ژنتیک نوین
دوره دوازدهم، شماره ٤، زمستان ١٣٩٦
صفحه ٥٠٤ - ٤٨٩

اهمیت ژرم‌پلاسم وحشی گندم در به‌نژادی برای مقاومت به تنش‌های محیطی

The importance of wild wheat germplasm in breeding for resistance to abiotic stresses

علیرضا پورابوقداره*[1]، منصور امیدی[1]، علیرضا اطمینان[2]، علی‌اشرف مهرابی[3]

۱- به‌ترتیب پژوهشگر پسا دکتری، استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران
۲- استادیار، گروه اصلاح نباتات، واحد کرمانشاه، دانشگاه آزاد اسلامی، کرمانشاه، ایران
۳- دانشیار، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

Pour-Aboughadareh A*[1], Omidi M[1], Etminan A[2], Mehrabi AA[3]

1- Post Doc. Position, Professor, College of Agriculture and Natural Resources University of Tehran, Karaj, Iran
2- Assistant Professor, Department of Plant Breeding, Kermanshah Branch, Islamic Azad University, Kermanshah, Iran
3- Associate Professor, College of Agriculture, Ilam University, Ilam, Iran

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

(تاریخ دریافت: ۹۶/۷/۳۰ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۱۲/۱۳)

چکیده

فرسایش ژنتیکی در ارقام زراعی گندم عامل مهمی در ارزیابی ذخایر ژنتیکی و گونه‌های خویشاوندی آن می‌باشد. خویشاوندان وحشی گندم به‌واسطه دارا بودن تعداد زیادی از ژن‌ها و حتی آلل‌های مفید قادرند در برنامه‌های به‌نژادی گندم به یک عنوان مخزن ژنی غنی برای تحمل و مقاومت به تنش‌های غیر زیستی و زیستی در نظر گرفته شوند. تاکنون مطالعات زیادی در رابطه با قابلیت خویشاوندان وحشی در برابر تنش‌های محیطی مختلف همچون خشکی، شوری، سرما و غیره صورت گرفته است. در این مقاله قابلیت خویشاوندان وحشی گندم در به‌کارگیری آن‌ها در برنامه‌های به‌نژادی برای تنش‌های غیر زیستی مورد بحث قرار گرفته است.

واژه‌های کلیدی

به‌نژادی مولکولی
تنش‌های غیر زیستی
خویشاوندان وحشی
گندم
هلال حاصلخیز

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

مقدمه

در سال‌های اخیر تغییرات اقلیمی به‌واسطه بروز تنش‌های غیر زیستی مانند خشکی، گرما و شوری تأثیر چشم‌گیری بر تولید محصولات کشاورزی داشته‌اند. تمرکز بر به‌کارگیری استراتژی‌های جدید برای مواجهه با شرایط نامطلوب ایجاد شده به‌واسطه این تغییرات و ایجاد واریته‌های مقاوم جهت کشت در چنین شرایطی یکی از ملزومات اساسی در برنامه‌های به‌نژادی به شمار می‌آید (Fita et al. 2015). با توجه به محدودیت تنوع ژنتیکی قابل استفاده در گونه‌های زراعی اصلاح شده برای سازگاری به تغییرات اقلیمی و بنابراین شانس ضعیف دستیابی به تنوع آللی جدید در این مواد گیاهی، استفاده از خویشاوندان وحشی می‌تواند یک منبع ژنی غنی و متنوع از آل‌های جدید و ایده‌آل را برای به‌نژادگران فراهم آورد (Warschefsky et al. 2014).

پیشرفت در به‌نژادی گندم که غالباً با گزینش و خالص‌سازی مخلوط واریته‌های بومی و یا جمعیت‌های حاصل از دورگ‌گیری لاین‌های مطلوب انجام می‌گیرد، سبب کاهش تنوع ژنتیکی یا به اصطلاح فرسایش ژنتیکی شده‌است. علاوه بر این، فعالیت‌های بشر یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش تنوع ژنتیکی در بسیاری از گونه‌های گیاهی از جمله گندم محسوب می‌شود که این کاهش تنوع ممکن است برنامه‌های اصلاحی برای صفات مهم را محدود سازد. بر اساس تحقیقات به‌عمل آمده بهترین منابع ژن‌های تحمل به تنش‌های محیطی در یک منطقه، توده‌های بومی موجود در آن منطقه می‌باشند. در واقع ارقام بومی و خویشاوندان وحشی آن‌ها به‌دلیل قدمت و سازگاری به شرایط زیستی و عوامل نامساعد محیطی دارای مناسب‌ترین ژن‌ها بوده و تنوع ژنتیکی مورد نیاز به‌نژادگران گیاهی را تأمین می‌نمایند. به طوری‌که این مواد ژنتیکی به‌عنوان منابع ارزشمند ژنی به‌ویژه برای مقاومت به تنش‌های زنده و غیر زنده و هم چنین اصلاح برای بهبود کیفیت پروتئین محسوب می‌شوند (Shnaider et al. 2008; Pour-Aboughadareh et al. 2017e). به‌همین علت به نظر می‌رسد جدا از تسلط بر فن‌آوری‌های مدرن، موفقیت در برنامه‌های به‌نژادی متکی به استفاده از طیف گسترده‌ای از تنوع ژنتیکی موجود در گیاهان زراعی اصلاح شده و هم‌چنین گونه‌های وحشی وابسته به آن‌ها است (De Ponti 2010).

تاکنون مطالعات گسترده‌ای در رابطه با تنوع ژنتیکی موجود در بین و درون گونه‌های ژرم‌پلاسم گندم با استفاده از انواع نشانگرهای گیاه‌شناسی، مورفولوژیکی، پروتئینی و مولکولی صورت گرفته و در بیش‌تر این مطالعات علاوه بر گزارش سطح بالایی از میزان تنوع ژنتیکی، زیستگاه‌های شمال و غرب کشور به عنوان ایده‌آل‌ترین مناطق برای یافتن آل‌های مفید معرفی شده‌اند (Moghaddam et al. 2000; salimi et al. 2005; Sofalian and Valizadeh 2009; Naghavi et al. 2009; Naghavi et al. 2010; Moradkhani et al. 2012; Mousavifard et al. 2015; Moradkhani et al. 2015; Etminana et al. 2016; Etminan et al. 2017; Pour-Aboughadareh et al. 2017a, c, d). در واقع بالاترین ارزش گونه‌های وحشی برای بشر در حال و آینده اساساً به خاطر ژن‌های آن‌ها است، چه ژن‌هایی که مقاومت به بیماری، کیفیت مواد غذایی و سازگاری به شرایط نامساعد را کنترل می‌کنند و چه آن‌هایی که در حال حاضر ناشناخته هستند و در آینده می‌توانند بسیار ارزشمند باشند. با توجه به بررسی‌های انجام شده، سعی شده‌است در این مقاله به مهم‌ترین مراکز توزیع و پراکنش خویشاوندان وحشی گندم و هم‌چنین به برخی از قابلیت‌های اصلاحی آن‌ها برای استفاده در برنامه‌های به‌نژادی گندم در برابر تنش‌های غیر زنده اشاره شود.

گروه‌بندی گونه‌های خویشاوندی گندم

دو جنس تریتیکوم[1] و آژیلوپس[2] متعلق به تیره *Triticeae* مهم‌ترین ذخایر ژنتیکی گندم محسوب می‌شوند. گونه‌های موجود در جنس تریتیکوم مهم‌ترین خویشاوندان گندم زراعی بوده و بخش اصلی مخزن ژنی این گیاه را شامل می‌شوند. بر اساس تعریف ارائه شده توسط Maxted et al. (2006)، یک خویشاوند وحشی گیاه زراعی[3] واحدی از طبقه‌بندی گیاهان وحشی است که استفاده غیر مستقیم داشته و از ارتباط ژنتیکی نسبتاً نزدیک با گیاه زراعی برخوردار است، این خویشاوندی بر حسب CWR متعلق به یک یا دو خزانه ژنی یا یک تا چهار گروه تاکسونی گیاه زراعی بیان می‌شود. گونه‌های موجود در جنس آژیلوپس به‌واسطه

[1] *Triticum*
[2] *Aegilops*
[3] Crop Wild Relative

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

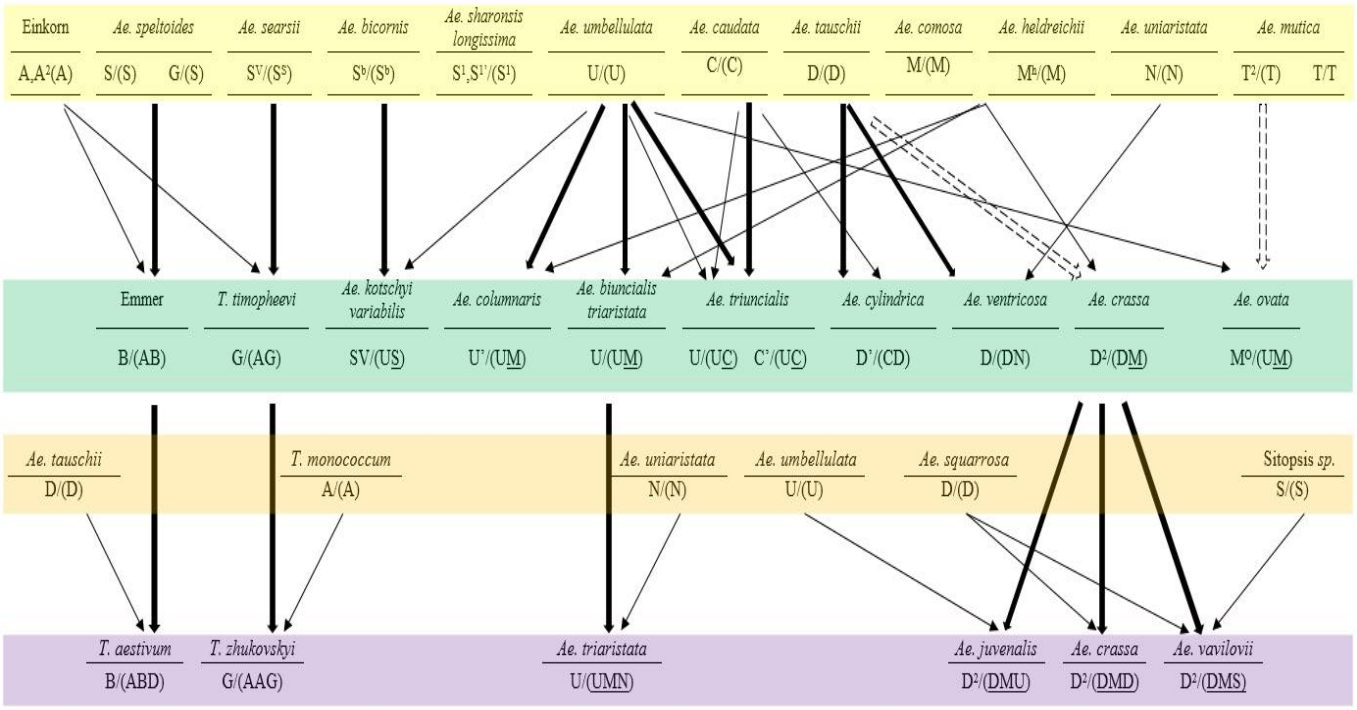
مشارکت مستقیم و غیر مستقیم خود به‌عنوان خزانه ژنی گندم‌های زراعی شناخته شده‌اند. گونه‌های موجود در این جنس به‌طور کلی در ۵ گروه اصلی تقسیم می‌شوند. گروه اول در برگیرنده کلیه گونه‌های واجد ژنوم U می‌باشد که تحت عنوان *Aegilops* شناخته می‌شوند. گروه دوم شامل کلیه گونه‌های دارای ژنوم C و DC هستند که به‌عنوان *Cylindropyrum* نامیده می‌شوند.

