

انتقال ژن های Yr5 و Yr15 با استفاده از تلاقی برگشتی به کمک نشانگر برای ایجاد مقاومت به زنگ نواری

Transferring of Yr5 and Yr15 genes using marker assisted back cross to confer yellow rust resistance

کیمیا پوریوسفی^۱، فرزاد افشاری^۲، ثریا پورتابریزی^۱، روح اله عبدالشاهی^{۳*}

۱- به ترتیب دانشجوی کارشناسی ارشد، دانشجوی دکتری، بخش زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی،

دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان ایران

۲- استاد، مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

۳- دانشیار، پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی و بخش زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی، دانشگاه

شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران

Pouryousefi K¹, Afshari F², Pourtabrizi S¹, Abdolshahi R^{*3}

1- MSc Student, PhD Student, Department of Agronomy and Plant Breeding, Shahid
Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran.

2- Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research,
Education and Extension Organization, Karaj, Iran

3- Assistant Professor, Research and Technology Institute of Plant Production
(RTIPP), Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: abdoshahi@uk.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۵/۰۱ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۰/۲۸)

چکیده

زنگ زرد یا زنگ نواری، با عامل *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (Pst) یکی از مهم ترین بیماری های گندم در ایران و جهان است. ایجاد مقاومت ژنتیکی بهترین روش مقابله با این بیماری است. ژن های بزرگ اثر متعددی برای مقاومت به این بیماری شناسایی شده اند ولی به دلیل تکامل سریع عامل این بیماری، مقاومت این ژن ها شکسته شده است. بر اساس مطالعات پیشین، ژن های Yr5 و Yr15 مؤثرترین ژن های مقاومت در مرحله گیاهچه ای هستند. در این پژوهش این ژن ها با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر (MAB) به ارقام ایرانی روشن، مهدوی و شیراز منتقل شدند. برای این منظور، هر کدام از این رقم ها با لاین های استاندارد حامل ژن های مذکور تلاقی داده شدند و نتاج F₁ با ارقام ایرانی (والدهای تکراری) تلاقی برگشتی (BC₁F₁) داده شد. در این نسل، در هر جمعیت ژنوتیپ های هتروزیگوت حامل ژن مقاومت با استفاده از نشانگر اختصاصی مشخص و تلاقی برگشتی دوم (BC₂F₁) صورت گرفت. با استفاده از همین روش تلاقی برگشتی سوم (BC₃F₁) هم داده شد. در نسل های در حال تفرق، دو نوع ژنوتیپ هموزیگوت حساس و هتروزیگوت مشاهده شد. در حال حاضر میزان شباهت نتاج ایجاد شده با والد تکراری خود ۹۳/۷۵ درصد است. پس از چند تلاقی برگشتی دیگر و یک نسل خودگشی، لاین مقاوم در برابر زنگ زرد ایجاد می شود. لاین های مقاوم ایجاد شده می توانند به عنوان رقم جدید معرفی و نام گذاری شوند.

