ژنتیک نوین
دوره شانزدهم، شماره ٤، زمستان ١٤٠٠
صفحه ٣٤٠ - ٣٢٩

ارزیابی تنوع آللی ژن‌های کدکننده گلوتنین و گلیادین در گندم نان و برخی خویشاوندان آن

Evaluation of Allelic Diversity of Genes Encoding Glutenin and Gliadin in Bread Wheat and its Some Relatives

الهام نورمحمدی[1]، صدیقه فابریکی اورنگ*[2]، علیرضا پورابوقداره[3]

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشگاه بین‌المللی امام‌خمینی (ره)، قزوین، ایران
۲- دانشیار، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، دانشگاه بین‌المللی امام‌خمینی (ره)، قزوین، ایران
۳- استادیار، مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

Nour-mohammadi E[1], Fabriki-Ourang S*[2], Pour-Aboughadareh A[3]

1- MSc Student, Department of Genetics and Plant Breeding, Imam Khomeini International University, Qazvin, Iran
2- Associate Professor, Department of Genetics and Plant Breeding, Imam Khomeini International University, Qazvin, Iran
3- Assistant Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ourang@eng.ikiu.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۱۲/۱٦ - تاریخ پذیرش: ۱٤۰۰/۰۷/۲۸)

چکیده

برای مطالعه تنوع ژنتیکی و آللی در ژن‌های کدکننده پروتئین‌های گلوتنین و گلیادین در گونه‌های بومی گندم، از ۹۸ توده گندم تریتیکوم متعلق به چهار گونه *Triticum aestivum*، *Triticum boeoticum*، *Triticum durum* و *Triticum urartu* جمع‌آوری شده از استان‌های مختلف ایران استفاده شد. ۱۳ جفت آغازگر گلوتنین با وزن مولکولی پایین (LMW-GS)، چهار جفت آغازگر گلوتنین با وزن مولکولی بالا (HMW-GS) و چهار جفت آغازگر گلیادین به‌ترتیب ۱۳۲۷، ٥٤٨ و ۱٥۲ قطعه تکثیرکردند. بیشترین تنوع ژنتیکی در بلوک ژنی *Glu-3A* که متعلق به گلوتنین با وزن مولکولی پایین است مشاهده شد و ۱۳ جفت آغازگر اختصاصی در مجموع ۳٤ آلل با طول ۱۸۰ تا ۱٥۰۰ جفت‌باز تکثیر دادند که ۱۱ آلل قبلاً گزارش شده بودند و ۲۳ آلل به‌عنوان آلل‌های احتمالا جدید تکثیر و شناسایی شدند. در بلوک ژنی *Glu-A1* که متعلق به گلوتنین با وزن مولکولی بالاست، بیشترین چند شکلی آللی توسط آغازگرهای *Glu-A1* و *Xrj5* تکثیر شدند. در بلوک ژنی *Gli-A2* توسط دو آغازگر اختصاصی *Gli-AS6* و*Gli-AS5* تنها یک آلل تکثیر شد. بیشترین و کمترین تعداد آلل‌های مؤثر متعلق به دو گونه *T. aestivum* و *T. urartu* بود. متوسط شاخص تنوع ژنتیکی نی برابر با ۰/۱۹ و بیشترین و کمترین مقدار آن مربوط به گونه *T. aestivum* و *T. urartu* بود. براساس گروه‌بندی انجام شده ۹۸ توده در دو گروه اصلی قرار گرفتند. در گروه اصلی اول توده‌های مربوط به دو گونه تکامل یافته *T. aestivum* و *T. durum* قرار گرفتند که نشان دهنده بیشترین شباهت ژنتیکی بین دو گونه می‌باشد. در گروه اصلی دوم توده‌های دو گونه وحشی *T. boeticum* و *T. urartu* قرار گرفتند. در مجموع تنوع آللی زیادی برای زیرواحدهای گلوتنین با وزن مولکولی پایین در گونه‌های تریتیکوم مورد مطالعه مشاهده شد که قابلیت این گونه‌ها را به‌عنوان یک منبع ارزشمند ژنی برای برنامه‌های به‌نژادی با هدف بهبود کیفیت نانوایی در گندم نمایان می‌کند.