جدول ۱- اسامی گونه‌های آژیلوپس و تریتیکوم به‌همراه ساختار ژنومی آن‌ها

Species	Kihara, in Lilienfeld (1951)	Kimber and Sears (1983)	Kimber and Tsunewaki (1988)
T. monococcum L.	A		
T. urartu Tum.			A
Ae. speltoides Tausch	S		
Ae. bicorne (Forsk.) Jaub. & Sp.	S^b		
Ae. longissimum Schweinf. & Muschli in Muschli	S^l		
Ae. sharonensis Eig			S^l
Ae. searsii Feldman & Kislev		S^s	
Ae. mutica Bioss.	Mt		T
Ae. tauschii Coss.	D		
Ae. comosa Sibth. & Sm.	M		
Ae. uniaristata Vis.	M^t	Un	N
Ae. caudata L.	C		
Ae. umbellulata Zhuk.	C^u	U	
T. dicoccoides Korn	AB		
T. dicoccum Schrank	AB		
T. durum Desf.	AB		
T. turgidum L.	AB		
T. persicum (Percival) Vavilov ex Zhukovsky	AB		
T. aestivum L. em. Thell.	ABD		
T. spelta L.	ABD		
T. compactum Host	ABD		
T. sphaerococcum Perc.	ABD		
T. macha Dek. et Men.	ABD		
T. timopheevi Zhuk.	AG		M
T. zhukovskyi Men. et Er.		AAG	AA^UG
Ae. ovate L.	C^UM^O	UM	UM
Ae. biuncialis Vis.	C^UM^b	UM	
Ae. columnaris Zhuk.	C^UM^c	UM	
Ae. triaristata Wild.	C^UM^t	UM	UM
Ae. recta (Zhuk.) Chen.	C^UM^tX	UMUn	UMX
Ae. variabilis L.	C^US^V	US	US^l
Ae. triuncialis L.	C^UC	UC	
Ae. cylindrica Host	CD		
Ae. crassa (4x) Boiss.	DJ	DM	D^CX
Ae. crassa (6x) Boiss.	DJX	DDM	D^CXS^S
Ae. vavilovi (Zhuk.) Chen.		DMS	C^CXS^S
Ae. ventricosa Tausch	DM^V	DUn	DN
Ae. juvenile (Thell.) Eig		DMU	

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]



شکل ۱- رابطه فیلوژنتیکی بین گونه‌های دیپلوئید، تتراپلوئید و هگزاپلوئید آژیلوپس و تریتیکوم بر اساس ساختار ژنوم هسته‌ای و سیتوپلاسمی آن‌ها. ژنوم‌های نشان داده شده درون پرانتز بیانگر ژنوم هسته‌ای می‌باشند. ژنوم‌هایی که اصلاح شده‌اند زیر آن‌ها خط کشیده شده‌است (اقتباس از Tsunewaki (2009)).



شکل ۲- حوزه هلال حاصلخیز و موقعیت ایران در این منطقه. نواحی مشخص شده با رنگ سبز بیانگر حوزه هلال حاصلخیز می‌باشد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

گروه سوم با در برداشتن گونه‌های دارای ژنوم D و ترکیبی از این ژنوم با سایر ژنوم‌ها به نام دسته *Vertebrata* شناخته شده‌اند. گروه چهارم شامل گونه‌های دارای ژنوم M و N بوده که با تحت عنوان دسته *Comopyrum* معرفی می‌شوند.

در نهایت، گروه پنجم دارای گونه‌های واجد ژنوم S بوده و به عنوان بخش *Sitopsis* نامگذاری شده‌اند (Morris and Sears 1967; Kimber and Feldmen 1987). به‌منظور تسهیل در شناسایی گونه‌های مختلف تریتیکوم و آژیلوپس، اسامی این گونه‌ها به‌همراه ساختار ژنومی آن‌ها در جدول ۱ نشان داده شده‌است. علاوه بر این، در شکل ۱ نیز تصویر شماتیکی از روابط فیلوژنتیکی موجود در بین خویشاوندان وحشی و گونه‌های زراعی گندم بر اساس ساختار ژنوم هسته‌ای و سیتوپلاسمی آن‌ها ارائه شده‌است.

نواحی پراکنش گونه‌های خویشاوند وحشی گندم

بررسی نحوه پراکنش گونه‌های وحشی گندم از این جنبه حایز اهمیت است که مراکز تنوع این گونه‌ها شناسایی شده و همچنین می‌توان نسبت به حفاظت بیشتر از زیستگاه‌های این گیاهان اقدام نمود (Hedge et al. 2002). این گونه‌ها در شرایط آب و هوایی مختلف، از نواحی سرد کوهستانی گرفته تا دره‌های گرم و خشک از نواحی با بارش سالانه بیش از ۱۰۰۰ میلی‌متر تا مناطق خشک با بارش سالانه کمتر از ۱۰۰ میلی‌متر و همچنین در خاک‌های مختلف رشد می‌کنند (Feldman and Sears 1981). بر اساس گزارش Feldman and Sears (1981) مناطق جغرافیایی بین ۲۰ و ۴۰ درجه شرقی و ۳۵ و ۴۵ درجه شمالی شامل کشورهای ترکیه، سوریه، عراق، فلسطین و نواحی شمال غرب تا جنوب غربی ایران واقع در قسمت‌های شرقی هلال حاصلخیز[1] (شکل ۲) به‌عنوان مرکز تکامل و اهلی شدن گندم‌های زراعی و پراکنش گونه‌های وحشی بوده و این گونه‌ها بیش‌ترین پراکنش را در این مناطق دارند. بنابراین پراکنش این گونه‌ها در هلال حاصلخیز و همچنین موقعیت جغرافیایی ایران گویای این واقعیت است که ایران یکی از مراکز اصلی تنوع، توزیع و پراکنش گونه‌های خویشاوند گندم بوده و نقش به‌سزایی در روند تکامل گندم‌های زراعی داشته است. به‌طوری که اخیراً بر اساس مطالعات باستانشناسی گیاهی[2] شواهدی از تکامل گندم‌های تتراپلوئید در بخش‌هایی از رشته کوه‌های زاگرس واقع در مناطقی از استان ایلام نشان داده شده‌است (Weide et al. 2013).

استفاده از خویشاوندان وحشی برای بهبود تحمل به تنش‌های غیرزیستی

تاکنون اطلاعات مختصری در رابطه با سازگاری و تحمل گونه‌های ژرم‌پلاسمی گندم در برابر تنش گرمایی گزارش و در بیشتر این گزارشات تنها به بررسی تعداد محدودی صفت پرداخته شده‌است. به عنوان نمونه، تحت شرایط مزرعه‌ای تحمل به تنش گرمایی در چند گونه از خویشاوندان وحشی گندم در طول مرحله رویشی بررسی شد. در این بررسی میزان تحمل به دماهای بالا در گونه‌های *Ae. speltoides* و *Ae. tauschii* بیش‌تر از *T. urartu* و *T. boeticum* گزارش شد و در مجموع *Ae. speltoides*، *Ae. longissima* و *Ae. searsii* به‌عنوان متحمل‌ترین گونه‌ها به تنش گرمایی شناسایی شده‌اند (Waines 1994). علاوه بر این، تحمل غشاهای فتوسنتز کننده به دماهای بالا، که با اندازه‌گیری میزان فلورئوسانس کلروفیل تعیین شد، در گونه‌های جنس آژیلوپس (*longissima*، *geniculata*، *speltoides*، *umbellulata*، *triunciali* و *neglecta*) نسبت به متحمل‌ترین واریته‌های گندم دوروم (مانند Cham1) بالاتر بود. Gill et al. (2008) اظهار داشتند گونه *Ae. speltoides* به‌عنوان محتمل‌ترین والد دهنده ژنوم B به گندم‌های زراعی دارای تحمل به تنش گرمای بالایی می‌باشد که می‌توان از طریق تلاقی مستقیم و یا برگشتی در برنامه‌های به‌نژادی از آن بهره گرفت. هم‌چنین چندین ژن تحمل به این تنش از گونه *Ae. geniculate* به ارقام زراعی منتقل شده‌است (Kuraparthy et al. 2007). نتایج آزمایش Pradhan et al. (2012) نشان داد که در بین گونه‌های آژیلوپس دو گونه *Ae. geniculate* و *Ae. speltoides* تحمل دمایی بالاتری نسبت به سایر گونه‌ها دارند. هم‌چنین (Hairat and Khurana 2015) با بررسی گونه‌های *Ae. tauschii* و *Ae. speltoides* تحت شرایط تنش گرمایی گزارش کردند که گونه *Ae. tauschii* نسبت به گونه *Ae. speltoides* دارای قابلیت بهتری می‌باشد به نحوی که

[1] Fertile Crescent

[2] Archaeobotanical

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

این گونه می‌تواند به‌عنوان یکی از مهم‌ترین منابع مورد استفاده برای بهبود گندم‌های زراعی به‌شمار آید. از این‌رو با توجه به اطلاعات موجود می‌توان اظهار داشت که در بین گونه‌های خویشاوندی سه گونه *Ae. tauschii*، *Ae. speltoides* و *Ae. geniculata* می‌توانند به‌عنوان منابع ژنی مناسبی برای تحمل به تنش گرمایی در نظر گرفته شوند.

