2A.III	94,9–141,7	<i>Xwmc453a</i> <i>wPt-7024</i>	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2A.2</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2A</i> , <i>QGWP(C)-2A</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2A.1</i> , <i>QDWP(C)-2A</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(D)-2A</i> , <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.2</i></b> , <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2A.3</i></b> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-2A.1</i>	
2A.IV	157,7–185,5	<i>Xwmc181</i> <i>wPt-9793</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2A.2</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D) 2A.2</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D) 2A.3</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(D)-3A</i>	
3A.I	32,7–73,9	<i>Stb6</i> <i>tPt-1143</i>	<i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-3A</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(D)-3A</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(C)-3A</i> , <i>QGWP(D)-3A</i> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-3A</i>	<u>DWE (D)</u> , DWP (C), <u>DWE (C)</u>
3A.II	134–156,7	<i>cfā2193</i> <i>wPt-4398</i>	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-3A</i> , <i>QSUC<sub>P</sub>(D)-3A</i>	
4A.I	0–34,8	<i>Xpsr392.1</i> <i>wPt-3349</i>	<i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.1</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(D)-4A</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(D)-4A</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.1</i> , <i>QSUC<sub>P</sub>(D)-4A</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-4A</i> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4A.1</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4A.3</i>	<u>SUC<sub>P</sub> (C)</u> , <u>SUC<sub>FL</sub> (C)</u>
4A.II	67,5–83,4	<i>wPt-667130</i> <i>Xwmc468</i>	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-4A.3</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(D)-4A</i> , <i>QFRU<sub>E</sub>(D)-4A</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-4A</i> <i>QDWE(D)-4A.1</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.2</i> ,	
4A.III	112,6–145,1	<i>Xpsr593.2</i> <i>Xgwm165.3</i>	<i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.1</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(D)-4A</i> , <i>QDWE(D)-4A.2</i> , <i>QDWE(C)-4A</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.2</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.3</i>	
4A.IV	151,8–161,3	<i>Xpsp3028</i> <i>Xwmc179.3</i>	<i>QGLU<sub>P</sub>(C)-4A</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.3</i>	
5A.I	78,5–98,3	<i>Xm85p65.2</i> <i>Xpsr911</i>	<i>QDWE(C)-5A</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.1</i> , <i>QGWP(C)-5A.1</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.1</i>  <b><i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.2</i></b> , <i>QGWP(C)-5A.2</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-5A</i> ,	FRU <sub>E</sub> (D), GLU <sub>P</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (C)
5A.II	98,4–117,1	<i>Xpsr911</i> <i>Xpsr967.3</i>	<b><i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.3</i></b> , <i>QGLU<sub>P</sub>(D)-5A.1</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.2</i> , <i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5A.1</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-5A.4</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(C)-5A.1</i>	FRU <sub>E</sub> (D), DWP (C), <u>GLU<sub>E</sub> (D)</u> , FRU <sub>P</sub> (D)

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
5A.III	119,5–145,5	<i>Xwmc388b</i> <i>wPt-7255</i>	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-5A</i> , <i>QGWP(C)-5A.3</i> , <i>QDWP(C)-5A.1</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5A.1</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5A.3</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(D)-5A.1</i> , <i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5A.2</i> , <i>QFRU<sub>E</sub>(D)-5A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(C)-5A.2</i> , <i>QDWP(C)-5A.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-5A</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(C)-5A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5A.2</i>	<u>GLU<sub>P</sub>(D)</u> , SUC <sub>FL</sub> (C)
5A.IV	146,1–154,8	<i>wPt-7255</i> <i>Xcfa2163b</i>	<i>QDWP(C)-5A.3</i> , <i>QMAL<sub>P</sub>(D)-5A</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-5A.3</i>	GLU <sub>E</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D)
5A.V	165,7–193,9	<i>Xm60p64.4</i> <i>Xgwm6.2</i>	<b><i>QGWP(C)-5A.4A</i></b> , <b><i>QGWP(C)-5A.4B</i></b> , <i>QGNP(C)-5A</i>	DWP(C), GLU <sub>E</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D)
6A.I	77,2–92,4	<i>Xbarc3</i> <i>Xwmc256</i>	<i>QGNP(C)-6A.3</i> , <i>QWSC<sub>P</sub>(C)-6A.2</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(C)-6A</i> , <i>QSUC<sub>P</sub>(D)-6A</i> , <i>QGNP(D)-6A</i>	GLU <sub>P</sub> (C)
6A.II	97–130,7	<i>Xcsb112</i> <i>Xmtd12h</i>	<i>QDWE(D)-6A</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(C)-6A</i>	
7A.I	21,3–59,9	<i>Xm21p76.14</i> <i>tPt-9111</i>	<i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7A.1</i> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7A.2</i> , <i>QGNP(C)-7A.1</i> , <i>QGNP(D)-7A.1</i> , <i>WSC<sub>FL</sub>(C) 7A.1</i>	GWP(C), DWP(C)
7A.II	68,5–102,5	<i>wPt-7188</i> <i>wPt-0321</i>	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7A.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-7A</i> , <i>QMAL<sub>P</sub>(D)-7A</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(C)-7A</i>	
7A.III	117,1–149,7	<i>Xbarc174</i> <i>Xwmc488b</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-7A</i> , <b><i>QDWE(D)-7A.1</i></b> , <b><i>QDWE(D)-7A.2</i></b> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-7A</i> , <i>QGWP(C)-7A</i> , <i>QDWE(C)-7A.1</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-7A</i>	
7A.IV	151,9–161,2	<i>wPt-4810</i> <i>Xm51p65.7</i>	<i>QDWE(C)-7A.2</i> , <i>QDWE(D)-7A.3</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7A.3</i>	
7A.V	161,2–194,7	<i>Xm51p65.7</i> <i>wPt-6836</i>	<i>QDWE(C)-7A.3</i> , <i>QDWE(D)-7A.4</i> , <i>QGNP(D)-7A.2</i> , <i>QDWP(C)-7A.1</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(D)-7A</i> , <b><i>QDWE(C)-7A.4</i></b> , <i>QGNP(C)-7A.2</i> , <i>QDWP(D)-7A.1</i> , <b><i>QDWE(C)-7A.5</i></b> , <i>QDWP(D)-7A.2</i>	MAL <sub>P</sub> (D)
1B.I	3,4–20,3	<i>tPt-0325</i> <i>wPt-3176</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-1B.2</i> , <i>QSUC<sub>E</sub>(D)-1B</i> , <i>QWSC<sub>E</sub>(D)-1B</i> , <i>QDWP(C)-1B</i>	FRU <sub>FL</sub> (D)
1B.II	22,1–40,7	<i>wPt-7460</i> <i>wPt-6078</i>	<i>QFRU<sub>E</sub>(D)-1B</i> , <i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.1</i> , <i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.2</i>	DWP(C), FRU <sub>P</sub> (D)
1B.III	48,1–52,5	<i>wPt-9787</i> <i>wPt-2694</i>	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-1B.1</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D) 1B.1</i>	
1B.IV	53,5–64,4	<i>wPt-3852</i> <i>Xcsu109</i>	<i>QSUC<sub>P</sub>(D)-1B</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1B.2</i> , <i>QWSC<sub>P</sub>(D)-1B.2</i>	
1B.V	64,7–87,8	<i>Xcsu109</i> <i>wPt-2389</i>	<i>QGNP(C)-1B</i> , <i>QGWP(C)-1B.1</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-1B</i>	

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
1B.VI	168,4–191,8	<i>wPt-4532</i> <i>wPt-9028</i>	<u><i>QGWP(C)-1B.2, QGWP(D)-1B.</i></u> <i>QWSC<sub>P</sub>(C)-1B.3</i>	DWE (D)
2B.I	0–15,6	<i>Xbarc124c</i> <i>Xwmc243a</i>	<i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2B.1, QGLU<sub>E</sub>(C)-2B,</i> <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2B.2,</i> <i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-2B.1</i>	MAL <sub>FL</sub> (D), <u>GLU<sub>P</sub> (C),</u> <u>GLU<sub>P</sub> (D),</u> WSC <sub>FL</sub> (C)
2B.II	19,1–93,8	<i>Xwmc243a</i> <i>Xm87p78.5</i>	<i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-2B.2,</i> <u><i>QSUC<sub>FL</sub>(C) 2B.1,</i></u> <i>QWSC<sub>P</sub>(D) 2B.1, QGLU<sub>FL</sub>(C)-2B,</i> <i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-2B, QMAL<sub>FL</sub>(D)-2B,</i> <i>QDWP(C)-2B.1, QDWP(C)-2B.2,</i> <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-2B.2</i>	
2B.III	118,6–152,7	<i>Xbarc128a</i> <i>wPt-667945</i>	<i>QDWE(D)-2B, QMAL<sub>FL</sub>(C)-2B,</i> <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-2B.1, QFRU<sub>FL</sub>(D)-2B,</i> <i>QSUC<sub>E</sub>(C)-2B, QSUC<sub>E</sub>(D)-2B.1,</i> <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-2B.2</i>	
2B.IV	159,6–178,2	<i>XF1R5</i> <i>Xm77p64.11</i>	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-2B.1,</i> <i>QMAL<sub>E</sub>(C) 2B.3, QWSC<sub>P</sub>(D)-2B.2</i>	WSC <sub>E</sub> (C)
3B.I	0–27,2	<i>Xm92p78.3</i> <i>wPt-1682-3B</i>	<i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.1, QGWP(D)-3B.1,</i> <i>QGWP(C)-3B, QMAL<sub>P</sub>(D)-3B.1,</i> <i>QDWP(D)-3B, QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.2,</i> <i>QGWP(D)-3B.2, QMAL<sub>P</sub>(D)-3B.2,</i> <i>QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.3</i>	
3B.II	44,3–57	<i>wPt-5432</i> <i>wPt-10005</i>	<i>QGWP(D)-3B.3, QFRU<sub>P</sub>(C)-3B,</i> <i>QMAL<sub>P</sub>(C)-3B.1</i>	
3B.III	67,8–105,9	<i>wPt-5244</i> <i>wPt-11218</i>	<i>QSUC<sub>P</sub>(C)-3B, QMAL<sub>P</sub>(C)-3B.2,</i> <i>QSUC<sub>P</sub>(D)-3B, QWSC<sub>E</sub>(D)-3B,</i> <i>QDWE(C)-3B, QWSC<sub>P</sub>(D)-3B.4</i>	FRU <sub>E</sub> (D),
4B.I	43,4–75,3	<i>Xpsp3163</i> <i>Xpsp3030.2</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-4B, QDWP(C)-4B.1,</i> <i>QDWP(D)-4B, QFRU<sub>FL</sub>(D)-4B,</i> <i>QWSC<sub>P</sub>(C)-4B, QSUC<sub>FL</sub>(D)-4B,</i> <i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-4B, QWSC<sub>E</sub>(C)-4B,</i> <i>QGNP(C)-4B, QGWP(C)-4B</i>	
4B.II	87,3–97,6	<i>Xgwm165.1</i> <i>Xbarc60</i>	<i>QGNP(C)-4B, QGWP(C)-4B</i>	GLU <sub>P</sub> (C)
5B.I	0–13,3	<i>Xm72p78.3</i> <i>Xdupw115</i>	<i>QGWP(C)-5B, QSUC<sub>FL</sub>(D)-5B.1,</i> <i>QMAL<sub>FL</sub>(C)-5B, QMAL<sub>FL</sub>(D)-5B.1,</i> <i>QWSC<sub>E</sub>(C)-5B.15</i>	GLU <sub>FL</sub> (D)
5B.II	30,7–50,3	<i>wPt-5346</i> <i>wPt-1951</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-5B, QGLU<sub>P</sub>(D)-5B,</i> <i>QMAL<sub>P</sub>(C)-5B, QWSC<sub>E</sub>(C)-5B.3,</i> <i>QGWP(D)-5B, QWSC<sub>E</sub>(C)-5B.4</i>	
5B.III	50,3–69,2	<i>wPt-1951</i> <i>Xgwm499</i>	<i>QGNP(D)-5B, QWSC<sub>P</sub>(D)-5B.1,</i> <i>QWSC<sub>P</sub>(D)-5B.2, QWSC<sub>E</sub>(C)-5B.5</i>	GLU <sub>P</sub> (C), <u>GLU<sub>P</sub> (D)</u>

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
5B.IV	69,2–92,9	<i>Xgwm499</i> <i>wPt-6531</i>	<i>QWSC<sub>P</sub>(C)-5B</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-5B</i> , <i>QDWP(D)-5B</i> , <i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5B</i>	SUC <sub>E</sub> (C)
5B.V	125,2–143,4	<i>Xgwm408</i> <i>wPt-1304</i>	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-5B</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(D)-5B</i> , <i>QMAL<sub>P</sub>(D)-5B.1</i>	SUC <sub>E</sub> (C)
6B.I	37–65	<i>wPt-7576</i> <i>Xwmc398a</i>	<i>QMAL<sub>P</sub>(C)-6B</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-6B.1</i> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(D)-6B</i> , <i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-6B</i>  <i>QDWE(D)-6B.1</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.1</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6B.1</i> , <b><i>QDWE(C)-6B.1</i></b> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-6B.1</i> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-6B.1</i> , <b><i>QDWE(C)-6B.2.1</i></b> , <b><i>QDWE(C)-6B.2.2</i></b> , <b><i>QDWE(D)-6B.2.1</i></b> , <b><i>QDWE(D)-6B.2.2</i></b> , <b><i>QDWE(D)-6B.2.3</i></b> , <i>QGNP(C)-6B.1</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.1</i> , <i>QDWE(C)-6B.3</i> , <b><i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.1</i></b> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QDWE(C)-6B.4A</i> , <i>QDWE(C)-6B.4B</i> , <i>QDWE(D)-6B.1B</i> , <i>QGNP(C)-6B.2</i> , <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.3</i></b> , <b><i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i></b> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.3</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QGNP(C)-6B.3</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(D)-6B</i>	<u>DWE (D)</u> , <u>DWE (C)</u> , GLU <sub>FL</sub> (D), FRU <sub>FL</sub> (D)
6B.II	65–109,8	<i>wPt-9784</i> <i>Xgwm219</i>	<b><i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.1</i></b> , <i>QSUC<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QDWE(C)-6B.4A</i> , <i>QDWE(C)-6B.4B</i> , <i>QDWE(D)-6B.1B</i> , <i>QGNP(C)-6B.2</i> , <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6B.3</i></b> , <b><i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.2</i></b> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(D)-6B.3</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6B.2</i> , <i>QGNP(C)-6B.3</i> , <i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-6B.2</i> , <i>QMAL<sub>E</sub>(D)-6B</i>	
6B.III	142,9–163,5	<i>Xgwm608.3</i> <i>wPt-0406</i>	<i>QGLU<sub>FL</sub>(C)-6B.3</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-6B</i>	

Lokalizacja na chromosomie			QTL	SMAadd. *
Region	[cM]	Markery flankujące		
7B.I	0–35,1	wPt-4309 Xwmc76	<u>QGNP(C)-7B</u> , <u>QGWP(D)-7B.1</u> , <u>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7B.1</u> , <u>QSUC<sub>FL</sub>(C)-7B</u> , <u>QSUC<sub>FL</sub>(D)-7B.1</u> , <u>QWSC<sub>P</sub>(C)-7B</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(D)-7B.1</u> , <u>QFRU<sub>P</sub>(C)-7B.1</u> , <u>QFRU<sub>P</sub>(D)-7B</u> , <u>QSUC<sub>E</sub>(D)-7B</u> , <u>QDWE(C)-7B</u> , <u>QDWE(D)-7B.1</u> , <u>QGNP(D)-7B.1.1</u> , <u>QGNP(D)-7B.1B</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(D)-7B.2</u> , <u>QMAL<sub>P</sub>(D)-7B</u> , <u>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7B.2</u> , <u>QSUC<sub>FL</sub>(D)-7B.2</u> , <u>QMAL<sub>FL</sub>(D)-7B.1</u> , <u>QSUC<sub>P</sub>(D)-7B</u> , <u>QWSC<sub>E</sub>(C)-7B</u>	
7B.II	92,4–124,3	wPt-0137 Xpsr927.1	<u>QDWE(D)-7B.2</u> , <u>QGLU<sub>FL</sub>(D)-7B</u>	FRU <sub>FL</sub> (C)
7B.III	194,6–221,4	wPt-7191 Xwmc276	<u>QFRU<sub>P</sub>(C)-7B.2</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(C)-7B</u>	MAL <sub>P</sub> (C)
1D.I	16–28,7	Xwmc432 wPt-3738	<u>QMAL<sub>E</sub>(D)-1D.1</u> , <u>QDWE(D)-1D</u>	
1D.II	42,6–48,0	wPt-7946 wPt-3707	<u>QGNP(C)-1D</u> , <u>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.1</u>	
1D.III	54,1–80,6	wPt-732102 Xcfd65a	<u>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.2</u> , <u>QWSC<sub>P</sub>(C)-1D</u> , <u>QMAL<sub>E</sub>(C)-1D</u> , <u>QMAL<sub>FL</sub>(C)-1D</u>	
1D.IV	80,6–108	Xcfd65a Xwmc179.1	<u>QDWP(D)-1D</u> , <u>QSUC<sub>FL</sub>(C)-1D</u>	
1D.V	112,3–128,3	Xgwm642 wPt-6059	<u>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1D.1</u> , <u>QDWE(C)-1D.1</u> , <u>QMAL<sub>E</sub>(D)-1D.2</u> , <u>QDWE(C)-1D.2</u> , <u>QWSC<sub>FL</sub>(D)-1D.2</u> , <u>QWSC<sub>FL</sub>(C)-1D.3</u>	
2D.I	78–141,8	Xwmc453d wPt-3728	<u>QFRU<sub>P</sub>(D)-2D.1</u> , <u>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2D.1</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(D)-2D.1</u> , <u>QFRU<sub>P</sub>(D)-2D.2</u> , <u>QMAL<sub>P</sub>(D)-2D</u> , <u>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2D.1</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(D)-2D.2</u> , <u>QMAL<sub>FL</sub>(C)-2D.2</u> , <u>QGLU<sub>FL</sub>(C)-2D</u> , <u>QGLU<sub>FL</sub>(D)-2D.2</u> , <u>QFRU<sub>FL</sub>(D)-2D</u> , <u>QWSC<sub>P</sub>(D)-2D</u> , <u>QFRU<sub>FL</sub>(C)-2D</u> , <u>QWSC<sub>P</sub>(C)-2D</u> , <u>QGLU<sub>P</sub>(C)-2D</u>	WSC <sub>FL</sub> (C), SUC <sub>FL</sub> (C)

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
2D.II	151,9–179	<i>wPt-732882</i> <i>wPt-9749</i>	<b><i>QSUC<sub>P</sub>(D)-2D.1,</i></b> <b><i>QSUC<sub>P</sub>(D)-2D.2, QMAL<sub>E</sub>(D)-2D,</i></b> <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2D.1, QSUC<sub>FL</sub>(C)-2D</i></b>	
2D.III	179–206,8	<i>Xm51p65.0</i> <i>wPt-1615</i>	<b><i>QDWE(D)-2D.1,</i></b> <b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-2D.2, QDWE(C)-2D,</i></b> <b><i>QDWE(D)-2D.2</i></b>	
3D.I	8,2–19,1	<i>Xdupw173</i> <i>wPt-4569</i>	<b><i>QDWP(C)-3D, QGLU<sub>E</sub>(C)-3D</i></b>	
3D.II	71–98,1	<i>wPt-732092</i> <i>Xgwm52</i>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-3D.2, QWSC<sub>E</sub>(D)-3D</i></b>	
4D.I	46,5–82,6	<i>Xblt101.t7</i> <i>Xgwm165.2</i>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-4D.2, QMAL<sub>E</sub>(C)-4D</i></b>	
5D.I	102,4–121,9	<i>Xgwm583</i> <i>Xgwm174</i>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-5D, QGNP(C)-5D.1,</i></b> <b><i>QGWP(C)-5D.1, QDWP(C)-5D</i></b>	
5D.II	124,4–154,5	<i>Xgwm174</i> <i>Xm77p64.8</i>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-5D, QGNP(C)-5D.2,</i></b> <b><i>QGWP(C)-5D.2, QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.1,</i></b> <b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-5D.1, QWSC<sub>E</sub>(D)-5D,</i></b> <b><i>QGLU<sub>E</sub>(D)-5D</i></b>	
5D.III	154,5–167,7	<i>Xm77p64.8</i> <i>Xgwm292</i>	<b><i>QGLU<sub>E</sub>(C)-5D.1,</i></b> <b><i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.2, QFRU<sub>E</sub>(D)-5D,</i></b> <b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-5D.2</i></b>	
5D.IV	167,7–188,6	<i>Xgwm292</i> <i>wPt-731945</i>	<b><i>QFRU<sub>P</sub>(C)-5D, QWSC<sub>E</sub>(C)-5D.1,</i></b> <b><i>QGLU<sub>P</sub>(C)-5D, QGLU<sub>E</sub>(C)-5D.2,</i></b> <b><i>QFRU<sub>E</sub>(C)-5D.3, QMAL<sub>E</sub>(D)-5D</i></b>	SUC <sub>P</sub> (C)
5D.V	217,7–259,6	<i>Xm92p78.9</i> <i>Xgwm565</i>	<b><i>QMAL<sub>FL</sub>(D)-5D, QFRU<sub>P</sub>(D)-5D,</i></b> <b><i>QWSC<sub>E</sub>(C)-5D.2</i></b>	
6D.I	0–11,2	<i>Xcfd49</i> <i>wPt-667005</i>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-6D, QMAL<sub>FL</sub>(C)-6D</i></b>	
6D.II	22,2–43,2	<i>Xbarc173</i> <i>wPt-665166</i>	<b><i>QSUC<sub>P</sub>(C)-6D,</i></b> <b><i>QMAL<sub>P</sub>(C)-6D.1A,</i></b> <b><i>QMAL<sub>P</sub>(C)-6D.2A</i></b>	
6D.III	43,2–51,4	<i>wPt-665166</i> <i>wPt-667140</i>	<b><i>QWSC<sub>FL</sub>(D)-6D, QWSC<sub>P</sub>(D)-6D</i></b>	
6D.IV	84,6–113,1	<i>Xcfd76</i> <i>Xm69p78.10</i>	<b><i>QMAL<sub>E</sub>(C)-6D, QDWE(D)-6D,</i></b> <b><i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-6D</i></b>	
6D.V	141,3–168,7	<i>wPt-665675</i> <i>wPt-741831</i>	<b><i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-6D.1, QDWP(C)-6D,</i></b> <b><i>QDWP(D)-6D, QFRU<sub>FL</sub>(C)-6D.2</i></b>	GLU <sub>FL</sub> (D)
7D.I	0–12,8	<i>Xpsr392.2</i> <i>wPt-734065</i>	<b><i>QWSC<sub>P</sub>(D)-7D, QGNP(D)-7D</i></b>	
7D.II	47,8–88,4	<i>Xwmc463</i> <i>wPt-0789</i>	<b><i>QDWP(D)-7D, QFRU<sub>FL</sub>(D)-7D,</i></b> <b><i>QDWP(C)-7D, QSUC<sub>P</sub>(C)-7D.1,</i></b> <b><i>QGLU<sub>FL</sub>(D)-7D</i></b>	

Region	Lokalizacja na chromosomie		QTL	SMAadd. *
	[cM]	Markery flankujące		
7D.III	171,4–197,6	<i>Xwmc157</i> <i>wpt-2054</i>	<i>QWSC<sub>FL</sub>(C)-7D</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(C)-7D.1</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(C)-7D.1</i> , <i>QGNP(C)-7D</i> , <i>QDWE(C)-7D</i> , <i>QGWP(C)-7D.2</i> , <i>QFRU<sub>FL</sub>(C)-7D</i> , <i>QGLU<sub>P</sub>(C)-7D.2</i> , <i>QFRU<sub>P</sub>(C)-7D.2</i>	FRU <sub>E</sub> (C)

SMAadd.\* - cechy dla których stwierdzono QTL w regionie jedynie przy użyciu analizy średniego efektu addytywnego pojedynczego markera z wszystkich lat doświadczeń.

Zakres regionów określono za pomocą punktów przecięcia krzywej LOD o najwyższym maksimum w grupie QTL z progiem LOD=2,0 i z zaznaczeniem najbliższych markerów (flankujących).

QTL które pokrywają się w różnych latach tego samego obiektu (C lub D) zaznaczono **pogrubioną czcionką**, a wspólne pomiędzy traktowaniami poprzez podkreślenie.

Badanie wzajemnego położenia QTL miało na celu przede wszystkim wyróżnienie regionów działających plejotropowo w stosunku do elementów składowych plonu i zawartości cukrów w różnych organach pszenicy, ważnych w stresie suszy, jak i przy optymalnym nawadnianiu. Niezwykle ważne, dla każdej z cech, są QTL, które zajmują zbliżone lokalizacje pomimo ich identyfikacji w odmiennych warunkach (zaznaczono przez podkreślenie). Na szczególną uwagę zasługują regiony, w których w różnych latach, jedynie w obrębie obiektu (C lub D), nastąpiła kolokalizacja QTL tej samej cechy (zaznaczono pogrubieniem). Powyższe przypadki można określić łącznym mianem „stabilnych QTL”, które są dobrymi kandydatami do dalszych badań nad warunkowaniem analizowanych w tej pracy cech ilościowych.

#### 4.4.3.1. Genom A

Na chromosomie 1A wyróżniono pięć regionów. Niestety, w żadnym z nich nie stwierdzono kolokalizacji w obrębie jednej z dwu grup roślin (C lub D) dla co najmniej dwu QTL jednej cechy. Jedynie w regionie 1A.III stwierdzono stabilne QTL GNP (CIM i SMAadd.), w 1A.IV – QTL DWP (CIM i SMAadd.), a w 1A.V – QTL FRU<sub>E</sub> (SMAadd.).

Chromosom 2A został podzielony na cztery regiony, spośród których wart uwagi jest region 2A.III, który w grupie roślin poddanych suszy jest stabilny dla zawartości cukrów w liściu flagowym.

Zaledwie dwa regiony zostały wyszczególnione na chromosomie 3A. Tylko w jednym z nich (3A.I), przy użyciu SMAadd. wykryto kolokalizację QTL DWE dla obu grup roślin (C i D). Nie potwierdzono jej w analizie CIM.

Na chromosomie 4A wyodrębniono cztery regiony. Pierwszy z nich (0-34,8 cM) wpływa na zawartość maltozy w suchej masie liścia flagowego oraz jest istotny dla



zawartości sacharozy w liściu flagowym i dokłosisiu, co stwierdzono dla kontroli i suszy (CIM, CIM i SMAadd.). Chromosom 4A jest ważny także dla zawartości sacharozy w kłosie, o czym świadczy współwystępowanie QTL w obu grupach roślin (C i D) w regionie 4A.III (112,6-145,1). W obu grupach (C i D) zlokalizowano w tym regionie QTL suchej masy kłosa.

Spośród pięciu regionów wyróżnionych na chromosomie 5A, należy podkreślić stabilny dla zawartości fruktozy w liściu (CIM, grupa kontrolna) region 5A.II (98,4-117,1 cM). Występują w nim także QTL zawartości fruktozy i glukozy w kłosie w obu grupach roślin (CIM+SMAadd.). W regionie sąsiadującym, 5A.III (119,5-145,5 cM), również występuje kolokalizacja QTL zawartości fruktozy i glukozy oraz WSC<sub>E</sub> w obu grupach roślin (C i D). Ostatni z regionów wyróżnionych na tym chromosomie (165,7-193,9 cM), odpowiada za masę ziaren z rośliny w grupie kontrolnej, co stwierdzono w dwu latach doświadczeń.

Chromosom 6A zawiera dwa regiony QTL, z których jedynie pierwszy zawiera stabilne w obu grupach roślin (C i D) QTL liczby ziaren z rośliny.

Każdy z pięciu wyróżnionych na chromosomie 7A regionów zawiera QTL – występujące w co najmniej dwu latach jednej z grup roślin (C lub D) lub jednym roku lecz w obu grupach roślin (C i D) – z przewagą *loci* elementów składowych plonu. W regionie 7A.I stwierdzono występowanie QTL liczby ziaren w obu grupach roślin (C i D). W regionie 7A.II występuje kolokalizacja QTL ogólnej zawartości cukrów w liściu flagowym (C i D). Region 7A.III zawiera kolokalizację QTL suchej masy kłosa pędu głównego obu grup roślin (C i D) oraz różnych lat grupy roślin stresowanych. Zarówno w grupie roślin poddanych stresowi suszy jak i kontrolnej stwierdzono QTL DWE w sąsiadującym regionie (7A.IV). Ostatni z regionów na tym chromosomie zawiera również kolokalizację QDWE w kontroli w dwu latach doświadczeń oraz w obu grupach (C i D). Ponadto, porównanie wyników grup roślin (C i D), umożliwiło stwierdzenie stabilnych QTL liczby ziaren z rośliny i biomasy części nadziemnych.