واژه های کلیدی

تلاقی برگشتی به کمک نشانگر
ژن های بزرگ اثر
مقاومت مرحله گیاهچه ای
نشانگر اختصاصی

مقدمه

بیماری‌های گیاهی ۲۵٪ عملکرد گندم در سراسر جهان را کاهش می‌دهند و تهدید مهم جهانی برای امنیت غذایی هستند (Oerke et al. 2006). بیماری زنگ زرد (زنگ نواری) با نام علمی *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* (Pst) یکی از مهم‌ترین بیماری‌های ایران و جهان است. زنگ زرد مواد غذایی برگ و بافت‌ها را جذب می‌نماید، باعث کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود و رشد و توسعه معمولی گیاه را تحت تاثیر قرار می‌دهد (Wellings 2011; Liu et al. 2020). به دلیل تکامل سریع این پاتوژن و ایجاد نژادهای بیماری‌زای جدید، مقاومت تعداد زیادی از واریته‌ها در دهه‌های اخیر در اروپا و سراسر جهان شکسته شده است (Wellings 2011). با توجه به این‌که ۸۸ درصد نواحی تولید گندم مستعد ابتلا به این بیماری هستند، تخمین زده می‌شود سالانه حدود ۵ میلیون تن گندم با ارزش یک میلیارد دلار آمریکا به‌خاطر این بیماری از دست می‌رود (Beddow et al. 2015). در ایران میزان خسارت زنگ زرد گندم در سال ۱۳۷۲ حدود ۱/۵ میلیون تن برآورد شده است که معادل ۱۵٪ کل گندم تولیدی کشور است (Torabi et al. 1995). ایجاد مقاومت ژنتیکی موثرترین راه جلوگیری از کاهش عملکرد و حفاظت از محیط زیست است. تا کنون ۸۰ ژن مقاومت به زنگ زرد و بیش از ۱۵۰ کیو تی ال مختلف بر روی ۲۱ کروموزم مختلف شناسایی شده است (Rosewarne et al. 2013; MacIntosh et al. 2018). ژن‌های متعددی که تاکنون شناسایی شده است، تنها ژن‌های Yr5 و Yr15 مقاومت کامل نسبت به همه نژادهای موجود در کالیفرنیا دارند. نژادهای زنگ زرد موجود در این منطقه مقاومت سایر ژن‌های مقاومت را شکسته‌اند. به‌نژادگران دانشگاه دیویس از ترکیب Yr5+Yr15 برای ایجاد مقاومت استفاده می‌نمایند. این پژوهشگران معتقدند زنگ زرد توانایی غلبه بر هر کدام از این ژن‌ها به‌طور جداگانه را دارد (Marchal et al. 2018). گزارش مشابهی در مورد شکسته شدن مقاومت ژن‌های Yr1, Yr2, Yr3, Yr4, Yr6, Yr7, Yr10, Yr17, Yr22, Yr23, Yr26 و Yr27 در چین وجود دارد (Bai et al. 2014; Liu et al. 2020). در این

گزارش نیز ذکر شده تعداد بسیار کمی ژن از جمله Yr5 و Yr15 مقاومت خود را حفظ کرده‌اند.

ژن Yr5 که در تمام مراحل رشد گیاه (از گیاهچه تا گیاه کامل) مقاومت به زنگ زرد را ایجاد می‌نماید اولین بار در رقم Album شناسایی شد (Macer 1963). تجزیه منوسومی نشان داد این ژن بر روی بازوی بزرگ کروموزم 2B قرار دارد (Law 1976). ژن‌های Yr5 و Yr7 رابطه آلی با هم دارند (Zhang et al. 2009). ژن Yr5 به‌طور گسترده در برنامه‌های به‌نژادی استفاده نشده و به‌همین دلیل در برابر زنگ زرد مقاوم است (Wellings et al. 2012). به‌رغم این‌که گزارش‌های موجود در سراسر دنیا مقاومت کامل این ژن در مقابل زنگ زرد را نشان می‌دهد، این مقاومت توسط نژاد زنگ زرد AU85569 در استرالیا شکسته شد (Wellings et al. 2007). با این وجود، در حال حاضر این ژن در کنار Yr15 بهترین عملکرد را در بین ژن‌های شناخته برای مقاومت به زنگ زرد گندم داشته‌اند. پژوهشگران مؤسسه جان اینز انگلیس این ژن را توالی‌یابی و نشانگرهای اختصاصی برای گزینش به‌کمک نشانگر معرفی کرده‌اند. نتایج این پژوهش در مجله نیچر چاپ شده است (Marchal et al. 2018).

ژن Yr15 در سال ۱۹۸۹ در گونه *Triticum dicoccoides* شناسایی شد. این گونه با *Triticum turgidum* تلاقی داده شد و مقاومت به این گونه منتقل و سپس با استفاده از پل ژنتیکی به گندم نان (*Triticum aestivum*) منتقل شد (Gerechter-Amitai et al. 1989). با استفاده از تلاقی برگشتی و گزینش برای ژن Yr15، سهم ژن‌های نامطلوب کاهش پیدا کرد. این ژن از لاین‌های ایزوژن ایجاد شده به سایر ارقام و لاین‌های گندم نان منتقل شد. این ژن در مقابل طیف وسیعی از نژادهای زنگ زرد از جمله ۳۰۰۰ ایزوله متنوع شامل نژادهای جدید (مثل جنگجو (نژاد DK09/11) که اخیراً تولید گندم جهان را تهدید می‌کند) مقاومت نشان می‌دهد (Chen et al. 2017; Liu et al. 2017). با این وجود، یک نژاد زنگ زرد در اروپا (DK92/02) توانست مقاومت Yr15 (Hovmöller et al. 2007) را بشکند. اگرچه این نژاد در سال ۲۰۰۰ توانایی شکستن مقاومت این ژن را داشت ولی از سال ۲۰۰۳ به بعد در میان نژادهای جدید هیچ کدام توانایی شکستن مقاومت این ژن را نداشتند (Hovmöller and Justesen 2007).