در تعداد زیادی از گونه‌ها و جمعیت‌های تریتیکوم و آژیلوپس مقاومت به سرما توسط Limin and Fowler (1981) مطالعه و ارزیابی شده‌است. این محققان گزارش کردند که گونه‌های دارای ژنوم D (به‌ویژه *Ae. tauschii*) نسبت به سرما، مقاوم‌ترین گونه‌ها می‌باشند، در حالی‌که گونه‌های دارای ژنوم S حساس‌تر هستند. همچنین در یک مطالعه انجام شده توسط Barashkov (1981) مقاومت قابل توجهی در برابر دماهای پایین در گونه *T. timopheevii* گزارش شده‌است. علاوه بر این، به‌نظر می‌رسد در داخل گونه‌های دارای بخش Sitopsis (والدین احتمالی دهنده ژنوم S) *Ae. speltoides* مقاوم‌ترین گونه بوده و در بین گونه‌های دارای ژنوم AB، بالاترین سطح از مقاومت مربوط به *T. turgidum* باشد (Barashkov and Vavilov 1991).

Stankova et al.(1995) گزارش کردند که در بین گونه‌های آژیلوپس، *Ae. cylandrica* مقاوم‌ترین گونه به سرما و گونه‌های *Ae. genioulata* و *Ae. biuncials* جز حساس‌ترین گونه‌ها می‌باشند. علاوه بر این، گونه‌های *Ae. triancyalis* و *Ae. neglecta* از این نظر دارای تحمل قابل توجهی بودند. در رابطه با تحمل تنش سرمایی نیز اطلاعات محدودی در گونه‌های وحشی و خویشاوندان وحشی گندم موجود است. در تازه‌ترین مطالعه صورت گرفته Naghavi et al. (2008) با بررسی الگوی پروتئین و تجزیه پروتئوم در گونه *T. urartu* نشان دادند که در شرایط تنش سرمایی این گونه الگوی متفاوتی از پروتئین‌ها را نشان می‌دهد که این نتیجه می‌تواند بیانگر قابلیت این ژنوم در پاسخ به شرایط سرما باشد. اخیراً Masoomi-Aldizgeh et al. (2015) نیز پاسخ به تنش سرمایی را در جمعیت‌هایی از گونه *Ae. tauschii* مورد ارزیابی قرار دادند. در این بررسی علاوه بر صفات مورفوفیزیولوژیک الگوی بیان ژن‌های درگیر در پاسخ به تنش سرمایی نیز بررسی شد. با توجه به نتایج حاصل از این مطالعه مشخص شد که سطح بالایی از تنوع ژنتیکی در این گونه خویشاوندی از نظر پاسخ به تنش سرمایی وجود دارد به طوری‌که برخی از توده‌های گونه *Ae. tauschii* نسبت به ارقام زراعی و حتی متحمل به سرما دارای مقاومت بالاتری بودند. علاوه بر این، این محققان قادر به ارائه دو فاکتور رونویسی مرتبط با القای تحمل به سرما در این گونه شدند.

شوری خاک یکی از اساسی‌ترین تنش‌های خسارت‌زا در مناطق خشک و نیمه خشک محسوب می‌شود. افزایش تحمل شوری گیاهان زراعی برای تولید محصول پایدار در مناطق مختلف جهان، امری ضروری است. گندم گیاهی است که مقاومت آن نسبت به شوری متوسط بوده و از این نظر تنوع ژنتیکی زیادی در بین گونه‌های خویشاوندی آن وجود دارد (Mass and Hoffman 1977). از این‌رو واضح است که پتانسیل بالایی برای تحمل به شوری در این منابع ژرم‌پلاسمی وجود دارد (Colmer et al. 2006). Hunsal et al. (1990) نشان دادند که در شرایط مزرعه‌ای *T. dicoccum* دارای سطح بالایی از مقاومت به شوری می‌باشد. علاوه بر این گزارش شده‌است که گونه‌های جنس آژیلوپس دارای ژنوم D ذخایر غنی از ژن‌های مقاومت به شوری هستند (Farooq et al. 1989). در بررسی پاسخ به تنش شوری در بین خویشاوندان وحشی گزارش شده‌است که گونه‌های جنس آژیلوپس نسبت به گونه‌های تریتیکوم به‌ویژه *T. aestivum* و *T.durum* دارای میزان یون سدیم کمتر و به موازات آن K^+/Na^+ مناسب‌تری هستند (Gorham et al. 1986). اگرچه Datta et al. (1995) اظهار داشتند گونه‌های دیپلوئید دارای ژنوم A به شوری بالا نسبتاً حساس می‌باشند، با این حال تحقیقات نشان داده است که در گندم دوروم، دو مکان ژنی NAX_1 و NAX_2 در خروج Na^+ از سیتوپلاسم نقش مهمی دارند (Lindsay et al. 2004). مشخص شده‌است که مکان ژنی NAX_1 بر روی کروموزوم 2AL بوده و رمز کننده ناقل *HKT1;4* است که در انتقال یون سدیم نقش اساسی دارد. مکان ژنی NAX_2 نیز همولوگ ژن *Knal* در گندم نان است و روی کروموزوم 5AL قرار دارد (Huang et al. 2006). در واقع هر دوی این مکان‌های ژنی از *T. monococcum* منشأ گرفته‌اند (James et al. 2006). بنابراین می‌توان تصور کرد که برخی از گونه‌های دیپلوئید دارای ژنوم A در خروج یون سدیم

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

مؤثر هستند. هم‌چنین مشخص شده‌است که حضور جایگاه ژنی کنترل کننده خروج یون سدیم بر روی کروموزوم 4D سبب افزایش تحمل به تنش شوری در ارقام زراعی گندم خواهد شد. بسیاری از گونه‌های گیاهی قادرند از طریق توسعه و ایجاد مکانیسم‌هایی همچون کاهش جذب یون‌های سدیم در ریشه و یا کاهش غلظت یون‌های نمک در سیتوسول با این تنش مقابله کنند (Arzani and Ashraf 2016). قابلیت جذب بالای یون‌های پتاسیم نسبت به سدیم سبب حفظ تعادل K^+/Na^+ در سیتوسول و افزایش تحمل به تنش شوری خواهد شد (Koevoets et al. 2016). در یک مطالعه انجام شده توسط Byrt et al. (2014) مشخص شد که ژن *Kna1* (یک QTL مشخص شده برای خروج یون‌های سدیم که سبب بهبود نسبت K^+/Na^+ در گندم زراعی می‌شود) منتقل شده از گونه *T. monococcum* موجب افزایش تحمل به تنش شوری در گندم‌های اصلاحی شده‌است.

به‌منظور نشان دادن میزان تحمل به شوری در گونه دیپلوئید *T. boeoticum*، Yesayan et al. (2009) تحت شرایط آزمایشگاهی نشان دادند که یکی از مکانسیم‌های احتمالی، توانایی بذور *T. boeoticum* برای جوانه زدن در شرایط تنش شوری و تبدیل نشاسته به گلوکز یا دیگر منابع قندی در طول جوانه‌زنی است. با این وجود، نقش هیدرات‌های کربن در تحمل به شوری در گونه‌های *T. boeoticum* نیز می‌تواند یکی از مهم‌ترین موضوعات قابل بررسی باشد. Dashti et al. (2011) نیز در ارزیابی ژرم‌پلاسم گندم در مقابل تنش شوری تنوع ژنتیکی بالایی از نظر صفات مرتبط با تحمل شوری، در بین و درون گونه‌های مورد مطالعه گزارش کردند. نتایج حاصل از آزمایش این محققان نشان داد که بین گونه‌های هگزاپلوئید، تتراپلوئید و دیپلوئید از نظر تحمل به شوری تفاوت معنی‌داری وجود ندارد ولی گونه‌های دیپلوئید از نظر غلظت سدیم بافت حساسیت کمتری نسبت به شرایط تنش نشان می‌دهند. به‌نظر می‌رسد در بین گونه‌های آژیلوپس *Ae.cylindrica* دارای توانایی بالایی در مقابل تنش شوری باشد. در این راستا، Arabbeigi et al. (2014) در ارزیابی جمعیت‌هایی از گونه *Ae. cylindrica* نشان دادند که این گونه از قابلیت اصلاحی بالایی برای تحمل تنش شوری برخوردار است. هم‌چنین در این مطالعه به‌منظور بررسی تنوع ژنتیکی از مجموعه‌ای از نشانگرهای ریزماهواره مرتبط با تنش شوری استفاده شد که نتایج آن سطح بالایی از تنوع ژنتیکی را در بین جمعیت‌های مورد بررسی نشان داد. علاوه بر این، این محققان اظهار داشتند که آغازگرهای *Xgwm410*، *Xgwm291*، *Xwmc170* و *Xgwm312* دارای قابلیت بالایی در تمایز توده‌های متحمل و حساس به شوری هستند. در تأیید نتایج حاصل از بررسی این محققان، Kiani et al. (2015) نیز با استفاده از صفات فیزیولوژیکی، تنوع ژنتیکی موجود در ۸۸ توده از گونه *Ae.cylindrica* در پاسخ به تنش شوری شدید را مورد ارزیابی قرار دادند. نتایج مطالعه این محققان نشان داد که توده‌های جمع‌آوری شده مربوط به نواحی شمال غربی ایران دارای مقاومت بالایی از نظر تحمل به تنش شوری هستند به‌طوری که در بین آن‌ها سه توده جمع‌آوری شده از اطراف دریاچه ارومیه به عنوان برترین توده‌ها در پاسخ به تنش شوری شناسایی شدند. هم‌چنین آن‌ها اظهار داشتند که گونه‌های برخوردار از ژنوم C می‌توانند منبعی از ژن‌های مقاومت به تنش‌های غیر زنده، به‌خصوص خشکی و شوری، برای کارهای اصلاحی مرتبط با صفات فیزیولوژیکی فراهم آورند.