واژه‌های کلیدی

تنوع آللی
کیفیت نانوایی
گلوتنین
گلیادین
گندم

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

مقدمه

گندم از نظر تغذیه مردم جهان و همچنین اقتصاد دارای ارزش بیشتری بوده و رتبه بالاتری را به خود اختصاص داده است، و به‌همین دلیل هر ساله نسبت به افزایش تولید و کیفیت آن تلاش زیادی انجام می‌شود. بیشترین اهمیت گندم نان به خواص فیزیکی و شیمیایی گلوتن موجود در دانه برمی‌گردد. خمیر گندم خواص کشسانی منحصر به‌فردی دارد که این خواص باعث می‌شود از آن در طیف گسترده‌ای از مواد غذایی مانند؛ نان، رشته فرنگی، کیک و پاستا استفاده شود. این خواص توسط پرولامین، که گروهی از پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه گندم است تعیین می‌شود. پرولامین براساس حلالیت در آب و الکل به دو بخش گلیادین و گلوتنین تقسیم می‌شود (Shewry and Halford 2002). گلیادین‌ها پروتئین‌های منومر هستند که باعث کشسانی خمیر می‌شوند و در الکتروفورز ژل پلی آکریل آمید به چهار دسته آلفا، بتا، گاما و امگا تقسیم می‌شوند. رمزهای ژنی پروتئین‌های گلیادین روی بازوهای کوتاه کروموزم‌های گروه یک (جایگاه1-GLI) و گروه شش (جایگاه 2-GLI) قرار دارند و آلفاگلیادین‌ها فراوان‌ترین گروه بوده که ۱۵ تا ۳۰ درصد پروتئین دانه گندم را شامل می‌شوند (Bushuk and Zillman 1978). گلوتنین پروتئین‌های پلیمری هستند که توسط پیوندهای دی سولفیدی بین و درون مولکولی به‌هم متصل شده‌اند و نقش بیشتری در مقاوم بودن خمیر گندم دارند. بسته به وزن مولکولی، گلوتنین‌ها به دو زیر مجموعه گلوتنین با وزن مولکولی بالا (HMW-GS) و گلوتنین با وزن مولکولی پایین (LMW-GS) تقسیم می‌شوند (Dovidio and Masci 2004). مکان‌های Glu-1، کدکننده HMW-GS، که در بازوهای بلند کروموزوم‌های گروه یک گندم هگزاپلوئید (1A, 1B, and 1D) واقع شده‌اند، آلل‌های متعددی دارند. در ارقام گندم هگزاپلوئید، تقریباً همه آن‌ها سه تا پنج HMW-GS بیان می‌کنند. اگرچه HMW-GS سهم جزئی در گلوتن دارند، اما برای خواص خمیر بسیار مهم هستند. همچنین HMW-GS در ساختارهای ثانویه گلوتن نقش دارند، که به نوبه خود بر کیفیت نان خمیر تأثیر می‌گذارند (Li et al. 2021). گلوتنین‌های با وزن مولکولی پایین در مقایسه با گلوتنین‌های با وزن مولکولی بالا تنوع آللی بسیار بیشتری دارند اما به‌دلیل همپوشانی آن‌ها با گلیادین‌ها در ژل SDS-PAGE امکان شناسایی آلل‌های بیشتر را با مشکل روبرو کرده است (Wang et al. 2005). اکثر زیرواحدهای گلوتنین با وزن مولکولی پایین (LMW-GS) توسط ژن‌های موجود روی بازوی کوتاه کروموزوم شماره یک کد می‌شوند (Payne et al. 1984; Payne et al. 1985). همچنین بعضی از زیرواحدهای گلوتنین با وزن مولکولی پایین (نوع B) توسط ژن‌هایی که بر روی کروموزوم شماره شش هستند، کد می‌شوند (Masci et al. 2002). LMW-GSها نه تنها در ارقام گندم بلکه در خویشاوندان وحشی و غلات نزدیک به گندم نیز یافت می‌شوند (Dovidio and Masci 2004). LMWهای رایج توسط خانواده ژنی Glu-3 کد می‌شوند و تعداد رونوشت‌های ژن از ۱۰ تا ۱۵ (Harberd et al. 1985) و ۳۵ تا ٤٠ (Cassidy et al. 1998; Sabelli and Shewry 1991) در گندم هگزاپلوئید تخمین زده شده است. اطلاعات ساختارهای ژنی کدکننده LMWها شامل بیش از ۷۰ DNAی کلون شده در بانک اطلاعاتی است که از حدود ۱۵ ژنوتیپ مختلف و عمدتاً مربوط به *T.aestivum* و *T.durum* تشکیل شده است (Dovidio and Masci 2004). LMW-GSهای ویژه زیرواحدهایی که توسط مکان‌های حاضر روی کروموزوم 1Bحضور دارند، برای کیفیت نانوایی بسیار حائز اهمیت می‌باشند (Josephides et al. 1987). یکی از آلل‌های مهم برای تعیین خصوصیت کیفیت نانوایی، آلل LMW-2 است (Pena et al. 1994). LMW-2 شامل گروهی از پلی پپتیدهاست که توسط مکان‌های ژنی Glu-B3 کد می‌شود. این مکان‌های ژنی به‌صورت ژنتیکی با مکان ژنی Gli-B1 که حاوی ژن‌های کدکننده گلیادین‌های نوع گاما و امگا است، پیوستگی دارند. استفاده از آغازگرهای اختصاصی DNA، روشی دقیق و ساده می‌باشد و شناسایی آلل‌ها را در هر مرحله از رشد گندم میسر می‌سازد. به‌دلیل این‌که نواحی رمز کننده ژن‌های گلوتنین با وزن مولکولی کم فاقد اینترون بوده و نواحی رمزکننده انتهای آمینی و کربوکسیلی دارای حفاظت شدگی بیشتری در مقایسه با قسمت‌های میانی هستند. بنابراین، طراحی آغازگرهای اختصاصی آلل براساس توالی حفاظت‌شده امکان ارزیابی آن‌ها را از طریق واکنش زنجیره‌ای پلیمراز فراهم می‌کند (Si et al. 2012).

