

کاوش ژن‌های پاکوتاهی در ارقام اصلاح شده گندم نان ایران

Detect of *dwarf* genes in commercial cultivars of bread wheat in Iran

میلاد حیدری^۱، علی اکبر شاه نجات بوشهری^{۱*}، سید علی پیغمبری^۱، ولی اله محمدی^۱

۱- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، استادن، دانشیار، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران

Heydari M¹, Shahnejat Bushehri AA^{*1}, Peyghambari SA¹, Mohammadi V¹

1. MSc Student, Professors, Associate Professor, College of Agriculture and Natural Resources,
University of Tehran, Karaj, Iran.

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ashah@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۳/۱/۱۷ - تاریخ پذیرش: ۹۳/۳/۱۸)

چکیده

در دهه‌های گذشته ژن‌های پاکوتاهی مهم‌ترین نقش را در افزایش عملکرد گندم داشته‌اند. در این پژوهش ترکیب آللی سه ژن پاکوتاهی *Rht5*، *Rht8* و *Rht9* در ۱۵۰ رقم اصلاح شده گندم نان به کمک نشانگرهای اختصاصی بررسی شده و واکنش آنها به اسید جیبرلیک (GA_3) برای تشخیص آلل‌های *Rht1* و *Rht2* مطالعه شد. آلل پاکوتاهی *Rht9* با ۴۱/۵۶ درصد بیشترین و *Rht5* با ۲۷/۹۲ درصد کمترین فراوانی را در ارقام مورد مطالعه داشتند. حضور آلل-های پاکوتاهی در ارقام با منشاء خارجی نسبت به ارقام ایرانی بیشتر بود. نتایج نشان داد که برنامه‌های به‌نژادی ایران طی گذشت زمان به کاهش ارتفاع و افزایش تجمع آلل‌های پاکوتاهی منجر شده است. کاتالوگ ژنی تهیه شده در این پژوهش می‌تواند به‌نژادگران را در شناخت و انتخاب والدین مناسب برای تلاقی یاری کند.

واژه‌های کلیدی

پاکوتاهی
گندم نان
هورمون جیبرلین
DNA
Rht

مقدمه

پاکوتاهی مهم‌ترین عامل افزایش عملکرد گندم در انقلاب سبز بوده‌است. پاکوتاهی در "انقلاب سبز" به خاطر شخم پذیری همراه با افزایش عملکرد، افزایش مقاومت به بیماری و کود پذیری صفت زراعی مطلوب بود (Li et al. 2010). از نظر واکنش به اسید جیبرلیک (GA_3) ژن‌های پاکوتاهی به دو دسته تقسیم می‌شوند: ژن‌های غیر حساس به اسید جیبرلیک مانند *Rht3*، *Rht10*، *Rht1* و *Rht2* ژن‌های حساس به اسید جیبرلیک مانند *Rht6*، *Rht5*، *Rht4*، *Rht8*، *Rht7* و *Rht9* (Borner et al. 1987). آل‌های مورد استفاده در انقلاب سبز غیر حساس به GA_3 (*Rht1*) و *Rht2* و دارای معایبی مثل قوه نامیه پایین و سرعت رشد اولیه کم بودند (Chen et al. 2013). *Rht1* و *Rht2* (که اخیراً به ترتیب *RhtB1-b* و *RhtD1-b* نامیده می‌شوند) باعث کاهش ارتفاع و افزایش تعداد دانه و عملکرد از طریق کاهش طول غلاف، طول برگ، سرعت توسعه سطح برگ و تجمع بیوماس در شرایط مناسب رشدی می‌شوند (به خصوص در کشت عمیق بذر) (Rebetzke et al. 2012). ژن‌های *Rht4*، *Rht5*، *Rht8*، *Rht12* و *Rht13* بدون آنکه تاثیری روی قوه نامیه بذر داشته باشند، ارتفاع را کاهش می‌دهند. ژن‌های کاهنده ارتفاع *Rht1* و *Rht2* عامل کلیدی در انقلاب سبز بوده و امروزه نیز این ژن‌ها جزء منابع اولیه پاکوتاهی در گندم محاسبه می‌شوند (Edward et al. 2013).