ارزیابی گسترده‌ای از خویشاوندان وحشی گندم برای مقاومت به تنش خشکی به‌وسیله Damania et al. (1992) نشان داد که *Ae. tauschii*، *Ae. umbellulata*، *Ae. columnaris*، *Ae. peregrina* و *Ae. triuncialis* مقاوم‌ترین گونه‌ها به تنش خشکی هستند. علاوه بر این، ظرفیت بالایی از تنظیم فشار اسمزی در جمعیت‌هایی از *T. dicoccoides* و *Ae. geniculata* گزارش شده‌است (Rekika et al. 1997). استفاده از تجزیه تبعیض ایزوتوپی کربن (CID[1]) یک ابزار ارزشمند برای ارزیابی کارایی مصرف آب در گیاهان C3 به شمار می‌رود (Farquhar and Richards 1984). ارزیابی CID در گونه‌های مختلف آژیلوپس مشخص کرد که تنوع بین گونه‌ای بالایی از این نظر در اغلب گونه‌های این جنس وجود دارد به طوری که مقدار CID در *Ae. speltoides* بیش‌تر از *Ae. sharonensis* گزارش شده‌است (Waines et al. 1993). در رابطه با درجه تحمل خویشاوندان وحشی به‌ویژه گونه‌های دیپلوئید در برابر تنش خشکی و قابلیت ویژه این گونه‌ها از نظر صفات فیزیولوژیکی مانند توانایی‌های فتوسنتزی، محتوای کلروفیل و

[1] Carbon Isotope Discrimination

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

هدایت روزنه‌ای گزارشات متعددی وجود دارد. کرک‌دار بودن برگ صفتی است که باعث حفاظت برگ‌ها از گرمای زیاد درون برگ می‌شود. وجود کرک در سطح برگ از طریق کاهش دما و تعرق به‌عنوان صفت مناسبی برای مقابله با افزایش دما شناخته شده‌است (Baldocchi et al. 1984). Molnar et al. (2005) گزارش کردند که گونه‌های *Ae. tauschii* و *Ae. speltoides* نسبت به *Ae. bicornis* کاهش کمتری در محتوای نسبی آب برگ (RWC[1]) و میزان فتوسنتز داشته و اظهار داشتند که این دو گونه می‌توانند به‌عنوان منابع مناسبی برای برنامه‌های به‌نژادی مرتبط با اصلاح برای صفات فیزیولوژیکی جهت مقابله با شرایط تنش خشکی در نظر گرفته شوند. در مطالعه‌ای که به‌منظور بررسی تفاوت در ویژگی‌های فتوسنتزی و روزنه‌ای در گونه‌های دیپلوئید جنس تریتیکوم صورت گرفت، مشخص شد که *T. urartu* از توان فتوسنتزی بالا و میزان هدایت روزنه‌ای پایین برخوردار بوده و محتوای کلروفیل برگ پرچم در این گونه نسبت به سایر گونه‌ها نیز بیش‌تر بود (Chunyan et al. 2008).

در یک مطالعه صورت گرفته توسط Sohail et al. (2011) به‌منظور بررسی و مقایسه پاسخ به تنش خشکی گندم‌های سنتتیک و مجموعه‌ای از جمعیت‌های وحشی *Ae. tauschii* مشخص شد که برخی از توده‌های این گونه نسبت به ارقام زراعی تظاهر بهتری در پاسخ به تنش خشکی داشته و تحت شرایط تنش خشکی میانگین صفات در توده‌های وحشی نسبت به ارقام زراعی از کاهش کمتری برخوردار بودند. علاوه بر گونه *Ae. tauschii*، به‌نظر می‌رسد *Ae. cylindrica* نیز از توان رشدی بالایی در شرایط تنش خشکی برخوردار باشد زیرا در مطالعه‌ای که به‌منظور مقایسه واکنش توده‌هایی از گونه *Ae. cylindrica* تحت شرایط تنش خشکی انجام گرفت مشخص شد برخی از توده‌های این گونه توانایی قابل توجهی در تحمل تنش خشکی دارا می‌باشند (Econopouly et al. 2013). در یک آزمایش جامع‌تر Pradhan et al. (2012) نشان دادند که در بین گونه‌های خویشاوند گندم، *Ae.geniculata* نسبت به گونه‌های *Ae. markgrafii*، *Ae. searsii*، *Ae. speltoides* و *Ae. longissima* تحمل بالاتری نسبت به شرایط تنش خشکی دارد. Pour-Aboughadareh et al. (2013a) نیز در ارزیابی جمعیت‌هایی از گونه *T. urartu* در برابر تنش خشکی از مجموعه‌ای از صفات آگرو-مورفولوژیکی استفاده نمودند. این محققان اظهار داشتند که این گونه دارای پتانسیل قابل توجهی در رابطه با تحمل به تنش خشکی می‌باشند، زیرا با بررسی صفات مختلف در دو شرایط رشدی عدم تنش و تنش خشکی مشاهده کردند که عملکرد دانه و مهم‌ترین اجزای آن به‌طور معنی‌داری متأثر از شرایط تنش نبودند. هم‌چنین Bektas et al. (2017) و Ahmadi et al. (2018) با بررسی ساختار سیستم ریشه خویشاوندان وحشی گندم در مقایسه با ارقام زراعی، سطح بالایی از تنوع ژنتیکی را در بین گونه‌های وحشی مشاهده و گزارش نمودند که گونه *Ae.speltoides* نسبت به سایر خویشاوندان وحشی و ارقام اصلاحی از سیستم ریشه‌ای مطلوب‌تری برخوردار است که از این طریق می‌تواند به‌عنوان یک منبع ژنتیکی ایده‌آل در برنامه‌های به‌نژادی مرتبط با تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرد.

در بین صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی، هدایت روزنه‌ای و ظرفیت فتوسنتزی از مهم‌ترین صفات مؤثر در تحمل تنش به‌شمار می‌آیند. بسته شدن روزنه‌ها و جلوگیری از خروج آب به‌واسطه تبخیر از سطح برگ به‌عنوان یکی از پاسخ‌های اولیه گیاه در برابر تنش خشکی در نظر گرفته شده‌است (Ergen and Budak 2009). در واقع گیاه از طریق مکانیسم هدایت روزنه‌ای خود میزان تبادلات گازی بین بافت‌های درونی برگ و هوا را تنظیم می‌کند. کاهش هدایت روزنه‌ای موجب آزاد شدن انرژی اضافی در کلروپلاست و کاهش عکس‌العمل اجزای درگیر در فرآیند فتوسنتز موجود در مجموعه فتوسیستم II خواهد شد (Pietragalla and Pask 2012). از طرف دیگر رشد و نمو گیاهان بستگی به میزان فعالیت فتوسنتزی آن‌ها در شرایط محیطی نامساعد همچون شرایط تنش خشکی دارد. در طول مدت فتوسنتز، امواج نوری توسط کلروفیل و رنگیزه‌های موجود در مجموعه کلروپلاست جمع‌آوری شده و سپس به مرکز فتوسیستم I و II منتقل و در این مراکز مجموعه وقایع تبدیل انرژی نورانی به انرژی بیوشیمیایی اتفاق می‌افتد (Li et al. 2006). این وقایع سبب شده تا مطالعه سطوح مختلفی از مکانسیم‌های فتوسنتزی شکل گیرد. از این‌رو، بررسی پارامترهای کلروفیل فلورئوسانس

[1] Relative Water Content

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

مانند حداقل فلورئوسانس (*Fo*)، حداکثر عملکرد کوانتوم (*Fv/Fm*) و حداکثر عملکرد فتوشیمیایی (*Fv/Fo*) می‌تواند موجب برآورد دقیقی از میزان تخریب و آسیب وارد شده به مکانیسم فتوسنتزی گیاه در شرایط تنش خشکی خواهد شد (Clark et al. 2000؛ Percival and Sheriffs 2002). مطالعات انجام شده در این رابطه نشان می‌دهد که در شرایط تنش خشکی بین زنده‌مانی و تحمل به تنش خشکی در گیاه بالغ و پارامترهای کلروفیل فلورئوسانس رابطه مستقیمی وجود دارد و این پارامترها می‌توانند در غربال و شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به‌خوبی ایفای نقش کنند (Pour-Aboughadareh et al. 2013b؛ Sharma et al. 2015؛ Lee et al. 2016). مطالعه Pour-Aboughadareh et al. (2017b) در رابطه با پاسخ گونه‌های ژرم‌پلاسمی گندم در برابر تنش خشکی شدید (FC[1] = ٪ ۳۰) الگوی متفاوتی از روند تغییرات فلورئوسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای را در گونه‌های مختلف نشان داد. در این ارزیابی ۱۸۰ توده وحشی متعلق به ۱۲ گونه تریتیکوم و آژیلوپس از نظر معیارهای فلورئوسانس کلروفیل و هدایت روزنه‌ای مورد ارزیابی قرار گرفتند. نتایج حاصل از مطالعه آن‌ها مشخص نمود که در شرایط تنش خشکی گونه‌های *Ae.cylindrica*، *Ae. crassa*، *Ae. caudata* و *T. urartu* از نظر پارامترهای *Fv/Fm* و *Fv/Fo* نسبت به سایر گونه‌ها از کمترین میزان کاهش برخوردار بودند. در واقع کاهش کمتر این صفات در این گونه‌ها می‌تواند بیانگر این واقعیت باشد که فتوسیستم II در گونه‌های مذکور نسبت به سایر گونه‌ها از تحمل بهتری برخوردار بوده که این نتیجه می‌تواند نشان دهنده قابلیت سیستم دفاعی بالایی از فتوسیستم II باشد که به‌عنوان یک مکانیسم کلیدی تحمل به تنش خشکی برای خویشاوندان وحشی محسوب می‌شود (Hairat and Khurana 2015).