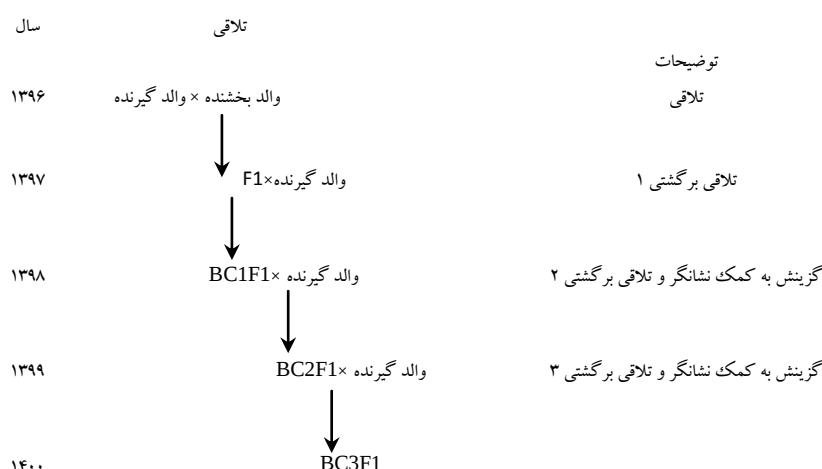
است. ژن‌های *Yr15*، *Yr18*، *Yr36* و *Yr46* مهم‌ترین ژن‌های کاندیدا برای هر می کردن ژن‌های مقاومت به زنگ زرد هستند. دلیل این امر این است که هر کدام از این ژن‌ها از مکانیسم ویژه و متفاوتی برای مقاومت استفاده می‌نمایند و وقتی در کنار همدیگر قرار بگیرند مقاومت پایداری را اعطا می‌نمایند (Klymiuk et al. 2018). توالی‌یابی و شناسایی کردن نشانگرهای اختصاصی برای ژن‌های *Yr5* و *Yr15* گزینش به کمک نشانگر این ژن‌ها را فراهم کرده است. از این رو، هدف این پژوهش انتقال این ژن‌ها از لاین‌های استاندارد به ارقام گندم ایرانی روشن، مهدوی و شیراز با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر است. در این پژوهش سعی شده است مقاومت به زنگ زرد به ارقام مذکور اعطا شود تا در سال‌هایی که این بیماری اپیدمی می‌شود جلوی کاهش محصول گرفته شود.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش دو ژن مقاومت به زنگ زرد، *Yr5* و *Yr15*، از والد‌های *Yr5/6*Avocet 'S'* و *Yr15/6*Avocet 'S'* (والدهای بخشنده) در هشت برنامه تلاقی برگشتی به کمک نشانگر جداگانه به ارقام روشن، مهدوی و شیراز (والدهای گیرنده) منتقل شدند (شکل ۱).

ژن *Yr15* بر روی بازوی کوتاه کروموزوم 1B قرار دارد. تولید لاین‌های ایزوژن نزدیک (NILs) این ژن در زمینه ژنتیکی رقم Avocet و پیدا کردن نشانگرهای ژنتیکی متصل به این ژن (Yaniv et al. 2015) باعث شد از روش گزینش به کمک نشانگر برای انتقال این ژن به رقم‌های متعددی از جمله Cleanwhite 515 و Expresso استفاده شود (Chen et al. 2017). در پژوهشی که اخیراً در مجله نیچر چاپ شد این ژن توالی‌یابی و نشانگرهای اختصاصی برای گزینش به کمک نشانگر این ژن معرفی شد (Klymiuk et al. 2018). ژن‌های مقاومت که از گونه‌های خویشاوند به گندم نان منتقل شده‌اند، مقاومت پایداری داشته‌اند. به عنوان مثال *Yr15* که از گونه‌ی تتراپلوئید *Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* به گندم نان منتقل شده است در تمام دنیا به مدت طولانی مقاومتش حفظ شده است (Liu et al. 2020). با توجه به سابقه درخشان ژن *Yr15*، پژوهشگران پیشنهاد می‌دهند که ژن‌های مقاومت بیشتری از گونه‌های وحشی به گندم نان منتقل شود.