Rht-1 فاکتور رونویسی DELLA را کد می‌کند و تاثیر آن بر رشد گیاه و تحمل به تنش است (Edward et al. 2013). در گندم نان، *Rht-D1b* و *Rht-B1b* موجب مقاومت به بیماری فوزاریوم سنبله^۱ می‌شود (Edward et al. 2013). مطالعات منسجم در زمینه پروتئومیکس، فیزیولوژی مولکولی و ژنتیک نشان می‌دهد که تجمع شبه پروتئین Cyclophilin و TaCYP20-2 منجر به افزایش پروتئین *Rht* و پاکوتاهی در جهش غیرحساس به GA_3 (GAID) در گندم می‌شود (Li A. et al. 2010). جیبرلین‌های زیست فعال^۲ GA، هورمون دیترن^۳ گیاهی است که در مسیرهای پیچیده زیستی ساخته می‌شود و شیب رشد و نمو را کنترل می‌کند (Yamaguchi 2008). GA_3 با اتصال به بازدارنده ژن *GAMYB*,

باعث فعال شدن ژن *GAMYB* شده که یک عامل رونویسی برای ژن آلفا آمیلاز می‌باشد. آلفا آمیلاز تولید شده بعد از خروج از سلول سبب تجزیه نشاسته و نهایتاً تولید انرژی برای رشد بیشتر خواهد شد و گیاه ارتفاع بیشتری خواهد گرفت (Chebotar et al. 2012). برخی ژن‌های پاکوتاهی بر واکنش GA_3 اثر بازدارندگی دارند به طوری که تیمار گیاه با GA_3 موجب افزایش ارتفاع نمی‌شود. بنابراین می‌توان از آزمون GA_3 به عنوان یک روش تشخیص فیزیولوژیکی بهره برد. این روش به دلیل آسانی و عدم نیاز به تجهیزات پیچیده تا پیش از شناخت مطالعات ژنومیکسی به شکل گسترده مورد استفاده قرار می‌گرفت (Youssefian et al. 2009; Tang et al. 1997; Borner et al. 1992). Song et al. (2005) در مطالعه جمعیت RIL‌های حاصل از تلاقی W7984 (Opata85×(ITMI)، با کمک ۵۴۰ جفت آغازگر SSR با تمرکز بر موتیف $[ATT/TAA]_n$ و افزودن کلاهیك G-C به انتهای ۵' آغازگرها به نقشه‌یابی گندم پرداختند. (Dvojic et al. 2010). تنوع الی *Rht8* را به کمک نشانگر ریزماهواره Xwgm261 در ۱۲۲ رقم گندم کرواسی و اروپا بررسی کردند. هدف از انجام این مطالعه بررسی واکنش ارقام گندم اصلاح شده ایران به تیمار جیبرلیک و شناسایی ترکیب آلی ژن‌های پاکوتاهی (*Rht*) در ارقام مذکور بود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی شامل ۱۵۰ رقم اصلاح شده ایرانی و خارجی گندم نان بوده که از سال ۱۳۰۹ تا سال ۱۳۹۰ معرفی شده و بذر این ارقام از بانک ژن پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران و موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد (جدول ۱). از این ژنوتیپ‌ها mv17، اترک، البرز، الجزیره ۴۸۲۰، اینیا ۶۶، آکوا، بزوستایا، پنجامو۶۲، تجن، تریکاله، توباری ۶۶، توس، چاودار، چمران، داراب ۲، دز، دوروم سیمینه، دوروم کرخه، دوروم یاوروس، رسول، زرین، شیرودی، فلات، کاوه، گلستان، مغان ۱، مغان ۲، مهدوی، ناز، نوید و نیک نژاد دارای منشا خارجی بودند.

آزمون جیبرلیک اسید (GA_3)

به منظور اعمال تیمار جیبرلیک اسید، بذور ارقام گندم در

^۱ Fusarium head blight

^۲ Bioactive

^۳ Deterpen

جدول ۱- اسامی ارقام گندم نان تجاری ایران مورد استفاده در این مطالعه

اسامی ارقام گندم نان تجاری ایران						
DN11	اینیا ۶۶	پیش‌تاز	زاگرس	شیراز	کرج ۲	مغان ۳
mv17	آذر	پیشگام	زرنندی	شیرودی	کرج ۳	مکزیپاک
آتیلا	آذر ۲	تجن	زرین	طبسی	کرخه	مهدوی
سومایی	آرتا	تریته	ساسا	عدل	کلات محلی	میلان
ورکینگ	آرژانتین	توباری	سایسون	عدل جدید	کلک افغانی	میهن
اترک	آزادی	توس	سبزواری	عطایی	کوس	ناز
ارگ	آکوا	چمران	سبلان	فروتنا	کوله	نوید
اروم	آند ۱	چناب	سپاهان	فلات	کوبر	نیشابور
اروند	باز	خزرا	سرخ تخم	فونگ	گازرسنگ	نیک نژاد
اروند موتانت	بزوستابا	خلیج	سفیدک	قدس	گاسپارد	ورنر
اروند ۱	بک کراس روشن	داراب	سومالی ۳	قرمزک ورامین	گاسکوژن	وری ناک
استار	بک کراس روشن بهاره	داراب ۲	سیستان	قفقاز	گلستان	هامون
استارک	بک کراس روشن زمستانه	دریا	سیمینه	کارون	گندم منطقه سرد	هشتدرخانی ۱
استورک	بلوبوی	دز	سیوند	کاوه	A لاین	هشتدرخانی ۲
افلاک	بم	دستجردی	شانگهای	کراس اروند	مارکویت	هشترودی
البرز	بولانی	دوغانک	شاهپسند	کراس البرز	مارون	هیرمند
الموت	بهار	دیهم	شاهی	کراس امید	ماهوتی یزد	یازلق
الموت ۱	بیات	رسول	سپاهان	کراس آزادی	مرمره	
الموت ۲	بیستون	رشید	شعله	کراس بیات	مروارید	
الوند	پارسی	روشن	شوماله	کراس شادی	مرو دشت	
امید	پنجامو	ریحانی	شهریار	کراس فلات هامون	مغان ۱	
اینیا	پیتیک	زارع	شهریاز	کرج ۱	مغان ۲	