استفاده از ابزارهای مولکولی در ارزیابی خویشاوندان وحشی

استفاده پایدار و سالم از محیط زیست و منابع طبیعی و موارد مرتبط با سلامت انسان همواره از مهم‌ترین دغدغه‌های بشر بوده است. این موارد به شدت با کشاورزی، اکولوژی و محیط زیست مرتبط بوده که در این بین، زیست‌شناسی و به‌خصوص زیست‌شناسی گیاهی مهم‌ترین نقش را ایفا می‌نماید و با توجه به آنکه گیاهان تنها منبع تجدید شونده و هم‌چنین مواد و انرژی سازنده را تشکیل می‌دهند، بنابراین زیست گیاهی قدرتمندترین ابزار برای استفاده مناسب از منابع گیاهی می‌باشد (Charlesworth et al. 2001). تاکنون مطالعات زیادی در رابطه با قابلیت گونه‌های خویشاوند وحشی گندم در برابر تنش‌های زیستی و غیر زیستی صورت گرفته است. با این حال، با بررسی گزارشات موجود مشخص می‌شود که سهم مطالعات انجام شده در رابطه با تنش‌های خشکی و شوری نسبت به سایر تنش‌های بسیار بیش‌تر است، که این امر می‌تواند از یک سو بیانگر اهمیت این منابع ژرم‌پلاسمی در برابر تنش‌های خشکی و شوری و از سوی دیگر توجه به پدیده گرم شدن کره زمین به‌خصوص در سال‌های اخیر باشد. امروزه استفاده از ابزار ژنومیک کارکردی همچون متابولومیک، پروتئومیک، یونومیک و ترانسکریپتومیک برای نشان دادن تحمل به تنش‌های زیستی و غیر زیستی افزایش یافته است. این ابزارهای مولکولی قادرند بسیاری از ژن‌های مرتبط با القای تحمل تنش‌های محیطی را شناسایی کنند. بنابراین شناسایی ژنوم‌های خویشاوند، ژن‌ها و حتی آلل‌های جدید مشارکت کننده در پاسخ به این تنش‌ها و هم‌چنین تنظیم بیان آن‌ها با استفاده از این ابزارهای مولکولی می‌تواند برای بهبود مقاومت به تنش‌های مختلف بسیار مفید واقع شود (Alptkin and Budak 2016).

یکی از راهکارهای پایدار و اقتصادی برای رویارویی با تنش‌های غیر زیستی استفاده از به‌نژادی و اصلاح مولکولی گیاهان برای تحمل بیشتر است (Ashraf et al. 2009). اگرچه روی کار آمدن تکنیک‌هایی هم‌چون نقشه‌یابی ارتباطی (Association mapping) و تهیه نقشه‌های پیوستگی (QTL mapping) تحول بزرگی در به‌نژادی گیاهی به‌خصوص برای مکان‌یابی و شناسایی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی در شرایط تنش به‌وجود آورد با این حال، با توجه به وجود اطلاعات گسترده مربوط به ساختار و عملکرد ژن‌ها در بانک‌های اطلاعاتی، در حال حاضر این امکان وجود دارد که نشانگرهای ساختاری و عملکرد ژنوم یک گیاه بر مبنای نشانگرهای ساختاری و عملکردی ژنوم سایر گیاهان شناسایی شوند. امروزه با تکمیل پروژه‌های توالی‌یابی ژنوم در تعداد زیادی از گیاهان، ESTs[2]های فراوانی برای مطالعه سایر

[1] Field Capacity

[2] Expressed Sequence Tag sites

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

گیاهان فراهم شده‌است. در واقع EST به گروه جدیدی از قطعات توالی‌یابی شده کوتاه و نسبتاً دقیق (کمتر از دو درصد خطا) اطلاق می‌شود. نیاز به انجام تنها یکبار توالی‌یابی قطعات، از ویژگی‌های بارز و ارزشمند در معرفی این گروه از نشانگرهاست. علاوه بر این، در بیش‌تر موارد نیازی به تشخیص و شناسایی همسانه‌ها وجود ندارد، بلکه تنها با استفاده از مقایسه بخش کوچکی از داده‌های توالی‌یابی شده با توالی‌های ژن‌های شناخته شده یا ESTهای دیگر، می‌توان اقدام به شناسای همسانه نمود (Pontius et al. 2002). Shahinnia and Seyed Tabatabaei (2013) اظهار داشتند تجزیه و تحلیل داده‌های EST می‌تواند سبب تسهیل در شناسایی ژن و تعیین ساختار آن، تفسیر کل ژنوم، شناسایی چندشکلی‌های تک نوکلئوتیدی (SNPs[1]) و هم‌چنین بررسی ترانسکریپتوم و پروتئوم شود. در این رابطه می‌توان به یکی از مهم‌ترین مطالعات صورت گرفته توسط Ergen and Budak (2009) اشاره نمود. در این مطالعه ابتدا یک جمعیت متشکل از ۲۰۰ توده *T. turgidum* ssp. *diccocoides* (Korn.) Thell. در شرایط تنش خشکی از نظر برخی از صفات فیزیولوژیکی مورد ارزیابی قرار گرفت و در نهایت بر اساس نتایج بدست آمده ۲۶ توده انتخاب و در آزمایش دوم مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج آزمایش دوم نیز منجر به شناسایی دو توده ایده‌آل از نظر تحمل به تنش خشکی شد که نتایج حاصل از توالی‌یابی برای بافت‌های برگ و ریشه آن‌ها منجر به شناسایی ۱۳۰۰۰ توالی EST شد. مقایسه و گروه‌بندی ESTهای به‌دست آمده نشان داد که ۲۳۷۶ مورد به‌عنوان ESTهای جدید در این خویشاوند وحشی وجود دارد. این محققان اظهار داشتند این گونه خویشاوند به‌واسطه دارا بون برخی از موتیف‌های مرتبط با خشکی می‌تواند به‌عنوان منبعی از ژن‌های ایده‌آل در برنامه‌های به‌نژادی برای بهبود تحمل تنش خشکی در نظر گرفته شود.

ترنسکریپتومیک یکی از مهم‌ترین ابزارهای پیشرفته در زمینه علوم بعد از ژنومیک (Post-Genomic) است. در واقع در این تکنیک به مجموعه نسخه‌های RNA در نوع خاصی از یک سلول یا بافت در شرایط ویژه‌ای از نمو یا تحت شرایط فیزیولوژیکی خاص اتلاق می‌شود و شامل RNAهای پیغامبر (mRNA)، انتقال دهنده (tRNA)، ریبوزومی (rRNA) و دیگر RNAهای غیر کدکننده (non-coding RNA) می‌شوند. زمانیکه گیاهان در معرض توده‌ای از شرایط تنش قرار می‌گیرند از طریق فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و همچنین سلولی و مولکولی به این تنش‌ها پاسخ داده و خود را با شرایط محیطی منطبق و یا متحمل می‌سازند (Shinozaki et al. 2003). این پاسخ مولکولی و بیوشیمایی وظیفه‌ای بسیار پیچیده است که نه تنها به طول دوره تنش بستگی دارد بلکه به مراحل نموی و پارامترهای مورفولوژیکی و آناتومیکی گیاهان نیز وابسته است (Bartels and Sourer 2004). به محض درک و تشخیص تغییرات سلولی، مسیرهای پیام‌رسانی[2] مختلفی به‌منظور تبدیل تنش فیزیکی به یک پاسخ بیوشیمیایی مناسب شروع شده و هر یک از آن‌ها بیان دسته‌ای خاص از ژن‌های پاسخ دهنده به تنش را سبب می‌شوند. فعالیت کامل همه این آبشارهای پیام‌رسانی القاء شده، منجر به انطباق گیاه و در نتیجه تحمل تنش در آن می‌شوند (Leonardis et al. 2007). فرآورده‌های این ژن‌ها نه تنها در حفاظت سلول از تنش عمل می‌نمایند بلکه در تنظیم ژن‌های درگیر در پیام‌رسانی پاسخ به تنش نیز وارد عمل می‌شوند (Maruyama et al. 2004). بنابراین می‌توان فرآوردهای این ژن‌ها را بر اساس نوع عملکرد آن‌ها به گروه‌های مختلف طبقه‌بندی نمود. از مهم‌ترین این گروه‌ها می‌توان به پروتئین‌هایی اشاره نمود که احتمالاً در تحمل تنش نقش دارند هم‌چون چاپرون‌ها، پروتئین‌های کانال آبی، پروتئین‌های اواخر دوره جنینی‌زایی[3]، آنزیم‌های بیوسنتز اسمولیت‌ها، آنزیم‌های سم‌زدایی و آنزیم‌های تغییردهنده لیپیدهای غشایی. گروه دیگر شامل عوامل پروتئینی درگیر در تنظیم بیان ژن و پیام‌رسانی در پاسخ به تنش غیر زنده می‌باشند که از این دسته می‌توان مواردی هم‌چون پروتئین کینازها، آنزیم‌های درگیر در متابولیسم فسفولیپیدها و عوامل رونویسی[4] را نام برد (Yamaguchi-Shinazaki and Shinozaki 2005).

بررسی بیان ژن‌های درگیر در سیستم دفاعی گیاه در زمان تنش بسیار ضروری است. نتایج چنین مطالعاتی اطلاعات مرتبط با