#### 4.4.3.2. Genom B

Na chromosomie 1B, jedynie ostatni z sześciu regionów (1B.VI) zawiera, potwierdzone w obu grupach roślin (C i D), QTL masy ziarna z rośliny.

QTL powtarzające się dla cech w CIM, zlokalizowane są w trzech z czterech regionów wytypowanych na chromosomie 2B. W regionie 2B.I zidentyfikowano QTL

ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym roślin poddanych stresowi suszy. SMAadd. wskazuje również na udział tego regionu w kształtowaniu wspomnianej cechy u roślin kontrolnych. Dodatkowo w tym samym regionie, w obu grupach, odnotowano QTL zawartości glukozy w dokłosiu (SMAadd.). Natomiast w regionie 2B.II i 2B.III stwierdzono w dwu latach kolokalizację QTL DWP w grupie kontrolnej oraz QTL  $SUC_E$  w obu grupach (C i D).

Na chromosomie 3B jedynym stabilnym w traktowaniach QTL odznacza się masa ziaren z rośliny w pierwszym z wyznaczonych regionów.

Pomimo identyfikacji licznych QTL, jedynie pierwszy z dwu obszarów wyznaczonych na chromosomie 4B, zawiera stabilny pomiędzy traktowaniami QTL biomasy.

Na chromosomie 5B, w pierwszym z pięciu wyróżnionych regionów, zidentyfikowano QTL zawartości maltozy w liściu flagowym w obu grupach roślin (C i D). W pobliskim regionie 5B.II, stwierdzono  $QGLU_{FL}(C)-5B$ , który zidentyfikowano też przy użyciu SMAadd. w grupie roślin poddanych stresowi suszy. Region 5B.III zawiera natomiast QTL ogólnej zawartości cukrów w dokłosiu zidentyfikowany u roślin poddanych stresowi suszy w dwu latach doświadczeń oraz  $QGLU_P$  zidentyfikowany w obu grupach roślin (C i D; SMAadd.).

W pierwszym regionie chromosomu 6B, zidentyfikowano przy zastosowaniu SMAadd. QTL suchej masy kłosa obu grup roślin (C i D). W regionie 6B.II (65-109,8 cM) stwierdzono kolokalizację wielu QTL, zarówno stabilnych w latach, jak i pomiędzy traktowaniami. Dotyczyły one przede wszystkim: suchej masy kłosa, ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym oraz zawartości glukozy w liściu flagowym. W różnych latach badań, region ten okazał się być także istotny dla zawartości sacharozy w liściu oraz liczby ziarna (C), ale również dla stężenia fruktozy w liściu (D). W obu grupach roślin (C i D) znaleziono w nim także powtarzające się QTL zawartości maltozy w kłosie. Duża liczba QTL została również zlokalizowana w regionie 7B.I, w tym stabilny w latach (D) i między grupami (C i D) QTL liczby ziaren. W tym samym zakresie w dwu latach doświadczeń wykryto QTL ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym (C) oraz zawartości glukozy w dokłosiu (D). Pomędzy grupami roślin (C i D) wspólne *loci* zajmowały: zawartość sacharozy w liściu flagowym, zawartość fruktozy w kłosie, czy sucha masa kłosa.

#### 4.4.3.3. Genom D

Na chromosomie 1D tylko ostatni z pięciu regionów (112,3-128,3 cM) zawiera kolokalizację QTL zidentyfikowaną dla obu grup roślin (C i D) – ogólnej zawartości cukrów w liściu flagowym.

Natomiast z zawartością ogólną cukrów rozpuszczalnych, w tym także glukozy i fruktozy w dokłosiu oraz z zawartością glukozy w liściu flagowym związany jest pierwszy region chromosomu 2D (78-141,8). Region 2D.II związany w obu latach z zawartością sacharozy w dokłosiu roślin poddanych stresowi suszy. Ostatni z wydzielonych na tym chromosomie regionów (2D.III), zawiera QTL suchej masy kłosa zidentyfikowane w obu grupach roślin (C i D).

Z chromosomem 3D związane dwa skupiska QTL, a z 4D jedno. Niestety, na podstawie niniejszych badań, nie jest możliwe jednoznaczne stwierdzenie ich udziału w warunkowaniu badanych w tej pracy cech.

Na chromosomie 5D, ze względu na kolokalizację QTL zawartości fruktozy w kłosie w obu grupach roślin (C i D), wart uwagi jest region 5D.III. Stabilne QTL wykryto na chromosomie 6D dla zawartości maltozy w kłosie (C, 6D.II) oraz biomasy (C, D, 6D.V). Stabilny QTL biomasy wykryto również w regionie drugim chromosomu 7D.

Łącznie wyróżniono **77** regionów rozmieszczonych na wszystkich chromosomach *T. aestivum* L. Spośród nich, stabilne QTL, kolokalizujące dla co najmniej dwu cech (bez podziału na grupy roślin), wykazywało jedenaście regionów rozmieszczonych na siedmiu chromosomach pszenicy:

- 4A.I (0-34,8 cM; MAL<sub>FL</sub> + SUC<sub>FL</sub> + SUC<sub>P</sub>)
- 4A.III (112,6-145,1 cM; DWE + SUC<sub>E</sub>),
- 5A.II (98,4-117,1 cM; FRU<sub>FL</sub> + GLU<sub>E</sub> + FRU<sub>E</sub>),
- 5A.III (119,5-145,5 cM; WSC<sub>E</sub> + GLU<sub>E</sub> + FRU<sub>E</sub>),
- 7A.V (161,2-194,7 cM; DWE + GNP + DWP),
- 2B.I (0-15,6 cM; WSC<sub>FL</sub> + GLU<sub>P</sub>)
- 2B.II (19,1-93,8 cM; SUC<sub>FL</sub> + DWP)
- 2B.III (118,6-152,7 cM; MAL<sub>E</sub> + SUC<sub>E</sub>),
- 6B.II (65-109,8 cM; GNP + DWE + WSC<sub>FL</sub> + GLU<sub>FL</sub> + FRU<sub>FL</sub> + SUC<sub>FL</sub> + MAL<sub>E</sub>),
- 7B.I (0-35,1 cM; GNP + DWE + WSC<sub>FL</sub> + SUC<sub>FL</sub> + GLU<sub>P</sub> + FRU<sub>P</sub>)
- 2D.I (78-141,8 cM; GLU<sub>FL</sub> + WSC<sub>P</sub> + GLU<sub>P</sub>)

4.4.4. Chromosomy i regiony kontrolujące w sposób stabilny poszczególne elementy składowe plonu i zawartość cukrów w pszenicy

Wymienione w rozdziale 4.4.3 regiony, zwłaszcza warunkujące wiele cech, są potencjalnie cenne pod kątem poszukiwania genów kandydujących oraz dla MAS, jednakże nie są to wszystkie regiony warte uwagi, które należałoby tu wymienić. Na podstawie analizowanych danych wykonano również wykaz chromosomów wraz z zaznaczeniem regionów szczególnie istotnych dla warunkowania każdej z badanych w niniejszej pracy cech w zależności od warunków nawadniania (tabela 15). Zaznaczono liczbę QTL zmapowanych metodą CIM (\*) oraz liczbę lat (max. 3), w których zlokalizowano QTL na jednym chromosomie (\*\*). Należy podkreślić, że w selekcji grup sprzężeń, brano pod uwagę tylko te, które zawierały QTL zmapowane, w co najmniej dwu latach doświadczeń. Opisano otrzymane QTL pod względem zakresu max. LOD, współczynnika determinacji ( $R^2$ ), a także podano, który z alleli rodzicielskich (\*\*\*) podwyższał wartość cechy w przypadku zidentyfikowanych w obrębie chromosomu *loci*. Jeśli QTL różnych lat w obrębie jednej z grup roślin (C lub D) były zlokalizowane w bliskim sąsiedztwie, wewnątrz wyróżnionych wcześniej regionów (tabela 14), podano najważniejszy region/ nazwę regionu (\*\*\*\*), który prawdopodobnie ma istotny wpływ na warunkowanie danej cechy. Wyróżniono ponadto wspólne regiony QTL (#) analizowanych cech w kontroli (C) i suszy (D).

Tabela 15. Kluczowe chromosomy i regiony QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie populacji mapującej CSDH pszenicy.

Cecha	Obiekt	Chromosom	Liczba QTL*	Liczba doświadczeń**	LOD	$R^2$ [%]	Korzystny allel***	Najważniejszy region****	Regiony wspólne -C i D#		
									CIM	CIM + SMAadd.	SMAadd.
DWE	C	6B	6	3	6,2-8,6	18-23	SQ1	6B.II	4A.III, 6B.II, 7A.III, 7A.IV, 7A.V, 7B.I		3A.I, 6B.I
		7A	5	3	3,2-4,8	7-14	SQ1	7A.V			
	D	6B	5	3	6,7-10,4	18-31	SQ1	6B.II			
		7A	4	3	2,9-5,9	8-18	SQ1	7A.III			
		7B	2	2	2,6-3,3	6-10	SQ1	-			
GNP	C	5D	3	2	2,1-4,8	6-14	CS	6B.II	6A.I, 7A.I, 7A.V, 7B.I	1A.III	
		6B	3	2	2,4-3,5	8-10	CS				
	D	7B	2	2	3,1-4,1	11-13	SQ1	7B.I			

Cecha	Obiekt	Chromosom	Liczba QTL*	Liczba doświadczeń**	LOD	R <sup>2</sup> [%]	Korzystny allel***	Najważniejszy region****	Regiony wspólne -C i D#			
									CIM	CIM + SMAadd.	SMAadd.	
GWP	C	5A	6	3	2,6-7,1	7-22	CS/SQ1	5A.V	1B.VI, 3B.I,			
		5D	2	2	3,4-5,9	11-17	CS					
	D	1A	3	2	2,2-3,5	8-12	CS					
		7B	2	2	2,4-4,1	8-15	CS/SQ1	-				
DWP	C	2B	2	2	3,6-4,3	12-13	SQ1	2B.II	7A.V, 4B.I, 6D.V, 7D.II	1A.IV		
	D					-						
WSC	FL	C	1D	4	2	2,4-3,2	7-9	CS/SQ1	-	7A.II, 6B.II, 1D.IV		
			6B	3	2	2,7-4,7	8-14	SQ1	6B.II			
			7A	3	2	2,2-4,7	6-18	CS/SQ1	-			
		7B	2	2	2,2-3,4	7-10	SQ1	7B.I				
		D	2A	3	3	2,1-3,0	6-10	CS	2A.III			
			2B	2	2	2,3-3,3	8-11	SQ1	-			
	6B		2	2	3,0-4,0	9-12	SQ1	-				
	P	C	1B	3	2	3,1-4,2	9-14	CS	1B.II	5B.III, 2D.II		
			6A	2	2	2,5-2,7	7-9	SQ1	-			
		D	2B	2	2	2,4-3,7	10	CS/SQ1	-			
			3B	4	2	2,3-3,2	8-10	CS/SQ1	-			
	E	C	5A	2	2	2,7-9,0	9-24	CS	-	5A.III		
			5B	5	3	2,3-4,5	8-16	SQ1	-			
			5D	2	2	2,3-7,3	7-19	CS/SQ1	-			
D		1A	3	2	3,2-9,0	10-35	CS/SQ1	-				
		5A	3	2	2,0-3,6	8-12	CS	5A.III				
GLU	FL	C	6B	3	3	2,6-4,7	7-15	SQ1	6B.II	6B.II, 2D.II		
		D	2A	3	2	2,6-4,9	9-15	CS/SQ1	-			
			2D	2	2	2,9-5,2	8-20	CS	-			
	P	C					-					
		D	2D	2	2	2,4-2,8	8	CS				-
			7B	2	2	4,4-8,9	16-28	CS				7B.I
		E	C	5A	3	2	2,6-7,3	9-21				CS
	D		5A	2	2	3,5-9,1	13-28	CS	-			

	Cecha	Obiekt	Chromosom	Liczba QTL*	Liczba doświadczeń**	LOD	R <sup>2</sup> [%]	Korzystny allel***	Najważniejszy region****	Regiony wspólne -C i D#		
										CIM	CIM + SMAadd.	SMAadd.
FRU	FL	C	5A	4	2	2,2-5,9	7-19	CS	5A.II	-		
		D	5D	2	2	2,1-2,2	7-14	SQ1	-			
			6B	3	3	2,0-5,8	6-18	SQ1	6B.II			
	P	C	7B	2	2	3,3-3,4	12	CS/SQ1	-	7B.I		
		D										
	E	C	5A	2	2	4,3-7,9	15-22	CS	-	5A.III, 5D.III	5A.II	3A.I, 5A.I
D												
SUC	FL	C	2B	2	2	2,3-2,9	8-10	CS/SQ1	-	4A.III, 2B.II, 7B.I	4A.II	
			6B	2	2	2,8-3,2	10-11	SQ1	6B.II			
		D	4A	3	2	2,3-5,0	8-16	CS	-			
			7B	2	2	2,3-3,6	8-12	CS/SQ1	7B.I			
	P	C								-	4A.I	
		D										
E	C	2A	2	2	2,2-2,6	6-10	CS/SQ1	-	2B.III			
	D	2B	2	2	3,4-3,8	12-13	CS/SQ1	-				
MAL	FL	C	4A	3	2	2,6-14,2	9-38	SQ1	-	4A.I, 5B.I		
		D	4A	3	2	3,7-15,3	17-42	SQ1	4A.I			
	P	C	6D	2	2	2,1-3,0	7-14	CS	6D.II	-		
		D										
	E	C	2B	3	2	2,2-4,5	7-17	CS/SQ1	2B.IV	6B.II		
		D	1D	2	2	2,1-2,8	7-10	CS	-			

DWE – sucha masa kłosa, GNP – liczba ziaren z rośliny, GWP – masa ziaren z rośliny, DWP – biomasa (części nadziemnych) rośliny, WSC – cukry rozpuszczalne w wodzie, GLU – glukoza, FRU – fruktoza, SUC – sacharoza, MAL – maltoza, FL – liść flagowy, P – dokłosie, E – kłos, C – kontrola, D – susza, LOD – iloraz logarytmu wiarygodności, R<sup>2</sup> – współczynnik determinacji

Wyszczególniono liczbę QTL cechy w obiekcie oraz liczbę doświadczeń (2-3) w których otrzymano QTL metodą CIM na chromosomie. Wskazano zakres LOD i R<sup>2</sup> oraz allel podwyższający wartość cechy. Jeżeli QTL różnych lat i/ lub obiektów były zlokalizowane w jednym regionie, wskazano najważniejsze regiony w obiekcie lub wspólne pomiędzy obiektami – odpowiednio. Dodatkowo, jako uzupełnienie do CIM, zaznaczono regiony w których wystąpiła kolokalizacja QTL CIM i SMAadd. lub tylko SMAadd.

Na tle genomu należy podkreślić 15 chromosomów, które w odniesieniu do pozostałych mają istotny wpływ na warunkowanie badanych w tej pracy cech ilościowych w zależności od grupy roślin: 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3B, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 7A i 7B. Wśród 52 przypadków określenia ważnego chromosomu dla każdej z analizowanych

cech, jednokierunkowe efekty addytywne wykryto w 37 przypadkach, z czego 51,4% stanowiły ujemne efekty addytywne pochodzące od SQ1. W grupie roślin poddanych suszy, w porównaniu z kontrolną, ustalono o 14% mniej istotnych chromosomów dla wszystkich dziewiętnastu cech. Udział alleli rodzicielskich w kształtowaniu wartości badanych cech, był zarówno w grupie roślin stresowanych (CS: SQ1; 1: 1,1) jak i w grupie kontrolnej (CS: SQ1; 1: 1) wyrównany.

## 5. DYSKUSJA

### 5.1. Charakterystyka elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie.

Jednym z głównych, naturalnych czynników limitujących produktywność ekosystemów jest niski potencjał wody spowodowany jej deficytem w glebie (Razmjoo i wsp., 2008). Stres suszy jest procesem złożonym, przejawiającym się na wielu poziomach struktury rośliny, powodującym zmiany zarówno morfologiczne, fizjologiczne oraz biochemiczne, co prowadzi do pogorszenia jakości i objętości plonu. Doniesienia literaturowe wskazują na negatywny wpływ stresu suszy na plonowanie pszenicy, który w zależności od fazy rozwoju, natężenia i czasu trwania obniża plon ziarna nawet o ponad 70% (Olivares-Villegas i wsp. 2007; Pinto i wsp. 2010). W niniejszej pracy u roślin poddanych suszy, w porównaniu do grupy roślin kontrolnych, odnotowano spadek końcowej masy i liczby ziaren z rośliny oraz biomasy części nadziemnych o 51-61%. Podobne zależności w stresie suszy ostrej zanotowali Ji i wsp. (2010). Rośliny poddane stresowi suszy, w odniesieniu do roślin kontrolnych, wykazywały także o 9% niższą suchą masę kłosa pędu głównego mierzoną w ostatnim dniu stresu, a podczas wczesnych stadiów dojrzewania ziarna. Stres suszy nie wpłynął w takim samym stopniu na redukcję masy niedojrzałego kłosa, jak w przypadku elementów składowych plonu, co wynika najprawdopodobniej z tego, że rozwijające się w suszy ziarna stanowią na tym etapie wypełniania niewielki procent suchej masy kłosa.

Pod wpływem stresu suszy następują zmiany w zawartości cukrów rozpuszczalnych, głównie fruktanów, w roślinie, co wpływa znacząco na plonowanie (Ehdaie i wsp., 2008; Foulkes i wsp., 2002, 2007; Nicolas i Turner 1993; Rebetzke i wsp., 2008; Ruuska i wsp., 2006; van Herwaarden i wsp., 1998b, 2003; Yang i wsp., 2007). Różne odmiany lub linie pszenicy wykazują szeroką zmienność zawartości cukrów rozpuszczalnych łądygi (Ehdaie i wsp., 2006a, b, Ruuska i wsp., 2006, Xue i wsp., 2008a) oraz ziarna (Huynh i wsp., 2008). Analiza zawartości cukrów rozpuszczalnych w populacji CSDH, przedstawiona w tej pracy, pozwoliła na wykazanie wpływu nawodnienia (dostępności wody w glebie) na ich akumulację w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie. Nie odnotowano tych zależności w przypadku sacharozy w kłosie. Wykazano duży wpływ nawodnienia na zawartość fruktozy w liściu i dokłosiu oraz glukozy w kłosie populacji CSDH (od 44% do 54%).



Przeprowadzone badania, wskazują, że 4-tygodniowa ostra susza, prowadzona od fazy krzewienia/strzelania w źdźbło poprzez kwitnienie – aż do wypełniania ziarna, obniża ogólną zawartość cukrów rozpuszczalnych (WSC) w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie roślin pszenicy. Podobne zależności wykazały zespoły Ehdaie (2008) oraz Foulkes'a (2007) w przypadku łodygi oraz Elham i wsp. (2012) w badaniach liścia. Jest to jednocześnie przeciwny wniosek wobec wyciągniętego przez McIntyre i wsp. (2010, 2011), Rattey'a i wsp. (2009) czy Xue i wsp. (2008b), którzy stwierdzili, że susza powoduje wzrost zawartości cukrów w łodydze pszenicy. Odmienne reakcje roślin na stres suszy mogą wynikać choćby z różnic w natężeniu i czasie zastosowanego stresu. Łagodna susza może prowadzić do wzrostu zawartości cukrów w tkankach, umiarkowana może nie wywołać żadnych zmian w tym zakresie, a ostry stres suszy może doprowadzić do spadku zawartości cukrów (Chaves i Oliveira, 2004, za: Müller i wsp., 2012). Wiadomym jest również, że zawartość cukrów rozpuszczalnych w tkankach zmienia się w zależności nie tylko od warunków środowiska, ale też od stadium rozwojowego rośliny.

Jak wskazują badania prezentowane w tej pracy, w wyniku działania ostrego i długotrwałego stresu suszy, zarówno w liściu flagowym, jak i dokłosiu wzrasta zawartość fruktozy – o ponad połowę względem warunków kontrolnych. Większy wzrost procentowy obserwuje się w dokłosiu, w zestawieniu z liściem flagowym, co może wynikać z uwalniania rezerw węglowodanowych dokłosia przy zwiększonej aktywności egzohydrolaz fruktanowych w celu odtworzenia sacharozy, która zostanie przetransportowana do tkanek akceptorowych (Valluru, 2009; Yang i wsp., 2004). Stres suszy zwiększa także, choć w mniejszym stopniu, niż w przypadku fruktozy, zawartość glukozy i maltozy w liściu flagowym i dokłosiu. Wzrost zawartości heksoz (glukozy i fruktozy) zaobserwowano między innymi w liściach ryżu i rzepaku, pylnikach ryżu czy kłosach roślin pszenicy poddanych stresowi suszy (Ji i wsp., 2010; Luquet i wsp., 2008; Müller i wsp., 2012). Ich akumulacja najprawdopodobniej nie wynika wyłącznie z rozkładu sacharozy czy rafinozy. Nguyen i wsp. (2010) sugerują, że akumulacja heksoz w suszy może wynikać z obniżenia aktywności enzymów biorących udział w glikolizie, która jest głównym procesem degradacji cukrów prostych. Kolejnym czynnikiem zwiększającym ich zawartość w tkankach donorowych w suszy może być obniżenie wysokości roślin oraz zmniejszenie syntezy skrobi (Chaves i Oliveira, 2004). Akumulacja fruktozy i sacharozy ma znaczenie nie tylko w stresie suszy, ale również w adaptacji pszenicy do stresu chłodu (Galiba i wsp., 1997).

Zmiany zawartości sacharozy pod wpływem suszy, związane są z intensywnością i czasem ekspozycji na stres. U roślin rezurekcyjnych z gatunku *Myrothamnus flabellifolius* Welw. pod wpływem suszy zawartość sacharozy w liściach wzrasta – bardziej niż zawartość trehalozy – co wskazuje na ich wspólną rolę w ochronie roślin przed wysychaniem (Crowe i wsp., 1992; Drennan i wsp., 1993). Wykazano ponadto, że przy jednoczesnym współdziałaniu stresu wysokiej temperatury i deficytu wody, to sacharoza, a nie prolina jest głównym osmoprotektantem u *Arabidopsis* (Vincour i Altman, 2005). Podobnie, w liściach roślin pszenicy tolerancyjnych na stres suszy pod wpływem tego stresu wzrasta zawartość sacharozy (Sawhney i Singh 2002). Jej zawartość w liściach może również spadać – zarówno w fazie wegetatywnej jak i generatywnej – w przypadku roślin poddanych umiarkowanej suszy (Müller i wsp., 2012). W liściach roślin pszenicy CSDH poddanych stresowi długotrwałej, ostrej suszy, w porównaniu z roślinami kontrolnymi, również zaobserwowano spadek zawartości sacharozy. Może to być związane ze zbyt małą produkcją asymilatów w stosunku do potrzeb rośliny, a także z przyspieszonym starzeniem się liści (m.in. obniżenie względnej zawartości chlorofilu, dane niepublikowane), czy wzmożonym eksportem cukrów do organów akceptorowych (Müller i wsp., 2012; Wiedemuth i wsp., 2005).

We wczesnych fazach rozwoju pyłku głównymi cukrami rozpuszczalnymi znajdującymi się w kłosach są: sacharoza, glukoza i fruktoza oraz inne fruktany (Verspreet i wsp., 2013; Xumei i wsp., 2010). Glukoza i fruktoza są kluczowe dla wypełniania ziarna, a pierwszym z etapów przekształceń sacharozy do skrobi w tworzących się ziarnach jest jej rozkład na heksozy (Keeling i wsp., 1988). Niedojrzałe, zielone kłosy pszenicy odznaczają się wysoką zawartością maltozy i maltotriozy, które gwałtownie spadają, gdy kłosy zbliżają się do dojrzałości (Kim i wsp., 2007). Jednakże nawet w dojrzałym, nieporośniętym ziarnie możliwa jest obecność maltozy, która albo jest przejściowym produktem hydrolizy enzymatycznej skrobi, lub może powstać bezpośrednio z monosacharydów przy udziale prekursorów (Gąsiorowski 2004). Jak wskazują niniejsze badania przeprowadzone w dojrzewających kłosach (dojrzałość: wodnista lub mleczna), zarówno u roślin kontrolnych jak i poddanych stresowi suszy, sacharoza stanowi najmniejszą z badanych czterech frakcji cukrów, natomiast najwięcej jest maltozy, co wynika najprawdopodobniej z fazy rozwoju kłosów. Natomiast w badaniach Zörb i wsp. (2007) prowadzonych na *Triticum spelta* L. uzyskano wyniki przeciwne: zarówno w ziarnie, jak i w mące najwięcej było sacharozy oraz 1-kestozy, a w dalszej kolejności rafinozy i maltozy. Susza trwająca od fazy krzewienia/ strzelania w źdźbło, poprzez kwitnienie do fazy dojrzałości wodnistej/

mlecznej, obniża w sposób istotny zawartość cukrów w kłosie populacji CSDH pszenicy, w tym zawartość glukozy, fruktozy oraz w niewielkim stopniu maltozy. Obniżenie zawartości powyższych cukrów w warunkach stresu suszy, w porównaniu z grupą kontrolną, ma najprawdopodobniej związek z wcześniejszym tworzeniem skrobi i przyspieszonym wypełnieniem ziarna. Równocześnie niniejsze badania, wskazują, że susza nie wpływa na zawartość sacharozy w kłosie na wczesnych etapach wypełniania ziarna.

Porównanie obu analiz biochemicznych umożliwiło stwierdzenie, że wyższa sumaryczna zawartość czterech cukrów zbadanych przy użyciu HPLC, w porównaniu z WSC (Dubois, 1951), występująca konsekwentnie we wszystkich organach, wynika najprawdopodobniej z różnic w ekstrakcji cukrów, zarówno stosowanego rozpuszczalnika jak i czasu wyplukiwania. Prezentowane wyniki wskazują na komplementarność analiz i przewagę w zastosowaniu zmodyfikowanej metody Dubois i wsp. (1951) nad kalkulacją sumarycznej zawartości cukrów (glukozy, fruktozy, maltozy i sacharozy, zidentyfikowanych przy użyciu HPLC, dane niepublikowane) do zbadania ogólnej zawartości cukrów. Rozbieżności w WSC pomiędzy grupami roślin (kontrola i susza) wynikają z różnic w zawartości innych cukrów od zbadanych za pomocą HPLC, najprawdopodobniej fruktanów lub oligomerów maltozowych (dane niepublikowane).