کیفیت آن بر روی ژل آگارز یک درصد بررسی شد. برای تکثیر آل‌های مختلف مکان‌های ژنی پاکوتاهی، از آغازگرهای توصیف شده توسط Ellis et al. (2005) و Korzun et al. (1998) استفاده شد (جدول ۲).

واکنش زنجیره‌ای پلیمرز تکثیر در حجم نهایی ۲۰ میکرولیتر شامل یک میکرولیتر DNA با غلظت ۷۵ نانوگرم در هر میکرولیتر و یک واحد آنزیم Taq DNA Polymerase و غلظت نهایی ۳ mM/μl برای MgCl₂ و ۰.۵ mM/μl برای dNTP و ۰.۵ pmol/μl برای هر کدام از آغازگرها در دستگاه ترموسایکلر Bio-Rad انجام شد. شرایط دمایی واکنش برای نمونه‌های تکثیر یافته شامل یک چرخه در دمای ۹۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴۰ ثانیه، ۳۷ چرخه به ترتیب در دمای ۹۴ درجه به مدت ۳۰ ثانیه، در دمای ۵۷ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۰ ثانیه و سپس ۷۲ درجه به مدت ۵۰ ثانیه و یک چرخه در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۲۰ ثانیه بود. فراورده PCR در ژل آگارز دو درصد الکتروفورز شد.

گلدان کشت شده و سپس برای شکست خواب احتمالی و ایجاد همزمانی رشد بوته‌ها، گلدان‌ها به مدت ۴ روز در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و پس از آن به مدت سه هفته به اتاقک رشد با دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی و رطوبت ۷۵ درصد منتقل شدند. آبیاری به طور منظم و هر چهار روز یکبار با آب مقطر انجام شد. هر رقم در چهار گلدان کشت شد که دو گلدان با هورمون جیبرلین ۵۰ ppm تیمار و دو گلدان دیگر با آب مقطر (شاهد) اسپورپاشی شد. اسپری جیبرلیک اسید (و آب مقطر برای گلدان‌های شاهد) از زمان انتقال گلدان‌ها به اتاقک رشد تا پایان هفته سوم بطور منظم و هر دو روز یکبار انجام شد. برای اندازه‌گیری ارتفاع بوته و طول غلاف از هر گلدان سه نمونه برداشت شده و با خط کش اندازه‌گیری شد.

استخراج DNA و واکنش PCR
بذر ارقام در گلدان کشت شدند سپس در مرحله سه برگه، DNA آنها مطابق با روش (Saghai-Marooft et al. 1984) استخراج و

جدول ۲- نام و توالی آغازگرها بر پایه SSR استفاده شده در این مطالعه (Korzun et al. 1998; Ellis et al. 2005)

نام آغازگر	توالی (۵' - ۳')
BARC102F	GGAGAGGACCTGCTAAAATCGAAGACA
BARC102R	GCGTTTACGGATCAGTGTGGGAGA
Xgwm261F	CTCCCTGTACGCCTAAGGC
Xgwm261R	CTCGCGCTACTAGCCATTG
BARC151F	TGAGGAAAATGTCTCTATAGCATCC
BARC151R	CGCATAAACACCTTCGCTCTTCCACTC

جدول ۳- جدول تجزیه واریانس رقم و هورمون GA₃ و اثر متقابل آنها

میانگین مربعات			
منابع تغییر	درجه آزادی	ارتفاع گیاهچه	طول غلاف
رقم	۱۳۹	۸۷ ^{**}	۲,۸۳ ^{**}
هورمون	۱	۱۴۶۵,۱۱ ^{**}	۱۰,۳۸ ^{**}
رقم در هورمون	۱۳۹	۲۳,۵۲ ^{ns}	۰,۵۲ ^{ns}
خطا	۲۸۰	۲۶,۰۸	۰,۶