[1] Single Nucleotide Polymorphism

[2] Signal Transduction

[3] Late Emberyogenesis Abundant

[4] Transcription Factor

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

مکانیسم‌های تحمل و مقاومت به تنش‌ها را افزایش داده و تولید ارقام متحمل را از طریق روش‌های زیست‌فناوری هموارتر می‌سازد. مطالعات فراوانی در رابطه با بررسی الگوی بیان ژن و عوامل رونویسی درگیر در القای تحمل به تنش‌های غیر زیستی در گندم و خویشاندان وحشی آن انجام شده‌است. Shavrukov et al.(2007) اظهار داشتند گونه‌های دیپلوئید دارای ژنوم A هم‌چون *T. boeoticum* و *T. monococcum* دارای ژن‌های مؤثری در خروج یون‌های سدیم هستند که به‌واسطه دارا بودن چنین ژن‌هایی می‌توانند سبب القای تحمل به تنش شوری شوند. هم‌چنین گزارش شده است که ژن *TmHKT1;5-A* (جداسازی شده از *T. monococcum*) نسبت به ژن *TmHKT;4-A* (جداسازی شده از *T. monococcum*) نقش بیش‌تری در کاهش غلظت یون سدیم در برگ‌ها دارد (James et al. 2006). با این وجود، اخیراً تجزیه ژنوم انتقال دهنده سدیم (*HKT;5*) در گندم زراعی و خویشاندان وحشی آن نشان می‌دهد که بیش‌ترین سطح بیان ژن *HKT;5* در برگ گونه‌های *Aegilops* صورت گرفته و علاوه بر این بیشترین میزان بیان این ژن نیز در گونه‌های دارای ژنوم D (*Ae. crassa*) نسبت به گونه‌های در برگیرنده ژنوم A (*T. boeoticum*) مشاهده شده‌است (Zamani Babgohari et al. 2013). مشخص شده‌است که تحت شرایط تنش شوری بالا (NaCl = ۲۰۰ mM) ژن *TaHKT1;D* جداسازی شده از ژنوم D (*Ae. tauschii*) نسبت به ژن *TmHKT1;5* (جداسازی شده از *T. monococcum*) و *TbHKT1;5* (جداسازی شده از *T. boeoticum*) جداسازی شده از ژنوم A بیان بیش‌تری دارد (Zamani Bobgohari et al. 2014). هم‌چنین مشخص شده‌است که نواحی پروموتری این ژن‌ها در موقعیت ۳۰- جعبه TATA نسبت به ناحیه ۵۰- تأثیری بیشتری در رونوشت‌برداری و بیان ژن در شرایط تنش شوری دارد. بنابراین به‌نظر می‌رسد که حداقل تحت شرایط تنش شوری شدید، حضور تعداد زیادی از TATA در نواحی به‌خصوصی از پروموتر (۳۰-) بسیار مؤثرتر از حضور تمام عناصر پراکنده در کل ناحیه پروموتری باشد. در رابطه با تنش سرمایی نیز Massomi-Aldizgeh et al. (2015) با بررسی الگوی بیان ژن‌های *CBF14* و *NAC2* در جمعیت‌هایی از گونه *Ae. tauschii* نشان دادند برخی از توده‌های گونه *Ae. tauschii* نسبت به ارقام زراعی و حتی متحمل به سرما از برتری قابل توجهی برخوردارند. Kobayashi et al. (2006) و Kurahashi et al. (2009) نیز با بررسی الگوی بیان گروهی از ژن‌های دهیدرین (*Dhn*) در گندم زراعی و خویشاوند وحشی *Ae. tauschii* نشان دادند که بین افزایش بیان ژن‌های خانواده *Dhn* و القای تحمل به تنش‌های خشکی و سرما به‌واسطه آبسزیک اسید (ABA) رابطه مستقیمی وجود دارد. علاوه بر این، نتایج مطالعه Kurahashi et al. (2009) نشان داد که پاسخ گونه *Ae. tauschii* به تنش خشکی از طریق افزایش بیان ژن‌های *Dhn* نسبت به گندم زراعی بیش‌تر بوده و این خویشاوند وحشی در مجموع تحمل بالاتری نسبت به شرایط خشکی دارد.

امروزه نسل جدید فناوری توالی‌یابی امکان انجام ارزیابی‌های مبتنی بر رونوشت‌برداری با دقت و کارایی بسیار بالا را فراهم کرده است (Mansori et al. 2016). در توالی‌یابی RNA، میلیون‌ها قطعه از cDNA ایجاد می‌شود که این قطعات سرانجام با استفاده از برنامه‌های کامپیوتری روی یک ژنگان مرجع و یا روی یک رونوشت‌بردار که به‌صورت De novo assembly تهیه شده منطبق می‌شوند و ساختار رونوشت‌برداری و میزان بیان هر یک از ژن‌ها را ارزیابی می‌کنند (Mortazavi et al. 2008). استفاده از این نسل جدید توالی‌یاب‌ها در بررسی‌های رونوشت‌برداری به رغم کاهش هزینه، اطلاعاتی کمی و کیفی هم‌چون شناسایی ایزوفرم‌های مختلف از یک ژن و رویدادهای پیرایش، بررسی‌های کمی و ارزیابی شمار رونوشت‌های هر ژن، شناسایی ویرایش‌های پس از رونوشت‌برداری و هم‌چنین امکان شناسایی تفاوت‌های تک نوکلئوتیدی را فراهم می‌کند که تمامی این اطلاعات شناخت عمیق‌تری از ژنگان و رونوشت را ارائه می‌دهند (Wang et al. 2009). در سال‌های اخیر با شناسایی Small RNAها، توجه به تنظیم بیان ژن پس از نسخه‌برداری با استفاده از microRNAها در شرایط محیطی گوناگون بیشتر شده‌است. در واقع، miRNAها RNAهای تنظیم‌کننده کوچک ۲۴-۱۹ نوکلئوتیدی هستند که به‌وسیله ژن‌های miRNA کد می‌شوند (Alptekin and Budak 2016). امروزه استفاده از این تکنیک منجر به شناسایی تعداد زیادی ژن و عوامل درگیر در بیان آن‌ها در پاسخ به شرایط تنش شده‌است. به‌عنوان نمونه، Mansoori et al. (2016) با استفاده از توالی‌یابی RNA در گونه *Ae. tauschii* اقدام به شناسایی و

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

ارزیابی کمی ژن‌های دخیل در فرآیندهای سیگنالی در پاسخ به تنش شوری در این گونه نمودند. نتایج به‌دست آمده از این مطالعه نشان داد از بین ٤٥٠٦ رونوشت دارای تغییر معنی‌دار، فرآیندهای سیگنالی با ٦٠٣ عدد BIN (هر ناحیه از ژنوم که محاسبات توالی‌یابی بر روی آن صورت می‌گیرد) بیش‌ترین تعداد را به خود اختصاص داد. هم‌چنین مشخص شد که در این گونه، گیرنده‌های کینازی بیش‌ترین تعداد از ژن‌های تغییریافته را شامل می‌شوند که بیانگر اهمیت آن‌ها می‌باشد. Akpinar et al. (2015) نیز با بررسی توالی RNAهای به‌دست آمده از ریشه در گندم دوروم و خویشاوند وحشی آن، *T. turgidum* ssp. *dicoccoides*، نشان دادند که در مجموع ٦٦ miRNA شناسایی شده، ٣٨ عدد به‌عنوان miRNAهای جدید مربوط به گونه *T. diccocoides* بود. این محققان اظهار داشتند که از بین miRNAهای شناسایی شده برخی از آن‌ها هم‌چون miRNA7714، miRNA5024 و miRNA1435 می‌توانند در مطالعات بعدی به‌عنوان یک هدف اصلاحی جهت برهمندی از آن‌ها در تولید واریته‌های متحمل به تنش خشکی به‌کار گرفته شوند.

نتیجه‌گیری کلی

مواد ژنتیکی از ارزشمندترین منابع طبیعی و جزو ثروت ملی هر کشور برای به‌نژادگران گیاهی به‌منظور ایجاد ارقام جدید محسوب می‌شوند. بر اساس مطالعات ژئومورفولوژی و زیست جغرافیایی منطقه ایرانو – آناتولیان با مساحتی معادل ١١٦٤٧٤٧٨١ هکتار به‌عنوان وسیع‌ترین منطقه از نظر تنوع زیستی بوده که ٧٠/٦٦ درصد از تنوع زیستی ایران را پوشش می‌دهد که در این بین رشته کوه‌های زاگرس واقع در زیر منطقه زاگرسیان از نواحی شمال غرب تا جنوب غربی ایران درصد قابل توجهی از این تنوع را به خود اختصاص داده‌اند (Hassanzadeh et al. 2011). از طرف دیگر قرارگیری این نواحی در بخش شرقی هلال حاصل‌خیز و وجود سطح بالایی از تنوع ژنتیکی در این مناطق باعث شده‌است که در اکثر مطالعات این نواحی به‌عنوان غنی‌ترین مخزن ژنی گندم در دنیا معرفی شوند (Pour-Aboughadareh et al. 2017d). علاوه بر این، در سال‌های اخیر مطالعاتی که در زمینه پراکنش و تنوع گونه‌های وحشی صورت گرفته است نشان از وجود حوزه‌های جدیدی از پراکندگی گونه‌های وحشی در ایران دارند (Kilian et al. 2011). از این‌رو، با توجه به اهمیت هر یک از گونه‌های خویشاوند وحشی و قابلیت آن‌ها در پاسخ به تنش‌های غیر زیستی واضح است که جمع‌آوری و مطالعه جامع‌تر هر یک از این گونه‌ها به‌منظور بهره‌مندی از ویژگی‌های منحصر به فرد آن‌ها ضروری به‌نظر می‌رسد.

در پایان به‌طور خلاصه فهرستی از مهم‌ترین گونه‌های برخوردار از قابلیت‌های اصلاحی در برابر تنش‌های غیر زیستی در جدول ٢ ارائه شده‌است. اگرچه در رابطه با تنش‌های خشکی و شوری مطالعات زیادی صورت گرفته است با این وجود، در این مقاله نشان داده شد که برخی گونه‌ها از پتانسیل بالایی در برابر تنش‌های دمایی برخوردارند. بنابراین، انجام مطالعات مبتنی بر تنش‌های دمایی و استفاده از تکنیک‌های نوین می‌تواند چشم‌انداز جدیدی در رابطه با قابلیت این منابع ژرم‌پلاسمی فراهم آورد.

جدول ٢– فهرست برخی از گونه‌های خویشاوند وحشی گندم و پتانسیل‌های اصلاحی آن‌ها در برابر تنش‌های غیر زیستی

قابلیت اصلاحی	گونه	منبع
تحمل به خشکی	*Ae. columnaris, Ae. geniculata, Ae. longissima, Ae. peregrine, Ae. sharonensis, Ae. tauschii, Ae. triuncialis, Ae. umbellulata, Ae. caudata, Ae. cylindrica, Ae. crassa, Ae. neglecta, T. urartu,*	Damania et al. (1992); Waines et al. (1993); Rekika et al. (1998); Monneveux et al. (2000); Farooq and Azem (2001); Chunyan et al. (2008); Sohail et al. (2011); Pour-Aboughadareh et al. (2012); Econopouly et al. (2013); Pour-Aboughadareh et al. (2017b); Ahmadi et al. (2018)
تحمل به شوری	*Ae. comosa, Ae. crassa, Ae. cylindrica, Ae. geniculate, Ae. neglecta, Ae. juvenalis, Ae. kotschyi, Ae. tauschii, Ae. triuncialis, Ae. umbellulata, Ae. vavilovii, T. boeoticum*	Farooq et al. (1989); Rekika et al. (1998); Monneveux et al. (2000); Farooq et and Azam (2001); Colmer et al. (2006); James et al. (2006); Yesayan et al. (2009); Byrt et al. (2014); Arabbeigi et al. (2014); Kiani et al. (2015)
تحمل به گرما	*Ae. longissima, Ae. searsii, Ae. speltoides, Ae. tauschii*	Waines (1994); Kuraparthy et al. (2007) Gill et al. (2008); Pradhan et al. (2012); Hairat and Khurana (2015)
تحمل به سرما	*Ae. cylindrica, Ae. neglecta, Ae. tauschii, Ae. triuncialis, Ae. umbellulata, Ae. tauschii, T. urartu*	Limin and Fowler (1981); Monneveux et al. (2000); Naghavi et al. (2008); Masoomi-Aldizgeh et al. (2015)

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

منابع

Ahmadi J, Pour-Aboughadarh A, Fabriki-Ourang S, Mehrabi AA, Siddique KHM (2018) Screening wheat germplasm for seedling root architectural traits under contrasting water regimes: potential sources of variability for drought adaptation. Archives of Agronomy and Soil Science doi:10.1080/03650340.2018.1432855

Akpinar BA, Kantar M, Budak H (2015) Root precursors of microRNA in wild emmer and modern wheats show major differences in response to drought stress. Functional & Intergrative Genomics 15:587-598.