Niektórzy badacze nie wykazali bezpośredniego związku pomiędzy zawartością cukrów, a elementami składowymi plonu (Dreccer i wsp., 2009; Ovenden i wsp., 2017; Uzik and Zofajova 2006). Natomiast w badaniach nad tolerancją na stesy abiotyczne u jednego z gatunków traw pastewnych, kupkówki pospolitej, Robins i wsp. (2016) wykazali istotną korelację akumulacji WSC z biomasą. Ponadto Foulkes i wsp. (2007), dowiedli, że zarówno w suszy, jak i przy nawadnianiu cukry rozpuszczalne łądygi pszenicy są pozytywnie skorelowane z plonem ziarna. Interesujący wniosek wyciągnęli van den Berg i wsp. (2017) w pracy nad tolerancją na septoriozę paskowaną liści pszenicy twierdząc, że zwiększona akumulacja WSC może zarówno zwiększyć jak i zmniejszyć tolerancję na tę chorobę. W niniejszej pracy wykazano szereg wysokich korelacji fenotypowych oraz wspólne regiony QTL kontrolujące cechy agronomiczne oraz zawartość cukrów, co wskazuje na istotny związek WSC z plonem u pszenicy. W pracy zaprezentowano zależności pomiędzy elementami składowymi plonu oraz zawartością cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie, które w suszy są w większości przypadków słabsze, a czasem nawet całkowicie odmienne niż w warunkach kontrolnych. Prezentowane w niniejszej pracy wyniki przedstawiają większą liczbę zależności, w porównaniu z dostępną literaturą, która

obejmuje przede wszystkim związki fenotypowe lub genotypowe plonu i zawartości cukrów łądygi lub pędu pszenicy (Foulkes i wsp., 2007; McIntyre i wsp., 2010; Rebetzke i wsp., 2008; Yang i wsp., 2007). W suszy najsilniejszą korelację zanotowano pomiędzy ogólną zawartością cukrów w kłosie, a biomasa. Przeciętna siła korelacji, o charakterze dodatnim, łączy również zawartość cukrów w kłosie z liczbą oraz masą ziaren z rośliny, oraz biomasa z zawartością glukozy i fruktozy w kłosie, a także WSC dokłosa z biomasa i zawartość sacharozy w liściu z suchą masą kłosa. Natomiast w grupie roślin kontrolnych większość korelacji pomiędzy elementami składowymi plonu i zawartością cukrów ma charakter dodatni, z najsilniejszymi korelacjami pomiędzy wszystkimi analizowanymi elementami składowymi plonu a WSC i sacharozą w liściu. W dokłosiu relacje te są słabsze w porównaniu z liściem, a w kłosie, zawartość sacharozy i maltozy jest ujemnie skorelowana z wszystkimi badanymi elementami składowymi plonu. Wysoka ogólna zawartość cukrów rozpuszczalnych w liściu i dokłosiu oraz sacharozy w liściu, sprzyja rozwojowi i wypełnianiu ziarna oraz umożliwia zwiększenie części wegetatywnej biomasy. Potwierdzają to badania Bidinger i wsp. (1977), w których stwierdzono, że rezerwy cukrowe są szczególnie istotne dla wypełniania ziarna w warunkach stresu suszy. W kłosie wysoka zawartość glukozy i fruktozy, oraz ogólna zawartość cukrów dają na etapie dojrzewania kłosów możliwość deponowania materiałów zapasowych w ziarnie (Keeling i wsp., 1988). Wzrost zawartości maltozy jest najprawdopodobniej związany z rozkładem skrobi (Dąbrowska, 2009), co jest niekorzystne dla budowania elementów składowych plonu.

Zawartość cukrów rozpuszczalnych w łądydze została kilkakrotnie, niezależnie zaproponowana, jako czynnik selekcyjny tolerancji na suszę u pszenicy (Foulkes i wsp., 2007; Volaire i Lelièvre, 1997; Wardlaw i Willenbrink 2000). W niniejszej pracy, pośród cukrów rozpuszczalnych dokłosa i liścia, niestety nie można wyróżnić uniwersalnych wskaźników wszystkich trzech najważniejszych elementów składowych plonu. W suszy jedynie w stopniu przeciętnym zawartość sacharozy w liściu jest związana z DWE i DWP, podobnie  $WSC_P$  wykazuje przeciętną korelację z DWP. Natomiast w oparciu o dane uzyskane w kłosie roślin CSDH (wysoka odziedziczalność, przeciętna lub wysoka korelacja z wszystkimi badanymi elementami składowymi plonu – zarówno w kontroli i w suszy), bardziej zasadne, byłoby użycie jako wskaźnika plonowania – ogólnej zawartości cukrów w kłosie ( $WSC_E$ ). Przedstawione wyniki wskazują również, że masa niedojrzałego kłosa jest dobrym wskaźnikiem końcowej liczby oraz masy ziaren z rośliny w stresie suszy.

W warunkach kontrolnych może ona natomiast wskazywać, czy przyrost części wegetatywnej będzie na tyle dobry, aby wytworzona końcowa biomasa była wysoka.

## 5.2. Identyfikacja QTL badanych cech

Mapowanie w kierunku odporności na stres suszy było do tej pory stosowane u różnych odmian uprawnych, w tym jęczmienia (Teulat i wsp., 1997), sorga (Sanchez i wsp., 2002), ryżu (Bernier i wsp., 2008), kukurydzy (Sari-Gorla i wsp., 1999), bawełny (Saranga i wsp., 2001) oraz pszenicy (Quarrie i wsp., 1994). Analizy *loci* cech agronomicznych i biochemicznych były przeprowadzane na różnych populacjach pszenicy i przy odmiennym nawodnieniu gleby (Börner i wsp., 2002; Czyczyło-Mysza, 2013; Czyczyło-Mysza i wsp., 2013; Dashti i wsp., 2007; Habash i wsp., 2007; Kumar i wsp., 2006; Maccaferri i wsp., 2011; Quarrie i wsp., 2005; Rebetzke i wsp., 2008). Badania przeprowadzone przez Fleury i wsp., (2010), Kirigwi i wsp., (2007), Mathews i wsp., (2008) oraz Salema i wsp., (2007) pozwoliły na identyfikację około 20 *loci* na genomie pszenicy odpowiedzialnych za tolerancję pszenicy na stres suszy u pszenicy.

Dotychczas prowadzono analizy QTL zawartości cukrów w łodydze lub pędzie pszenicy (Bennett i wsp. 2012a, b, Bouffier, 2014; McIntyre i wsp., 2010; Rebetzke i wsp., 2008; Snape i wsp., 2007; Yang i wsp., 2007) oraz w jej ziarnie (Fu i wsp. 2011). Przedstawione w niniejszej pracy badania po raz pierwszy dotyczą równoczesnego poszukiwania *loci* zawartości cukrów w liściu, dokłosiu i w kłosie pszenicy, w korelacji z plonem w stresie suszy. Pomimo ogromnego postępu w dziedzinie genomiki i coraz szerszego zrozumienia fizjologii pszenicy w suszy glebowej, wciąż nie jest znany pełen obraz adaptacji biochemicznych do tego stresu, co w dużej mierze jest utrudnione przez relację genotypu ze środowiskiem (G x E). Pomimo, że tradycyjne mapowanie w oparciu o potomstwo krzyżówek biparentalnych, jako narzędzie jest dość przydatne, ma jednak pewne ograniczenia – QTL wykryte w jednej z populacji mogą nie występować lub być w zasadzie nie wykrywalne w innej lub w odmiennym środowisku. Dlatego szczególnie istotne są badania porównawcze prowadzone na odmiennych typach populacji i w różnych warunkach nawodnienia gleby. Wyniki meta-analizy QTL u pszenicy, polegającej na zestawieniu rezultatów wielu badań w jeden zestaw służący ponownej identyfikacji najbardziej prawdopodobnych *loci*, zaprezentowano w pracach Acuña-Galindo i wsp. (2015), Hanocq i wsp. (2007), Löffler i wsp. (2009), Tyagi i Gupta (2012) oraz Zhang i wsp. (2010). Badania Swamy i wsp. (2011), dotyczące MQTL ryżu, wskazują na syntenie

pomiędzy gatunkami różnych traw, w tym pszenicy i ryżu pod względem warunkowania plonu ziarna w suszy.

Jednakże, aby badania porównawcze były możliwe, konieczne są jednostkowe badania na różnych grupach pszenicy – czy to łączące spokrewnione ze sobą potomstwo krzyżówek biparentalnych, czy też prowadzone metodą mapowania asocjacyjnego w odległych odmianach czy rodach. Niniejsze badania były prowadzone na populacji podwojonych haploidów pszenicy zwyczajnej, której linie rodzicielskie – Chinese Spring oraz SQ1 – zostały scharakteryzowane pod względem zawartości cukrów w stresie osmotycznym w fazie siewki (Marcinińska i wsp., 2013). Populacja CSDH była dotychczas wykorzystywana do identyfikacji *loci* ważnych cech ilościowych jak: elementy składowe plonu, wysokość roślin, zawartość chlorofilu i parametry fluorescencji chlorofilu *a*, oraz wstępnie pod kątem QTL zawartości sacharozy w liściu flagowym (Czyczyło-Mysza 2013; Czyczyło-Mysza i wsp., 2013; Dashti i wsp., 2007; Habash i wsp., 2007; Małek i wsp., 2012; Quarrie i wsp., 2005, 2006).

Mapowanie *loci* cech ilościowych opiera się na łączeniu danych genotypowych i fenotypowych, w celu identyfikacji potencjalnych miejsc na genomie odpowiedzialnych za badane cechy. Sukces analizy QTL zależy zarówno od jakości, jak i ilości danych fenotypowych. Zbyt mała ilość danych fenotypowych użytych do analizy QTL może prowadzić do wykrycia silnych, choć fałszywych *loci* (tzw. *ghost QTL*) lub do niewłaściwego oszacowania efektu rzeczywistych QTL, dlatego w celu redukcji ewentualnych błędów zastosowano odpowiednio dużą liczbę prób do niniejszych badań. Złożone mapowanie przedziałowe, zastosowane w pracy jako główna metoda detekcji QTL, w porównaniu z mapowaniem przedziałowym, którego jest rozwinięciem, umożliwia większą precyzję wykrywania QTL. Jednakże, podobnie jak w przypadku IM, w metodzie CIM możliwa jest, mimo wszystko, detekcja nierzeczywistych QTL. Dlatego wyniki analizy CIM poparto analizą SMA i kalkulacją efektu addytywnego SMA w latach, co pozwoliło, przy dalszym zawężeniu QTL do stabilnych na chromosomach i przy poszczególnych markerach (dla lat oraz w obu grupach roślin – C i D) na minimalizację możliwych błędów wynikających między innymi z ograniczeń zastosowanej populacji, zagęszczenia mapy, czy ewentualnych błędów pomiaru lub obliczeń.

W mapowaniu QTL, im większa populacja, tym większa szansa na wykrycie nie tylko głównych *loci*, o znacznym efekcie fenotypowym, ale także tych o mniejszym wpływie. Na ogół do identyfikacji *loci* cech ilościowych u pszenicy wykorzystywane są

populacje DH złożone z 150-200 linii, jak Excalibur×Kukri (192 DH), Hanxuan 10×Lumai 14 (150 DH), czy inne populacje liczące od 161 do 190 DH: Cranbrook×Halberd, Sunco×Tasman, and CD87×Katepwa (Gahlaut i wsp., 2017; Rebetzke i wsp., 2008; Yang i wsp., 2007). Na bazie wyników uzyskanych w populacji 94 linii podwojonych haploidów CSDH, metodą CIM wykryto główne QTL ( $R^2 \geq 10\%$ ) dla każdej z cech, a maksymalne wartości współczynnika determinacji zamykały się w przedziale od 13% –  $SUC_P(D)$  do 42% –  $MAL_{FL}(D)$ . Zidentyfikowano ponadto wiele drugorzędnych QTL ( $R^2 < 10\%$ ), a najniższą wartością współczynnika determinacji (4%), charakteryzował się QTL suchej masy kłosa, zlokalizowany na chromosomie 4A.

W niniejszych badaniach uzyskano łączną liczbę 438 QTL kontrolujących 19 cech związanych z plonowaniem i zawartością cukrów u pszenicy – z największą liczbą *loci* na genomie B (168 QTL), a najniższą na genomie D (120 QTL). Acuña-Galindo i wsp. (2015) otrzymali nieco większą liczbę QTL (526) warunkujących cechy fizjologiczno-biochemiczne i agronomiczne, równomiernie rozmieszczonych na genomach A, B i D (191, 188, 147 QTL odpowiednio) pszenicy zwyczajnej. Wykazali oni najmniejszą liczbę QTL w grupie 6 (92 QTL), a największą w grupie 2 (163 QTL). W populacji CSDH najwięcej QTL zidentyfikowano w grupie 5 (91 QTL) i 7 (78 QTL), a najmniej w grupach: 4 (39 QTL) oraz 3 (41 QTL). Zespół badawczy Acuña-Galindo (2015) zidentyfikował łącznie 66 MQTL związanych ze stresem suszy i wysokiej temperatury rozłożonych na wszystkich chromosomach pszenicy, w tym 20 specyficznych dla stresu suszy. W niniejszej pracy wyróżniono 77 regionów na wszystkich chromosomach *T. aestivum* L. grupujących co najmniej dwa QTL badanych elementów składowych plonu i zawartości cukrów. Spośród nich, stabilne QTL, kolokalizujące dla co najmniej dwu cech wykazywało 11 regionów rozmieszczonych na siedmiu chromosomach pszenicy: 4A, 5A, 7A, 2B, 6B, 7B, 7D i 2D. Natomiast główne skupiska QTL cech agronomicznych i zawartości cukrów ( $\geq 15$  QTL) znajdowały się w ośmiu regionach na chromosomach: 1B, 2B, 2D, 4A, 4B, 4D, 5A i 7A.

### **5.3. Najważniejsze chromosomy i regiony kontrolujące elementy składowe plonu i zawartość cukrów u pszenicy**

Dalsza dyskusja dotyczyć będzie wyników QTL zidentyfikowanych dla chromosomów oraz markerów mających stabilny wpływ na warunkowanie badanych elementów składowych plonu i zawartości cukrów. W tym celu, w tabelach 16a i 16b zestawiono dane literaturowe dotyczące QTL grupy cech związanych z analizowanymi w niniejszej pracy: liczbą i masą ziaren, biomasą, oraz z cukrami u pszenicy. Największą

liczbę publikacji do porównań – ze względu na bardziej bezpośrednie wykorzystanie danych w praktyce – pozyskano dla masy ziaren (49) i liczby ziaren (25), natomiast najmniejszą dla cukrów (10) oraz biomasy (9). Nie zestawiono danych dla suchej masy kłosa z powodu różnic w fazie poboru materiału do badań – w tej pracy materiał był pozyskiwany w fazie wypełnienia ziarna, a wszystkie spośród zebranych publikacji na temat QTL suchej masy kłosa pędu głównego opracowano dla fazy dojrzałej, zatem dotyczyły w większym stopniu masy ziaren *per se*.

### 5.3.1. Liczba ziaren

Dla liczby ziaren najistotniejsze wśród zgromadzonego materiału naukowego z 25 publikacji naukowych (tabele: 16a, b) są chromosomy: 2B, 7A, 4B, 3B, 1B, 4A, 5B, 2D, 3A, 6A, 7B – ułożone w kolejności od najczęściej wymienianego pod względem analizowanych cech. Pod względem liczby prac w temacie, kolejność jest następująca: 2B, 4B, 3B, 1B, 7A, 2D, 4A, 5B, 3A, 6A, 7B – od największej liczby publikacji wskazujących na istnienie QTL na danym chromosomie. W zestawieniu z wynikami uzyskanymi w niniejszej pracy, brak jest spójności, ponieważ w kontroli, jako najważniejsze i stabilne w tych warunkach chromosomy, wymieniono 5D oraz 6B, których brak jest wśród najczęściej wymienianych w literaturze tematu. Wyniki te mogą się nie zgadzać ze względu na różnice metodyczne. Mimo to, obecność QTL liczby ziaren pszenicy na chromosomie 5D stwierdzono w kilku analizowanych pracach: Genc i wsp. (2013), Liu i wsp. (2014), Lu i wsp. (2014), Narjesi i wsp. (2015), Snape i wsp. (2007) oraz Xie i wsp. (2016). W oparciu o wyniki uzyskane w populacji CSDH nie było możliwe jednoznaczne wskazanie regionu chromosomu 5D, który w sposób stabilny, warunkowałby liczbę ziaren z rośliny. Natomiast dla chromosomu 6B powiązanie z liczbą ziaren wykazano w publikacjach: Azadi i wsp. (2014), Gao i wsp. (2015), Liu i wsp. (2014), McIntyre i wsp. (2010), Narjesi i wsp. (2015), Pinto i wsp. (2010) oraz Xu i wsp. (2014). W suszy natomiast wskazano na chromosom 7B, który znajduje się wśród najważniejszych dla warunkowania liczby ziaren chromosomów (tabele: 16a, b). Wspólne regiony wymienione w ramach kolokalizacji dla liczby ziaren w kontroli i suszy potwierdzają dotychczasowe doniesienia naukowe w tym zakresie (tabele: 16a, b). Region 7A.I (21,3-59,9 cM) warunkuje plonowanie, o czym świadczą stabilne QTL liczby ziaren wykryte w niniejszej pracy (C, D) oraz doniesienia literaturowe (Azadi i wsp., 2014; Dashti i wsp., 2007).



Tabela 16a. Zestawienie literatury QTL w zakresie: liczby i masy ziaren, biomasy oraz zawartości cukrów u pszenicy

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>	
<b>Chromosom</b>	<b>1A</b>	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Edae i wsp. (2014); Gupta i wsp. (2007); Marza i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007); Xu i wsp. (2014)	Ammiraju i wsp. (2004); Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Gupta i wsp. (2007); Huang i wsp. (2003); Kalous i wsp. (2015); Kumar i wsp. (2006); Livaja i wsp. (2011); Marza i wsp. (2006); Mason i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Quarrie i wsp. (2005); Snape i wsp. (2007); Tiwari i wsp. (2013); Varshney i wsp. (2000); Xie i wsp. (2016); Zhang i wsp. (2014)	Edae i wsp. (2014); Gupta i wsp. (2007); Snape i wsp. (2007)	Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>1B</b>	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Gupta i wsp. (2007); Marza i wsp. (2006); Pinto i wsp. (2010); Snape i wsp. (2007); Verma i wsp. (2005)	Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Hill i wsp. (2013); Huang i wsp. (2003); Kuchel i wsp. (2007); Marza i wsp. (2006); Mathews i wsp. (2008); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Nezhad i wsp. (2012); Pinto i wsp. (2010); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Verma i wsp. (2005); Xu i wsp. (2014); Zhang i wsp. (2014)	McIntyre i wsp. (2010); Snape i wsp. (2007);	Bennett i wsp. (2012a); Fu i wsp. (2011); Hill i wsp. (2013); McIntyre i wsp. (2010); Rebetzke i wsp. (2008);
	<b>1D</b>	Azadi i wsp. (2014); Edae i wsp. (2014); McIntyre i wsp. (2010);	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2014); Gupta i wsp. (2007); Mathews i wsp. (2008); McIntyre i wsp. (2010); Simmonds i wsp. (2014); Verma i wsp. (2005)	McIntyre i wsp. (2010)	Fu i wsp. (2011); Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>2A</b>	Azadi i wsp. (2014); Cui i wsp. (2013); Gao i wsp. (2015); Gupta i wsp. (2007); Narjesi i wsp. (2015); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014)	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Genc i wsp. (2013); Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2013); Huang i wsp. (2003); Lu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); McCartney i wsp. (2005); Mir i wsp. (2012); Narjesi i wsp. (2015); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Verma i wsp. (2005); Xie i wsp. (2016); Yang i wsp. (2007)	Gupta i wsp. (2007); Snape i wsp. (2007)	Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>
<b>Chromosom</b>	<b>2B</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Gupta i wsp. (2007), Hill i wsp. (2013, 2015); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Narjesi i wsp. (2015); Snape i wsp. (2007); Xu i wsp. (2014)	Azadi i wsp. (2014); Bellucci i wsp. (2015); Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2013, 2015); Huang i wsp. (2003, 2006); Kalous i wsp. (2015); Kumar i wsp. (2006); Liu i wsp. (2014); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Mason i wsp. (2010); McCartney i wsp. (2005); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Narjesi i wsp. (2015); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Tiwari i wsp. (2013); Verma i wsp. (2005); Xu i wsp. (2014); Zhang i wsp. (2014)	Gupta i wsp. (2007); Narjesi i wsp. (2015)	Bennett i wsp. (2012a); Fu i wsp. (2011); Hill i wsp. (2013); Rebetzke i wsp. (2008)
	<b>2D</b> Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Gupta i wsp. (2007); Marza i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014)	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012b); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Gupta i wsp. (2007); Huang i wsp. (2003, 2006); Kuchel i wsp. (2007); Kumar i wsp. (2016); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Simmonds i wsp. (2014); Verma i wsp. (2005); Xie i wsp. (2016); Yang i wsp. (2007); Zhang i wsp. (2014)	Azadi i wsp. (2014); Osipova i wsp. (2016)	Bennett i wsp. (2012a); Fu i wsp. (2011); Rebetzke i wsp. (2008); Salem i wsp. (2007); Yang i wsp. (2007)
	<b>3A</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Maphosa i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016)	Cui i wsp. (2013, 2014); Genc i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Yang i wsp. (2007)	Snape i wsp. (2007)	Bennett i wsp. (2012a); Rebetzke i wsp. (2008)

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>
<b>Chromosom</b>	<b>3B</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2015); Marza i wsp. (2006); Narjesi i wsp. (2015); Pinto i wsp. (2010); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016)	Azadi i wsp. (2014); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Hill i wsp. (2015); Huang i wsp. (2003, 2006) Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Mason i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Pinto i wsp. (2010); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014); Yang i wsp. (2007); Zhang i wsp. (2014)	Gupta i wsp. (2007); Snape i wsp. (2007)	Fu i wsp. (2011); Rebetzke i wsp. (2008);
	<b>3D</b> Edae i wsp. (2014); Gupta i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014)	Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013, 2014); Gao i wsp. (2015); Gupta i wsp. (2007); Kuchel i wsp. (2007); Kumar i wsp. (2016); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); McCartney i wsp. (2005); Quarrie i wsp. (2005); Snape i wsp. (2007)	Bennett i wsp. (2012)	Rebetzke i wsp. (2008); Xie i wsp. (2016);
	<b>4A</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012b); Cui i wsp. (2013); Gao i wsp. (2015); Hill i wsp. (2013); Kirigiwi i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); Pinto i wsp. (2010); Xie i wsp. (2016)	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Giura i Saulescu, 1996; Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2013, 2015); Kirigiwi i wsp. (2007); Kuchel i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); McCartney i wsp. (2005); Mir i wsp. (2012); Nezhad i wsp. (2012); Pinto i wsp. (2010); Quarrie i wsp. (2005); Xie i wsp. (2016); Yang i wsp. (2007)	Gupta i wsp. (2007); McIntyre i wsp. (2010)	Bouffier, 2014; Fu i wsp. (2011); McIntyre i wsp. (2010); Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016)
	<b>4B</b> Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Gupta i wsp. (2007)	Ammiraju i wsp. (2004); Cui i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Gupta i wsp. (2007); Huang i wsp. (2006); Kumar i wsp. (2016); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006);		Bennett i wsp. (2012a); Hill i wsp. (2013); McIntyre i wsp. (2010);

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>
<b>Chromosom</b>	<b>4B</b> Hill i wsp. (2015); Kirigiwi i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); – Lu i wsp. (2014); Marza c.d. i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007); Xu i wsp. (2014)	Mathews i wsp. (2008); McCartney i wsp. (2005); Mir i wsp. (2012); Nezhad i wsp. (2012); Pinto i wsp. (2010); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xu i wsp. (2014); Zhang i wsp. (2014)		Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>4D</b> Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Genc i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); McIntyre i wsp. (2010); Snape i wsp. (2007);	Bennett i wsp. (2012a); Genc i wsp. (2013); Gupta i wsp. (2007); Huang i wsp. (2003, 2006); Kuchel i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); McCartney i wsp. (2005); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014)	Snape i wsp. (2007)	Bennett i wsp. (2012a)
	<b>5A</b> Cui i wsp. (2013); Genc i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Xie i wsp. (2016)	Azadi i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Huang i wsp. (2006); Kumar i wsp. (2016); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Mason i wsp. (2010); Mathews i wsp. (2008); Mir i wsp. (2012); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Tiwari i wsp. (2013); Xie i wsp. (2016); Zhang i wsp. (2014)		Fu i wsp. (2011); Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>5B</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012b); Edae i wsp. (2014); Genc i wsp. (2013); Hill i wsp. (2013, 2015); Kuchel i wsp. (2007); Lu i wsp. (2014); Pinto i wsp. (2010);	Ammiraju i wsp. (2004); Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Hill i wsp. (2013, 2015); Huang i wsp. (2003); Kuchel i wsp. (2007); Kumar i wsp. (2016); Liu i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Mathews i wsp. (2008); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014); Yang i wsp. (2007); Zhang i wsp. (2014)	Edae i wsp. (2014)	Hill i wsp. (2013); Rebetzke i wsp. (2008)

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>
	<b>5D</b> Genc i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Lu i wsp. (2014); Narjesi i wsp. (2015); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016)	Genc i wsp. (2013); Huang i wsp. (2003); Liu i wsp. (2014); Narjesi i wsp. (2015); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Xu i wsp. (2014)	McIntyre i wsp. (2010); Osipova i wsp. (2016); Snape i wsp. (2007)	Fu i wsp. (2011); Rebetzke i wsp. (2008); Salem i wsp. (2007)
<b>Chromosom</b>	<b>6A</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Genc i wsp. (2013); Hill i wsp. (2015); Kuchel i wsp. (2007); Marza i wsp. (2006); Verma i wsp. (2005); Xu i wsp. (2014)	Asif i wsp. (2015); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Huang i wsp. (2006); Kuchel i wsp. (2007); Kumar i wsp. (2016); Liu i wsp. (2014); Maphosa i wsp. (2014); Mathews i wsp. (2008); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Tiwari i wsp. (2013); Xu i wsp. (2014); Yang i wsp. (2007)	Snape i wsp. (2007)	Bennett (2012a, b); Hill i wsp. (2013)
	<b>6B</b> Azadi i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Liu i wsp. (2014); McIntyre i wsp. (2010); Narjesi i wsp. (2015); Pinto i wsp. (2010); Xu i wsp. (2014)	Ammiraju i wsp. (2004); Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2014); Genc i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Mathews i wsp. (2008); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Narjesi i wsp. (2015); Quarrie i wsp. (2005); Tiwari i wsp. (2013); Zhang i wsp. (2014)	Snape i wsp. (2007)	Bouffier, 2014; Fu i wsp. (2011); McIntyre i wsp. (2010); Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>6D</b> Bennett i wsp. (2012a, b); Genc i wsp. (2013); Hill i wsp. (2013, 2015); Liu i wsp. (2014)	Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Genc i wsp. (2013); Giura i Saulescu, 1996; Gupta i wsp. (2007); Huang i wsp. (2003); Kuchel i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); Mason i wsp. (2010); Mathews i wsp. (2008); McCartney i wsp. (2005); Mir i wsp. (2012); Xu i wsp. (2014)	Gupta i wsp. (2007)	Rebetzke i wsp. (2008)
	<b>7A</b> Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b);	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a, b); Cui i wsp. (2013, 2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013);		Bennett i wsp. (2012a); Hill i wsp. (2013);

	<b>Liczba ziaren</b>	<b>Masa ziaren</b>	<b>Biomasa</b>	<b>Cukry</b>	
<b>Chromosom</b>	<b>7A</b> – c.d.	Edae i wsp. (2014); Genc i wsp. (2013); Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2013); Liu i wsp. (2014); Quarrie i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007)	Golabadi i wsp. (2011); Gupta i wsp. (2007); Hill i wsp. (2013, 2015); Huang i wsp. (2003, 2006); Hyne i wsp. (1994); Kalous i wsp. (2015); Kumar i wsp. (2006, 2016); Marza i wsp. (2006); Mathews i wsp. (2008); McIntyre i wsp. (2010); Mir i wsp. (2012); Narjesi i wsp. (2015); Nezhad i wsp. (2012); Quarrie i wsp. (2005, 2006); Snape i wsp. (2007); Yang i wsp. (2007); Zhang i wsp. (2014)	Narjesi i wsp. (2015); Quarrie i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007)	Rebetzke i wsp. (2008); Yang i wsp. (2007)
	<b>7B</b>	Bennett i wsp. (2012a); Cui i wsp. (2013); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Liu i wsp. (2014); Marza i wsp. (2006); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016)	Cui i wsp. (2013, 2014); Edae i wsp. (2014); Gao i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013); Golabadi i wsp. (2011); Hill i wsp. (2015); Huang i wsp. (2006); Hyne i wsp. (1994); Kuchel i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014); Mathews i wsp. (2008); Mir i wsp. (2012); Quarrie i wsp. (2005); Simmonds i wsp. (2014); Snape i wsp. (2007); Xie i wsp. (2016); Zhang i wsp. (2014)	Edae i wsp. (2014)	Bennett i wsp. (2012a); Hill i wsp. (2013); Rebetzke i wsp. (2008); Xie i wsp. (2016); Yang i wsp. (2007)
	<b>7D</b>	Kuchel i wsp. (2007)	Azadi i wsp. (2014); Bennett i wsp. (2012a); Genc i wsp. (2013); Kumar i wsp. (2016); Marza i wsp. (2006); Mir i wsp. (2012); Nezhad i wsp. (2012); Snape i wsp. (2007); Tiwari i wsp. (2013)	Snape i wsp. (2007)	Rebetzke i wsp. (2008); Salem i wsp. (2007); Yang i wsp. (2007)

Tabela 16b. Liczba cech oraz publikacji użytych do porównania liczby i masy ziaren, biomasy oraz zawartości cukrów

Cecha Chr.	Liczba ziaren		Masa ziaren		Biomasa		Cukry	
	Cechy	Publikacje	Cechy	Publikacje	Cechy	Publikacje	Cechy	Publikacje
1A	9	7	29	21	3	3	11	2
1B	11	10	28	20	2	2	12	5
1D	3	3	8	8	1	1	3	3
2A	8	8	24	20	2	2	4	2
2B	17	16	45	31	3	2	11	4
2D	9	9	24	18	3	2	11	5
3A	9	8	12	9	1	1	7	2
3B	12	11	32	20	2	2	10	3
3D	3	3	14	12	1	1	5	2
4A	10	9	30	23	2	2	9	6
4B	13	13	28	21	-	-	12	5
4D	7	7	22	16	1	1	5	3
5A	6	5	26	17	-	-	3	3
5B	10	9	29	25	1	1	8	2
5D	6	6	12	9	3	3	6	3
6A	9	8	33	21	1	1	6	3
6B	8	7	20	14	1	1	10	5
6D	6	6	14	13	1	1	1	1
7A	15	10	42	28	5	3	13	4
7B	9	8	26	18	1	1	9	5
7D	1	1	14	9	1	1	6	3

Chr. – chromosom

### 5.3.2. Masa ziaren

Masa ziaren pszenicy zarówno w fazie wypełnienia ziarna jak i w fazie dojrzałości roślin posłużyła zestawieniu chromosomów wymienianych najczęściej w literaturze tematu (tabele: 16a, b). Pod względem liczby cech są to kolejno chromosomy: 2B, 7A, 6A, 3B, 4A, 1A, 5B, 1B, 4B, 5A, 7B, 2A oraz 2D. Tymczasem pod kątem liczby publikacji wymienianych w tym temacie wskazane wyżej chromosomy kolejność jest następująca: 2B, 7A, 5B, 4A, 1A, 4B, 6A, 1B, 2A, 3B, 2D, 7B oraz 5A. Powyższe dane jednoznacznie wysuwają na pierwszy plan chromosomy 2B i 7A w warunkowaniu masy ziaren u pszenicy. Przedstawione w niniejszej pracy wyniki wskazują, że przy optymalnym nawadnianiu stabilny wpływ na warunkowanie masy ziaren z rośliny mają chromosomy 5A i 5D. W przypadku pierwszego z nich najważniejszym regionem jest region 5A.V, natomiast na drugim nie stwierdzono stabilnego regionu. O ile wśród najczęściej wymienianych chromosomów w tym zakresie w literaturze znajdujemy chromosom 5A, to w przypadku chromosomu 5D wskazania znaleziono zaledwie w przypadku dziewięciu spośród

analizowanych dwudziestu pięciu prac prowadzonych w różnych warunkach także stresów środowiskowych (Genc i wsp., 2013; Huang i wsp., 2003; Narjesi i wsp., 2015; Liu i wsp., 2014; Quarrie i wsp., 2005, Snape i wsp., 2007; Simmonds i wsp., 2014; Xie i wsp., 2016; Xu i wsp. 2014;). W suszy determinacja tej cechy jest odmienna – stabilne regiony wykazano na chromosomach 1A i 7B, wymienianych często w literaturze w kontekście badań QTL masy ziaren. Niestety uzyskane tu wyniki pozostają bez wskazania regionów o największym znaczeniu. W przypadku rozpatrywania QTL łącznie dla obu grup roślin (C, D) stabilnymi regionami kontrolującymi masę ziaren pszenicy są 1B.VI oraz 3B.I, co jest zgodne ze zgromadzoną literaturą (tabele: 16a, b).