به نظر می‌رسد ارقام پاکوتاهی که به هورمون واکنش ندادند، دارای ال‌های پاکوتاهی غیرحساس به هورمون بوده و ارقام پاکوتاهی که به هورمون واکنش دادند، احتمالا دارای ال‌های پاکوتاهی حساس به هورمون می‌باشند. در بررسی مولکولی فقط از ال‌های *Rht5*, *Rht8*, *Rht9* به خاطر اهمیت بالاتر استفاده شد (Korzun et al. 1998; Ellis et al. 2005; Tang et al. 2009). گزارش‌ها حاکی از آن است که اثر هورمون علاوه بر افزایش ارتفاع باعث شدت بیماری پوسیدگی فوزاریومی طوقه می‌شود (Liu et al. 2010). از بین ژن‌های پاکوتاهی، ژن‌های *Rht5*, *Rht8* و *Rht9* مورد بررسی قرار گرفتند. این نشانگرها بر پایه SSR بودند. طبق مطالعات پیشین ثابت شده که این نشانگرها فوق‌العاده با ژن‌های پاکوتاهی پیوسته بوده تا جایی که به عنوان نشانگرهای تشخیصی بوده و در گزینش توسط نشانگر (MAS^۱) مورد استفاده قرار می‌گیرند (Korzun et al. 1998; Ellis et al. 2005; Song et al. 2005).

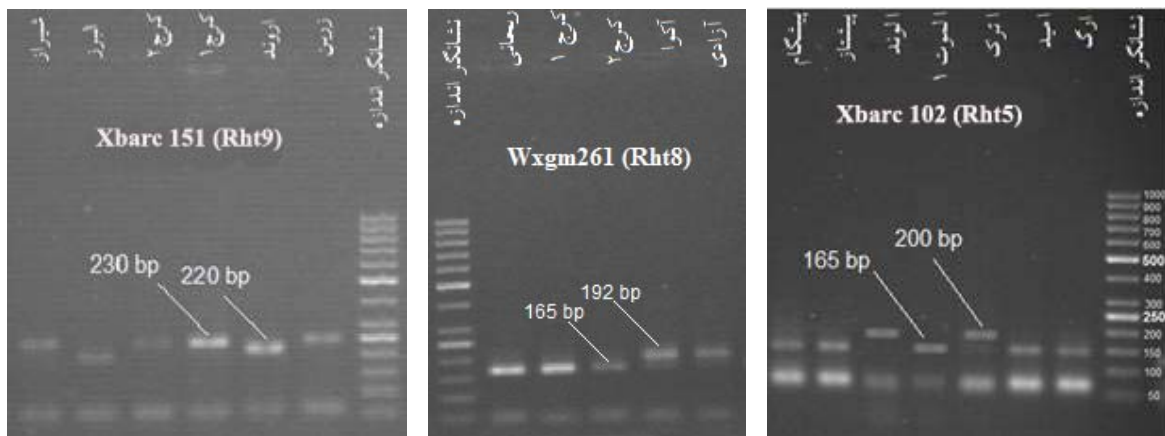
در این مطالعه مکان ژنی *Rht5* (با طول تکثیری ۲۰۰ جفت باز) توسط نشانگر Xbrac102 کاوش شد که ال پاکوتاهی *Rht5* از آل *rht5* با طول ۱۶۵ جفت باز قابل تفکیک بود. ال *Rht5* با فراوانی ۲۷/۹۲ درصد در ارقام زیر مشاهده شد: اترک، اروند، الوند، اینیا۶۶، آذر ۲، بزوستایا، بک کراس روشن بهاره، بولانی، بیات، پنجامو، چمران، چناب، داراب، داراب ۲، سایسون، سبزواری، شوماله، عدل، عدل جدید، کارون، کراس شادی،

تجزیه واریانس داده‌های آزمون جیبرلیک اسید بر اساس طرح فاکتوریل با دو عامل هورمون و رقم در قالب طرح کاملا تصادفی صورت گرفت. مقایسه میانگین داده‌ها نیز با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن انجام شد. برای به دست آوردن درصد فراوانی ارقام و آل‌ها تعداد هر کدام به تعداد کل ارقام تقسیم و درصد ضرب شد. به منظور بررسی روند تغییر ارتفاع و حضور آل طی زمان از رابطه رگرسیون خطی بین زمان (سال معرفی ارقام) و ارتفاع و همچنین زمان و تعداد آل استفاده شد. سال معرفی ارقام و ارتفاع آنها از منبع (Saidi et al. 2005) استخراج شد. تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم‌فزارهای Excel 2013 و SAS 9.2 صورت گرفت.