پژوهش‌های متعدد نشان داده است که هر می کردن ژن‌ها روش مؤثری برای ایجاد مقاومت به بیماری زنگ زرد است (Lowe et al. 2011; Yang et al. 2013; Rosewarne et al. 2013; Zheng et al. 2017; Aktar-Uz-Zaman et al. 2017; Zhang et al. 2018; Liu et al. 2020). اگرچه این روش مؤثر است ولی در به‌نژادی کلاسیک بسیار وقت گیر و همراه با مشکلات اجرایی زیاد است. توسعه نشانگرهای ملکولی این هدف را برآورده کرده



شکل ۱- ایجاد لاین‌های ایزوژن حامل ژن‌های *Yr5* و *Yr15*. والد‌های بخشنده *Yr5/27* و *Yr15/33* و والد‌های گیرنده روشن، مهدوی و شیراز هستند.

دانشگاه شهید باهنر کرمان با روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر BC_3F_1 به چهار رقم گندم ایرانی منتقل شد. در حال حاضر نسل BC_3F_1 ایجاد شده است. شکل ۲ نتاج در حال تفرق نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد.

در رابطه با ژن *Yr5*، طول باند آلل‌های مقاوم و حساس به ترتیب ۸۵۸ و ۸۳ جفت‌باز است (Marchal et al. 2018). همان‌طور که در شکل ۲ مشخص است، تمام نتاج باند حساس را دارند و تعدادی از نتاج هر دو باند را دارند (هتروزیگوت هستند). نتاج هتروزیگوت برای تلاقی برگشتی انتخاب شدند. همان‌طور که در شکل ۲ هم به وضوح مشخص است، الگوی توارث این ژن از نوع هم‌باز است. در مرحله نهایی و پس از خودکشتی لاین‌ها به دست آمده از نسل آخر تلاقی برگشتی هر سه نوع نتاج (هموزیگوت حساس با طول باند ۸۳ جفت‌باز، هتروزیگوت با طول باندهای ۸۵۸ و ۸۳ جفت‌باز و هموزیگوت مقاوم با طول باند ۸۵۸ جفت‌باز) به خوبی قابل شناسایی خواهند بود.

گزینش برای ژن *Yr15*

این ژن نیز توسط گروه دیگری از پژوهش‌گران در سال ۲۰۱۸ توالی‌یابی و نشانگرهای اختصاصی آن معرفی شد (Klymiuk et al. 2018). این ژن که از گندم وحشی ایمر^۱ با استفاده از پل ژنتیکی به ارقام گندم نان منتقل شده است مقاومت پایداری به زنگ زرد داشته است. در برنامه به‌نژادی گندم دانشگاه شهید باهنر کرمان با روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر به چهار رقم گندم ایرانی منتقل شد. در حال حاضر نسل BC_3F_1 ایجاد شده است. شکل ۳ نتاج در حال تفرق نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد. در مورد ژن *Yr15*، طول باند آلل مقاوم ۱۳۵۵ و طول باند آلل حساس ۴۴۷ جفت‌باز و یا بدون باند است (Klymiuk et al. 2018). در رابطه با رقم‌های مورد بررسی، آلل حساس بدون باند بود. همان‌طور که در شکل ۳ مشخص است نتاج یا باند ۱۳۵۵ را نشان می‌دهند و یا هیچ باندهای ندارند. نتاجی که باند مقاومت را نشان می‌دهند برای تلاقی برگشتی انتخاب شدند. با توجه به ساختار نسل BC_2F_1 ، بوته‌هایی که این باند را نشان می‌دهند هتروزیگوت هستند.

ارقام روشن و مهدوی ارقام بسیار متحمل به خشکی هستند (Abdolshahi et al. 2013) و رقم شیراز رقم پرمحصول شرایط فاریاب است که به دلیل حساسیت به زنگ زرد کنار گذاشته شده است. هر چهار رقم مورد بررسی به‌رغم داشتن خصوصیات برجسته زراعی، حساس به زنگ زرد هستند. در این پژوهش سعی شده است که این مشکل برطرف شود تا در سال‌هایی که این بیماری اپیدمی می‌شود جلوی کاهش محصول گرفته شود. در نسل‌های BC_1F_1 و BC_2F_1 از هر جمعیت ۲۰ بوته به تصادف انتخاب (جمعاً ۳۲۰ بوته) و استخراج DNA نمونه‌های برگی با استفاده از روش CTAB انجام شد (Saghai-Marouf et al. 1984). کمیت و کیفیت DNA استخراج شده، با استفاده از روش اسپکتروفتومتری و الکتروفورز روی ژل آگارز با غلظت یک درصد تعیین شد. سپس، نمونه‌های DNA تا غلظت ۵۰ نانوگرم در میکرولیتر رقیق شدند. جهت رنگ‌آمیزی ژل از رنگ ایمن DNA green viewer استفاده شد. جدول ۱ نشانگرهای اختصاصی ژن‌های *Yr5* و *Yr15* را نشان می‌دهد.

در واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR)، دماهای واسرشته‌سازی و بسط به ترتیب ۹۴ و ۷۲ درجه سانتی‌گراد، دماهای اتصال آغازگر برای ژن‌های *Yr5* و *Yr15* به ترتیب ۵۰/۹ و ۵۳/۵ درجه سانتی‌گراد و تعداد سیکل PCR برای این دو ژن به ترتیب ۳۸ و ۳۶ سیکل بود. در نسل BC_1F_1 هر کدام از جمعیت‌ها به‌طور جداگانه ژنوتیپ‌یابی شدند. با توجه به اینکه این نسل از تلاقی نسل اول (هتروزیگوت) و والدین گیرنده (هموزیگوت حساس خالص) حاصل شده است ۵۰٪ نتاج حساس خالص و ۵۰٪ هتروزیگوت (حامل ژن‌های مقاومت) است. ژنوتیپ‌های هتروزیگوت گزینش شدند و تلاقی برگشتی انجام شد. در نسل BC_2F_1 نیز به همین ترتیب عمل شد.

نتایج و بحث

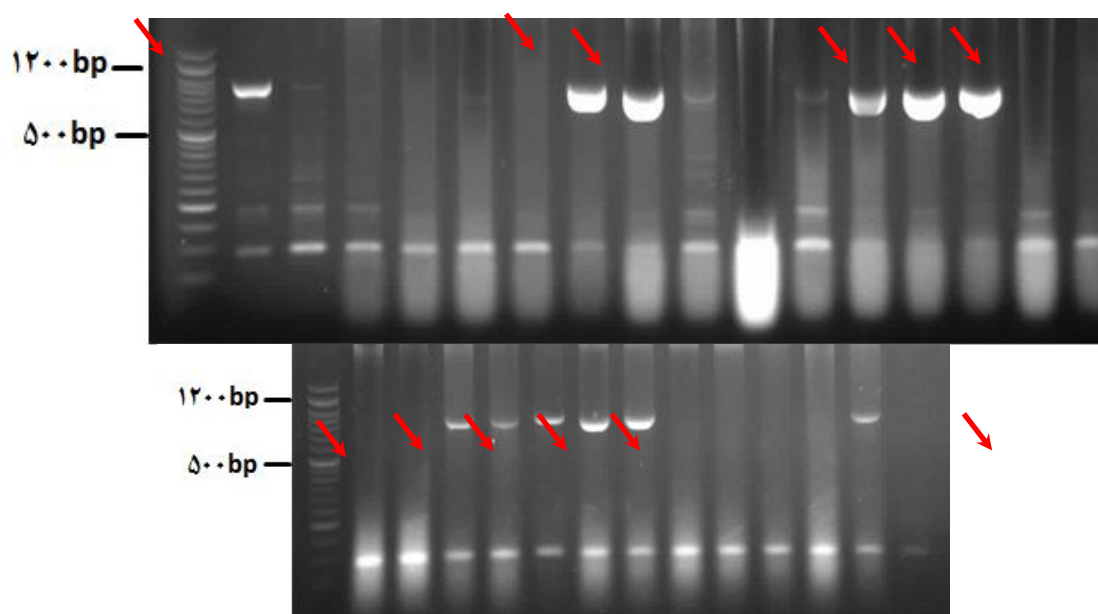
گزینش برای ژن *Yr5*

ژن *Yr5* در سال ۲۰۱۸ توالی‌یابی و نشانگرهای اختصاصی برای گزینش به کمک نشانگر این ژن معرفی شد (Marchal et al. 2018). با توجه به پایداری این ژن، در برنامه به‌نژادی گندم