### 5.3.3. Biomasa

Na podstawie zebranych publikacji naukowych (tabele: 16a, b) najważniejszymi chromosomami kształtującymi biomasę u pszenicy, są uszeregowane ze względu na liczbę cech: 7A, 1A, 2B, 2D, 5D, 1B, 2A, 3B oraz 4A, natomiast według kryterium liczby publikacji: 1A, 5D, 7A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3B i 4A. Jednakże należy zaznaczyć, że zestawienie to wykonano na podstawie niewielkiej liczby dostępnych doniesień dotyczących QTL biomasy (9 publikacji), w tym także rozumianej pod pojęciem plonu biologicznego. Badania prowadzone w grupie roślin kontrolnych populacji CSDH pozwoliły na wskazanie stabilnego chromosomu 2B dla tej cechy, co jest zgodne z wynikami otrzymanymi przez Gupta i wsp. (2007) oraz Narjesi i wsp. (2015). W suszy, w niniejszej pracy, nie uzyskano QTL powtarzających się w latach dla tych samych chromosomów. Analiza wyników pomiędzy traktowaniami pozwoliła na wskazanie regionów ważnych dla warunkowania biomasy: 7A.V, 4B.I, 6D.V, 7D.II. Z czego chromosom 7A jest najczęściej wskazywany w kontekście badań w tym zakresie (tabele: 16a, b), chromosomy 6D i 7D w pojedynczych pracach (Gupta i wsp., 2007; Snape i wsp., 2007), a dla chromosomu 4B nie znaleziono odwołania w zebranej w tabeli 16a literaturze.

### 5.3.4. Zawartość cukrów

Większość, spośród dostępnych prac przedstawiających QTL zawartości cukrów u pszenicy była tworzona w oparciu o zawartość cukrów w łodydze lub całym pędzie (Bennett i wsp., 2012a, b, Bouffier, 2014; Li i wsp., 2015a; McIntyre i wsp., 2010; Rebetzke i wsp., 2008; Snape i wsp., 2007; Yang i wsp., 2007). Jedynie pojedyncza praca indentyfikuje QTL zawartości cukrów w ziarnie pszenicy (Fu i wsp., 2011), natomiast brak publikacji na temat zawartości cukrów w liściach czy niedojrzałych kłosach *T. aestivum* L. W kontekście największej liczby cech związanych z zawartością cukrów, uszeregowanie



najważniejszych chromosomów – od najczęściej po najrzadziej wymienianych w literaturze – jest następujące: 7A, 1B, 4B, 1A, 2B, 2D, 3B, 6B, 4A oraz 7B, podczas gdy pod względem liczby publikacji wskazujących na ich udział, chromosomy ułożyć można w następującej kolejności: 4A, 1B, 2D, 4B, 6B, 7B, 2B, 7A, 3B oraz 1A. Natomiast dla wszystkich cech związanych z zawartością cukrów rozpatrywanych łącznie dla badanych organów w niniejszej pracy, w suszy najwięcej stabilnych QTL różnych cech zlokalizowano na chromosomie 2B ( $WSC_{FL}$ ,  $WSC_P$ ,  $SUC_E$ ) oraz na chromosomach: 2A ( $WSC_{FL}$  i  $GLU_{FL}$ ), 4A ( $SUC_{FL}$  i  $MAL_{FL}$ ), 5A ( $WSC_E$  i  $GLU_E$ ), 6B ( $WSC_{FL}$  i  $FRU_{FL}$ ) oraz 7B ( $SUC_{FL}$  i  $GLU_P$ ). W ramach przeprowadzonych badań nie udało się zidentyfikować w tych warunkach powtarzalnych w latach wyników w obrębie chromosomów: 1B, 3A, 3D, 4B, 4D, 5B, 6A, 6D, 7A i 7D. Tymczasem w kontroli największą liczbę QTL dla badanych cukrów wykryto na chromosomie 5A w przypadku zawartości cukrów w kłosie: WSC, glukozy i fruktozy oraz fruktozy w liściu. Natomiast na chromosomie 6B w tych samych warunkach zmapowano stabilne QTL warunkujące zawartość cukrów w liściu: WSC, glukozy oraz sacharozy. Istotny wpływ na zawartość cukrów mają także chromosomy 2B ( $SUC_{FL}$  i  $MAL_E$ ) i 7B ( $WSC_{FL}$  i  $FRU_P$ ). Nie stwierdzono powtarzalności pomiędzy wynikami QTL różnych lat w kontroli na chromosomach: 1A, 3A, 3B, 4B, 4D i 7D. Zestawienie wyników analiz w suszy i kontroli dla wszystkich trzech organów pozwala stwierdzić, że chromosomami, na których identyfikujemy stabilne QTL badanych zawartości cukrów, są przede wszystkim: 2B, 5A, 6B i 7B, co w dużej mierze odpowiada zgromadzonym danym literaturowym (tabele: 16a, b). Jedynie w przypadku chromosomu 5A zaledwie trzy cechy związane z zawartością cukrów, w tym zawartość WSC w pędzie populacji Sunco x Tasman, wydajność akumulacji WSC oraz zawartość rafinozy w ziarnie były przedstawione w badaniach Fu i wsp. (2011), Rebetzke i wsp. (2008) oraz Yanga i wsp. (2007). Na podstawie wyników uzyskanych w populacji pszenicy CSDH stwierdzono, że chromosom 5A odgrywa ważną rolę w regulacji zawartości WSC oraz glukozy w kłosie w kontroli i w suszy, a także zawartości fruktozy w liściu flagowym i w kłosie w kontroli. W oparciu o badania własne, zauważono dodatkowo, że w stresie suszy szczególnie ważne są chromosomy 2A i 4A, które warunkują przede wszystkim zawartość cukrów w liściu, a szczególnie: WSC, glukozę, sacharozę i maltozę. Zarówno w kontroli jak i w suszy, nie stwierdzono stabilnych QTL zawartości cukrów na chromosomach: 3A, 4B, 4D i 7D, co nie wyklucza ich związku z cechami w innych populacjach lub warunkach środowiska (tabele: 16a, b).

#### 5.4. Wybrane chromosomy zawierające regiony i markery skupiające stabilne QTL elementów składowych plonu i zawartości cukrów u pszenicy

Wykrycie QTL w tym samym regionie chromosomu w różnych środowiskach, jest przesłanką do praktycznego wykorzystania wyników QTL, np. w selekcji wspomagananej markerami (ang. *Marker-Assisted Selection*, MAS). Badanie zmienności fenotypowej elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych w odmiennych warunkach wilgotności gleby wraz z analizą QTL, pozwala wyróżnić regiony, które z osobna mają wpływ na charakteryzowane cechy oraz w przypadku zgodnych znaków efektu addytywnego wykazują najprawdopodobniej działanie plejotropowe. Zwłaszcza te regiony, które warunkują większy procent zmienności cechy, mogą zostać wykorzystane w selekcji odmian odpornych na suszę oraz do poszukiwań genów kandydujących.

Uzyskanie zgodnych lokalizacji QTL ważnych cech agronomicznych i cech fizjologiczno-biochemicznych stanowi potwierdzenie związku między cechami (Prioul i wsp. 1997; Tuberosa 2012). Istnienie związku pomiędzy elementami składowymi plonu przedstawiono w pracy Acuña-Galindo i wsp., (2015) gdzie QTL plonu ziarna pszenicy miały wspólne *loci* z QTL liczby ziaren i biomasy – odpowiednio w 50% i 46 %. Bezpośrednie kolokalizacje QTL zawartości cukrów i elementów składowych plonu stwierdzono dla licznych markerów na wszystkich chromosomach pszenicy CSDH– za wyjątkiem 4D (tabela 17) oraz w obrębie grup cech: zawartości cukrów (tabela 18) i elementów składowych plonu (tabela 19). W poniższym omówieniu – ze względu na obszerną ilość materiału – uwzględniono zaledwie siedem chromosomów, w których zidentyfikowano regiony grupujące stabilne QTL dla co najmniej dwu cech: 4A.I, 4A.III, 5A.II, 5A.III, 7A.V, 2B.I, 2B.II, 2B.III, 6BII, 7B.I i 2D.I. W tej części zostaną także wskazane markery które, ze względu na związek z kontrolowanymi cechami, mogą być wykorzystane między innymi do selekcji odmian tolerancyjnych na stres suszy lub poszukiwania genów kandydujących (tabele: 17-19).

##### 5.4.1. Chromosom 6B

Najczęściej wskazywany w niniejszej pracy, w przypadku obu grup roślin (C i D) oraz licznych cech, chromosom 6B zawiera *loci* kontrolujące liczbę ziaren (Gao i wsp., 2015; Liu i wsp., 2014; McIntyre i wsp., 2010; Narjesi i wsp., 2015; Pinto i wsp., 2010; Xu i wsp. 2014), masę kłosa w stadium dojrzałości (Narjesi i wsp., 2015), plon ziarna w kontroli i w suszy (Azadi i wsp., 2014; Mathews i wsp., 2008; Narjesi i wsp., 2015; Quarrie i wsp., 2005) masę ziaren z kłosa i masę tysiąca ziaren (Genc i wsp., 2013; Tiwari i wsp., 2013)

oraz biomasę (Snape i wsp., 2007). W kilku pracach na chromosomie 6B wykryto QTL kontrolujące zawartość cukrów rozpuszczalnych w łodydze/ pędzie czy rafinozy w ziarnie (Fu i wsp., 2011; McIntyre i wsp., 2010; Rebetzke i wsp., 2008; Yang i wsp., 2007). W badaniach własnych nie zidentyfikowano na tym chromosomie stabilnych *loci* zawartości cukrów rozpuszczalnych w dokłosiu ani rafinozy w kłosie. Natomiast, stwierdzono prawdopodobny udział genów, zlokalizowanych na chromosomie 6B, w kontrolowaniu zawartości cukrów w liściu flagowym, w tym: ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w kontroli i w suszy, glukozy i sacharozy w kontroli, a fruktozy w suszy.

Wiele QTL zlokalizowano dla obu traktowań w regionie 6B.II (65-109,8 cM). Jak wynika z przedstawionych badań, region ten zawiera *loci* wpływające na suchą masę kłosa (C, D), ostateczną liczbę ziaren z rośliny (C) oraz ogólną zawartość cukrów rozpuszczalnych w liściu (C, D), w tym glukozy i sacharozy (C) oraz fruktozy (D). Świadczą o tym stabilne QTL zidentyfikowane w regionie w obu grupach roślin (C i D) lub w co najmniej dwu latach doświadczeń w jednej z grup. Czyczyło-Mysza i wsp. (2013) w oparciu o populację CSDH, również zidentyfikowali w tym regionie największą łączną liczbę QTL parametrów kinetyki fluorescencji chlorofilu *a*, zawartości chlorofilu w liściu flagowym oraz masy ziarna z kłosa pędu głównego mierzonych przy optymalnym nawadnianiu.

W niniejszej pracy, przy markerze *Xgwm325* zmapowano QTL suchej masy kłosa, zawartości maltozy w kłosie oraz ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych, a także glukozy i fruktozy w liściu w stresie suszy. Do tej pory zidentyfikowano przy tym samym markerze MQTL odpowiadający za wypełnienie ziarna, wydajność fotosyntezy oraz masę kłosa (Acuña-Galindo i wsp., 2015). Niniejszym potwierdzono, że region 6B.II ma związek z warunkowaniem masy kłosa i najprawdopodobniej związany jest z wydajnością procesu fotosyntezy.

Przy sąsiednim markerze (*wPt-2424*) zmapowano QTL suchej masy kłosa (C, D) oraz WSC (D), glukozy (D), fruktozy (C, D) i sacharozy (C) w liściu flagowym, a także maltozy (D) w kłosie. Genc i wsp. (2013) w stresie zasolenia u pszenicy zmapowali w tym samym *locus* QTL zawartości jonów sodu, co może łącznie wskazywać na związek obszaru chromosomu wyznaczonego przez marker *wPt-2424* z warunkowaniem wielu różnych cech w stresach środowiskowych, w tym stresie suszy i zasolenia.

Przy markerach: *wPt-2000* i *Xpsp3118* zidentyfikowano liczne QTL suchej masy kłosa (C, D) oraz pojedyncze wskazania dla liczby ziaren (C), zawartości ogólnej puli

cukrów rozpuszczalnych w liściu (C, D) oraz fruktozy (C, D) i glukozy (D). Znaleziono tylko odniesienie w literaturze dotyczące markera *Xpsp3118*, w pobliżu którego zlokalizowano QTL masy tysiąca ziaren (Habash i wsp., 2007), co może świadczyć o związku tego regionu z elementami składowymi plonu.

Rebetzke i wsp. (2008) zidentyfikowali QTL warunkujący ogólną zawartość cukrów w pędzie, sprzężony z markerem *Xwg232*, zlokalizowanym w regionie 6B.II mapy CSDH. Brak stabilnych QTL zawartości cukrów w dokłosisi dla markera *Xwg232* w niniejszych badaniach w populacji CSDH uniemożliwia potwierdzenie doniesień literaturowych (Rebetzke i wsp., 2008). Wykazano natomiast udział obszaru chromosomu 6B, wyznaczonego przez markery *Xwg232* oraz *wpt-9791*, w określaniu zawartości cukrów w liściu i kłosie roślin pszenicy CSDH.

W analizowanej populacji, w pozycji 83 cM chromosomu 6B, odnotowano QTL sprzężone z markerami *Xwmc397* oraz *wPt-5461*, dla takich cech, jak: sucha masa kłosa (C, D), ogólna zawartość cukrów rozpuszczalnych (C, D) oraz glukozy (D), fruktozy i sacharozy w liściu (C, D), a maltozy w kłosie (C, D). Za wyjątkiem maltozy, dodatni wpływ – na każdą z cech – wykazuje allel SQ1. Habash i wsp. (2007) w tej samej populacji, wykryli QTL masy ziarna z kłosa oraz liczby kłosów z rośliny, sprzężone z markerem *Xwmc397*, gdzie w pierwszym z przypadków pozytywny wpływ wywierał SQ1, a w drugim CS. Obecność w tym samym *locus* grup cech o takim samym znaku efektu addytywnego, wskazuje na występowanie plejotropizmu w jego obrębie. W tym regionie zidentyfikowano także meta-QTL warunkujący następujące cechy: biomasę, dyskryminację izotopu węgla, wigor koleoptyla, wypełnienie ziarna, HI, względną zawartość chlorofilu, status wodny i WSC (Acuña-Galindo i wsp., 2015). Niniejszym potwierdzono związek markera *Xwmc397* z ogólną zawartością cukrów rozpuszczalnych oraz wskazano na prawdopodobne sprzężenie licznych cech biochemiczno-fizjologiczno-agronomicznych w pobliżu tego markera dla różnych populacji pszenicy.

Przy kolejnym z markerów, *wPt-3060*, zidentyfikowano liczne QTL: suchej masy kłosa (C, D), liczby ziaren (C), a także WSC (C, D), glukozy (C, D), fruktozy (C, D) w liściu i maltozy (C, D) w kłosie. Natomiast Bennett i wsp. (2012a) zlokalizowali przy tym markerze QTL względnej zawartości chlorofilu w różnych środowiskach, w tym w suszy. Z danych niepublikowanych wynika, że istnieje istotny statystycznie ( $p < 0,01$ ), dodatni związek pomiędzy względną zawartością chlorofilu, a suchą masą kłosa oraz liczbą ziaren w suszy, natomiast nie wykazano istotnej korelacji pomiędzy względną zawartością

chlorofilu, a ogólną zawartością cukrów w liściu, w tym zawartością glukozy lub fruktozy, czy zawartością maltozy w kłosie. W kontroli natomiast wystąpiły różnice względem suszy w relacji SPAD – WSC<sub>FL</sub> oraz SPAD – GLU<sub>FL</sub>, które można określić odpowiednio, jako korelację wysoką i przeciętną – obie istotne statystycznie przy  $p < 0,01$ . Występowanie QTL w tym samym regionie dla SPAD i wyżej wymienionych cech nie jest zaskakujące, zwłaszcza w przypadku kontroli, gdzie relacja ta wynika przypuszczalnie z prowadzonej w niezachwianym trybie produkcji fotosyntetycznej, wiążącej się ze wzrostem zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu, w tym glukozy. W suszy relacje te są zaburzone. Współistnienie QTL względnej zawartości chlorofilu oraz liczby ziaren i masy kłosa przy markerze *wPt-3060*, w połączeniu z przeciętnymi lub wysokimi wartościami korelacji pomiędzy tymi cechami, wskazują łącznie na prawdopodobny związek tego regionu z procesem fotosyntezy. Potwierdzają to również badania Czyczyło-Myszy (2013) oraz Czyczyło-Myszy i wsp. (2013).

W tym rozległym regionie, ważne skupiska QTL lokalizują się, w oparciu o niniejsze badania, także w przedziałach wyznaczonych przez markery:

- *wPt-2564 – Xm87p78.5a*: liczba ziaren (C), sucha masa kłosa (C, D) oraz WSC (D), glukoza (D) i fruktoza (C, D) w liściu, a maltoza w kłosie (C, D),
- *GSI – wPt-9881*: sucha masa kłosa (C, D), WSC (D), glukoza (D) i fruktoza (D) w liściu, oraz maltoza w kłosie (D)].

Ponadto w związku z markerem *Xpsp3112.2*, w populacji CSDH, zlokalizowano QTL: suchej masy kłosa (C, D), WSC (D), glukozy (D) i fruktozy (C, D) w liściu, oraz maltozy w kłosie (D).

Spośród nich jedynie w przypadku markera *Xm87p78.5a*, znaleziono w publikacjach naukowych prowadzonych na tej samej populacji pszenicy, QTL warunkujące: plon w kontroli, przy niskim poziomie N, czy różnym zasoleniu gleby (Quarrie i wsp., 2005), oraz zawartość N w dokłosiu i w ziarnie. Ponadto w pobliżu, przy markerze *psp3118*, wykryto również QTL masy tysiąca ziaren (Habash i wsp., 2007). W każdym z powyższych przypadków, związanych z markerem *Xm87p78.5a*, allelem podwyższającym wspomniane cechy był allel pochodzący od SQ1. W badaniach własnych, odnotowano również pozytywne oddziaływanie allela SQ1, zarówno w przypadku suchej masy kłosa, fruktozy w liściu w obu grupach roślin (C, D), jak również WSC i glukozy w liściu w suszy. Wyjątki stanowią: liczba ziaren w kontroli, a w obu grupach (C, D) maltoza

w kłosie. Na obie cechy pozytywny wpływ ma obecność w tym regionie allele CS. Badania prowadzone w różnych latach i środowiskach dowodzą, że zmienność środowiskowa wpływa na wykrywalność QTL, zatem nie w każdych warunkach zostanie wykryty QTL danej cechy. Identyfikacja w tym samym regionie QTL kilku cech o jednakowym znaku efektu addytywnego allele matczynego, świadczy najpewniej o występującej plejotropii. Zatem najprawdopodobniej jeden z genów związanych z tym obszarem warunkuje nie tylko plon w różnych warunkach środowiska, ale również masę tysiąca ziaren, suchą masę kłosa pędu głównego, zawartość N w łodydze i w ziarnie oraz w ziarnie w przeliczeniu na kłos, jak również WSC, glukozę i fruktozę w liście. *Locus* z nim związane, jest przypuszczalnie sprzężone z *locus* związanym z genem kształującym liczbę ziaren z pędów bocznych oraz maltozę w kłosie.

Yang i wsp. (2007) zidentyfikowali QTL zawartości cukrów rozpuszczalnych w łodydze pszenicy przy markerze *Xgwm219*, który jest ostatni w regionie 6B.II. Przy tym samym markerze i chromosomie Shukla i wsp. (2015) zmapowali QTL plonu ziarna. Ponadto zidentyfikowano na nim QTL: masy ziarna (Mir i wsp., 2012), masy tysiąca ziaren (Genc i wsp., 2013) oraz indeksu wrażliwości MTZ na wysokie temperatury (Tiwari i wsp., 2013). Dodatkowo zmapowano tu meta-QTL wigoru koleoptyla i WSC (Acuña-Galindo i wsp., 2015). Analiza QTL, przeprowadzona w populacji CSDH, wykazała przy markerze *Xgwm219* jedynie QTL suchej masy kłosa, ale stwierdzony zarówno w suszy jak i przy optymalnym nawadnianiu. W pobliżu tego regionu Yang i wsp. (2007) zidentyfikowali QTL efektywności wypełnienia ziarna na wczesnym i późnym etapie tego procesu. Dodatkowo na chromosomie homologicznym (6D) Shukla i wsp. (2015), zidentyfikowali dla markera *gwm325*, który w populacji CSDH znajduje się w obrębie wyróżnionego regionu 6B.II, pojedynczy QTL plonu ziarna w kontroli. Można przypuszczać, że markery *gwm219* i *gwm325* wyznaczają region warunkujący plon i jego elementy składowe, ze szczególnym uwzględnieniem masy tysiąca ziaren i suchej masy kłosa pędu głównego a także, czego nie potwierdzono w niniejszych badaniach, kontrolujący zawartość cukrów rozpuszczalnych w łodydze.

#### 5.4.2. Chromosom 7B

Kolejnym szczególnie istotnym chromosomem, na którym zmapowano wiele QTL analizowanych w pracy cech, jest chromosom 7B. Zlokalizowano na nim stabilne QTL suchej masy kłosa i masy ziaren z rośliny w suszy. Związek *loci* zlokalizowanych na tym chromosomie z plonowaniem, zarówno w stresie suszy, jak i w warunkach optymalnego

nawodnienia, potwierdzają dane literaturowe (Gao i wsp., 2015; Genc i wsp., 2013; Golabadi i wsp., 2011; Hill i wsp., 2015; Huang i wsp., 2006; Hyne i wsp., 1994; Liu i wsp., 2014; Mathews i wsp., 2008; Quarrie i wsp., 2005; Simmonds i wsp., 2014; Snape i wsp., 2007; Xie i wsp., 2016; Zhang i wsp., 2014). Na chromosomie 7B zidentyfikowano także QTL WSC w łodydze/ pędzie, głównie w fazie kwitnienia (Rebetzke i wsp., 2008; Xie i wsp., 2016; Yang i wsp., 2007;). Dodatkowo stwierdzono na nim QTL kontrolujące mio-inozytol (Bennett i wsp., 2012a; Hill i wsp., 2013), który ochrania enzymy cytoplazmatyczne przed szkodliwym wpływem wolnych rodników (Valliyodan i Nguyen, 2006). Chromosom 7B przypuszczalnie warunkuje również zawartość fruktozy w dokłosiu przy optymalnym nawadnianiu, na co wskazują prezentowane tu analizy.

W regionie I chromosomu 7B ujawniły się skupienia *loci* kontrolujące liczbę ziaren (C, D), suchą masę kłosa (C, D), ogólną zawartość cukrów rozpuszczalnych (C) i sacharozy w liściu (D) oraz glukozy (C) i fruktozy (C, D) w dokłosiu. Metodą CIM zlokalizowano w jego obrębie pojedyncze QTL masy ziaren w suszy, maltozy (D) w liściu, WSC (C), sacharozy (D) i maltozy (D) w dokłosiu, WSC (C) oraz sacharozy (D) w kłosie. Dodatkowe dane dotyczące QTL glukozy (D) w dokłosiu oraz fruktozy (D) w kłosie – dla obszaru 7B.I – otrzymano metodą SMAadd. Badania prowadzone dotychczas na populacji CSDH, przez zespoły Quarrie’go (2005) i Habasha (2007), pozwoliły na powiązanie tego regionu z plonem w kontroli, przy niskim poziomie N i przy różnym zasoleniu gleby oraz z liczbą dni do kwitnienia i zawartością azotu w ziarnie. QTL zidentyfikowane w niniejszej pracy, jako przynależne do tego *locus*, nie posiadają tego samego znaku efektu addytywnego, podobnie wykazano we wcześniejszych badaniach dla innych cech (Habash i wsp., 2007; Quarrie i wsp., 2005). Porównanie znaków efektów addytywnych QTL otrzymanych w tym regionie w populacji Chinese × Spring prowadzi do następującego pogrupowania cech: elementy składowe plonu (plon, biomasa, sucha masa kłosa), zawartość azotu w ziarnie oraz zawartość ogólna cukrów w liściu flagowym (C) są podwyższone w obecności allela SQ1, natomiast allel CS zwiększa liczbę dni do kwitnienia oraz podnosi zawartość glukozy i fruktozy w dokłosiu. Prace prowadzone na innej populacji pszenicy przez Acuña-Galindo i wsp. (2015) doprowadziły do wyznaczenia w obrębie tego regionu, przy markerze *Xwmc76*, meta-QTL kontrolującego: liczbę dni do kłoszenia/ kwitnienia, dojrzałość, plon i jego elementy składowe, status wodny oraz dyskryminację izotopu węgla. Stanowi to dodatkowe potwierdzenie zarówno wcześniejszych (Habash i wsp., 2007; Quarrie i wsp., 2005) jak i obecnych analiz dotyczących QTL plonu, prowadzonych na populacji CSxSQ1.