Alptekin B, Budak H (2016) Wheat miRNA ancestors: evident by transcriptome analysis of A, B, and D genome donors. Functional & Integrative Genomics 17:171-187.

Arabbeigi M, Arzani A, Majidi MM, Kiani R, Tabatabaei BES, Habibi F (2014) Salinity tolerance of *Aegilops cylindrica* genotypes collected from hyper-saline shores of Uremia Salt Lake using physiological traits and SSR markers. Acta Physiologiae Plantarum 36:2243-2251.

Arzani A, Ashraf A (2016) Smart engineering of genetic resources for enhanced salinity tolerance in crop plants. Critical Reviews in Plant Sciences 35:146-189.

Ashraf M, Ozturk M & Athar HR (2009) Salinity and Water Stress: Improving Crop Efficiency. Springer-Verlag, Berlin.

Baldocchi DD, Verma SB, Rosenberg NJ (1984) Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. Agricultural Meteorology 34:53–65.

Barashkova EA (1981) Role of the D genome in increasing the frost resistance of winter wheat. Referativnyi Zhurnal 2:65-124.

Barashkova EA, Vavilov N (1991) Physiological-genetic aspects of frost resistance in winter wheat. Relationship of frost hardiness with genome composition in wheat. In: Proceeding of International Symposium: Wheat Breeding-Prospects and Future Approaches. Institute for Wheat and Sunflower, Bulgaria, Albena, 379-384.

Bartels D, Sourer E (2004) Plant Responses to Abiotic Stress. Springer, Verlag, Berlin.

Bektas H, Hohn CE, Waines JG (2017) Characteristics of the root system in the diploid genome donors of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Genetic Resources and Crop Evolution 64:1641-1650.

Byrt C, Xu B, Krishnan M (2014) The Na^+ transporter, *TaHKT1;5-D*, limits shoot Na^+ accumulation in bread wheat. The Plant Journal 80:516-526.

Charlesworth D, Charlesworth B, McVean GA (2001) Genome sequences and evolutionary biology, a two-way interaction. Trends in Ecology & Evolution 16:235-242.

Chunyan W, Maosong L, Jiqing S, Yonggang C, Xiufen W, Yongfeng W (2008) Differences in stomatal and photosynthetic characteristics of five diploid wheat species. Acta Ecologica Sinica 28:3277-3283.

Clark AJ, Landolt W, Bucher JB, Strasser RJ (2000) Beech (*Fagus sylvatica*) response to ozone exposure assessed with a chlorophyll fluorescence performance index. Environmental Pollution 109:501-507.

Colmer TD, Flowers TJ, Munns R (2006) Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. Journal of Experimental Botany 57:1059-1078.

Damania AB, Altunji H, Dhaliwal HS (1992) Evaluation of *Aegilops* spp. for drought and frost tolerance. Genetic Resources Unit Annual Report, ICARDA.

Dashti H, Taj Abdi Pour, Shiran H, Naghavi MR (2011) Evaluation of wheat germplasm in response to salinity stress. Iranian Journal of Field Crop Science 41:655-664. (In Farsi).

Datta KS, Kumar A, Varma SK, Angrish R (1995) Differentiation of chloride and sulphate salinity on the basis of ionic distribution in genetically diverse cultivars of wheat. Journal of Plant Nutrition 18:2199-2212.

De Ponti O (2010) Germplasm exploitation and ownership: Who owns what? In: Proceeding of 2nd International Symposium on Genomics of Plant Genetic Resources, Italy, Bologna, 30.

Econopouly B, Mckay J, Westra P, Reid S, Helm A, Byrne P. (2013) Phenotypic diversity of *Aegilops cylindrica* (jointed goatgrass) accessions from the western United States under irrigated and dryland conditions. Agriculture, Ecosystems & Environment 164:244-251.

Ergen NZ, Budak H (2009) Sequencing over 13000 expressed sequence tags from six subtractive cDNA libraries of wild and modern wheats following slow drought stress. Plant, Cell & Environment 32:220-236.

Etminan A, Pour-Aboughadareh A, Mohammadi R, Ahmadi-Rad A, Moradi Z, Mahdavian Z, Noori A (2017) Evaluation of genetic diversity in a mini core collection of Iranian durum wheat germplasms. The Journal of Animal and Plant Sciences 27:1582-1587.

Etminan A, Pour-Aboughadareh A, Mohammadi R, Ahmadi-Rad A, Noori A, Mahdavian Z, Moradi Z (2016) Applicability of start codon targeted (SCoT) and inter-simple sequence repeat (ISSR) markers for genetic diversity analysis in durum wheat genotypes. Biotechnology & Biotechnological Equipment 30:1075-1081.

Etminan A, Pour-Aboughadareh A, Mohammadi, R, Noori A, Ahmadi-Rad A (2018) Applicability of CAAT box-derived polymorphism (CBDP) markers for analysis of genetic diversity in durum wheat. Cereal Research Communications 46:1-9.

Farooq S, Niazi MLK Iqbal N, Shah TM (1989) Salt tolerance potential of wild resources of the tribe *Triticeae*. II. Screening of species of genus *Aegilops*. Plant and Soil 119:255-260.

Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of plant Physiology 11:539-552.

Feldman M, Sears ER (1981) The wild gene resources of wheat. Scientific American 244:98-109.

Fita A, Rodrıguez-Burruezo A, Boscaiu M, Prohens J, Vicente O (2015) Breeding and domesticating crops adapted to drought and salinity: a new paradigm for

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

increasing food production. Frontiers in Plant Science 6:978.
Gill BS, Huang L, Kuraparthy V, Raupp WJ, Wilson DL, Friebe B (2008) Alien genetic resources for wheat leaf rust resistance, cytogenetic transfer, and molecular analysis. Australian Journal of Agricultural Research 59:197–205.
Gorham J, Budrewicz E, McDonnell E, Wyn Jones RG (1986) Salt tolerance in the *Triticeae*: salinity induced changes in the leaf solute composition of some perennial *Triticeae*. Journal of Experimental Botany 37:1114-1128.
Hairat S, Khurana P (2015) Evaluation of *Aegilops tauschii* and *Aegilops speltoides* for acquired thermotolerance: implications in wheat breeding programmes. Plant Physiology and Biochemistry 95:65-74.
Hassanzadeh Ghorat Tapeh A, Salehzadeh H, Kooshesh R (2011) Biodiversity in natural ecosystems and agriculture. Urmia Jahad Daneshgahi Press, Urmia, Iran. (In Farsi).
Hedge SG, Valkoun J, Waines JG (2002) Genetic diversity in wild and weedy *Aegilops*, *Amblyopyrum*, and secale species a preliminary survey. Crop Science 42:608-614.
Huang S, Spielmeyer W, Lagudah ES, James RA, Platten JD, Dennis ES, Munns R (2006) A sodium transporter (*HKT7*) is a candidate for *Nax1*, a gene for salt tolerance in durum wheat. Plant Physiology 142:1718-1727.
Hunsal CS, Balikai RB, Viswanath DP (1990) *Triticum dicoccum*. Its performance in comparison with barley under salinity. Journal of Maharashtra Agriculture University 125:376-377.
James RA, Davenport RJ, Munns R (2006) Physiological characterization of two genes for Na^+ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. Plant Physiology 142:1537–1547.
James RA, Davenport RJ, Munns R (2006) Physiological characterization of two genes for Na^+ exclusion in durum wheat, *Nax1* and *Nax2*. Plant Physiology 142:1537-1547.
Kiani R, Arzani A, Habibi F (2015) Physiology of salinity tolerance in *Aegilops cylindrica*. Acta Physiologiae Plantarum 37:135-145.
Kihara H (1937) Genom analyse bei *Triticumun Aegilops*. VII. Kurze Uebersicht Über die Ergebnisse der Jahre 1934-36. Memoirs of the College of Agriculture; Kyoto University 41:1-61.
Kilian B, Ozkan H, Pozzi C, Salamini F (2009) Genetics and genomics of the *Triticeae*. Plant genetics and genomics: crops and models 7. Springer, Belgrade.
Kimber G, Feldman M (1987) Wild wheat: An introduction. University of Missouri, Columbia.
Kimber G, Sears ER (1983) Assignment of genome symbols in the *Triticeae*. In: Proceeding of the 6th International Wheat Genetics Symposium, Japan, Kyoto, 1195–1196.
Kimber G, Tsunewaki K (1988) Genome symbols and plasma types in the wheat group. In: Proceedings of the 7th International Wheat Genetics Symposium, England, Cambridge, 1209-1211.
Kobayashi F, Takumi S, Egawa C, Ishibashi M, Nakamura C (2006) Expression patterns of the low temperature responsive genes in a dominant ABA-less-sensitive mutant of common wheat', Physiologia Plantrum, 127:612-623.
Koevoets IT, Venema JH, Elzenga JTM, Testerink C (2016) Roots withstanding their environment: exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance. Frontiers in Plant Science 7:1335.
Kurahashi Y, Terashima A, Takumi S (2009) Variation in dehydration tolerance, ABA sensitivity and related gene expression patterns in D-genome progenitor and synthetic hexaploid wheat lines. International Journal of Molecular Sciences 10:2733-2751.
Kuraparthy V, Chhuneja P, Dhaliwal HS, Kaur S, Bowden RL, Gill BS (2007) Characterization and mapping of cryptic alien introgression from *Aegilops geniculata* with new leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* in wheat. Theoretical and Applied Genetics 114:1379-1389.
Lee TY, Woo SY, Kwak MJ, Inkyin K, Lee KE, Jang JH, Kim IR (2016) Photosynthesis and chlorophyll fluorescence responses of *Populus sibirica* to water deficit in a desertification area in Mongolia. Photosynthetica 54:317-320.
Leonardis AMD, Marone D, Mazzucotelli E, Neffar F, Rizza F, Fonzo ND, Cattivelli L, Mastrangelo AM (2007) Durum wheat genes up-regulated in the early phases of cold stress are modulated by drought in a developmental and genotype dependent manner. Plant Science 172:1005-1016.
Li RH, Pei-guo G, Baum M, Grando S, Cecccarelli S (2006) Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. Agricultural Sciences in China 5:751-757.
Lilienfeld FA (1951) H. Kihara: Genome-Analysis in *Triticum* and *Aegilops*. Concluding review. Cytologia 16:101-123.
Limin AE, Fowler DB (1981) Cold hardiness of some wild relatives of hexaploid wheat. Canadian Journal of Botany 59:572-573.
Lindsay MP, Lagudah ES, Hare RA, Munns R (2004) A locus for sodium exclusion (*Nax1*), a trait for salt tolerance, mapped in durum wheat. Functional Plant Biology 83:170-176.
Mansouri M, Naghavi MR, Alizadeh H, Mohammadinejad G, Mousavi SA, Hosseini Salekdeh (2016) Expression profiling of genes involved in signaling process in Aegilops tauschii under salinity stress. 47:205-216.
Maruyama K, Sakuma Y, Kasuga M, Ito Y, Seki M, Goda H, Shimada Y, Yoshida S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2004) Identification of cold-inducible downstream genes of the Arabidopsis DREB1A/CBF3 transcriptional factor using two microarray systems. Plant Journal 38:982-993.
Masoomi-Aladizgeh F, Aalami A, Esfahani M, Aghaei MJ, Mozaffari K (2015) Identification of CBF14 and NAC2 genes in *Aegilops tauschii* associated with resistance to freezing stress. Applied Biochemistry and Biotechnology 176:1059-1070.
Mass EV, Hoffman PA (1977) Crop salt tolerance-current assessment. Journal of the Irrigation and Drainage 103:115-134.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