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

در بررسی که توسط Ahmadi and Pour-Aboughadareh (2015) روی ٤٠ توده از گندم‌های اینکورن *T.urartu* و*T.boetoicum* با استفاده از آغازگرهای اختصاصی *Glu-A3.1*، *Glu-A3.2* و *Gli-2A-S* برای ژن *Glu-A3* و *Gli* انجام شد، ١١ آلل شناسایی کردند که اندازه آلل‌ها از حدود ٣٠٠ جفت‌باز تا ١٠٠٠ جفت‌باز متغیر بود. در بین آلل‌های شناسایی شده نه آلل جدید برای *Glu-A3* و دو آلل جدید نیز برای جایگاه *Gli-A2* معرفی کردند و نتیجه گرفته‌اند که تغییرات و تنوع ژنتیکی بالایی در گونه‌های گندم ایرانی اینکورن وجود دارد. تنوع آللی ژن‌های رمزکننده گلوتنین با وزن مولکولی پایین توسط Shariat et al. (2015) روی ١٥٤ ژنوتیپ گندم نان بهاره بومی ایران و بهاره چینی با استفاده از آغازگرهای اختصاصی گلوتنین مورد ارزیابی قرار گرفتند. بر اساس گزارش آن‌ها برای مکان‌های *Glu-A3*، *Glu-B3* و *Glu-D3* به‌ترتیب دوازده، دو و نه آلل مشاهده شد. در مکان ژنی *Glu-A3*، با استفاده از دو آغازگر *Glu3A.2* و *Glu-3A.3* به‌ترتیب ژن‌هایی که زیر گروه رمزکننده پروتئین‌هایی با توالی انتهایی آمینی MDTSCCIP-METSCIP را داشته‌اند تکثیر شدند و قطعه باندی ٧٠٠ جفت‌باز با ٤٥/٣ درصد و قطعه ٧٤٢ جفت‌باز با ٠/٢ درصد به‌ترتیب بیشترین و کمترین فراوانی را داشتند. همچنین با استفاده از جفت آغازگر *Glu3B.2* که بر اساس ژن‌های زیر گروه رمز کننده پروتئین‌هایی با توالی انتهایی آمینی METSHIPG برای مکان ژنی *Glu-B3* طراحی شده بود، دو قطعه ٤٤٠ و ٤٢١ جفت‌بازی با فراوانی ٧٣/٢ درصد و ٢٦/٨ درصد مشاهده شد. در آزمایشی خصوصیات مولکولی و عملکردی ژن *Glu-B3h* با استفاده از رقم گندم CB037B حاوی ژن مذکور و لاین CB037C فاقد ژن *Glu-B3h* بررسی شد. نتایج نشان داد که حذف *Glu-B3h* تأثیر معنی‌داری بر اندازه پروتئین و پارامترهای کیفیت از جمله قدرت خمیر و حجم نان گذاشت. خصوصیات مولکولی نشان داد که ژن *Glu-B3h* از ١١٧٩ جفت‌باز تشکیل شده و زیرواحد B کد شده آن دارای یک دامین تکراری طولانی‌تر و تعداد-α مارپیچ افزایش یافته بود و بیان بالاتر می‌تواند به کیفیت برتر آرد کمک کند (Wang et al. 2016). جفت آغازگرهای *Glu3D.2*، *Glu3D.3* و *Glu3D.4* که به‌ترتیب براساس ژن‌های زیرگروه رمزکننده پروتئین‌هایی با توالی انتهایی آمینی METSRV، METCIP و METSCIP جهت تکثیر مکان *Glu-D3* طراحی و استفاده شدند، تکثیر آلل ٧٠٠ جفت‌بازی با ٣٤ درصد و آلل ٥٨٩ جفت‌بازی با ٠/٧ درصد به‌ترتیب با بیشترین و کمترین فراوانی را در این جایگاه به خود اختصاص دادند. در تحقیق آن‌ها میزان چند شکلی از ٠/٠٩ تا ٠/٧٢ با میانگین ٠/٢٢ و تنوع ژنی از ٠/١ تا ٠/٦٧ با متوسط ٠/٢٤ محاسبه شد (Shariat et al. 2015). در مطالعه‌ای با طراحی و استفاده از مجموعه جدیدی از نشانگرهایی DNA (xid3، xid4، xrj5، xrj6، xrj7) در ١١ هاپلوتیپ گندم، مکان ژنی *Glu-A1* در سه گونه گندم شناسایی شد (Dong et al. 2017). هاپلوتیپ اصلی موجود در گندم دیپلوئید *T.urartu* H1 تا H6 بود که H1 و H4 توانستند هر دو زیر واحد Ax1 و Ay1 را بیان کنند. هاپلوتیپ‌های اصلی برای گندم تتراپلوئید *T.turgidum* H1، H8 و H9 بودند، که هر دو زیر واحد Ax1 و Ay1 را بیان کردند. همچنین چهار هاپلوتیپ اصلی H1، H9، H10 و H11 را در گندم نان معمولی کشف کردند که دارای *Glu-A1a* با H1 و H8 و *Glu-A1b* با H1 یا H10 و همچنین دارای *Glu-A1c* با H9 بودند. آن‌ها براساس آلل‌های تکثیر شده توسط پنج نشانگر DNA پیشنهاد کردند که نشانگرهای Xid4 وXrj7 امکان تشخیص و تمایز کارآمد سه آلل *Glu-A1* در گندم معمولی را فراهم می‌کنند. تنوع طبیعی که در تمامی جایگاه‌های ژنی گندم‌های بومی وجود دارد برای بهبود کیفیت آن بسیار مهم است. بر همین اساس اطلاعات ژن‌های حفاظت‌شده در بانک‌های ژن گندم های بومی منبع مهمی ازتنوع ژنتیکی و در نتیجه صفات با ارزش برای بهبود گندم است. در واقع، ارقام بومی برای تامین آلل‌های جدید در جایگاه‌های پروتئین دخیل در کیفیت نانوایی و قدرت گلوتنین مفید هستند (Carrillo et al. 1991; Porceddu et al. 1997; Raciti et al. 2003). از این‌رو پژوهش حاضر با هدف مشخص کردن تنوع ژنتیکی و آللی در ژن‌های کدکننده پروتئین‌های گلوتنین و گلیادین توده‌های بومی تریتیکوم متعلق به چهارگونه *T.aestivum*، *T.boeoticum*، *T.durum* و *T.urartu* با استفاده از نشانگرهای اختصاصی انجام شد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