### 5.4.3. Chromosom 5A

Na długim ramieniu chromosomu 5A zostały dotychczas zlokalizowane główne geny tolerancji na stres mrozu (Fr1) i wymagań wernalizacyjnych (Vrn1) (Roberts 1986; Sutka i Snape 1989 – cyt. za: Galiba i wsp., 1995). Wykazano również, że podstawienie chromosomu 5A odmiany Chinese Spring, wrażliwej na stres chłodu, chromosomem 5A odmiany ozimej Cheyenne skutkuje wzrostem tolerancji na chłód (Sutka 1981; Veisz and Sutka, 1989 – cyt. za: Galiba i wsp., 1995). Badania własne, przeprowadzone w populacji CSDH, wskazują na udział chromosomu 5A w kształtowaniu zawartości WSC w kłosie (C), w tym glukozy i fruktozy (C i D). Dodatkowo uzyskano, w związku z nim, stabilne QTL: zawartości fruktozy w liściu (C) oraz masy ziarna (C). Powyższe wyniki potwierdzają rolę chromosomu 5A w budowaniu masy ziarna, co zostało już wcześniej stwierdzone w licznych pracach (Azadi i wsp., 2014; Gao i wsp., 2015; Genc i wsp., 2013; Liu i wsp., 2014; Mir i wsp., 2012). Natomiast nie odnotowano dotychczas QTL zawartości cukrów w kłosie i w liściu na tym chromosomie pszenicy. Stwierdzono jedynie wpływ chromosomu 5A na akumulację WSC i zawartość cukrów w łodydze/ pędzie oraz zawartość rafinozy w ziarnie (Fu i wsp., 2011; Rebetzke i wsp., 2008; Yang i wsp., 2007). Dwa regiony, 5A.II i 5A.III, ze względu na współwystępowanie w nich stabilnych QTL co najmniej dwu różnych cech zostaną omówione poniżej.

W drugim z pięciu regionów wyznaczonych na chromosomie 5A (98,4-117,1 cM) zidentyfikowano, stabilny w latach, QTL zawartości fruktozy w liściu flagowym przy optymalnym nawadnianiu. Ponadto zlokalizowano pojedyncze *loci* związane z masą ziaren i ogólną zawartością cukrów w kłosie, w tym fruktozy (C) oraz zawartością glukozy we wszystkich zbadanych w pracy częściach roślin (liść i kłos – w kontroli, dokłosie – w suszy). Dodatkowo analiza SMAadd. wykazała istnienie nowych, nie zidentyfikowanych w CIM QTL: DWP (C), GLU<sub>E</sub> (D) i FRU<sub>E</sub> (D). W tym regionie, przy markerze *wPt-4262*, zlokalizowano dotychczas QTL plonu i liczby ziaren (Maphosa i wsp., 2014). W populacji CSDH przy *Xpsr967.3* zmapowano również QTL średniej produktywności w suszy i kontroli (Dashti i wsp., 2007) oraz QTL: świeżej masy liścia oraz białek rozpuszczalnych (Habash i wsp., 2007), na które allel SQ1 działał podwyższająco. Potwierdza to prawidłowość lokalizacji na tym chromosomie QTL masy ziarna, a inne QTL zidentyfikowane w tym obszarze w populacji CSDH, przemawiają za warunkowaniem przez ten region nie tylko liczby ziaren – jak wskazuje literatura – ale również ogólnej



zawartości cukrów w kłosie – w tym glukozy i fruktozy – w suszy i w warunkach kontrolnych.

Region 5A.III (119,5–145,5 cM), położony w bezpośrednim sąsiedztwie regionu 5A.II, zawiera kolokalizacje QTL: WSC, glukozy i fruktozy w kłosie (C, D). Ponadto występują tu QTL zawartości glukozy (C) i fruktozy (D) w dokłosiu oraz WSC (D) i sacharozy (C) w liściu oraz masy ziaren (C) i biomasy rośliny (C). Opublikowano badania dotyczące QTL syntetazy glutaminowej oraz zawartości N w łodydze (Habash i wsp., 2007), zlokalizowanych przy markerze *Xwmc388b-5A*, gdzie pierwszy z QTL wyraźnie współwystępował z *QWSC<sub>P(D)</sub>-5A* oraz *GLU<sub>P(D)</sub>*, *GLU<sub>E(C)</sub>* i *FRU<sub>E(C)</sub>*, a wartość cechy w przeciwieństwie do cech zlokalizowanych przez zespół Habash i wsp. (2007) podwyższał w każdym z przypadków allel CS. Na ten region rozciąga się również QTL średniej produktywności (Dashti i wsp., 2007), wymieniony wyżej w regionie poprzednim, który wykazuje bezpośrednią kolokalizację z *QGWP(C)-5A.3*, *QDWP(C)-5A.1*, *QWSC<sub>E(D)</sub>-5A.1*, *QGLU<sub>E(C)</sub>-5A.3*, *QGLU<sub>E(D)</sub>-5A.1*, *QFRU<sub>E(C)</sub>-5A.2* i *QFRU<sub>E(D)</sub>-5A* (CIM) oraz z *GLU<sub>P(D)</sub>* i *GLU<sub>E(D)</sub>*(SMAadd.) przy markerze *Xpsr575.2-5A*. Powyższe cechy, poza masą ziaren i średnią produktywnością, łączy najprawdopodobniej zjawisko plejotropizmu, a pozytywny wpływ ma obecność allela CS w tym obszarze. Również w populacji CSDH, przy sąsiednim markerze (*vrn-A1*), oprócz *QWSC<sub>E(C)</sub>-5A.2*, zlokalizowano także QTL: plonu (Quarrie i wsp., 2005), aktywności syntetazy glutaminowej w liściu, dni do kwitnienia oraz zawartości azotu w łodydze i w ziarnie (Habash i wsp., 2007). W innych populacjach zmapowano przy tym markerze QTL: plonu ziarna (Gadaleta i wsp., 2014; Genc i wsp., 2013; Maphosa i wsp., 2014), liczby ziaren (Genc i wsp., 2013; Maphosa i wsp., 2014), masy tysiąca ziaren, dojrzałości i wysokości roślin pszenicy, zawartości Na<sup>+</sup> i K<sup>+</sup> (Genc i wsp., 2013) oraz QTL wypełnienia ziarna (Tiwari i wsp., 2013). Powyższe zestawienie wskazuje, że markery *Xpsr575.2-5A* oraz *vrn-A1* są związane z obszarem chromosomu 5A kontrolującym cechy związane z plonowaniem pszenicy. Ponadto, region ten wpływa prawdopodobnie na zawartość cukrów w kłosie i pozostałych organach asymilacyjnych pszenicy, czego dowodzą badania przedstawione w niniejszej pracy.

#### 5.4.4. Chromosom 2B

Na chromosomie 2B, w oparciu o wyniki analizy CIM elementów składowych plonu oraz zawartości cukrów wyróżniono cztery regiony QTL. W trzech z nich, stwierdzono stabilne współwystępowanie QTL co najmniej dwu cech.

Region 2B.I (0–15,6 cM) zawiera stabilne QTL ogólnej zawartości cukrów w liściu oraz glukozy w dokłosiu (C, D). Przy markerach zlokalizowanych w tym obszarze, Habash i wsp. (2007) zidentyfikowali QTL masy ziarna i liczby kłosów z rośliny oraz QTL syntetazy glutaminianowej w liściu. Ponadto, Acuña-Galindo i wsp. (2015) zmapowali MQTL związany ze stresem suszy, zawierający QTL: wysokości roślin, HI, liczby i zagęszczenia kłosów. Dodatkowo w stresie suszy, przy markerze *Xwmc243a-2B*, poza zidentyfikowanym tu QTL zawartości sacharozy w liściu, zmapowano meta-QTL złożony z QTL: dyskryminacji izotopu węgla, względnej zawartości chlorofilu, masy tysiąca ziaren oraz plonu. Badania prowadzone w populacji CSDH nie potwierdzają udziału tego obszaru w warunkowaniu elementów składowych plonu, ale wskazują na jego udział w warunkowaniu zawartości cukrów, z szczególnym uwzględnieniem ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych w liściu i glukozy w dokłosiu.

Region 2B.II (19,1-93,8 cM) zawiera stabilne QTL biomasy (C) oraz zawartości sacharozy w liściu flagowym(C,D) . Ponadto zmapowano w nim, oprócz pojedynczego QTL WSC w dokłosiu (D), także QTL zawartości cukrów w liściu: glukozy i fruktozy w kontroli oraz maltozy w suszy. Obszar ten prawdopodobnie odpowiada za kontrolowanie takich cech jak: plon w kontroli i w stresie wysokiego zasolenia oraz przy średnim nawożeniu azotem (Narjesi i wsp., 2015; Quarrie i wsp., 2005), liczba ziaren w kłosie (Liu i wsp., 2014), wysokość roślin (Griffiths i wsp., 2012) czy intensywność fotosyntezy (Wang i wsp., 2015). W tym przedziale zlokalizowano również rozległy MQTL wpływający na: biomase, wigor koleoptyla, współczynnik plonowania czy status wodny (Acuña-Galindo i wsp., 2015; Golabadi i wsp., 2011). Zarówno w pracy Quarrie i wsp. (2005) jak również w niniejszym opracowaniu, dla ogółu cech wykrytych w tym obszarze, nie uzyskano jednoznacznych efektów addytywnych, a spośród cech stabilnych w tym regionie – sacharozy w liściu i biomasy, jedynie ostatnia z wskazanych wykazywała jednokierunkowy efekt pochodzący od allele SQ1. Powyższe wyniki wskazują na związek regionu 2B.II z procesem fotosyntezy, co potwierdzają stabilne QTL zawartości sacharozy i biomasy zlokalizowane w populacji CSDH. Odcinek regionu 2B.II związany z markerem *Xwmc243a*, kontroluje plon i masę tysiąca ziaren w warunkach suszy glebowej (Acuña-Galindo i wsp., 2015). Ponadto obecność allele CS w tym regionie zwiększa zawartość sacharozy i aktywność syntetazy glutaminianowej w liściu, co stwierdzono w oparciu o porównanie wyników badań własnych oraz prowadzonych przez Habash i wsp. (2007) na populacji CSDH. Przy innym z markerów, *Xwmc25b-2B*, zlokalizowano w populacji CSDH QTL zawartości sacharozy

(C) i maltozy (D) w liściu oraz ogólnej zawartości cukrów w łodydze (D). Dodatkowo, przy tym samym markerze, zmapowano QTL syntetazy glutaminowej oraz białek rozpuszczalnych w liściu, jak również QTL zawartości azotu w łodydze – wszystkie o pozytywnym wpływie allele CS (Habash i wsp., 2007). Natomiast przy sąsiednim markerze, *Xwmc257-2B*, Acuña-Galindo i wsp. (2015) zidentyfikowali MQTL łączący w sobie takie cechy jak: biomasa, dyskryminacja izotopu węgla, liczba ziaren, masa kłosa oraz masa tysiąca ziaren. Marker ten związany jest również z zawartością: syntetazy glutaminianowej i białek rozpuszczalnych w liściu oraz zawartością chlorofilu (Habash i wsp., 2007). Li i wsp. (2015a) połączyli ten marker z zawartością WSC w łodydze w fazie kwitnienia roślin rosnących w optymalnych warunkach nawadniania. Bliska lokalizacja QTL zawartości cukrów rozpuszczalnych w łodydze – w odmiennych populacjach i warunkach – potwierdza udziału tego regionu w warunkowaniu tej cechy. Wyniki wielu badań, zestawione dla markera *Xwmc25b-2B*, wskazują na związek regionu 2B.II z procesem fotosyntezy.

Region 2B.III, rozciągający się na długości 118,6-152,7 cM mapy CSxSQ1, odpowiada najprawdopodobniej za zawartość maltozy (C) i sacharozy (C, D) w kłosie. Zidentyfikowano tu również QTL wyżej wymienionych cukrów w liściu oraz *loci* suchej masy kłosa. Dotychczas, przy markerach zlokalizowanych w obszarze 2B.III, zlokalizowano QTL: plonu w stresie zasolenia (Azadi i wsp., 2014), masy tysiąca ziaren i zawartości N w ziarnie i w łodydze (Habash i wsp., 2007), względnej zawartości chlorofilu (Yang i wsp., 2016) oraz kształtu ziarna (Williams i Sorrells, 2013). W pobliżu, choć poza wyznaczonym regionem, zidentyfikowano również QTL: plonu i szerokości liścia flagowego (Bennett i wsp., 2012a), masy tysiąca ziaren (kontrola, susza, stres wysokiej temp.) (Bennett i wsp., 2012b), długości liścia flagowego (Fan i wsp., 2015), wysokości w fazie S3 i S4 (Wang i wsp., 2010), czy porostania (Kumar i wsp., 2009). Opisano także meta-QTL warunkujący: liczbę dni do kłoszenia i kwitnienia, biomasę, wigor koleoptyla, wysokość roślin i ich dojrzałość, wagę testową czy status wodny (Acuña-Galindo i wsp., 2015). Powyższe wyniki, zwłaszcza dotyczące QTL zawartości maltozy w kłosie oraz porostania, wskazują na prawdopodobny związek tego regionu z niekorzystnym zjawiskiem rozkładu skrobi do maltozy w kielkujących ziarnach, co wymaga dalszych badań.

#### 5.4.5. Chromosom 4A

Pierwszy z regionów na chromosomie 4A (0-34,8 cM) wyznaczono dla 9 QTL otrzymanych metodą CIM, z przewagą *loci* zawartości maltozy oraz pojedynczym QTL

ogólnej zawartości cukrów w liściu w suszy. Literatura opisuje również inne QTL zlokalizowane przy markerach znajdujących się w tym obszarze, są to *loci*: plonu w kontroli (Azadi i wsp., 2014; Quarrie i wsp., 2005) i w stresach środowiskowych o różnym natężeniu – w suszy, przy zasoleniu gleby i niedoborze składników odżywczych (Quarrie i wsp., 2005), masy tysiąca ziaren (Dashti i wsp., 2007, Habash i wsp., 2007; Maphosa i wsp., 2014), długości i zbitości kłosa (Lu i wsp., 2014), liczby kłosów, HI, biomasy pędu, liczby kłosków w kłosie oraz wysokości roślin (Griffiths i wsp. (2015), a także średnicy ziarna (Lu i wsp., 2014) i objętości ziarniaka (Li i wsp., 2016; Tyagi i wsp., 2015), jak również zawartości N w ziarnie (Habash i wsp., 2007). W regionie 4A.I zmapowano również *loci* względnej zawartości chlorofilu w różnych fazach rozwoju (Habash i wsp., 2007; Yang i wsp., 2016). Podobnie, przy tym samym markerze (*Xpsr160.1(Plc)-4A*), ale na chromosomie homologicznym 4D, zidentyfikowano QTL: dni do kwitnienia i zawartości chlorofilu (Xie i wsp., 2016). Wymienione dane wskazują na udział genów, zlokalizowanych w regionie 4A.I, w warunkowaniu wysokości roślin, długości i zbitości kłosa, plonowaniu oraz wydajności fotosyntetycznej. Rozpatrując wyniki QTL uzyskane w populacji CSDH, można stwierdzić, że obecność allela CS w tym regionie wpływa pozytywnie nie tylko na  $WSC_{FL}$ ,  $SUC_{FL}$  czy  $SUC_P$ , ale również na plon w stresach środowiskowych (Quarrie i wsp., 2005), masę tysiąca ziaren czy zawartość azotu w ziarnie (Dashti i wsp. 2007, Habash i wsp., 2007), a negatywnie na zawartość chlorofilu w liściu (Habash i wsp., 2007).

W regionie 4A.III (112,6-145,1 cM) zidentyfikowano kolokalizację QTL uzyskanych za pomocą SMAadd.:  $DWE(C, D)$  i  $SUC_E(C)$  z poszczególnymi QTL zidentyfikowanymi metodą CIM: *QDWE(D)-4A.1*, *QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.2*, *QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.1*, *QSUC<sub>E</sub>(D)-4A*, *QDWE(D)-4A.2*, *QDWE(C)-4A*, *QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.2*, *QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.3*. Szczególnie ważna jest tu kolokalizacja QTL suchej masy kłosa oraz zawartości sacharozy w kłosie dla różnych traktowań. Literatura wskazuje na obecność dla markerów zlokalizowanych w tym regionie licznych QTL. Przy markerze *Xpsr593*, przy którym zidentyfikowano *QDWE(D)-4A.1*, zmapowano do tej pory także QTL świeżej masy liścia (Habash i wsp., 2007) oraz na chromosomie homologicznym (4B) QTL liczby pędów z rośliny (Xie i wsp., 2016). Z markerem *Xwmc420-4A* oprócz *QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.2*, *QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.1*, *QSUC<sub>E</sub>(D)-4A* Acuña-Galindo i wsp. (2015) związali MQTL różnorodnych cech (zawierający QTL: biomasy, WSC w łodydze, plonu, masy tysiąca ziaren, wypełniania ziarna, wysokości, liczby kłosów i ich zagęszczenia dni do kłoszenia/

kwitnienia, temperatury łanu), MQTL cech ziarna Tyagi i wsp. (2015), a Fu i wsp. (2011) QTL zawartości sacharozy w ziarnie pszenicy, natomiast Yang i wsp. (2007) QTL zawartości cukrów rozpuszczalnych w łodydze w fazie kwitnienia. Ponadto przy markerze, *Xmwg58-4A*, dla którego stwierdzono *QDWE(C)-4A* i *QSUC<sub>E</sub>(C)-4A.2*, w tej samej populacji mapującej, Dashti i wsp. (2007) zmapowali liczbę ziaren z kłosa, a Habash i wsp. (2007) zawartość chlorofilu i białek rozpuszczalnych w liściu. Przy sąsiednim markerze, *Xgwm165.3-4A*, poza *QMAL<sub>FL</sub>(C)-4A.3* oraz *DWE (C)*, *DWE (D)*, *SUC<sub>E</sub> (C)*, znaleziono QTL syntetazy glutaminowej liścia (Habash i wsp., 2007). Dla wszystkich otrzymanych w niniejszej pracy QTL w regionie 4A.III, w tym masy kłosa i zawartości w nim sacharozy, wartość podwyższającą cechy ma allel SQ1 podobnie, jak w przypadku liczby ziaren z kłosa (Dashti i wsp., 2007). Natomiast Habash i wsp. (2007) odnotował w tym regionie korzystny wpływ allele rodzica CS na cechy związane z liściem, jak: świeża masa czy zawartość: chlorofilu, syntetazy glutaminianowej oraz białek rozpuszczalnych. Takie pogrupowanie cech może świadczyć o związku tego obszaru ze starzeniem się liści i uwalnianiem zapasów węglowodanowych łodygi do tworzących się w kłosie ziaren, co jednak wymaga dalszych badań.

#### 5.4.6. Chromosom 7A

Niezależnie od traktowania (C, D), jak wskazują niniejsze wyniki, na chromosomie 7A znajdują się *loci*, które warunkują suchą masę kłosa pędu głównego, liczbę ziaren i biomasę części nadziemnych oraz ogólną zawartość cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym. Na masę kłosa na tym chromosomie *in plus* działają allele genów pochodzących od SQ1, na co wskazują wszystkie QTL zmapowane w trzech latach (2011, 2012, 2013), zarówno w kontroli jak i w suszy. Dla liczby ziaren QTL zidentyfikowane w dwu odległych miejscach (41,8 cM oraz 182,2-183,4 cM), niezależnie od traktowania i w różnych latach wskazują na pozytywny wpływ allele CS w pierwszej oraz SQ1 w drugiej lokalizacji.

Region 7A.V, dla którego wykryto stabilne QTL: suchej masy kłosa oraz liczby ziaren i biomasy (C, D), zawiera także *loci* kontrolujące plon w różnych warunkach stresowych (niedobór składników odżywczych, susza i zasolenie), na co wskazują badania przeprowadzone przez zespół prof. Quarrie (2005). Ponadto w tym regionie zidentyfikowano w niniejszej pracy QTL zawartości glukozy i maltozy w dokłosisu w suszy, co potwierdza wyniki uzyskane przez Snape i wsp. (2007) dla QTL zawartości cukrów rozpuszczalnych w łodydze przy *Xpsp3094.1-7A*. Poza zawartością maltozy, wszystkie zmapowane *loci* w populacji CSDH, także plon w pracy Quarrie i wsp. (2005) czy świeżą

masę liścia w badaniach Habash i wsp. (2007) cechował ujemny efekt addytywny CS. Obecność allele SQ1 w tym regionie jest korzystna dla kształtowania plonu w populacji CSDH. Obecność w regionie 7A.V loci plonu i jego składowych oraz zawartości cukrów w łodydze – w tym glukozy – może wynikać z obecności w nim genów związanych z uwalnianiem rezerw węglowodanów zapasowych, co jest kluczowe w stresie suszy.

#### 5.4.7. Chromosom 2D

Region 2D.I zawiera liczne QTL związane z zawartością cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym i dokłosiu. Dominują w nim QTL warunkujące ogólną zawartość cukrów w obu badanych środowiskach oraz zawartość glukozy, fruktozy i maltozy w suszy. Metodą CIM zidentyfikowano również pojedynczy QTL zawartości glukozy w dokłosiu w warunkach kontrolnych. Ponadto region ten jest stabilny pod względem QTL zawartości glukozy w liściu – zarówno w warunkach optymalnego nawodnienia, jak i stresu suszy. Dodatkowo warunkuje on zawartość fruktozy (C, D), maltozy (C) oraz sacharozy (C) w tym organie. Yang i wsp. (2007) zmapowali przy markerze *Xwmc453* – zlokalizowanym w wyznaczonym na mapie CSDH regionie 2D.I – QTL zawartości cukrów rozpuszczalnych w łodydze w fazie kwitnienia (Yang i wsp., 2007), a Wang i wsp. (2015) QTL przewodnictwa szparkowego w suszy na etapie wypełniania ziarna. W pobliżu tego markera Acuña-Galindo i wsp. (2015) zidentyfikowali MQTL19 kontrolujący: masę tysiąca ziaren, masę ziarna, biomasę i dojrzałość, SPAD oraz WSC. Natomiast przy markerze *wPt-0330*, zidentyfikowano QTL plonu, masy tysiąca ziaren, dni do kłoszenia, liczby pędów, długości i szerokości liścia flagowego, wigoru nasion oraz wysokości roślin (Bennett 2012; Bennett i wsp. 2012 b). Marker *Xgwm102*, zlokalizowany w tym samym regionie, jest sprzężony z QTL warunkującymi masę tysiąca ziaren, liczbę ziaren, cechy biometryczne, wysokość roślin oraz wydajność fotosyntezy (Acuña-Galindo i wsp., 2015; Genc i wsp., 2013; Maphosa i wsp., 2014). Habash i wsp. (2007) przy markerze *Xm72p78.4a* zlokalizowali QTL syntetazy glutaminianowej w liściu. W badaniach własnych pomiędzy markerami *Xwmc18* oraz *wPt-2761* zidentyfikowano QTL warunkujące zawartość glukozy (C, D), fruktozy (D) oraz maltozy (C) w liściu, WSC i glukozy w dokłosiu (D). W tym samym regionie wykryto QTL: liczby ziaren z kłosa (Zhang i wsp. 2016), wysokości roślin (Griffiths i wsp., 2012; Wang i wsp., 2010) oraz przewodnictwa szparkowego (Wang i wsp., 2015). Poza tym, przy markerze *Xwmc18*, Rebetzke i wsp. (2008) oraz Acuña-Galindo i wsp. (2015) zmapowali QTL WSC w łodydze pszenicy. Ostatnia grupa QTL w regionie 2D.I kontrolująca zawartość fruktozy (C) w liściu oraz ogólną zawartość cukrów

rozpuszczalnych (C, D) i glukozy (C) w dokłosiu mieści się pomiędzy markerami *Xgwm539* oraz *wPt-3728*. Dwa zespoły badawcze (Li i wsp., 2015b; Zhang i wsp. 2016) przy tym samym markerze *Xgwm539* wykryli QTL liczby kłosów, masy kłosa, średnicy ziarna oraz TGW. Natomiast Cui i wsp. (2014) oraz (Kumar i wsp. (2009) zmapowali, w tym samym regionie QTL warunkujący odpowiednio plon i kolor ziarna. W badaniach własnych, wszystkie QTL zlokalizowane w regionie pomiędzy markerami *Xgwm539* i *wPt-3728* – w tym warunkujące zawartość cukrów w liściu flagowym i dokłosiu – podwyższają wartość badanych cech w obecności allele CS. Osipova i wsp. (2016), przy markerze *Xgwm539*, zidentyfikowali *loci* kontrolujące biomasę i przewodnictwo szparkowe oraz również opisali korzystny wpływ allele CS w tym obszarze na tolerancję na stres suszy.

Zaprezentowane badania przedstawiają kompleksowe podejście do problemu adaptacji *T. aestivum* L. do stresu niedoboru wody w glebie. Niniejszym podjęto próbę opisanie genetycznych adaptacji pszenicy do stresu suszy, w oparciu o zawartość cukrów w organach asymilacyjnych – liściu, dokłosie i kłosie pszenicy – jako potencjalnego wskaźnika plonowania w warunkach deficytu wody w glebie. Regiony i markery zidentyfikowane osobno dla każdego z elementów składowych plonu i zawartości cukrów w liściu flagowym, dokłosiu i kłosie, stabilne w latach w stresie suszy lub przy optymalnym nawodnieniu gleby, a także dla obu analizowanych grup roślin (C, D) oraz wspólne dla różnych cech – stanowią solidny fundament dalszych badań, które należy poprowadzić w kierunku porównań międzypopulacyjnych, zróżnicowanych wedle środowisk i poziomów nawadniania, a dostępnych już częściowo w literaturze. Kolejnym krokiem powinno być, w oparciu o wyróżnione w pracy markery i regiony, wskazanie genów kandydujących odpowiedzialnych za obserwowaną zmienność.