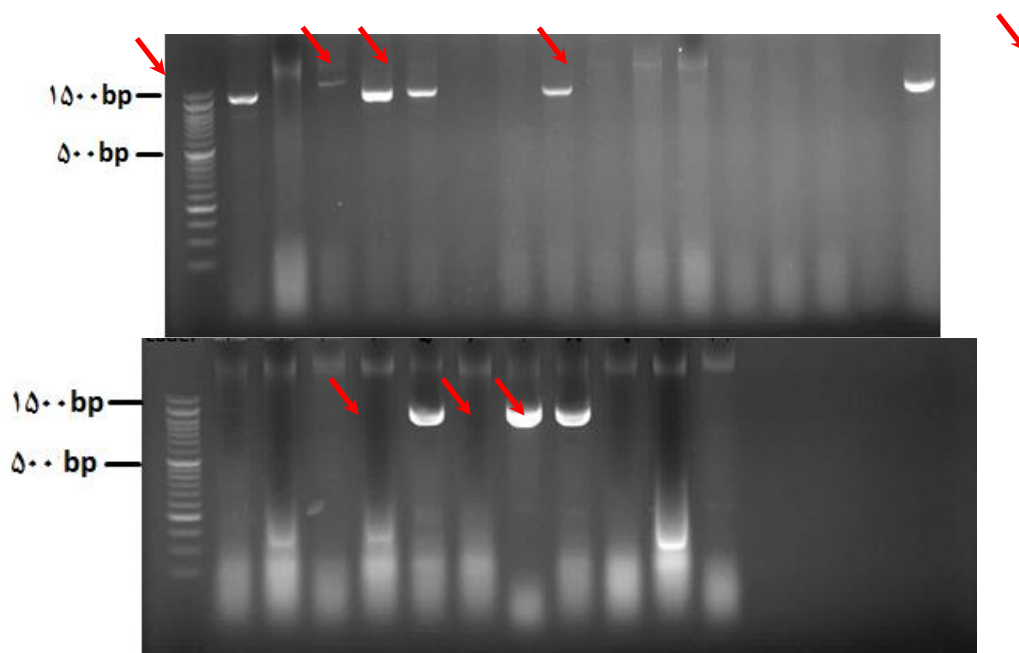
¹ Emmer wheat

جدول ۱- نشانگرهای اختصاصی برای ژنهای Yr5 و Yr15

منبع	توالی آغازگر	آغازگر	ژن
Marchal et al. (2018)	'5>ATGTCGAAATATTGCATAACATGG<' 3	F	Yr5
	'5>CTAGCAATCAAACAAGCTAAATA<' 3	R	
Klymiuk et al. (2018)	'5>CTGCTCACTTTTTGCCTGTG<' 3	F	Yr15
	'5>AAAAGTTGTTGCTCTGCTTTT<' 3	R	



شکل ۲- تنوع ژنتیکی نتاج نسل BC2F1 ژن Yr5 (تعدادی از نتاج آورده شده است). فلش‌ها ژنوتیپ‌های گزینش شده را نشان می‌دهند.



شکل ۳- تنوع ژنتیکی نتاج نسل BC2F1 ژن Yr15 (تعدادی از نتاج آورده شده است). فلش‌ها ژنوتیپ‌های گزینش شده را نشان می‌دهند.

برنامه‌های به‌نژادی گندم نان را دارند. (Marchal et al. 2018; Klymiuk et al. 2018). در پژوهش اخیر با استفاده از نشانگرهای اختصاصی که برای این دو ژن ایجاد شده بود با استفاده از روش تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر این ژن‌ها از لاین‌های استاندارد به ارقام روشن، شیراز و مهدوی منتقل شدند تا در مرحله بعد هر دو ژن در یک رقم جمع شوند.

هرمی کردن ژن‌های زنگ زرد، مقاومت موثر و پایداری را به ارقام گندم اعطا می‌نماید (Fuchs 2017; Zhang et al. 2018). در رابطه با ژن Yr5، طول باند آل‌های مقاوم و حساس به‌ترتیب ۸۵۸ و ۸۳ جفت‌باز است و با داشتن الگوی هم‌بارزی در نسل‌های خودگشتی به سرعت نتاج هموزیگوت مقاوم و هتروزیگوت قابل تشخیص خواهند بود. در حالی‌که در مورد ژن Yr15، طول باند آل مقاوم ۱۳۵۵ و طول باند آل حساس ۴۴۷ جفت‌باز و یا بدون باند است. در هر چهار والد حساس به زنگ زرد مورد بررسی باندی ملاحظه نشد. از این رو الگوی ژنتیکی این نشانگر غالبیت کامل است و در نسل‌های خودگشتی کار مشکل‌تر خواهد بود. رقم حساس به زنگ زرد روشن در مزارع شور، کم آب و حاشیه‌ای مورد توجه کشاورزان است. انتقال ژن‌های مقاومت به زنگ زرد به این ارقام جلوی کاهش عملکرد به خاطر شیوع زنگ زرد را خواهد گرفت. انتقال ژن‌های مقاومت به زنگ زرد نه تنها از لحاظ اقتصادی (حذف مبارزه شیمیایی بر علیه این بیماری)، بلکه از لحاظ سلامت انسان‌ها و حفاظت از محیط زیست دارای اهمیت زیادی است.