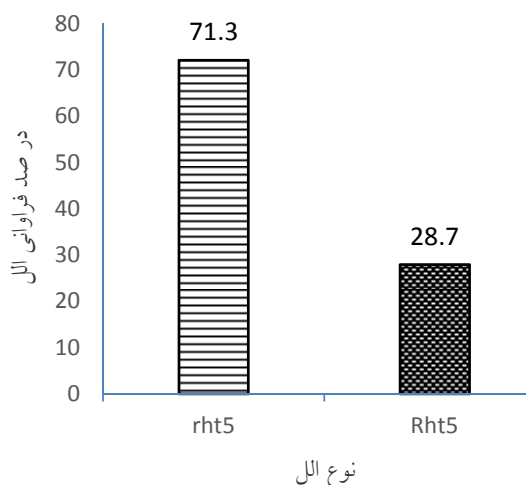
نتایج و بحث

ارقام از نظر تیمار هورمون اختلاف معنی‌داری در سطح یک درصد نشان دادند (جدول ۳). عدم وجود اثر متقابل معنی‌دار بین رقم و هورمون بیانگر این مطلب بوده که تاثیر هورمون روی ارقام تقریبا یکسان بوده‌است. ارقام از نظر ارتفاع گیاهچه و طول غلاف اختلاف معنی‌داری (در سطح یک درصد) داشتند (جدول ۳). مقایسه میانگین‌ها به روش دانکن نشان داد که ارقام آتیلا، آکوا، اروم، استورک، بهار، دوروم یاواریس، دیهم، رشید، شاهپسند، شاهی، شوماله، طوسی، فروتنا، کراس بیات، گازرسنگ، مصنوعی ۴۰۷ و مهدوی بیشترین افزایش ارتفاع گیاهچه نسبت به شاهد (بدون هورمون) داشتند. از نظر طول غلاف نیز ارقام آتیلا، آذر ۲، آزادی، اروم، استورک، افلاک، اکبری، بهار، پارسی، تجن، دیهم، سفیدک، شانگ‌های، عدل، قدس، کویر، گاسکوژن، نوید و نیک-نژاد بیشترین تغییر نسبت به شاهد را (در سطح یک درصد) نشان دادند.

^۱ Marker assistant selection



شکل ۱- تصویر سمت راست نمونه‌ای از محصول آغازگر Xbarc102 می‌باشد که باند 200 bp نشان‌دهنده حالت طبیعی و غالب *Rht5* و نشان‌دهنده آلل پاکوتاهی است که از *rht5* با اندازه 165 bp قابل تفکیک است. تصویر وسط محصول تکثیر آغازگر Wxgm261 می‌باشد که باند پاکوتاه غالب *Rht8* به طول 192 bp را از حالت *rht8* به طول 165 bp تفکیک می‌کند. تصویر سمت چپ محصول تکثیر آغازگر Xbarc151 می‌باشد که باند پاکوتاه غالب *Rht9* به طول 220 bp را از حالت *rht9* به طول 230 bp تفکیک می‌کند. این محصول با نشانگر اندازه Fermentas SM0372 برای شناسایی اندازه باندها مقایسه شد. رنگ آمیزی به کمک اتیدیوم بر مایند صورت پذیرفت (Ellis et al. 2005).



شکل ۲- درصد حضور آلل *Rht5* در ارقام گندم نان ایرانی

با وجود تنوع در آلل *Rht8*، این آلل مستقل از ارتفاع بوده و با طول سلول هم اثر معنی‌داری نداشت (Botwright et al. 2005). در مطالعه Zhang et al. (2006) در ۲۲۰ ژنوتیپ پاییزه در چین فراوانی آلل *Rht8* حدود ۴۶/۸ درصد گزارش شد که نشان می‌دهد فراوانی این آلل در نمونه‌های مورد بررسی ما و کشور چین مشابه بوده است.

کراس فلات هامون، کرج ۱، کرج ۳، کرخه، کلات محلی، کلک افغانی، کوله، گاسپارد، مارون، مرمه، مروارید، مغان ۳، مکزیپاک، میلان، ناز، نوید، ورنر، وری ناک، هشتدرخانی ۲، هشتودی (که فراوانی آن در شکل ۲ مشاهده می‌شود). (Rebetzke et al. 2012) با مطالعه بر روی *Rht5* گزارش دادند که آلل مذکور باعث کاهش ارتفاع بدون تاثیر بر روی قوه نامیه می‌شود.

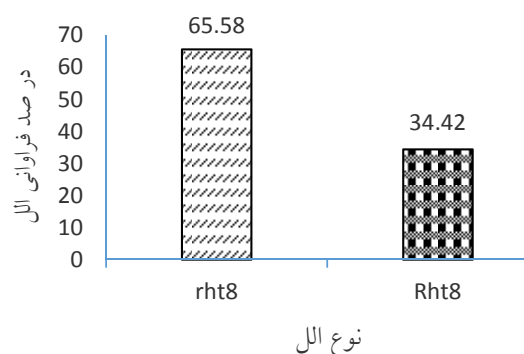
در این مطالعه مکان ژنی *Rht8* (با طول تکثیری ۱۹۲ جفت باز) توسط نشانگر Xgwm261 کاوش شد که آلل پاکوتاهی *Rht8* از آلل *rht8* با طول ۱۶۵ و ۲۰۸ جفت باز تولید می‌کند قابل تفکیک بود. آلل *Rht8* با فراوانی ۳۴/۴۲ درصد در ارقام زیر مشاهده شد: اروم، اروند، البرز، الموت، الموت ۱، آزادی، آکوا، باز، بک کراس روشن بهاره، بلوبوی، بهار، پنجامو، پیتیک، پیشگام، توباری، چاودار، دز، رسول، زارع، زاگرس، سبلان، سیوند، شانگهای، شاهپسند، شاهی، شوماله، شهریار، شیراز، شیرودی، طبسی، عدل جدید، فروتنا، قدس، قفقاز، کراس بیات، کراس شادی، کراس فلات هامون، کرج ۳، کرخه، کلک افغانی، کویر، گازرسنگ، گاسپارد، گندم منطقه سرد، ماهوتی یزد، مغان ۱، مغان ۲، میهن، ناز، نیک نژاد، هامون، هشتودی (که فراوانی آن در شکل ۳ مشاهده می‌شود).