Tabela 17. Markery związane z QTL kontrolującymi elementy składowe plonu i zawartość cukrów w pszenicznej populacji mapującej – porównanie z danymi literaturowymi

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
1A	<i>Xpsr2019.1</i>	GWP (D), WSC <sub>P</sub> (D) i WSC <sub>E</sub> (D)	CS		
2A	<i>Xpsr575.1</i>	GWP (C) i GLU <sub>FL</sub> (D)	CS	wypełnienie ziarna	Xie i wsp. (2015, 2016)
	<i>Xm69p78.9</i>	DWP (C) i MAL <sub>E</sub> (D)	DWP – CS, MAL <sub>E</sub> – SQ1		
3A	<i>Xgwm2</i>	DWE (D), DWP (C), MAL <sub>FL</sub> (C) i GLU <sub>E</sub> (D)	DWE i MAL <sub>FL</sub> – SQ1 DWP i GLU <sub>E</sub> – CS	wysokość	Griffiths i wsp. (2012)
	<i>rPt-9057</i>	GWP (D) i SUC <sub>FL</sub> (C) i MAL <sub>P</sub> (D)	GWP i MAL <sub>P</sub> (D) – CS, SUC <sub>FL</sub> – SQ1		
4A	<i>Xwmc420</i>	DWE, (C, D), SUC <sub>E</sub> (C, D), MAL <sub>FL</sub> (C)	SQ1	meta-QTL (biomasa, WSC, plon, TGW, wypełnienia ziarna, wysokość, liczba i zagęszczenie kłosów, kłoszenie/kwitnienie) zawartość sacharozy w ziarnie, WSC <sub>P</sub> ; cechy ziarna	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Tyagi i wsp. (2015); Yang i wsp. (2007); Fu i wsp. (2011)
	<i>Xmwg58</i>	DWE (C, D) i SUC <sub>E</sub> (C)	SQ1	liczba ziaren/kłos, białka rozpuszczalne, barwa ekstraktu liścia	Dashti i wsp. (2007); Habash i wsp. (2007)
5A	<i>Xgwm639.1</i>	DWE(C), FRU <sub>FL</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (D), GLU <sub>E</sub> (C), FRU <sub>E</sub> (C, D)	CS		
	<i>Xm71p77.8</i>	GWP (C), GLU <sub>E</sub> (C), FRU <sub>E</sub> (C)	CS	barwa ekstraktu liścia	Habash i wsp. (2007)



	<i>Xpsr1202</i>	GWP (C), GLU <sub>FL</sub> (C), FRU <sub>FL</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (D), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D)</b> , <b>FRU<sub>E</sub> (C, D)</b>	CS		
	<i>Xpsr575.2</i>	GWP (C), DWP (C), GLU <sub>P</sub> (D) WSC <sub>E</sub> (D), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D)</b> , <b>FRU<sub>E</sub> (C, D)</b>	CS, za wyjątkiem GWP	średnia produktywność (C, D), syntetaza glutaminianowa w liściu	Dashti i wsp. (2007), Habash i wsp. (2007)
	<i>Xpsr426.1</i>	DWP (C), WSC <sub>FL</sub> (D), GLU <sub>P</sub> (C, D) WSC <sub>E</sub> (D), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D)</b> , FRU <sub>E</sub> (D)	DWP, WSC <sub>E</sub> , GLU <sub>P</sub> , GLU <sub>E</sub> , FRU <sub>E</sub> – CS, WSC <sub>FL</sub> – SQ1		
	<i>Xpsr145</i>	DWP (C), MAL <sub>P</sub> (D), WSC <sub>E</sub> (D), GLU <sub>E</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D)	CS		
6A	<i>Xpsp3029.1</i>	GNP (C), WSC <sub>P</sub> (C), FRU <sub>P</sub> (C), SUC <sub>P</sub> (D)	Cukry w dokłosiu – SQ1, GNP – CS	wysokość	Griffiths i wsp. (2012)
7A	<i>wPt-4835</i>	<b>GNP (C, D)</b> , GWP (C), DWP (C) i WSC <sub>FL</sub> (C)	GNP, GWP, DWP – CS, WSC <sub>FL</sub> – SQ1		
	<i>Xm21p76.6</i>	DWE (C, D), GWP (C) i WSC <sub>E</sub> (D)	DWE i GWP – SQ1, WSC <sub>E</sub> – CS		
	<i>wPt-4637</i>	<b>DWE (C, D)</b> i WSC <sub>FL</sub> (C)	SQ1		
	<i>Xm51p65.7</i>	<b>DWE (C, D)</b> , GNP (D), GLU <sub>P</sub> (D)	SQ1		
1B	<i>Xm43p78.7</i>	GWP (C), WSC <sub>FL</sub> (D) i WSC <sub>P</sub> (D)	WSC <sub>FL</sub> – SQ1 GWP i WSC <sub>P</sub> – CS	świeża masa liścia	Habash i wsp. (2007)
	<i>wPt-6425</i>	GWP (C), DWP (C) i GLU <sub>FL</sub> (C)	GWP – CS, GLU <sub>FL</sub> – SQ1		
	<i>Xm67p77.5</i>	<b>GWP (C, D)</b> i WSC <sub>P</sub> (C)	GWP – SQ1 WSC <sub>P</sub> – CS	liczba ziaren/kłós	Dashti i wsp. (2007)
2B	<i>wPt-666389</i>	DWP (C) i SUC <sub>FL</sub> (C)	SQ1		

3B	<i>wPt-2298</i>	GWP (D) i FRU <sub>P</sub> (C)	GWP – CS FRU <sub>P</sub> – SQ1		
4B	<b><i>Rht-B1</i></b>	<b>DWP (C, D), FRU<sub>FL</sub> (D) i WSC<sub>P</sub> (C)</b>	CS	Długość dokłosa, SSI, plon (C, D; przy różnym poziomie N, przy średnim i wysokim zasoleniu), masa tysiąca ziaren, WSC (łodyga), wysokość, zawartość azotu w łodydze i ziarnie,	Asif i wsp. (2015); Dashti i wsp. (2007); Habash i wsp. (2007); Quarrie i wsp. (2005); Rebetzke i wsp. (2008);
5B	<i>Xm72p78.3</i>	GWP (C), SUC <sub>FL</sub> (D) i MAL <sub>FL</sub> (C, D)	CS/SQ1		
	<i>Xpsr806.2</i>	DWP (D) i GLU <sub>E</sub> (C)	SQ1		
6B	<b><i>wPt-6247</i></b>	<b>DWE (C, D), WSC<sub>FL</sub> (D), SUC<sub>FL</sub> (D) i MAL<sub>FL</sub> (D)</b>	SQ1		
	<b><i>Xgwm325</i></b>	<b>DWE (C, D), WSC<sub>FL</sub> (D), GLU<sub>FL</sub> (D), FRU<sub>FL</sub> (D) i MAL<sub>E</sub> (C)</b>	DWE i FRU <sub>FL</sub> – SQ1, MAL <sub>E</sub> – CS	Meta-QTL (wypełnienie ziarna, fotosynteza, masa kłosa); chromosom homologiczny (6D): cechy morfologiczne ziarna; przewodnictwo szparkowe), wysokość	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Griffiths i wsp. (2012); Tyagi i wsp. (2015); Wang i wsp. (2015)
	<b><i>wPt-2424</i></b>	<b>DWE (C, D), WSC<sub>FL</sub> (D), GLU<sub>FL</sub> (D), FRU<sub>FL</sub> (C, D), SUC<sub>FL</sub> (C) i MAL<sub>E</sub> (D)</b>	SQ1	Koncentracji Na <sup>+</sup> w stresie zasolenia	Genc i wsp. (2013)

	<i>wPt-2000</i>	<b>DWE (C, D), GNP (C), WSC<sub>FL</sub> (C, D), GLU<sub>FL</sub> (D), FRU<sub>FL</sub>(C,D)</b>	DWE i WSC <sub>FL</sub> – SQ1 GNP –CS		
	<i>wPt-9791</i>	<b>DWE (C, D), WSC<sub>FL</sub> (D), GLU<sub>FL</sub> (C, D), FRU<sub>FL</sub> (C, D), SUC<sub>FL</sub> (C) i MALE (C, D)</b>	SQ1, za wyjątkiem MALE		
	<i>wPt-5461</i>	<b>DWE (C, D), WSC<sub>FL</sub> (C, D), GLU<sub>FL</sub> (D), FRU<sub>FL</sub> (C, D), SUC<sub>FL</sub> (C) i MALE (C, D)</b>	SQ1, za wyjątkiem MALE		
	<i>wPt-3060</i>	<b>DWE (C, D), GNP (C), WSC<sub>FL</sub> (C, D), GLU<sub>FL</sub> (C, D), FRU<sub>FL</sub> (C, D), MALE (C, D)</b>	DWE, WSC <sub>FL</sub> , GLU <sub>FL</sub> i FRU <sub>FL</sub> –SQ1, GNP i MALE – CS	SPAD	Bennett i wsp. (2012b)
	<i>Xm87p78.5a</i>	<b>DWE (C, D), GNP (C), WSC<sub>FL</sub> (D) i GLU<sub>FL</sub> (C, D), FRU<sub>FL</sub> (C, D), MALE (C, D)</b>	GNP i MALE – CS DWE, WSC <sub>FL</sub> , GLU <sub>FL</sub> i FRU <sub>FL</sub> – SQ1	Plon (w kontroli, przy niskim poziomie N, i przy różnym zasoleniu gleby), zawartość azotu w łodydze i w ziarnie	Habash i wsp. (2007); Quarrie i wsp. (2005)
7B	<i>wPt-4309</i>	GNP (C), GWP (D), WSC <sub>FL</sub> (C), SUC <sub>FL</sub> (C, D), WSC <sub>P</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (D), FRU <sub>P</sub> (C, D), MAL <sub>P</sub> (D), SUC <sub>P</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D) i SUC <sub>E</sub> (D)	WSC <sub>P</sub> , GLU <sub>P</sub> , FRU <sub>P</sub> , MAL <sub>P</sub> , SUC <sub>P</sub> i FRU <sub>E</sub> – CS GNP, GWP, WSC <sub>FL</sub> – SQ1 SUC <sub>FL</sub> –CS/SQ1		
	<i>tPt-7360</i>	<b>DWE (C, D), GNP (D), GLU<sub>P</sub> (D), FRU<sub>P</sub> (D), SUC<sub>P</sub>(D), MAL<sub>P</sub> (D) i MALE (D)</b>	DWE i GNP –SQ1, GLU <sub>P</sub> , FRU <sub>P</sub> , SUC <sub>P</sub> i MAL <sub>P</sub> – CS		
	<i>wPt-664114</i>	DWE (D) i GLU <sub>FL</sub> (D)	DWE – SQ1, GLU <sub>FL</sub> – CS		
1D	<i>wPt-732602</i>	DWE (C) i MALE (D)	DWE – SQ1, MALE – CS		
	<i>wPt-734057</i>	DWE (C) i WSC <sub>FL</sub> (D)	SQ1		

2D	<i>wPt-9749</i>	DWE (D) i WSC <sub>FL</sub> (D)	DWE – SQ1, WSC <sub>FL</sub> – CS	plon w stresie zasolenia	Azadi i wsp. (2014)
3D	<i>Xdupw173</i>	DWP (C), GLU <sub>E</sub> (C) i FRU <sub>E</sub> (D)	SQ1	białka rozpuszczalne	Habash i wsp. (2007)
5D	<b><i>Ibf</i></b>	<b>GWP (C), MAL<sub>P</sub> (C), GLU<sub>E</sub> (C, D), FRU<sub>E</sub> (C, D) i MAL<sub>E</sub> (C)</b>	<b>GWP – CS, MAL<sub>P</sub>, GLU<sub>E</sub>, FRU<sub>E</sub> i MAL<sub>E</sub> – SQ1</b>		
6D	<i>Xbarc175</i>	DWE (D) i GLU <sub>FL</sub> (D)	DWE – SQ1 GLU <sub>FL</sub> – CS		
	<i>wPt-732626</i>	DWP (D), GLU <sub>FL</sub> (D) i FRU <sub>FL</sub> (C)	SQ1		
7D	<i>Xwmc463</i>	DWP (D) i FRU <sub>FL</sub> (D)	SQ1	WSC <sub>P</sub>	Yang i wsp. (2007)
	<i>Xbarc154</i>	DWP (C, D), GLU <sub>FL</sub> (D), FRU <sub>FL</sub> (D), SUC <sub>P</sub> (C) i MAL <sub>P</sub> (D)	SQ1	Syntetaza glutaminianowa, białka rozpuszczalne	Habash i wsp. (2007)
	<i>Xwmc157</i>	GWP (C), WSC <sub>FL</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (C) i FRU <sub>P</sub> (C)	CS, za wyjątkiem WSC <sub>FL</sub>		
	<i>Xgwm37</i>	DWE (C), GWP (C), FRU <sub>FL</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (C) i FRU <sub>P</sub> (C)	CS, za wyjątkiem DWE	Meta-QTL (fotosynteza, korzenie), SPAD	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Yang i wsp. (2016)

\*Stabilne locus cech zaznaczono przez **pogrubienie**  
Chr. – chromosom

Tabela 18. Markery związane z QTL kontrolującymi zawartość cukrów w pszenicznej populacji mapującej CSDH – porównanie z danymi literaturowymi

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
1A	<i>Xpsp3151</i>	WSC <sub>E</sub> (D), GLU <sub>E</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D) i MAL <sub>E</sub> (D)	CS	Wysokość, czas do kwitnienia	Griffiths i wsp. (2012); Habash i wsp. (2007)
	<i>Xbarc148</i>	GLU <sub>P</sub> (D) i WSC <sub>E</sub> (D)	SQ1	Na chromosomie homologicznym (1D): meta-QTL (wypełnienie ziarna, dwa QTL wysokości, TGW, WSC i plonu)	Acuña-Galindo i wsp. (2015)
2A	<i>Xbarc5</i>	WSC <sub>FL</sub> (D), FRU <sub>FL</sub> (D) i MAL <sub>E</sub> (D)	WSC <sub>FL</sub> i FRU <sub>FL</sub> – CS, MAL <sub>E</sub> – SQ1		
	<i>Xpsp2151.3</i>	GLU <sub>FL</sub> (D) i FRU <sub>FL</sub> (D)	SQ1		
3A	<i>wPt-8892</i>	SUC <sub>FL</sub> (D) i SUC <sub>P</sub> (D)	SUC <sub>FL</sub> – CS SUC <sub>P</sub> – SQ1		
4A	<i>Xpsr392.1</i>	<b>MAL<sub>FL</sub>(C, D)</b> , GLU <sub>P</sub> (D), FRU <sub>P</sub> (D) i SUC <sub>P</sub> (C)	SQ1, za wyjątkiem SUC <sub>P</sub>	Masa tysiąca ziaren, barwa ekstraktu liścia	Dashti i wsp. (2007); Habash i wsp. (2007)
	<i>wPt-5935</i>	WSC <sub>FL</sub> (D), SUC <sub>FL</sub> (D) i <b>SUC<sub>P</sub> (C, D)</b>	CS		
	<i>Xwmc258</i>	SUC <sub>P</sub> (D), GLU <sub>E</sub> (D), <b>FRU<sub>E</sub> (C, D)</b> i MAL <sub>E</sub> (C)	CS	Meta-QTL (kłoszenie/kwitnienie, HI, liczba ziaren, masa tysiąca ziaren), wysokość	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Griffiths i wsp. (2015)
	<i>Xpsp3028</i>	GLU <sub>P</sub> (C) i SUC <sub>E</sub> (C)	CS	Zawartość azotu w ziarnie	Habash i wsp. (2007)
7A	<i>wPt-9796</i>	<b>WSC<sub>FL</sub> (C, D)</b>	CS		
2B	<i>wPt-9274</i>	WSC <sub>FL</sub> (D), MAL <sub>FL</sub> (D), <b>GLU<sub>P</sub> (C, D)</b> i GLU <sub>E</sub> (C)	SQ1		
	<i>wPt-3949</i>	WSC <sub>FL</sub> (D) i SUC <sub>FL</sub> (D)	SQ1		

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
	<i>Xwmc25b</i>	SUC <sub>FL</sub> (C), MAL <sub>FL</sub> (D) i WSC <sub>P</sub> (D)	SUC <sub>FL</sub> – CS MAL <sub>FL</sub> i WSC <sub>P</sub> – SQ1	Syntetaza glutaminowa, białka rozpuszczalne, zawartość azotu w łodydze	Habash i wsp. (2007)
	<i>wPt-8072</i>	GLU <sub>FL</sub> (C), FRU <sub>FL</sub> (C) i MAL <sub>FL</sub> (D)	GLU <sub>FL</sub> i FRU <sub>FL</sub> – CS, MAL <sub>FL</sub> – SQ1		
	<i>Xm65p64.5</i>	WSC <sub>FL</sub> (C) i MAL <sub>E</sub> (C)	CS		
3B	<i>wPt-4209</i>	SUC <sub>P</sub> (D) i WSC <sub>E</sub> (D), FRU <sub>E</sub> (D)	CS		
4B	<i>Xm62p64.4</i>	SUC <sub>FL</sub> (D) i MAL <sub>FL</sub> (D)	CS	SSI	Dashti i wsp. (2007)
5B	<i>Xm51p65.4</i>	GLU <sub>P</sub> (D), MAL <sub>P</sub> (C) i WSC <sub>E</sub> (C)	SQ1	liczba ziaren z kłosa, SSI; zawartość azotu w ziarnie	Dashti i wsp. (2007); Habash i wsp. (2007)
	<i>Xpsr580</i>	SUC <sub>FL</sub> (D) i MAL <sub>FL</sub> (D)	CS	QTL białek rozpuszczalnych; wypełnienie ziarna; masa tysiąca ziaren, zawartość wody w ziarnie; na homologicznym (5D) wypełnienie ziarna, masa tysiąca ziaren, TGW, zawartość wody w ziarnie, masa tysiąca ziaren	Habash i wsp. (2007); Xie i wsp. (2015, 2016)
6B	<i>Xgwm608.3</i>	GLU <sub>FL</sub> (C) i FRU <sub>FL</sub> (C)	SQ1	Meta-QTL cech ziarna	Tyagi i wsp. (2015)
7B	<i>Xm59p78.7</i>	WSC <sub>FL</sub> (C), SUC <sub>FL</sub> (D), MAL <sub>FL</sub> (D), GLU <sub>P</sub> (D), FRU <sub>P</sub> (D), SUC <sub>P</sub> (D), MAL <sub>P</sub> (D) i WSC <sub>E</sub> (C)	WSC <sub>FL</sub> i SUC <sub>FL</sub> (D) – SQ1, MAL <sub>FL</sub> , GLU <sub>P</sub> , SUC <sub>P</sub> , MAL <sub>P</sub> i WSC <sub>E</sub> – CS	Plon (C, przy niskim poziomie N, i przy różnym zasoleniu gleby), czasu do kwitnienia	Habash i wsp. (2007); Quarrie i wsp. (2005)
1D	<i>wPt-732102</i>	WSC <sub>FL</sub> (C) i WSC <sub>P</sub> (C)	CS		
2D	<i>wPt-732876</i>	MAL <sub>FL</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (D), FRU <sub>P</sub> (D), MAL <sub>P</sub> (D)	CS		

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
	<i>wPt-2761</i>	<b>GLU<sub>FL</sub> (C, D)</b> , FRU <sub>FL</sub> (D), WSC <sub>P</sub> (D)	CS		
	<i>wPt-4413</i>	FRU <sub>FL</sub> (C), WSC <sub>P</sub> (C, D) i GLU <sub>P</sub> (C)	CS	Plon (kontrola i stres zasolenia)	Azadi i wsp. (2014)
	<i>wPt-668239</i>	SUC <sub>P</sub> (D) i MAL <sub>E</sub> (D)	SUC <sub>P</sub> – CS MAL <sub>E</sub> – SQ1		
	<i>wPt-730613</i>	WSC <sub>FL</sub> (D) i SUC <sub>FL</sub> (D)	CS		
3D	<i>wPt-4569</i>	WSC <sub>E</sub> (C), GLU <sub>E</sub> (D) i FRU <sub>E</sub> (C)	SQ1		
5D	<i>Xcfd3</i>	MAL <sub>P</sub> (C), WSC <sub>E</sub> (D), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D) i FRU<sub>E</sub> (C, D)</b>	SQ1	Czas wypełniania ziarna	Habash i wsp. (2007)
	<i>Xm77p64.8</i>	FRU <sub>P</sub> (C), WSC <sub>E</sub> (C), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D), FRU<sub>E</sub> (C, D)</b> i MAL <sub>E</sub> (C)	SQ1	Syntetaza glutaminowa w liściu, białka rozpuszczalne, czas do kwitnienia, zawartość azotu w ziarnie	Habash i wsp. (2007)
	<i>Xgwm292</i>	MAL <sub>P</sub> (C), FRU <sub>P</sub> (C), WSC <sub>E</sub> (C), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D) i FRU<sub>E</sub> (C, D)</b>	SQ1	Plon, meta-QTL (biomasa, liczba ziaren, zagęszczenie kłosów/m <sup>2</sup> , masa tysiąca ziaren), biomasa; odporność na FHB, liczba ziaren/kłos, wysokość rośliny, liczba kłosków/kłos, liczba kłosków, dni do kwitnienia (w trzech środowiskach), dni do kłoszenia, RWC	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Lu i wsp. (2014); Naroui i wsp. (2012); Osipova i wsp. (2016); Zhang i wsp. (2014); Zorić i wsp. (2012)

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
	<i>Xgwm212</i>	MAL <sub>P</sub> (C), GLU <sub>P</sub> (C), GLU <sub>E</sub> (C, D), FRU <sub>E</sub> (C, D) i MAL <sub>E</sub> (D)	SQ1, za wyjątkiem MAL <sub>E</sub>	meta-QTL (dyskryminacja izotopu węgla, masa tysiąca ziaren, plon); liczba ziaren/m <sup>2</sup>	Acuña-Galindo i wsp. (2015); Genc i wsp. (2013)
	<i>Xm62p64.9a</i>	FRU <sub>FL</sub> (D), MAL <sub>FL</sub> (D), <b>GLU<sub>E</sub> (C, D), FRU<sub>E</sub> (C, D)</b>	FRU <sub>FL</sub> – SQ1 MAL <sub>FL</sub> – CS		
6D	<i>wPt-667005</i>	WSC <sub>FL</sub> (C), MAL <sub>FL</sub> (C) i GLU <sub>E</sub> (C)	WSC <sub>FL</sub> – CS MAL <sub>FL</sub> i GLU <sub>E</sub> – SQ1		
	<i>Xgwm469</i>	<b>MAL<sub>P</sub> (C)</b>	CS	Meta-QTL (wysokość, plon)	Acuña-Galindo i wsp. (2015)
	<i>wPt-665166</i>	WSC <sub>FL</sub> (D), FRU <sub>FL</sub> (D) i WSC <sub>P</sub> (D)	CS		

\*Stabilne locus cech zaznaczono przez **pogrubienie**  
Chr. – chromosom



Tabela 19. Markery związane z QTL kontrolującymi elementy składowe plonu w pszenicznej populacji mapującej CSDH – porównanie z danymi literaturowymi

Chr.	Marker	Cechy	Allel podwyższający wartość cechy	QTL w literaturze u pszenicy	
				Cecha	Źródło
1A	<i>wPt-731190</i>	GNP (D), GWP (D) i DWP (D)	CS		
	<i>Xm21p76.5</i>	GNP (C), GWP (C) i DWP (C)	CS		
5A	<i>wPt-1903</i>	GWP (C), GNP (C) i DWP (C)	CS		
7A	<i>Xm68p78.6</i>	DWE (C, D), GWP (C), GNP (C) i DWP (D)	SQ1	Plon (C, D, w stresie niedoboru składników odżywczych, przy niskim, średnim i wysokim poziomie N, w suszy i przy różnym zasoleniu), syntetaza glutaminowa, białko w liściu, zawartość azotu w łodydze	Habash i wsp. (2007); Quarrie i wsp. (2005)
4B	<i>Xgwm149</i>	GNP (C) i GWP(C)	SQ1	WSC w łodydze, wysokość; SPAD; masa ziarna; cechy morfologiczne ziarna	Griffiths i wsp. (2012); Li i wsp. (2015a); Rebetzke i wsp. (2008); Tyagi i wsp. (2015); Xue i wsp. (2008); Yang i wsp. (2016)
5D	<i>Xcfd57</i>	GNP (C), GWP (C) i DWP (C)	CS	białka rozpuszczalne/ liść; liczba kłosów/ roślinę	Habash i wsp. (2007); Liu i wsp. (2014)

Chr. – chromosom

## PODSUMOWANIE I WNIOSKI

1. Ostra susza wywołuje obniżenie badanych parametrów plonu oraz ogólnej zawartości cukrów rozpuszczalnych zarówno w liściu flagowym, jak i dokłosiu i kłosie roślin pszenicy, w porównaniu do warunków kontrolnych.
2. Przy optymalnym nawadnianiu zawartość cukrów rozpuszczalnych w liściu flagowym jest najsilniej skorelowana z elementami składowymi plonu, a najslabiej w dokłosiu. W warunkach suszy, zawartość cukrów rozpuszczalnych we wszystkich badanych organach (liściu, dokłosiu i kłosie) jest słabiej skorelowana z elementami składowymi plonu, w porównaniu do optymalnego nawadniania.
3. Ogólna zawartość cukrów rozpuszczalnych rozpuszczalnych mierzona podczas wypełniania ziarna, jest dobrym wskaźnikiem plonowania pszenicy w różnych warunkach nawodnienia gleby.
4. Zidentyfikowano 438 QTL kontrolujących elementy składowe plonu i zawartość cukrów w organach asymilacyjnych pszenicy, w warunkach optymalnego nawodnienia oraz stresu suszy. Były one rozmieszczone na wszystkich chromosomach pszenicy. Zmapowano porównywalną liczbę QTL determinujących badane cechy w kontroli (224 QTL) oraz w stresie suszy (214 QTL).
5. Po raz pierwszy dla pszenicy zidentyfikowano QTL warunkujące zawartość cukrów w liściu oraz w kłosie, związane z odpowiedzią na stres suszy glebowej.
6. Sto trzydzieści cztery QTL elementów składowych plonu zidentyfikowano na 20 chromosomach (za wyjątkiem 4D), w tym największą łączną liczbę dla obu traktowań otrzymano dla grupy 7 (32 QTL), 6 (24 QTL), 5 (23 QTL) oraz 1 (21 QTL). Największy wpływ na kształtowanie elementów składowych plonu mają chromosomy: 7A, 6B, 5A oraz 1A.
7. Dla zawartości cukrów rozpuszczalnych w wodzie we wszystkich badanych organach opisano łącznie 312 QTL; w tym w liściu flagowym 136 QTL, w dokłosiu 90 QTL, a w kłosie 86 QTL. Najwięcej QTL zawartości cukrów w warunkach kontrolnych w liściu zlokalizowano na chromosomie 6B, w dokłosiu na 7D i 6A, a w kłosie na 5D i 5A. W warunkach suszy glebowej najwięcej QTL zmapowano w liściu na chromosomie 6B, w dokłosiu na 2D, 3B i 5B, a w kłosie na chromosomie 1A.

8. Regiony skupiające QTL determinujące elementy składowe plonu i zawartość cukrów rozpuszczalnych obserwowano na chromosomach: 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3B, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 7A i 7B, wśród których najwięcej QTL wykryto na chromosomach 6B, 7B oraz 5A, co może wskazywać, że badane cechy znajdują się w dużej mierze pod kontrolą wspólnych obszarów genomu pszenicy.
9. Na mapie genetycznej wyróżniono 77 regionów, wśród których stabilne QTL przynajmniej dwu różnych cech, zlokalizowano w jedenastu regionach: 4A.I, 4A.III, 5A.II, 5A.III, 7A.V, 2B.I, 2B.II, 2B.III, 6B.II, 7B.I, 2D.I.
10. Wśród markerów molekularnych sprzężonych z badanymi cechami wskazano te, które mogą być przydatne do selekcji odmian pszenicy tolerancyjnych na stres suszy glebowej.
11. Populacja pszenicy CSDH, jest dobrym modelem badań podłoża genetycznego zawartości cukrów oraz ich związku z elementami składowymi plonu, w zróżnicowanych warunkach nawodnienia gleby.