سپاسگزاری

نگارندگان مقاله از پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی دانشگاه شهید باهنر کرمان به‌دلیل تأمین مالی پروژه و از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر به‌خاطر در اختیار قرار دادن بذور والدین بخشنده سپاسگزاری می‌نمایند.

از آنجا که بوته‌های حساس بر روی ژل باند ندارند، در نسل‌های بعد امکان جداسازی دو ژنوتیپ هموزیگوت مقاوم و هتروزیگوت وجود نخواهد داشت. به‌عبارت دیگر، الگوی باندی نشانگر این ژن اختصاصی، در جمعیت مورد بررسی غالبیت کامل است. در نسل‌های خالص‌سازی، بذره‌های هر بوته بایستی جداگانه روی یک خط کشت و از هر بوته جداگانه نمونه گرفته شود. خطوطی که تمام بوته‌ها آل مقاومت را داشته باشند خالص هستند و بایستی گزینش شوند. لازم به ذکر است در تلاقی‌هایی که آل حساس باند ۴۴۷ را نشان دهند الگوی نشانگر هم‌بارزی خواهد بود و کار خالص‌سازی بسیار راحت‌تر و کم‌هزینه‌تر خواهد بود.

اگرچه ژن‌های زیادی برای مقاومت به زنگ زرد شناسایی شده است ولی تکامل سریع پاتوژن باعث شده است که مقاومت اکثر این ژن‌ها شکسته شود (Beddow et al. 2015). به‌طوری‌که در کالیفرنای آمریکا فقط دو ژن Yr5 و Yr15 در مقابل این بیماری مقاومت نشان می‌دهند (Marchal et al. 2018). گزارش مشابهی در رابطه با چین وجود دارد (Bai et al. 2014; Liu et al. 2021) که نشان می‌دهد به‌رغم شکسته شدن مقاومت بسیاری از ژن‌های مقاومت به زنگ زرد، هنوز مقاومت ژن‌های Yr5 و Yr15 در این ناحیه شکسته نشده است (Klymiuk et al. 2018).

با استفاده از ترکیب به‌نژادی کلاسیک و تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر (MAB) می‌توان انتقال ژن‌های مقاومت به زنگ زرد را به ارقام تجاری و یا لاین‌های برتر گندم نان سرعت بخشید. ژن‌های Yr5 و Yr15 مهم‌ترین ژن‌های مقاومت به زنگ زرد در دنیا هستند و به‌طور گسترده در برنامه‌های به‌نژادی گندم مورد استفاده قرار گرفته اند. با این وجود، یک نژاد زنگ زرد در استرالیا (AU85569) مقاومت Yr5 (Wellings et al. 2007) و یک نژاد زنگ زرد در اروپا (DK92/02) مقاومت Yr15 (Hovmøller et al. 2007) را شکسته‌اند. ولی هرمی کردن ژن‌های Yr5 و Yr15 در یک رقم می‌تواند مقاومت کاملی را اعطا نماید (Klymiuk et al. 2018). اهمیت ژن‌های Yr5 و Yr15 به حدی بالا است که پژوهشگران زنگ زرد دانشگاه دیویس آمریکا بین تمام ژن‌های بزرگ اثر شناسایی شده توصیه به گزینش این دو ژن در