هشتدرخانی^۲، هشترویدی (که فراوانی آن در شکل ۴ مشاهده می‌شود).

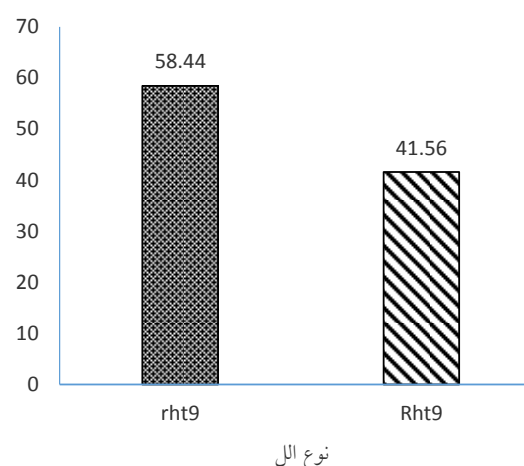
به طور کلی حضور آلل‌های پاکوتاهی در ارقام خارجی بیشتر از ارقام داخلی بود. بیشترین درصد حضور آلل پاکوتاهی در ارقام داخلی از نوع *Rht9* و کمترین مربوط به *Rht5* بود. در ارقام خارجی بیشترین و کمترین آلل‌های پاکوتاهی به ترتیب مربوط به *Rht8* و *Rht5* بود (شکل ۵).

روند تغییر ارتفاع در به‌نژادی گندم‌های تجاری نان ایران؛ با توجه به سال معرفی هر کدام از ارقام می‌توان روند تغییر و اصلاح ارقام تجاری گندم ایران را بررسی کرد (Saidi et al. 2005). نخستین ارقام اصلاح شده در ایران از میان ارقام بومی انتخاب شده بودند که ارتفاع بلندی داشتند اما به تدریج با ورود و معرفی ارقام جدید مخصوصاً از مرکز سیمیت و ایکاردا از ارتفاع گندم‌ها کاسته شد. همان‌طور که در شکل ۶ مشاهده می‌شود ارتفاع ارقام گندم امروزی با گذشت زمان کاهش یافته به طوری که در سال‌های اولیه ارقام پاکوتاه کمتر مورد توجه قرار گرفته و ارقام متوسط نیز بسیار کم بوده‌اند. اما با گذشت زمان به تعداد ارقام پاکوتاه و متوسط افزوده شده‌است. در اکثر کشورها پس از معرفی آلل‌های پاکوتاهی کاهش ارتفاع پس از گذشت زمان مشاهده می‌شود.

با توجه به روند تغییر فراوانی آلل‌های پاکوتاهی در به‌نژادی گندم‌های تجاری نان ایران و بر اساس آلل‌های *Rht5*، *Rht8*، *Rht9* پیش‌بینی می‌شود که حضور این آلل‌ها در ارقام اولیه بسیار نادر بوده اما پس از گذشت زمان و با ورود ارقام پاکوتاه خارجی فراوانی این آلل‌ها افزایش یافته‌است (شکل ۷). پاکوتاه‌ترین ارقام و بیشترین حضور آلل‌ها در بین سال‌های ۶۰-۱۳۴۰ مشاهده می‌شود. اکثر ارقام جدید نیمه پاکوتاه بوده که دارای یکی از ژن‌های پاکوتاهی هستند اما برخی ارقام هیچ یک از ژن‌های پاکوتاهی مطالعه شده در این تحقیق را نداشتند که ممکن است حاوی سایر ژن‌های پاکوتاهی باشند. بررسی فراوانی آلل‌های پاکوتاهی قبل و بعد از ۱۹۹۰ در ژنوتیپ‌های چینی نیز نشان داده که فراوانی *Rht8* طی مرور زمان تغییر نکرده ولی فراوانی *Rht1* و *Rht2* افزایش یافته‌است (Zhang et al. 2006).