## LITERATURA i ŹRÓDŁA INTERNETOWE

- Acquaah G. 2007. Principles of plant genetics and breeding. Wiley-Blackwell, Oxford
- Acuña-Galindo M.A., Mason R.E., Subramanian N.K., Hays D.B. 2015. Meta-analysis of wheat QTL regions associated with adaptation to drought and heat stress. *Crop Sci.* 55: 477–492
- Agrafood Europe 2008, marzec.
- Al Hakimi A., Monneveux P., Galiba G. 1995. Soluble sugars, proline and relative water content (RWC) as traits for improving drought tolerance and divergent selection for RWC from *T. polonicum* into *T. durum*. *J. Genet. Breed.* 49, 237–244.
- Ammiraju J.S.S., Dholakia B.B., Jawdekar G., Santra D. K., Roder M. S., Singh H., ..., Gupta V.S. 2004. Identification of chromosomal regions governing grain size and shape in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics & Breeding*, 58 (1): 91–99
- Ammiraju J.S.S., Dholakia B.B., Santra D.K., Singh H., Lagu M.D., Tamhankar S.A., Dhaliwal H.S., Rao V.S., Gupta V.S., Ranjekar P.K.. 2001. Identification of Inter Simple Sequence Repeat (ISSR) markers associated with seed size in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 102 (5): 726–732
- Araus J.L., Reynolds M.P., Acevedo E. 1993. Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci* 33: 1273–1279.
- Araus J.L., Tapia L. 1987. Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling. The case of a spring crop grown under Mediterranean climate conditions. *Plant Physiol* 85: 667–673
- Asif M., Yang R.-C., Navabi A., Iqbal M., Kamran A., Lara E.P., Randhawa H., Pozniak C., Spaner D. 2015. Mapping QTL, selection differentials, and the effect of *Rht-B1* under organic and conventionally managed systems in the Attila × CDC Go spring wheat mapping population. *Crop Sci.* 55: 1–14. doi: 10.2135/cropsci2014.01.0080
- Azadi A., Mardi M., Hervan E.M. Mohammadi S.E., Moardi F. Tabatabace M.T., Pirseyedi S.M., Ebrahimi M., Fayaz F., Kazemi M., Ashkani S., Nakhoda B., Mohammadi-Nejad G. 2014. QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) *Plant Mol Biol Rep* 33: 102-120.
- Babu R.C., Nguyen B.D., Chamarek V., Shanmugasundaram P., Chezian P., Jeyaprakash P., Ganesh S.K., Palchamy A., Sadasivam S., Sarkarung S., Wade L.J., Nguyen H.T.. 2003. Genetic analysis of drought resistance in rice by molecular markers. *Crop Sci.* 43: 1457–1469
- Bartels D., Sunkar R. 2007. Drought and Salt Tolerance in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24 (1): 23-58
- Bellucci A., Torp A.M., Magid J., Andersen S.B., Rasmussen S.K. 2015. Association mapping in Scandinavian winter wheat for yield, plant height, and traits important for second-generation bioethanol production. *Front. Plant Sci.* 6: 1046
- Bennett D. 2012. Genetic dissection of drought and heat tolerance related traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Doktorat. The University of Adelaide
- Bennett D., Izanloo A., Reynolds M. i wsp. 2012a. Genetic dissection of grain yield and physical grain quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-limited environments. *Theor Appl Genet* 125 (2): 255–271
- Bennett D., Reynolds M., Mullan D., Inzaloo A., Kuchel H., Landridge P., Schnurbusch T. 2012b. Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

- under heat, drought and high yield potential environments. *Theor Appl Genet* (2012) 125: 1473–1485
- Bernier J., Atlin G.N., Serraj R., Kumar A., Spaner D. 2008. Review: Breeding upland rice for drought resistance. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88 (6): 927–939.
- Bernier J., Kumar A., Venuprasad R., Spander D., Atlin G. 2007. a large-effect QTL for grain yield under reproductive stage drought stress in upland rice. *Crop. Sci.* 47: 507–518
- Bernier J., Serraj R., Kumar A., Vunuprasad R., Impa S., Gowda V., Oane R., Spaner D., Atlin G. 2009. The large-effect drought resistance QTL *qtl12.1* increases water uptake in upland rice. *Field Crops Res.* 110: 139–146
- Bidinger F., Musgrave R.B., Fischer R.A. 1977. Contribution of stored pre-anthesis assimilates to grain yield in wheat and barley. *Nature* 270, 431–433
- Bialeski R.L. 1993. Fructan hydrolysis drives petal expansion in the ephemeral daylily flower. *Plant Physiol.* 103: 213-219
- Blacklow W.M., Darbyshire B., Pheloung P. 1984. Fructans polymerized and depolymerised in the internodes of winter wheat as grain-filling progressed. *Plant Science Letters* 36: 213–218
- Blum A. 2006. Drought adaptation in cereals crops. W: Ribaut, J.-M. (ed.), *Drought adaptation in cereals*. Crop science. Food Products Press, Nowy Jork, str. 3–15
- Blum A. 2011. *Plant breeding for water limited environments*. Springer, New York, USA, str. 258
- Blum A. 2014. The abiotic stress response and adaptation of triticale – a review. *Cereal Research Communications*, 42(3): 359–375
- Blum A., Sinmena B., Mayer J., Golan G., Shpiller L. 1994. Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 771–781
- Bohnert H.J., Jensen R.G. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol* 14:89–97
- Bonnett G.D., Incoll L.D. 1993. Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling. II. Changes in the composition of water-soluble carbohydrates of internodes. *J Exp Bot.* 44: 83–91
- Börner A., Schumann E., Fürste A., Cöster H., Leithold B., Röder S., Weber W. E. 2002. Mapping of quantitative trait *loci* determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 921–936. doi: 10.1007/s00122-002-0994-1
- Bort J., Brown R.H., Araus J.L. 1996. Refixation of respiratory CO<sub>2</sub> in the ears of C3 cereals. *J. Exp. Bot.* 47:1567–1575
- Bort J., Febrero A., Amaro T., Araus J.L. 1994. Role of awns in ear water use efficiency and grain weight in barley. *Agronomie, EDP Sciences*, 14 (2): 133-139
- Botstein D.R., White R.L., Skolnick M.H., Davies, R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32: 314–331

- Bouffier B. 2014. Genetic and ecophysiological dissection of tolerance to drought and heat stress in bread wheat: from environmental characterization to QTL detection. Doktorat, nauki rolnicze. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II
- Bray E.A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2 (2): 48–54
- Brenchley R., Spannagl M., Pfeifer M., Barker G.L.A., D'Amore R., Allen A.M., McKenzie N., Kramer M., Kerhornou A., Bolser D., Kay S., Waite D., Trick M., Bancroft I., Gu Y., Huo N., Luo M-C., Sehgal S, Gill B., Kianian S., Anderson O., Kersey P., Dvorak J., McCombie W.R., Hall A. i wsp. 2012. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. *Nature* 491, 705–710
- Cairns A.J. 2003. Fructan biosynthesis in transgenic plants. *J Exp Bot.* 54: 549–567
- Campbell B., Baenziger P., Gill K. 2003. Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. *Agronomy & Horticulture – Faculty Publications*, 27
- Chalmers J., Lidgett A., Cummings N., Cao Y., Forster J., Spangenberg G. 2005. Molecular genetics of fructan metabolism in perennial ryegrass. *Plant Biotechnology Journal* 3: 459-474
- Chaves M. M., Oliveira M. M. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for watersaving agriculture. *J Exp Bot* 55: 2365–2384
- Cherif M., Rezgui S., Devaux P., Harrabi M. 2010. Genotype x environment interactions and heritability of quantitative resistance to net blotch in Tunisian barley. *J. Plant Breed Crop Sci.* 2: 110, 116
- Ciereszko I. 2002. Regulacyjna rola cukrów. Percepcja cukrów i przekazywanie sygnału w komórkach roślinnych. *Post. Biol. Kom.* 29: 269–289
- Ciereszko I. 2006. Kontrola metabolizmu sacharozy u roślin w odpowiedzi na zmienne warunki środowiska. *Kosmos, Problemy Nauk Biologicznych* 55 (2-3): 271–272
- Collard B.C.Y., Jahufer M.Z.Z., Brouwer J.B., Pang E.C.K. 2005. An introduction to markers, quantitative trait *loci* (QTL) mapping and marker assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169-196
- Collard B.C.Y., Mackill D.J. 2008. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: 557-572. doi:10.1098/rstb.2007.2170
- Crowe J.H., Hoekstra F.A., Crowe L.M. 1992. Anhydrobiosis. *Annu. Rev. Physiol.* 54: 579–599
- Cui F. Zhao C., Ding A., Li J., Wang L., Li X., Bao Y., Li J., Wang H. 2013. Construction of an integrative linkage map and QTL mapping of grain yield-related traits using three related wheat RIL populations. *Theor Appl Genet* 127 (3): 659-675
- Cui F., Fan X., Zhao C., Zhang W., Chen M., Ji J., Li J. 2014. a novel genetic map of wheat: utility for mapping QTL for yield under different nitrogen treatments. *BMC Genetics* 2014: 15:57. doi: 10.1186/1471-2156-15-57
- Czembor P.C., Radecka M., Arseniuk E. 2007. Mapa molekularna pszenicy (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 243: 279-288
- Czyczyło-Mysza I. 2013. Identyfikacja *loci* cech ilościowych (QTL) kontrolujących aktywność fotochemiczną i fotosyntetyczną oraz plon roślin pszenicy zwyczajnej w warunkach

suszy przy wykorzystaniu populacji mapującej linii CSDH. Rozprawa habilitacyjna, Kraków, IFR PAN

- Czyczyło-Mysza I., Tyrka M., Marcińska I., Skrzypek E., Karbarz M., Dziurka M., Hura T., Dziurka K., Quarrie S.A. 2013. Quantitative trait *loci* for leaf chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll and carotenoid contents in relations to biomass and yield in bread wheat and their chromosome deletion bin assignments. *Mol. Breed* 32: 189-210
- Dashti H., Yazdi-Samadi B., Ghannadha M. 2007. QTL analysis for drought resistance in wheat using doubled haploid lines. *Int J Agric Biol* 9: 98–101
- Davidson D.J., Chevalier P.M. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stem of spring wheat. *Crop Sci* 32: 186–190
- Dąbrowska A. 2009. Drogi rozkładu skrobi w roślinach. *Kosmos, Problemy Nauk Biologicznych* 58(1-2): 211-220
- Diab A.A., Teulat-Merah B., This D. Ozturk N.Z., Benscher D., Sorrells M.E. 2004. Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theor. Appl. Genet.* 109: 1417–1425
- Dreccer M.F., van Herwaarden A.F., Chapman S.C. 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research* 112: 43–54
- Drennan, P.M., Smith, M.T., Goldsworthy, D., and Vanstaden, J. (1993). The occurrence of trehalose in the leaves of the desiccation-tolerant angiosperm *Myrothamnus flabellifolius* Welw. *J. Plant Phys.* 142: 493–496
- Dubcovsky J., Dvorak J. 2007. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science* 316 (5833): 1862–1866
- Duffus C. M., Duffus J. H., 1988. *Metabolizm węglowodanów u roślin*. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa
- Edae E.A., Byrne P.F., Haley S.D., Lopes M.S. Reynolds M.P. 2014. Genome-wide association mapping of yield and yield components of spring wheat under contrasting moisture regimes. *Theor Appl Genet* 127: 791
- Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G. 2006a. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci* 46: 735–746
- Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G. 2006b. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode. *Crop Sci.* 46: 2093–2103
- Ehdaie B., Alloush G.A., Waines J.G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research* 106 (1): 34–43
- Elham F., Khavari-Nejad R., Salekdeh G.H., Najafi F. 2012. Evaluation of cuticular wax deposition, stomata and carbohydrate of wheat leaves for screening drought tolerance. *Advances in Environmental Biology.* 6: 4035-4040
- Evans L. T., Wardlaw I. F., Fischer R.A. 1975. *Wheat. W: Crop physiology: Some case histories*. str.: 101–149. Evans, L. T., Ed., Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Evans L.T., Rawson H.M. 1970. Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Science*, 23 (3): 245–254
- Fan X., Cui F., Hao C., Zhang W., Yang L., Zhao X., Su Q., Ji J., Zhao Z., Tong Y., Li J. 2015. QTLs for flag leaf size and their influence on yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breeding* 35: 24
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. 2009. Plant drought stress : effects , mechanisms and management. *Agron. Sustain.* 29: 185–212
- Feldman M. 1995. Wheat *Triticum* spp.(*Gramineae-Triticinae*). W: Smartt J., Simmonds N.W. (Eds.). *Evolution of crop plants*. Longman Scientific & Technical Press, Londyn
- Feldman M. 2001. Origin of cultivated wheat. W: Bonjean A.P., Angus W.J. (eds.), *The world wheat book: a history of wheat breeding*. Intercept; Lavoisier Publishing Inc., Londyn
- Fleury D., Jefferies S., Kuchel H., Landridge P. 2010. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *J Exp Bot.* 61 (12) :3211–3222
- Foulkes M.J., Scott R.K., Sylvester-Bradley R. 2002. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield. *Journal of Agricultural Science* 138: 153–169
- Foulkes M.J., Slafer G.A., Davies W.J., Berry P.M., Sylvester-Bradley R., Martre P., Calderini D.F., Giffiths S., Reynolds M.P. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469–486.
- Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Weightman R., Snape J.W. 2007. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research* 103 (1): 11–24
- Fu D.L., Szucs P., Yan L.L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. 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
- Fu X., Qi Z., Li S. 2011. QTL detection for water-soluble oligosaccharide content of grain in common wheat. *Molecular Plant Breeding* 2 (10): 68–74
- Gadaleta A., Giancaspro A., Nigro D., Giove S.L., Incerti O., Simeone R., Piarulli L., Colasuonno P., Valè G., Cattivelli L., Blanco A. 2014 a new genetic and deletion map of wheat chromosome 5A to detect candidate genes for quantitative traits *Mol Breeding* 34:1599–1611
- Gahlaut V., Jaiswal V., Tyagi B.S., Singh G., Sareen S., i wsp. 2017. QTL mapping for nine drought-responsive agronomic traits in bread wheat under irrigated and rain-fed environments. *PLOS ONE* 12(8): e0182857
- Galiba G., Kerepesi I., Snape J.W., Sutka J. 1997. Location of a gene regulating cold-induced carbohydrate production on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet* 95: 265–270
- Galiba G., Quarrie S., Sutka J., Morgounov A. 1995. RFLP mapping of the vernalization (Vrn1) and frost resistance (Fr1) genes on chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet* 90 (7–8): 1174–1179
- Gao F., Wen W., Liu J., Rasheed A., Yin G., Xia X., Wu X., He Z. 2015. Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the chinese wheat cross Zhou 842B/Chinese Spring. *Frontiers in Plant Science* 6: 1099



- Gaudillère J.P., Barcelo M.O. 1990. Effets des facteurs hydriques et osmotiques sur la croissance des talles de blé. *Agronomie* 10 (5): 423–432
- Gąsiorowski H. 2004. Węglowodany w ziarnie pszenicy i przetworach pszenicznych (cz. 1). *Przegląd zbożowo-młynarski* 48 (01): 19-20
- Gebbing T., Schnyder H. 1999. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiology* 121:871-878
- Gebbing T., Schnyder H., Kuhbauch W. 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state (CO<sub>2</sub>)-C<sup>13</sup>/(CO<sub>2</sub>)-C<sup>12</sup> labelling. *Plant, Cell and Environment* 22 (7): 851–58
- Genc Y., Oldach K., Gogel B., Walwork H., McDonald G.K., Smith A.B. 2013. Quantitative trait *loci* for agronomic and physiological traits for a bread wheat population grown in environments with a range of salinity levels. *Mol Breeding* 32: 39–59
- Gibson S.I. 2005. Control of plant development and gene expression by sugar signalling. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 93–102
- Giura A, Saulescu NN (1996) Chromosomal location of genes controlling grain size in a large grained selection of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 89: 77–80
- Goggin D.E., Setter T.L. 2004. Fructosyltransferase activity and fructan accumulation during development in wheat exposed to terminal drought. *Functional Plant Biology* 31 (1): 11–21
- Golabadi M., Arzani A., Mirmohammadi Maaibody S.A.M., Sayed Tabatabaei B.E., Mohammadi S.A. 2011. Identification of microsatellite markers linked with yield components under drought stress at terminal growth stages in durum wheat. *Euphytica* 177: 207–221
- Góralski A. 1976. *Metody opisu i wnioskowania statystycznego w psychologii*. PWN, Warszawa
- Griffiths S., Simmonds J., Leverington M., Wang Y., Fish L., Sayers L., Alibert L., Orford S., Wingen L., Snape J. 2012. Meta-QTL analysis of the genetic control of crop height in elite European winter wheat germplasm. *Molecular Breeding* 29
- Griffiths S., Wingen L., Pietragalla J. G., Hasan A, Miralles D, Calderini D.F., Ankleshawaria J.B., Leverington Waite M., Simmonds J., Snape J., Reynolds M. 2015. Genetic dissection of grain size and grain number trade-offs in CIMMYT wheat germplasm. *PLoS ONE* 10(3): e0118847
- Guedira M., Maloney P., Xiong M., Petersen S., Murphy J.P., Marshall D., Johnson J., Harrison S., Brown-Guedira G. 2014. Vernalization duration requirement in soft winter wheat is associated with variation at the locus. *Crop Science*, 54 (5): 1960-1971
- Guo P., Baum M., Varshney R., Graner A., Grando S., Ceccarelli S. 2008. QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought. *Euphytica* 163: 203-214
- Gupta A., Kaur N. 2005. Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *Journal of Biosciences* 30: 761
- Gupta P. K., Balyan H.S., Edwards K.J., Isaac P., Korzun V., Röder M., Gautier M.F., Joudier P., Schlatter A.R., Dubcovsky J., De La Pena R.C., Khairallah M., Penner G., Hayden M.J., Sharp P., Keller B., Wang R.C.C., Hardouin J.P., Jack P., Leroy P. 2002. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) *loci* in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 105 (2-3): 413–22

- Gupta P.K., Balyan H.S., Kulwal P.L., Kumar N., Kumar A., Mir R.R., Mohan A., Kumar J. 2007. QTL analysis for some quantitative traits in bread wheat. *J Zhejiang Univ Sci B* 8(11):807-814
- Habash D. Z., Bernard S., Schondelmaier J., Weyen J., Quarrie S. A. 2007. The genetics of nitrogen use in hexaploid wheat : N utilisation , development and yield, 114 (3): 403–419
- Hanocq E., Laperche A., Jaminon O., Laine A.L., Le Gouis J. 2007. Most significant genome regions involved in the control of earliness traits in bread wheat, as revealed by QTL meta-analysis. *Theor Appl Genet* 114: 569–584
- Hare P. D., Cress A.W., van Staden J. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ.* 21, 535–553
- Heun M., Schäfer-Pregl R., Klawan D., Castagna R., Accerbi M., Borghi B., Salamini F. 1997. Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 278 (5341): 1312-1314
- Hill C. B., Taylor J. D., Edwards J., Mather D., Langridged P., Bacice A., Roessner U. 2015. Detection of QTL for metabolic and agronomic traits in wheat with adjustments for variation at genetic *loci* that affect plant phenology. *Plant Science* 233:143–154
- Hill C.B., Taylor J.D., Edwards J., Mather D., Bacic A., Landridge P., Roessner U. 2013. Whole-genome mapping of agronomic and metabolic traits to identify novel quantitative trait *loci* in bread wheat grown in a water-limited environment. *Plant Physiology* 162: 1266–1281
- Hoekstra F.A., Buitink J. 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 8, 431–438
- Housley TL, Pollock CJ. 1993. The metabolism of fructan in higher plants. In: Suzuki M, Chatterton NJ, eds. *Science and technology of fructan*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, str.: 191–225
- Huang X.Q., Cloutier S., Lycar L., Radovanovic N., Humphreys D.G., Noll J.S., Somers D.J., Brown P.D. 2006. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 113: 753–766
- Huang X.Q., Coster H., Ganai M.W., Roeder M.S. 2003. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait *loci* alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 106: 1379–1389
- Huynh B.L. 2008. Genetic characterization and QTL mapping for grain fructan in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Praca doktorska*. The University of Adelaide
- Hyne V., Kearse M.I., Martinez O., Gany W. 1994. a partial genome assay for quantitative trait *loci* in wheat using different analytical technique *Theor. Appl. Genet* 89: 733–41
- Hyne V., Kearsey M.J., Pike D.J., Snape J.W. 1995. QTL analysis: Unreliability and bias in estimation procedures. *Mol. Breed.* 1: 273-282
- Inoue T., Inanaga S., Sugimoto Y., An P., Eneji A.E. 2004. Effect of drought on ear and flag leaf photosynthesis of two wheat cultivars differing in drought resistance. *Photosynthetica* 42:559–565
- International Rice Research Institute. 2006. Rice breeding course: Lesson 7. Broad-sense heritability estimates and selection response.

[http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Lesson\\_7\\_Broad-sense\\_heritability\\_estimates\\_and\\_selection\\_response.htm](http://www.knowledgebank.irri.org/ricebreedingcourse/Lesson_7_Broad-sense_heritability_estimates_and_selection_response.htm)

- Jansen R.C. 1993. Interval mapping of multiple quantitative trait *loci*. *Genetics* 135: 205–211
- Jenner C.F., Rathjen A. J. 1972. Factors limiting the supply of sucrose to the developing wheat grain. *Annals of Botany*, 36 (4): 729–741
- Ji X., Shiran, B., Wan, J., Lewis, D. C., Jenkins, C. L. D., Condon, A. G., ... Dolferus, R. (2010). Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant, Cell and Environment*, 33(6): 926–942
- Jouve L., Hoffmann L., Hausman J.F. 2004. Polyamine, carbohydrate, and proline content changes during salt stress exposure of aspen (*Populus tremula* L.): Involvement of oxidation and osmoregulation metabolism *Plant Biol.* 6: 74-80
- Judel G.K., Mengel K.. 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. *Crop Sci.* 22: 958–962
- Kalous J.R., Martin J.M., Sherman J.D., Heo H.-Y., Blake N.K, Lanning S.P., Eckhoff J.L., Chao S., Akhunov E., Talbert L.E. 2015. Impact of the D genome and quantitative trait *loci* on quantitative traits in a spring durum by spring bread wheat cross. *Theor Appl Genet* 128:1799–1811
- Kączkowski J. 1992. *Biochemia roślin* T.1. Wydawnictwo Naukowe PWN . Warszawa
- Keeling P.L., Wood J.R., Tyson R.H., Bridges I.G. 1988. Starch biosynthesis in developing wheat grain : evidence against the direct involvement of triose phosphates in the metabolic pathway. *Plant Physiology* 87(2): 311–319
- Kim M.-C.; Ka-Soon L.; Byung-Jin L.; Byung-Gu K.; Jung-II J.; Ja-Hyeong G.; Man-Jin O. 2007. Changes in the physicochemical characteristics of green wheat during maturation. *Abstrakt. Journal of the Korean Society of Food Science and Nutrition*, 36 (10): 1307–1313
- Kiniry J.R. 1993. Nonstructural carbohydrate utilisation by wheat shaded during grain growth. *Agron J* 85: 844-849
- Kirigwi F.M., van Ginkel M., Brown-Guedira G., Gill B.S., Paulsen G.M., Fritz A.K. 2007. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Mol Breed* 20: 401–413
- Komar E. 2000. Sucrose physiology and assimilate transport: the interaction of sucrose metabolism, starch storage and phloem export in source leaves and the effects on sugar status in phloem. *Aust J Plant Physiol* 27: 497–505
- Kong L., Wang F., Feng B., Li S., Si J., Zhang B. 2010. The structural and photosynthetic characteristics of the exposed peduncle of wheat (*Triticum aestivum* L.): an important photosynthate source for grain-filling. *BMC Plant Biology* 10: 141
- Korzun V., Röder M.S., Wendehake K., Pasqualone A., Lotti C., Ganai M.W., Blanco A. 1999. Integration of dinucleotide microsatellites from hexaploid bread wheat into genetic linkage map of durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 98: 1202–1207

- Kosina P., Reynolds M., Dixon J., Joshi A. 2007. Stakeholder perception of wheat production constraints, capacity building needs, and research partnerships in developing countries. *Euphytica* 157:475–483
- Kuchel H., Williams K., Langridge P., Eagles H.A., Jefferies S.P. 2007. Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theor Appl Genet* 15 (8): 1029-1041
- Kumar A., Kumar J., Singh R., Garg T., Chhuneja P. 2009. QTL analysis for grain colour and pre-harvest sprouting in bread wheat. *Plant Science* 177: 114–122
- Kumar A., Mantovani E.E., Seetan R., Soltani A., Echeverry-Solarte M., Jain S., Simsek S., Doehlert D., Alamri M.S., Elias E.M., Kinian S.F., Mergoum M. 2016. Dissection of genetic factors underlying wheat kernel shape and size in an elite x nonadapted cross using high density SNP linkage map. *The Plant Genome* 9 (1)
- Kumar, N., Kulwal, P.L., Gaur, A., Tyagi, A.K., Khurana, J.P., Khurana, P., Balyan, H.S., Gupta, P.K., 2006. QTL analysis for grain weight in common wheat. *Euphytica*, 151 (2): 135–144
- Lander E.S., Bostein B. 1989. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121: 185–199
- Li C., Bai G., Chao S., Carver B., Wang Z. 2016. Single nucleotide polymorphisms linked to quantitative trait *loci* for grain quality traits in wheat. 2016. *The Crop Journal* 4: 1–11.
- Li W., Zhang B., Li R., Chang X., Jing R. 2015a. Favorable alleles for stem water-soluble carbohydrates identified by association analysis contribute to grain weight under drought stress conditions in wheat. *PLoS One* 10 (3): e0119438
- Li X., Xia X., Xiao Y., He Z., Wang D., Trethowan R., Wang H., Chen X. 2015b. QTL mapping for plant height and yield components in common wheat under water-limited and full-irrigation environments. *Crop and Pasture Science* 66, 660–670
- Lincoln S.E., Daly M.J., Lander E.S. 1993. Mapping genes controlling quantitative traits using MAPMAKER/QTL version 1.1. a tutorial and reference manual. Second edition. 73
- Liu Y.G., Tsunewaki K. 1991. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat. II. Linkage maps of the RFLP sites in common wheat. *Jpn. J. Genet.* 66: 617–633
- Liu, G., Jia, L., Lu, L., Qin, D., Zhang, J., Guan, P., ... Peng, H. (2014). Mapping QTLs of yield-related traits using RIL population derived from common wheat and Tibetan semi-wild wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(11), 2415–2432
- Livaja M., Flamm C., Pauk J., Schmolke M. 2011. Characterization of a segregating winter wheat population regarding abiotic stress. 62. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs 2011, 55 – 59
- Lobell D.B., Field C.B. 2007. Global scale climate-crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environmental Research Letters*, 2: 1-7
- Löffler M., Schön C., Miedaner T. 2009. Revealing the genetic architecture of FHB resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis. *Molecular Breeding* 23 (3): 473-488
- Lopes M., Reynolds M. 2010. Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology* 37 (2): 147-156

- Lu C., Shen L., Tan Z., Xu Y., He P., Chen Y., Zhu L. 1997. Comparative mapping of QTLs for agronomic traits of rice across environments by using a doubled-haploid population. *Theor. Appl. Genet.* 94: 145-150
- Lu C., Song Y., Gao L., Yao Q., Zhou R., Xu R., Jia J. 2014. Integration of QTL detection and marker assisted selection for improving resistance to Fusarium headblight and important agronomic traits in wheat. *The Crop Journal* 2: 70-78
- Luo Z.W., Kersey M.J. 1992. Interval mapping of quantitative trait *loci* in F<sub>2</sub> population. *Heredity* 69: 236-242
- Maccaferri M., Sanguineti M. 2011. Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes. *J Exp Bot.* 62 (2): 409-438
- Mahajan S., Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stress: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 444, 139-158
- Małek K. (Cyganek K.), Czyczyło-Mysza I., Marcińska I., Dziurka M. 2012. Mapowanie QTL plonu i zawartości sacharozy w stresie suszy u pszenicy. *Episteme* 14: 357–364
- Maphosa L., Landridge P., Taylor H., Parent B., Emebiri L.C., Kuchel H., Reynolds M., Chalmers K.J., Okada A., Edwards J., Mather D.E. 2014. Genetic control of grain yield and grain physical characteristics in a bread wheat population grown under a range of environmental conditions. *Theor Appl Genet* 127, 1607–1624
- Marcińska, I., Czyczyło-Mysza, I., Skrzypek, E i wsp. 2013. Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. *Acta Physiol Plant* 35: 451
- Marza F, Bai G-H, Carver BF, Zhou W-C (2006) Quantitative trait *loci* for yield and related traits in the wheat population Ning7840 9 Clark. *Theor Appl Genet* 112: 688–698
- Mason R.E., Mondal S., Beecher F.W., Pacheco A., Jampala B., Ibrahim A.M.H., Hays D.B. 2010. QTL associated with heat susceptibility index in wheat (*Triticum aestivum* L.) under short-term reproductive stage heat stress. *Euphytica* 174 (3): 423–436
- Mathews K.L., Malosetti M., Chapman S. McIntyre L., Reynolds M., Shorter R., van Eeuwijk F. (2008). Multi-environment QTL mixed models for drought stress adaptation in wheat. *Theor Appl Genet* 117: 1077–1091
- Mauricio R. 2001. Mapping quantitative trait *loci* in plants: uses and caveats for evolutionary biology. *Nature* 2: 370–380
- Maydup M.L., Antonietta M., Guiamet J.J., Graciano C., Lopez J.R., Tambussi E.A. 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crop Res* 119: 48–58
- McCartney C.A., Somers D.J., Humphreys D.G., Lukow O., Ames N., Noll J., Cloutier S., McCallum B.D. 2005. Mapping quantitative trait *loci* controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL44529 ‘AC Domain’. *Genome* 48: 870–883
- McCartney C.A., Somers D.J., Lukow O., Ames N., Noll J., Cloutier S., Humphreys D.G., McCallum B.D. 2006. QTL analysis of quality traits in the spring wheat cross RL4452 9 ‘AC Domain’. *Plant Breed* 125: 565–575
- McIntyre C.L., Casu R.E., Rattey A., Dreccer M.F., Kam J.W., van Herwaarden A.F., ... Xue G.P. 2011. Linked gene networks involved in nitrogen and carbon metabolism and