منابع

- Abdolshahi R, Safarian A, Nazari M, Pourseyedi S, Mohamadi-Nejad G (2013) Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. Archives of Agronomy and Soil Science 59:685-704.
- Aktar-Uz-Zaman M, Tuhina-Khatun M, Hanafi MM, Sahebi M (2017) Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. Biotechnol Biotech EQ 31:431-445.
- Bai B, Du JY, Lu QL, He CY, Zhang LJ, Zhou G, Xia XC, He ZH, Wang CS (2014) Effective resistance to wheat stripe rust in a region with high disease pressure. Plant Dis 98:891-897.
- Beddow JM, Pardey PG, Chai Y, Hurley TM, Kriticos DJ, Braun H, Park R, Cuddy WS, Yonow T (2015) Research investment implications of shifts in the global geography of wheat stripe rust. Nature Plants 1:15132.
- Chen X, Kang Z (2017) Stripe Rust. Springer Science+Business Media, Berlin, Germany 1-354.
- Fuchs M (2017) Pyramiding resistance-conferring gene sequences in crops. Curr Opin Virol 26:36-42.
- Gerechter-Amitai ZK, van Silfhout CH, Grama A, Kleitman F (1989) Yr15— a new gene for resistance to *Puccinia striiformis* in *Triticum dicoccoides* sel.G25. Euphytica 43, 187-190.
- Hovmøller MS, Justesen AF (2007) Appearance of atypical *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* phenotypes in north-western Europe. Australian Journal of Agricultural Research 58:518-524.
- Klymiuk V, Yaniv E, Huang L (2018) Cloning of the wheat Yr15 resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family. Nature Communication 9:3735.
- Law CN (1976) Genetic control of yellow rust resistance in *Triticum spelta album*. Plant Breeding Institute, Cambridge, Annual Report 108-109.
- Liu R, Lu J, Zhou M (2020) Developing stripe rust resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with gene pyramiding strategy and marker-assisted selection. Genet Resour Crop Evol 67:381-391.
- Liu T, Wan A, Liu D, Chen X (2017) Changes of races and virulence genes in *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, the wheat stripe rust pathogen, in the United States from 1968 to 2009. Plant Disease 101:1522-1532.
- Lowe I, Jankuloski L, Chao S, Chen X, See D, Dubcovsky J (2011) Mapping and validation of QTL which confer partial resistance to broadly virulent post-2000 North American races of stripe rust in hexaploid wheat. Theor Appl Genet 123:143-157.
- Macer RCF (1963) The formal and monosomic genetic analysis of stripe rust (*Puccinia striiformis*) resistance in wheat. Proc 2nd Int Wheat Genet Symp, Lund, Hereditas Suppl 2:127-142.
- Marchal C, Zhang J, Zhang P, Fenwick P, Steuernagel B, Adamski NM, Boyd L, McIntosh R, Wulff BBH, Berry S, Lagudah E, Uauy C (2018) BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust. Nature plants 4:662-668.
- McIntosh RA, Hart GE, Gale MD (2018) Catalog of gene symbols for wheat-1991 supplement. Cereal Res Commun 19:491-508.
- Oerke EC (2006) Crop losses to pests. Journal of Agricultural Science 144:31-43.
- Rosewarne GM, Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, Lan CX, He ZH (2013) Quantitative trait loci of stripe rust resistance in wheat. Theor Appl Genet 126:2427-2449.
- Saghai-Marouf MA, Soliman K, Jorgensen RA, Allard RW (1984) Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 81:8014-8018.
- Torabi M, Madoukhi V, Nazari K, Afshari F, Forootan AR, Ramai MA, Golzar H, Kashani AS (1995) Effectiveness of wheat yellow rust resistance genes in different parts of Iran. Cereal Rusts and Powdery Mildews Bulletin 23:9-12.
- Wellings C R (2011) Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. Euphytica 179:129-141.
- Wellings C, Boyd LA, Chen X (2012) Resistance to stripe rust in wheat: pathogen biology driving resistance breeding. In: Sharma I (Ed), Disease resistance in wheat. CABI Plant Protection Series, Wallingford, CABI 63-83.
- Wellings CR (2007) *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979-2006. Aus. J. Agric.Res. 58:567-75.
- Yang Y, Zhao J, Liu P, Xing H, Li C, Wei G, Kang Z (2013) Glycerol-3-phosphate metabolism in wheat contributes to systemic acquired resistance against *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. PLoS ONE 8:e81756.
- Yaniv E, Raats D, Ronin Y (2015) Evaluation of marker-assisted selection for the stripe rust resistance gene Yr15, introgressed from wild emmer wheat. Molecular Breeding 35:43.
- Zhang P, McIntosh RA, Hoxha S, Dong C (2009) Wheat stripe rust resistance genes Yr5 and Yr7 are allelic. Theor Appl Genet 120:25-9.
- Zhang S, Wen Z, DiFonzo C, Song Q, Wang D (2018) Pyramiding different aphid-resistance genes in elite soybean germplasm to combat dynamic aphid populations. Mol Breed 38:29.
- Zheng S, Li Y, Lu L, Liu Z, Zhang C, Ao D, Li L, Zhang C, Liu R, Luo C, Wu Y, Zhang L (2017) Evaluating the contribution of Yr genes to stripe rust resistance breeding through marker-assisted detection in wheat. Euphytica 213:1-16.