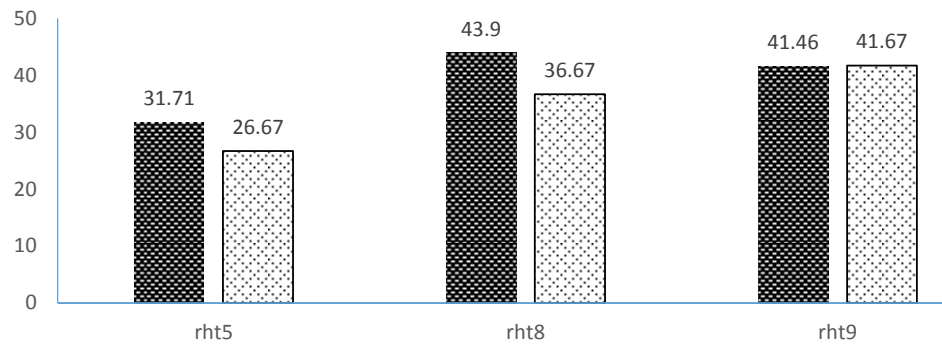


شکل ۳- درصد آلل حضور آلل *RHT8* در ارقام گندم نان ایرانی

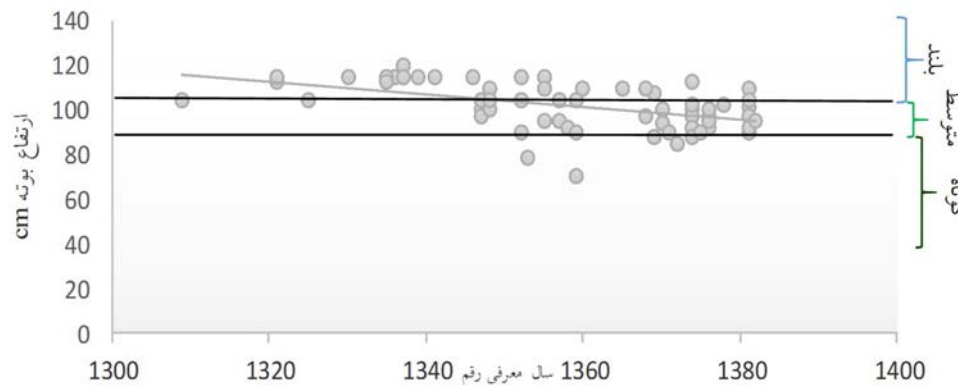


شکل ۴- درصد آلل حضور آلل *RHT9* در ارقام گندم نان ایرانی

در این مطالعه مکان ژن *Rht9* (با طول تکنیری ۲۲۰ جفت باز) توسط نشانگر *Xbrac151* کاوش شد. آلل پاکوتاهی *Rht9* از آلل *rht9* با طول ۲۳۰ جفت باز قابل تفکیک بود. آلل *Rht9* با فراوانی ۴۱/۵۶ درصد در ارقام ذکر شده در زیر مشاهده شد: آتیلا، سومایی، اترک، ارگ، اروم، اروند، موتانت استارک، استورک، البرز، الموت^۱، الموت^۲، الوند، اینیاع^۶، آذر، آذر^۲، آزادی، آندا، بک کراس روشن، بک کراس روشن بهاره، بک کراس روشن زمستانه، بلوبوی، بولانی، بهار، بیستون، پارسی، پنجامو، پیتیک، پیشگام، تجن، تربته، چمران، چناب، خزرا، داراب^۲، دریا، ریحانی، زاگرس، ساسا، سپاهان، سرخ تخم، سفیدک، سیمینه، شاهپسند، عدل، عدل جدید، عطایی، قرمزک ورامین، کاوه، کراس بیات، کراس فلات هامون، کلات محلی، گاسپارد، لاین^۸، مارون، ماهوتی یزد، مرمهر، مرودشت، مغان^۱، مغان^۳، ناز، ورنر،

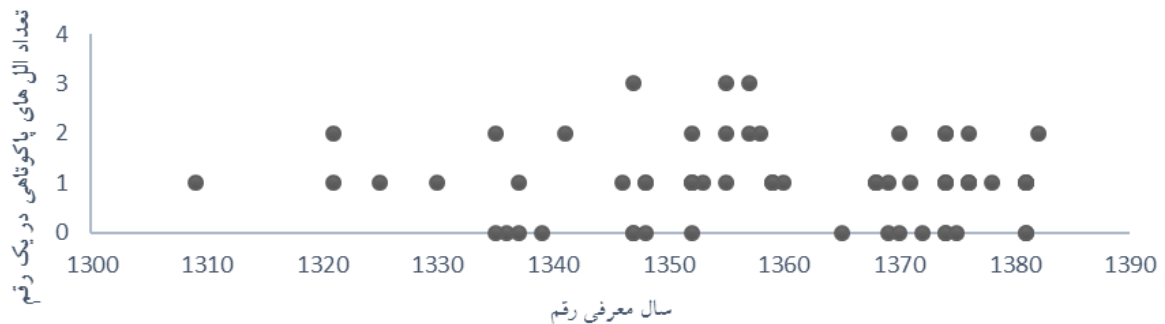


شکل ۵- درصد حضور ال‌های پاکوتاهی *RHT5*, *RHT8*, *RHT9* می‌باشد که سمت چپ هر گروه درصد ال‌های مربوط در ارقام خارجی و سمت راست درصد ال‌های مربوط در ارقام داخلی است.