- levels of water-soluble carbohydrate accumulation in wheat stems. *Funct Integr Genomics* 11: 585–597
- McIntyre C.L., Mathews K.L., Rattey A., Chapman S.C., Drenth J., Ghaderi M., Reynolds M., Shorter R. 2010. Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed. *Theor Appl Genet* 120, 527–541
- McKersie B.D., Leshem Y.Y. 1994. *Stress and stress coping in cultivated plants*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands
- Messmer M., Keller M., Zanetti S., Keller B. 1999. Genetic linkage map of a wheat× spelt cross. *Theor Appl Genet* 98: 1163–1170
- Messmer R., Fracheboud Y., Bänzinger M., Vargas M., Stamp P., Ribaut J.M. 2009. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theor. Appl. Genet.* 119, 913-930
- Mir R.R., Kumar N., Jaiswal V., Girdharwal N., Prasad M., Balyan H.S., Gupta P.K. 2012. Genetic dissection of grain weight in bread wheat through quantitative trait locus interval and association mapping. *Mol Breeding* 29 (4): 963–972
- Moraes M.G., Chatterton N.J., Harrison P.A., Filgueiras T.S., Figueiredo-Ribeiro R.C.L. 2012. Diversity of non-structural carbohydrates in grasses (*Poaceae*) from Brazil. *Grass and Forage Science* 68, 165–177
- Müller M., Müller T., Lentzsch P. 2012. Carbohydrate dynamics in leaves of rapeseed (*Brassica napus*) under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science* 198: 207-217
- Mullet J.E., Whitsitt M.S. 1996. Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth Regul* 20: 119–24
- Nagata K., Shimizu H., Terao T. 2002. Quantitative trait *loci* for non-structural carbohydrate accumulation in leaf sheaths and culms of rice (*Oryza sativa* L.) and their effects on grain filling. *Breeding Science* 52: 275–283
- Narjesi V., Mardi M., Hervan E.M, Azadi A., Naghavi M.R., Ebrahimi M., Zali A.A. 2015. Analysis of Quantitative Trait *Loci* (QTL) for grain yield and agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and salt-stress conditions. *Plant Mol Biol Rep* 33 (6): 2030–2040
- Naroui R.M.R., Abdul Kadir M., Rafii M.Y., H.Z.E. Jaafar., Naghavi M.R. 2012. Bulked segregant analysis for relative water content to detect quantitative trait *loci* in wheat under drought stress. *Genet. Mol. Res.* 11 (4): 3882–3888
- Nezhad K.Z., Weber W.E., Röder M.S., Sharma S., Lohwasser U., Meyer R.C., Saal B., Börner A. 2012. QTL analysis for thousand-grain weight under terminal drought stress in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 186: 127–138
- Nguyen G.N., Hailstones D.L., Wilkes M., Sutton B.G. 2010. Role of Carbohydrate Metabolism in Drought-Induced Male Sterility in Rice Anthers. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 196: 346–357
- Nicolas M.E., Turner N.C. 1993. Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain-size during post-anthesis drought. *Field Crops Research* 31: 155–171

- Nicpoń S., Szerement J. 2014. Stres, świadomość i inteligencja u roślin. W: Bioróżnorodność wybrane zagadnienia, Politechnika Lubelska
- Olivares-Villegas J., Reynolds M., McDonald G. 2007. Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Functional Plant Biology* 34 (3): 189-203
- Ortiz R., Braun H., Crossa J., Crouch, J. 2008. Wheat genetic resources enhancement by the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). *Genet Resour Crop Evol* 55 (7): 1095–1140
- Osipova S., Permyakov A., Permyakova M., Pschenichnikova T., Verkhoturov V., Rudikovskiy A., Rudikovskaya E., Shichparenok A., Doroshkov A., Börner A. 2016. Regions of the bread wheat D genome associated with variation in key photosynthesis traits and shoot biomass under both well watered and water deficient conditions. *J Appl Genetics* 57: 151
- Ovenden B. Milgate A. Lisie C., Wade L.J. Rebetzke G.J., Holland J.B. 2017. Selection for water-soluble carbohydrate accumulation and investigation of genetic × environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theor Appl Genet.* 130(11): 2445–2461
- Passioura J.B. 1977. Grain yield, harvest index and water use efficiency of wheat. *J Aust Inst Agric Sci* 43: 117–120
- Paul M.J., Foyer C.H. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *J Exp Bot.* 52 (360): 1383–400
- Peleg Z., Fahima T., Krugman T., Abbo S., Yakir D., Korol A.B., Saranga Y. 2009. Genomic dissection of drought resistance in durum wheat x wild emmer wheat recombinant inbreed line population. *Plant, Cell and Environment* 32: 758–779
- Pilon-Smits E.A.H., Ebskamp M.J.M., Paul M.J., Jeuken J.W., Weisbeek P.J., Smeekens S.C.M. 1995. Improved performance of transgenic fructan- accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiol.* 107: 125–130
- Pinto R., Reynolds M., Mathews K.L., McIntyre L., Olivares-Villegas J.-J., Chapman S.C. 2010. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theor Appl Genet* 21, 10001-1021
- Plaut Z., Butow B.J., Blumenthal C.S., Wrigley C.W. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research* 86: 185–198
- Pollock C.J. 1986. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytologist* 104: 1-24
- Pollock C.J., Cairns A.J.. 1991. Fructan Metabolism in Grasses and Cereals. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42 (1): 77–101
- Prasad P., Staggenborg S. 2008. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. *Response of Crops to limited water: Understanding and modeling water stress effects on plant growth processes. Advances in Agricultural Systems Modeling Series 1. Madison, USA.* <https://dl.sciencesocieties.org/publications/books/abstracts/advancesinagric/responseofcrops/301>

- Price J., Laxmi A., Martin S.K.S., Jang J.C. 2004. Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 16: 2128–2150
- Prioul J.-L., Quarrie S., Causse M., de Vienne D. 1997. Dissecting complex physiological functions through the use of molecular quantitative genetics. *J Exp Bot.* 48 (6): 1151–1163
- Quarrie S. A., Pekic Quarrie S., Radosevic R., Rancic D., Kaminska A., Barnes J. D., ... Dodig D. 2006. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: From the QTL to candidate genes. *J Exp Bot.* 57 (11): 2627–2637
- Quarrie S.A., Gulli M., Calestani C., Steed A., Marmaroli N. 1994. Location of a gene regulating drought-induced abscisic acid production on the long arm of chromosome 5A of wheat. *Theor Appl Genet* 89: 794–800
- Quarrie S.A., Steed A., Calestani C., Semikhodskii A., Lebreton C., Chinoy C., Steele N., Pljevljakusic D., Waterman E., Weyen J., Schondelmaier J., Habash D.Z., Farmer P., Saker L., Clarkson D.T., Abugaliev A., Yessimbekova M., Turuspekov Y., Abugaliev S., Tuberosa R., Sanguineti M.-C., Hollington P.A., Aragues R., Royo A., Dodig D. 2005. A high density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring x SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theor Appl Genet* 110: 865–880
- Ramel F., Sulmon C., Bogard M., Couee I., Gouesbet G. 2009. Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets. *BMC Plant Biol.* 9, 28
- Rathey A., Shorter R., Chapman S., Dreccer F., van Herwaarden A. 2009. Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop and Pasture Science* 60: 717–729
- Razmjoo K., Heydarizadeh P., Sabzalian M.S. 2008. Effect of salinity and drought stresses on growth parameters and essential oil content of *Matricaria chamomila*. *Int. J. Agri. Biol.* 10: 451–454
- Rebetzke G.J., van Herwaarden A.F., Jenkins C., Weiss M., Lewis D., Ruuska S., Tabe L., Fettel N.A., Richards R.A. 2008. Quantitative trait *loci* for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 891–905
- Reinststein J., Nałęcz Z. 1990. Nakłady, koszty jednostkowe, dochodowość i opłacalność produkcji rolniczej w gospodarstwach indywidualnych w latach 1985-1989. *Zagadnienia Ekonomi Rolnej* 6, 83-197
- Reynolds M., Dreccer F., Trethowan R. 2007. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *J Exp Bot.* 58 (2): 177–186. doi:10.1093/jxb/erl250
- Reynolds M., Manes Y., Izanloo A. 2009. Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology* 155: 309–320
- Richards R.A., Rebetzke G.J., Condon A.G., van Herwaarden A.F. 2002. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Sci.*, 42: 111–121



- Roberts D.W.A. 1986. Chromosomes in 'Cadet' and 'Rescue' wheats carrying *loci* for cold hardiness and vernalization response. *Can J Genet Cytol* 28: 991-997
- Robins J.G., Bushman B.S., Feuerstein U., Blaser G. 2016. Variation and correlations among European and North American Orchardgrass germplasm for herbage yield and nutritive value. *Agronomy* 6: 61
- Ruebenbauer T. 1976. Pochodzenie i użytkowanie pszenicy w ujęciu historycznym. W: P. Strebeyko (red.) *Biologia pszenicy*, PWN, Warszawa, str.:13-32
- Ruuska S.A., Lewis C.D., Kennedy G., Furbank R.T., Jenkins C.L.D., Tabe L.M. 2008. Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat. *Plant Molecular Biology* 66: 15-32
- Ruuska S.A., Rebetzke G.J., van Herwaarden A.F., Jenkins C., Weiss M., Lewis D., Ruuska S., Tabe L., Jenkins C.L.D. 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology* 33: 799-809
- Saidi A., Ookawa T., Hirasawa T. 2010. Responses of root growth to moderate soil water deficit in wheat seedlings. *Plant Production Science* 13 (3): 261-268
- Salem K., Röder M., Börner A. 2007. Identification and mapping quantitative trait *loci* for stem reserve mobilisation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Cereal Research Communications* 35(3): 1367-1374
- Sanchez A.C., Subudhi P.K., Rosenow D.T., Nguyen H.T. 2002. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Plant Molecular Biology* 48( 5-6): 713-726
- Saranga Y., Menz M., Jiang C.X., Wright R.J., Yakir D., Paterson A.H. 2001. Genomic dissection of genotype x environment interactions conferring adaptation of cotton to arid conditions. *Genome Research* 11(12): 1988-1995
- Sari-Gorla M., Krajewski P., Di Fonzo N., Villa M., Frova C. 1999. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. II. Plant height and flowering. *Theor Appl Genet* 99(1-2): 289-295
- Sawhney V., Singh D.P. 2002. Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. *Field Crops Research* 77(1): 1-6
- Schindler U., Steidl J., Müller L., Eulenstein F., Thiery J. 2007. Drought risk to agricultural land in Northeast and Central Germany. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 170: 357-362
- Schnyder H. 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling – a review. *New Phytologist* 123, 233-245.
- Schnyder H., Nelson C.J. 1989. Growth rates and assimilate partitioning in the elongation zone of tall fescue leaf blades at high and low irradiance. *Plant Physiol* 90, 1201-1206
- Scofield G.N., Ruuska S.A., Aoki N., Lewis D.C., Tabe L.M., Jenkins C.D. 2009. Starch storage in the stems of wheat plants: localisation and temporal changes. *Annals of Botany* 103: 859-868
- Serraj R., Sinclair T.R. 2002. Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell and Environment* 25 (2): 333-341

- Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Foulkes M.J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science* 45: 175–185
- Shewry P.R. 2009. Wheat. *J Exp Bot.* 60 (6): 1537–1553
- Shukla S., Singh K., Patil R., Kadam S., Bharti S. 2015. Genomic regions associated with grain yield under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 203 (2): 449–467
- Simmonds J., Scott P., Leverington-Waite S., Turner A.S., Brinton J., Korzun V., Snape J., Uauy C. 2014. Identification and independent validation of a stable yield and thousand grain weight QTL on chromosome 6A of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology* 14: 191
- Slafer G. 2012. Wheat development: its role in phenotyping and improving crop adaptation. str.: 109–123. W: Reynolds M.P., Pask A.J.D., Mullan D.M. (eds.). *Physiological Breeding I: Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation*. CIMMYT, Mexico D.F.
- Smeeckens S., 2000. Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51, 49–81
- Snape J.W., Foulkes M.J., Simmonds J., Leverington M., Fish L.J., Want Y., Ciavarella M. 2007. Dissecting gene x environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis. *Euphytica* 1554: 401–408
- Somers D., Isaac P., Edwards K. 2004. a high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 109 (6): 1105–1114
- Sutka J. 1981. Genetic studies of frost resistance in wheat. *Theor Appl Genet* 59: 145–152
- Sutka J., Snape J.W. 1989. Location of a gene for frost resistance on chromosome 5A of wheat. *Euphytica* 42: 41–44
- Swamy B.P.M., Vikram P., Dixit S., Ahmed H., Kumar A. 2011. Meta-analysis of grain yield QTL identified during agricultural drought in grasses showed consensus. *BMC Genomics* 12: 319
- Takahashi H., Sato K., Takeda K. 2001. Mapping genes for deep seeding tolerance in barley. *Euphytica* 122: 37–43
- Takai T., Fukata Y., Shiraiwa T., Horie T. 2005. Time-related mapping of quantitative trait *loci* controlling grain-filling of rice (*Oryza sativa* L.). *J Exp Bot.* 56: 2107–2118
- Tambussi E.A., Bort J., Araus J.L. 2007. Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann. Appl. Biol.* 150: 307–321
- Tambussi E.A., Nogués S., Ferrio P., i wsp. 2005. Does higher yield potential improve barley performance in Mediterranean conditions? a case study. *Field Crops Research* 91 (2/3): 149–160
- Teulat B., Merah O., Sirault X., Borries C., Waugh R., This D. 2002. QTLs for grain carbon-isotope discrimination in field-grown barley. *Theor Appl Genet* 106: 118–126
- Teulat B., Merah O., Souyris X., This D. 2001. QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor Appl Genet* 103: 774–787

- Teulat B., Monneveux P., Wery J. i wsp. 1997. Relationships between relative water content and growth parameters underwater stress in barley: a QTL study. *New Phytologist* 137 (1): 99–107
- Teulat B., Zoumarou-Wallis N., Rotter B., Salem M.B., Bahri H., This D. 2003. QTL for relative water content in field-grown barley and their stability across Mediterranean environments. *Theor Appl Genet* 108: 181–188
- Tiwari C., Wallwork H., Kumar U., Dhari R., Arun B., Mishra V.K., Reynolds M.P., Joshi A.K. 2013. Molecular mapping of high temperature tolerance in bread wheat adapted to the Eastern Gangetic Plain region of India. *Field Crops Research* 154: 201–210
- Trenberth, K.E., L. Smith, T. Qian, A. Dai, and J. Fasullo, 2007: Estimates of the Global Water Budget and Its Annual Cycle Using Observational and Model Data. *J. Hydrometeor.* 8: 758–769
- Tuberosa R. 2012. Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Frontiers in Physiology* 3: 347
- Tuberosa R., Salvi S., Sanguinetti M.C., Landi P. Maccaferri M., Conti S. 2002. Mapping QTLs regulating morphophysiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Ann. Bot.* 89: 941–963
- Turner L.B., Cairns A.J., Armstead I.P., Ashton J., Skot K., Whittaker D., Humphreys M.O. 2006. Dissecting the regulation of fructan metabolism in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) with quantitative trait locus mapping. *New Phytologist* 169: 45–58
- Tyagi S., Gupta P.K. 2012. Meta-analysis of QTLs involved in pre- harvest sprouting tolerance and dormancy in bread wheat. *Triticeae Genomics Genet.* 3: 9–24
- Tyagi S., Mir R.R., Balyan H.S., Gupta P.K. 2015. Interval mapping and meta-QTL analysis of grain traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 201: 367–380
- Uzik M., Zofajova A. 2006. Translocation and accumulation of dry matter in winter wheat genotypes. *Cereal Res Comm* 34: 1013–1020
- Valliyodan B., Nguyen H.T. 2006. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 1–7
- Valluru R. 2009. Studies on water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.): regulating traits, model analysis, early chilling effects, and future perspectives. *Praca doktorska*. University of Hohenheim, Niemcy, Stuttgart.
- Valluru R., Van den Ende W. 2008. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. *J Exp Bot.* 59: 2905–2916
- van den Berg F., Paveley N.D., Bingham I.J., van den Bosch F. 2017. Physiological Traits Determining Yield Tolerance of Wheat to Foliar Diseases. *Phytopathology* 2017 107(12): 1468–1478
- van den Ende W., Clerens S., Vergauwen R., van Riet L., van Laere A., Yoshida M., Kawakami A. 2003. Fructan 1-exohydrolases.  $\beta$ - (2,1)-trimmers during graminan biosynthesis in stems of wheat. *Plant Physiol.* 131 (2): 621-631
- van den Ende W., Valluru R. 2009. Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? *J Exp Bot.* 60(1):9-18

- van der Molen M.K., Dolman A.J, Ciaia P., Eglin T., Gobron N., Law B.E., Meir P., Peters W., Phillips O.L., Reichstein M., Chen T., Dekker S.C., Doubková M., Friedl M.A., Jung M., van den Hurk B.J.J.M., de Jeu R.A.M., Kruijt B., Ohta T., Rebel K.T., Plummer S., Seneviratne S.I., Sitch S., Teuling A.J., van der Werf G.R., Wang G. 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 765–773
- van Herwaarden A., Richards R., Angus J. 2003. Water-soluble carbohydrates and yield in wheat. Str. 1-4. W:Solutions for a better environment. Proceedings of the 11<sup>th</sup> Australian Agronomy Conference'. Australian Society of Agronomy Inc, VIDA: Horsham, Vic., Australia
- van Herwaarden A.F., Angus J.F., Richards R.A., Farquhar G.D. 1998a. 'Haying off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertilizer. II. Carbohydrate and protein dynamics. *Australian Journal of Agricultural Research* 49: 1083–1093
- van Herwaarden A.F., Richards R.A., Farquhar G.D., Angus J.F. 1998b. 'Haying off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertilizer. III. The influence of water deficit and heat shock. *Australian Journal of Agricultural Research* 49: 1095–1110
- van Oijen J.W. 1992. Accuracy of mapping quantitative trait *loci* in autogamous species. *Theor Appl Genet* 84: 803-811
- Varshney R.K., Prasad M., Roy J.K., Kumar N., Singh H., Dhaliwal H.S., Balyan H.S., Gupta P.K. 2000. Identification of eight chromosomes and a microsatellite marker on 1AS associated with QTL for grain weight in bread wheat. *Theor Appl Genet* 100: 1290–1294
- Veisz O., Sutka J. 1989. The relationship of hardening period and expression of frost resistance in chromosome substitution lines of wheat. *Euphytica* 43: 41–45
- Verma V., Worland A.J., Sayers E.J., Fish L., Caligari P.D.S., Snape J.W. 2005. Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat. *Plant Breeding*, 124(3), 234–241
- Verspreet J., Hemdane S., Dornez E., Cuyvers S., Pollet A., Delcour J.A., Courtin C.M. 2013. Analysis of storage and structural carbohydrates in developing wheat (*Triticum aestivum* L.) grains using quantitative analysis and microscopy. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 61 (38): 9251–9259
- Vijn I., Smeekens S. 1999. Fructan: more than a reserve carbohydrate? *Plant Physiol.* 120: 351–359
- Virgona J.M., Barlow E.W.R. 1991. Drought stress induces changes in the non-structural carbohydrate composition of wheat stems. *Aust J Plant Physiol* 18: 239–247
- Wang S., Basten C.J., Zeng Z.B. 2011. Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC
- Wang S.G., Jia S.S., Sun D.Z., Wang H.Y., Dong F.F., Ma H.X., Jing R.L., Ma G. 2015. Genetic basis of traits related to stomatal conductance in wheat cultivars in response to drought stress. *Photosynthetica* 53 (2): 299–305
- Wang, Z., Wu X., Ren Q. 2010. QTL mapping for developmental behavior of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* (2010) 174: 447–458

- Wardlaw I.F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116, 341–381
- Wardlaw I.F., Willenbrink J. 1994. Carbohydrate storage and mobilisation by the culm of wheat between heading and grainmaturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Functional Plant Biology* 21: 255–271
- Wardlaw I.F., Willenbrink J. 2000. Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling, *New Phytologist* 148: 413–422
- Wiedemuth K., Müller J., Kahlau A., Amme S., Mock H.-P., Grzam A., Hell R., Egle K., Beschow H., Humbeck K. 2005: Successive maturation and senescence of individual leaves during barley whole plant ontogeny reveals temporal and spatial regulation of photosynthetic function in conjunction with C and N metabolism. *J. Plant Physiol.* 162, 1226–1236
- Williams K., Sorrells M.E. 2013. Three-dimensional seed size and shape QTL in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) populations. *Crop Science* 54:98–110. doi: 10.2135/cropsci2012.10.0609
- Xie Q., Mayes S., Sparkes D. 2015 Spelt as a genetic resource for yield component improvement in bread wheat. *Crop Science* 55 (6), 2753–2765. DOI: 10.2135/cropsci2014.12.0842
- Xie Q., Mayes S., Sparkes D.L. 2016. Optimizing tiller production and survival for grain yield improvement in a bread wheat x spelt mapping population. *Annals of Botany* 117 (1): 51–66. doi:10.1093/aob/mcv147
- Xu Y., Wang R., Tong Y., Zhao H., Xie Q., Liu D., Zhang A., Li B., Xu H., An D. 2014. Mapping QTLs for yield and nitrogen-related traits in wheat: influence of nitrogen and phosphorus fertilization on QTL expression. *Theor Appl Genet* 127 (1): 59–72. doi: 10.1007/s00122-013-2201-y
- Xue G.-P., McIntyre C.L., Jenkins C.L.D., Glassop D., van Herwaarden A.F., Shorter R. 2008a. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat. *Plant Physiology* 146, 441–454. doi:10.1104/pp.107.113076
- Xue G-P., McIntyre C.L., Glassop D., Shorter R. 2008b. Use of expression analysis to dissect alterations in carbohydrate metabolism in wheat leaves during drought stress. *Plant Mol Biol* 67: 197–214. doi 10.1007/s11103-008-9311-y
- Xumei J., Shiran B., Wan J., Lewis D.C. 2010. Importance of pre-anthesis anther sink strength for maintenance of grain number during reproductive stage water stress in wheat. *Plant, Cell and Environment* 33, 926–942. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02130.x
- Yang D., Li M., Liu Y., Chang L., Cheng H., Chen H., Chai S. 2016. Identification of quantitative trait *loci* and water environmental interactions for developmental behaviors of leaf greenness in wheat. *Front. Plant Sci.* 7: 273. doi: 10.3389/fpls.2016.00273
- Yang D.L., Jing R.L. Chang X.P., Li W. 2007. Identification of quantitative trait *loci* and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems. *Genetics* 176: 571–584. Doi:10.1534/genetics.106.068361

- Yang J., Zhang J. 2006. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol.* 169 (2): 223–236
- Yang J., Zhang J., Wang Z., Zhu Q., Liu L. 2004. Activities of fructan- and sucrose-metabolizing enzymes in wheat stems subjected to water stress during grain filling. *Planta* 220: 331–343
- Yoshida M., Kawakami A., van den Ende W. 2007. Graminan metabolism in cereals: wheat as a model system. str.: 201–212. W: Shiomi N, Benkeblia N, Onodera S (eds) *Recent Advances in Fructooligosaccharides Research*. Research Signpost, Trivandrum
- Zhang H., Chen J., Li R., Deng Z., Zhang K., Liu B., Tian J. 2016. Conditional QTL mapping of three yield components in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *The Crop Journal* 4 (3): 220–228
- Zhang J., Dell B., Biddulph B., Khan N., Xu Y., Luo H., Appels R. 2014. Vernalization gene combination to maximize grain yield in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in diverse environments. *Euphytica* 198: 439–454
- Zhang J., Chen W., Dell B., Vergauwen R., Zhang X., Mayer J.E., van den Ende W. 2015. Wheat genotypic variation in dynamic fluxes of WSC components in different stem segments under drought during grain filling. *Front. Plant Sci.* 6: 624
- Zhang L.Y., Liu D.C., Guo X.L., Yang W.L., Sun J.Z., Wang D.W., Zhang A.M. 2010. Genomic distribution of quantitative trait *loci* for yield and yield-related traits in common wheat. *J Integr Plant Biol* 52: 996–1007
- Zhu J.K., Hasegawa P.M., Bressan R.A. 1997. Molecular aspects of osmotic stress in plants. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.* 16: 253–277
- Zhuang J.Y., Lin H.X., Lu J., Aian H.R., Hittalman S., Huang N., Ozheng K.L. 1997. Analysis of QTL x environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theor. Appl Genet* 95: 799–808
- Zielińska S. 2012. Metabolizm węglowodanów jako jeden ze składników mechanizmów tolerancji na stesy abiotyczne u roślin. *Kosmos, Problemy Nauk Biologicznych* 61(4): 613–623
- Zörb C., Betsche T., Langenkämper G., Zapp J., Seifert M. 2007. Free sugars in spelt wholemeal and flour. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 81: 172–174
- Zorić M., Dodig, D., Kobiljski, B., Quarrie S., Barnes J. 2012. Population structure in a wheat core collection and genomic *loci* associated with yield under contrasting environments. *Genetica* 140: 259–275. doi: 10.1007/s10709-012-9677-2

FAOSTAT: <http://www.fao.org/faostat/en/#home>

<http://esa.un.org/unpd/wpp/index.htm>

## Streszczenie

Susza jest istotnym czynnikiem obniżającym wysokość plonu zbóż, w tym pszenicy. Zmiany metaboliczne zachodzące pod wpływem stresu suszy dotyczą między innymi gospodarki cukrów.

Celem badań była identyfikacja *loci* cech ilościowych (QTL), do których należały wybrane elementy składowe plonu i zawartość cukrów rozpuszczalnych w trzech organach roślin pszenicy takich jak: liść, dokłósie i kłos, oraz analiza rozmieszczenia wykrytych QTL na chromosomach w warunkach stresu suszy glebowej i optymalnego nawodnienia.

Materiał doświadczeń niniejszej pracy stanowiła populacja mapująca składająca się z 94 linii podwojonych haploidów pszenicy. Mapa genetyczna populacji zawierała 920 markerów molekularnych obejmujących łącznie długość około 4040 cM. Wegetację roślin prowadzono w uprawie wazonowej w otwartym tunelu wegetacyjnym, zabezpieczonym przed opadami deszczu, w latach 2010-2013. Wzrost roślin odbywał się w warunkach zbliżonych do naturalnych przypadających na okres wiosenno-jesienny (V-IX). Ograniczenie nawadniania w celu uzyskania suszy utrzymywano przez okres 4 tygodni dla roślin w stadium krzewienia (lata: 2010, 2011 i 2012) oraz w stadium strzelania w źdźbło (rok 2013). Określono elementy składowe plonu: liczbę i masę ziaren oraz biomasę z rośliny. W ostatnim dniu trwania suszy, w latach 2010-2013, zebrano liście flagowe a w 2011-2013 dodatkowo dokłósia i kłosy pędów głównych, w celu określenia zawartości cukrów. Analizy QTL prowadzone były przy pomocy programu Windows QTLCartographer metodą analizy regresji liniowej oraz złożonego mapowania przedziałowego.

Dla 19 badanych cech stwierdzono istnienie 77 regionów rozmieszczonych na wszystkich chromosomach *T. aestivum* L. Najważniejsze grupy sprzężeń kształtujące elementy składowe plonu i zawartość cukrów rozpuszczalnych były na chromosomach: 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3B, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 7A i 7B, wśród których najwięcej QTL wykryto na chromosomach 6B, 7B oraz 5A. Wskazanie regionów genomu pszenicy z występującymi QTL pozwoliło na wytypowanie markerów molekularnych najsilniej sprzężonych z badanymi cechami ilościowymi. Wspólna i powtarzalna lokalizacja elementów składowych plonu i zawartości cukrów rozpuszczalnych świadczy o związku analizowanych cech.

## **Abstract**

Drought is the most important factor decreasing yield of cereals, including wheat. Metabolic changes under drought stress are related to alterations in carbohydrates concentrations.

The aim of the study was the identification of quantitative trait *loci* (QTLs), for selected yield components and water soluble carbohydrates in three parts of wheat: flag leaf, peduncle and ear, and also the analysis of the distribution on chromosomes of detected QTLs under drought stress conditions and under optimal irrigation.

Plant material of this work was the mapping population consisting of 94 doubled haploid lines of wheat. The genetic map of the population with a total length of about 4040 cM, contains 920 molecular markers. Plants were grown in the pots at the vegetation tunnel, protected against rain, in 2010-2013. Plant growth took place in conditions similar to the natural within the period of spring to autumn (V-IX). Limited irrigation was maintained for 4 weeks starting for the plants in the tillering stage (years: 2010, 2011 and 2012) and at the stage of shooting (2013). Estimated yield components were: number and weight of grains per plant and biomass. At the last day of drought treatment flag leaves, peduncles and ears were sampled to determine the water soluble carbohydrates concentrations. QTL analyzes were conducted using the Windows QTL Cartographer Single Marker Analysis and Composite Interval Mapping methods.

For 19 traits, 77 regions were located on all of the chromosomes of *T. aestivum* L. The most important linkage groups for yield components and water soluble carbohydrates were chromosomes: 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3B, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 7A and 7B, among which the most QTLs were detected on chromosomes: 6B, 7B and 5A. Identification of regions of wheat genome with QTLs, led to point out molecular markers most strongly linked to quantitative traits. Common and stable QTLs for yield components and water soluble carbohydrates are the evidence for genetic relationships of analyzed traits.