Maxted N, Ford-Lloyd BV, Jury SL, Kell SP, Scholten MA (2006) Towards a definition of a crop wild relative. Biodiversity and Conservation 15:2673-2685.
Moghaddam M, Ehdaie B, Waines JG (2000) Genetic diversity in population of wild diploid wheat *Triticum urartu* Tum.ex. Gandil. revealed by isozyme markers. Genetics Resource and Crop Evolution 47:323-334.
Molnar I, Dulai S, Csernak A, Pronay J, Lang M (2005) Photosynthetic responses to drought stress in different *Aegilops* species. Acta Biologica Szegediensis 49:141-142.
Moradkhani H, Mehrabi AA, Etminan A, Pour-Aboughadareh A (2015) Molecular diversity and phylogeny of *Triticum–Aegilops* species possessing D genome revealed by SSR and ISSR markers. Plant Breeding and Seed Science 71:82-95.
Moradkhani H, Pour-Aboughadareh A, Mehrabi AA, Etminan A (2012) Evaluation of genetic relationships of *Triticum–Aegilops* species possessing D genome in different ploidy levels using microsatellites. International Journal of Agriculture and Crop Sciences 23:1746-1751.
Morris R, Sears ER (1967) The cytogenetics of wheat and its relatives. In: Quisenberry KS, Reitz LP (Eds.) Wheat and wheat improvement. American Society of Agronomy. Monographs, Madison, Wisconsin, 9-87.
Mortazavi A, Williams BA, McCue K, Schaeffer L, Wold B (2008) Mapping and quantifying mammalian transcriptomes by RNA-seq. Nature Methods 5:621-628.
Mousavifard SS, Saeidi H, Rahiminejad MR, Shamsadini M (2015) Molecular analysis of diversity of diploid *Triticum* species in Iran using ISSR markers. Genetic Resources and Crop Evolution 62:387-394.
Naghavi M, Malaki M, Alizadeh H, Pirseiedi M, Mardi M (2010) An assessment of genetic diversity in wild diploid wheat *Triticum boeoticum* from west of Iran using RAPD, AFLP and SSR markers. Journal of Agricultural Science and Technology 11:585-598.
Naghavi M, Maleki M, Tabatabaei S (2009) Efficiency of floristic and molecular markers to determine diversity in Iranian populations of *T. boeoticum*. World Academy of Science, Engineering and Technology 3:42-44.
Naghavi MR, Alizadeh H, Gharechaei J (2008) Proteome analysis of *Triticum urartu* L. under cold stress. Journal of Biotechnology 1365:217-231.
Percival GC, Sheriffs CN (2002) Identification of drought-tolerance woody perennials using chlorophyll fluorescence. Arboriculture & Urban Forestry 28:215-223.
Pietragalla J, Pask AJD (2012) Physiological breeding II. CIMMYT.
Pontius JU, Wagner L, Schuler GD (2002) Unigene: A unified view of the transcriptome. In: McEntyre J, Ostell J (Eds.) The NCBI Handbook, National Center for Biotechnology Information USA.
Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etminan A, Moghaddam M (2017a) Assessment of genetic diversity among Iranian *Triticum* germplasm using agro-morphological traits and start codon targeted (SCoT) markers. Cereal Research Communications 45:574–586.
Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etminan A, Moghaddam M, Siddique KHM (2017b) Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: implications for wheat improvement. Acta Physiologiae Plantarum 39:106.
Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etminan A, Moghaddam M (2017c) Insight into the genetic variability analysis and relationships among some Aegilops and Triticum species, as genome progenitors of bread wheat, using SCoT markers. Plant Biosyst.10.1080/11263504.2017.1320311
Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Moghaddam M, Etminan A (2017d) Evaluation of agro-morphological diversity in wild relatives of wheat collected in Iran. Journal of Agricultural Science and Technology 19:943-956.
Pour-Aboughadareh A, Alavikia SS, Moghaddam M, Mehrabi A, Mazinani MA (2013a) Evaluation of morpho – physiological traits in some *Triticum urartu* populations from Iran under normal and water deficit stress conditions. Agricultural Crop Management 15:135-148.
Pour-Aboughadareh A, Mohmoudi M, Ahmadi J, Moghaddam M, Mehrabi AA, Alavikia SS (2017e) Agro-morphological and molecular variability in *Triticum boeoticum* accessions from Zagros Mountains, Iran. Genetic Resources and Crop Evolution 64:545-556.
Pour-Aboughadareh A, Naghavi MR, Khalili M (2013b) Water deficit stress tolerance in some of barley genotypes and landraces under field conditions. Notulae Scientia Biologicae 5:249-3246.
Pradhan G, Prasad V, Fritz AK, Kirkhan M, Gill B (2012) Response of *Aegilops* species to drought stress during reproductive stage of development. Functional Plant Biology 39:51-59.
Rekika D, Monneveux P, Havaux M (1997) The in vivo tolerance of photosynthetic membranes to high and low temperatures in cultivated and wild wheats of the *Triticum* and *Aegilops* genera. Journal of Plant Physiology 6:734-738.
Salimi A, Ebrahimzadeh H, Taeb M (2005) Description of Iranian diploid wheat resources. Genetic Resources and Crop Evolution 52:351-361.
Schneider A, Molnar I, Molnar-Lang M (2008) Utilization of *Aegilops* (*Goatgrass*) Species to Widen the Genetic Diversity of Cultivated Wheat. Euphytica 163:1-19.
Shahinnia F, Sayed Tabatabaei BE (2013) EST-based marker discovery and SNP genotyping in plants genome. Modern Genetics Journal 8:117-130.
Sharma DK, Andersen SB, Ottosen CO, Rosenqvist E, (2015) Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter. Physiologia Plantrum 153:284-298.
Shavrukov Y, Langridge P, Tester M (2009) Salinity tolerance and sodium exclusion in genus *Triticum*. Breeding Science 59:671-678.
Shinozaki K, Yamaguchi-Shinizaki K, Seki M (2003) Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. Current Opinion in Biotechnology 6:410-417.
Sofalian O, Valizadeh M (2009) Investigation of seed storage proteins in some wild wheat progenitors using

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]

SDS-PAGE and Acid-PAGE. Not Bot Horti Agrobot 37:179-182.
Sohail Q, Inoue T, Tanaka H, Eltayeb AE, Matsuoka Y, Tsujimouka H (2011) Applicability of *Aegilops tauschii* drought tolerance traits to breeding of hexaploid wheat. Breeding Science 61:347-357.
Stankova P, Rekika D, Zaharieva M, Monneveux P (1995) Improvement of durum wheat for multiple stress tolerance: Potential interest of *Aegilops* sp. In: Proceeding of Fibre and Cereal Crops Problems. Cotton and Durum Wheat Research Institute, Bulgaria, Chirpan, 46-56.
Tsunewaki K (2009) Plasmon analysis in the *Triticum-Aegilops* complex – review. Breed Science 59:455-470.
Waines JG (1994) High temperature in wild wheats and spring wheats. Australian Journal of Plant Physiology 21:705-715.
Waines JG, Rafi MM, Ehdaie B (1993) Biodiversity and wheat improvement, John Wiley and Sons, New York, USA.
Wang Z, Gerstein M, Snyder M (2009) RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. Nature reviews Genetics 10:57-63.
Warschefsky E, Penmetsa RV, Cook DR, von Wettberg EJB (2014) Back to the wilds: tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. American Journal of Botany 101:1791-1800.
Weide A, Rieh S, Zeidi M, Conard NJ (2013) Using new morphological criteria to identify domesticated emmer wheat at the aceramic Neolithic site of Chogha Golan (Iran). Journal of Archaeological Science 57:109-118.
Yamaguchi-Shinazaki K, Shinozaki K (2005) Organization of cis-acting regulatory elements in osmotic- and cold stress-responsive promoters. Trends in Plant Science 10:88-94.
Yesayan AH, Grigorin KV, Danielian AM, Hovhannisyan NA (2009) Determination of salt tolerance in wild einkorn wheat (*Triticum boeoticum* Boiss.) under in vitro conditions. Crop Wild Relatives 7:4-7.
Zamani Babgohari M, Ebrahimi E, Niazi A (2014) In silico analysis of high affinity potassium transporter (*HKT*) isoforms in different plants. Aquatic Biosystems 10:9–23.
Zamani Bangohari M, Niazi A, Moghaddam AA, Deihimi T, Ebrahimie E (2013) Genome-wide analysis of key salinity-tolerance transporter (*HKT;5*) in wheat and wild wheat relatives (A and D genomes). In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant 49:97-106.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.4.1.7]