شکل ۶- رابطه بین ارتفاع و سال معرفی ارقام گندم در ۶۵ رقم اصلاح شده ایران (انطباق از Saidi et al. 2005)

روند حضور تعداد ال‌های پاکوتاهی در ارقام گندم نان ایرانی



شکل ۷- روند حضور تعداد ال‌های پاکوتاهی در ارقام گندم نان ایرانی در ۶۵ رقم اصلاح شده ایران (انطباق از Saidi et al. 2005)

در ایران طی گذشت زمان به کاهش ارتفاع و افزایش تجمع ال‌های پاکوتاهی منجر شده‌است.

برخی از ارقام مانند: آذر، مارون و عدل ۱ حاوی چند ژن پاکوتاهی بوده که این می‌تواند به شکل عکس عمل کرده و عملکرد را نیز کاهش دهد. علی‌رغم کاهش ارتفاع در دهه‌های اخیر تجمع ال‌های پاکوتاهی افزایش نیافته‌است. به شکل کلی گرایش به‌نژادی

منابع

Botwright TL, Rebetzke GJ, Condon AG, Richard AR (2005) Influence of the gibberellin-sensitive *rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany* 95: 63-639

Chebotar GA, Chebotar SV, Sivolap YM (2012) Della mutations in plants with special emphasis on wheat. *Вавиловский журнал генетики и селекции* 16:170-177.

Chen L, Phillips AL, Condon AG, Martin AJP, Yin-Gang H (2013) GA-responsive dwarfing gene *Rht12* affects the developmental and agronomic traits in common bread wheat. *Public Library of Science* 8: e62285.

Dvojković K, Šatović Z, Drezner G, Somers DJ, Lalić A, Novoselović D, Daniela H, Sonja M, Šarčević H (2010) Allelic variability of Croatian wheat cultivars at the microsatellite locus XGWM261. *Izvorni znanstveni lanak*. 16: 32-37

Edward P, Wilhelm I, Mackay J, Robert J, Saville A, Korolev V, Balfourier F, Greenland AJ, Boulton MI, Powell W (2013) Haplotype dictionary for the *Rht-1* loci in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 126:1733-1747.

Ellis MH, Rebetzke GJ, Azanza F, Richards RA, Spielmeier W (2005) Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread Wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 111: 423-430.

Korzun V, Roder MS, Ganal MW, Worland AJ, Law CN (1998) Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 96: 1104-1109

Li A, Wenlong Y, Shengjun L, Dongcheng L, Xiaoli G, Jiazhu S, Aimin Z (2013) Molecular characterization of three GIBBERELLIN- INSENSITIVE DWARF1 homologous genes in hexaploid wheat. *Journal of Plant Physiology* 170:432-443.

Liu YX, Yang XM, Ma J, Wei YM, Zheng YL, Ma HX, Yao JB, Yan GJ, Wang YG, Mannes JM, Liu CJ (2010) Plant Height Affects Fusarium Crown Rot Severity in Wheat. *American Phytopathological Society* 100:1276-81.

Rebetzke GJ, Ellis MH, Bonnett DG, Mickelson B, Condon AG, Richards RA (2012) Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research* 126:87-96.

Saghai-Maroo MA, Soliman KM, Jorgensen RA, Allard RW (1984) Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 81:8014-8018.

Saidi A, Haghighi AA, Bakhtiar F, Mehravar MR, Nategh Z (2005) Characteristics of improved bread wheat, durum wheat, barley, triticale and rye cultivars released during 1930-2003. Ministry of Jihad e Agriculture (In Farsi).

Song QJ, Shi JR, Singh S, Fickus EW, Costa JM, Lewis J, Gill BS, Ward R, Cregan PB (2005) Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* (2005) 110: 550-560.

Tang N, Jiang Y, He B, Hu Y (2009) The Effects of Dwarfing Genes (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, and *Rht8*) with Different Sensitivity to GA3 on the Coleoptile Length and Plant Height of Wheat. *Agricultural Sciences in China* 8: 1028-1038.

Yamaguchi S (2008) Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology* RIKEN Plant Science Center, Yokohama, Japan 59:225-51.

Youssefian S, Kirby EJM, Gale MD (1992) Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Research* 28:191-210.

Zhang X, Yang S, Zhou Y, He Z, Xia X (2006) Distribution of the *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica* 152:109-116.