مواد و روش‌ها

در این تحقیق برای مطالعه تنوع ژنتیکی و آللی در ژن‌های کدکننده پروتئین‌های گلوتنین و گلیادین در گونه‌های بومی زراعی و وحشی گندم، از بذور ۹۸ توده گندم تریتیکوم متعلق به چهار گونه *T.aestivum*، *T.boeoticum*، *T.durum* و *T.urartu* جمع‌آوری شده از استان‌های مختلف ایران (تهیه شده از بانک ژن دانشگاه ایلام) استفاده شد (جدول ۱). بذر توده‌ها در گلخانه در گلدان‌های جداگانه مطابق با شرایط محیطی بهینه کشت شده و سپس نمونه‌های برگی در مرحله ٦-٥ برگی از برگ‌های جوان در مقادیر ۰/۲ گرم تهیه و برای بررسی مولکولی به دمای ۸۰- درجه سلسیوس منتقل شدند.

برای استخراج DNA ژنومی گندم از روش CTAB تغییر یافته Doyle and Doyle (1987) استفاده شد. برای تعیین کیفیت و کمیت DNA استخراج شده از دو روش الکتروفورز ژل آگارز یک درصد و اسپکتروفتومتری (نانودراپ مدل THERMO;2000) استفاده شد. غلظت DNA استخراجی بر حسب نانوگرم بر میکرولیتر محاسبه و سپس DNA استخراجی تمام نمونه‌ها به غلظت ۵۰ نانوگرم بر میکرولیتر رقیق شدند. برای انجام واکنش زنجیره‌ای پلیمراز از ۱۷ جفت آغازگر اختصاصی گلوتنین و چهار جفت آغازگر اختصاصی گلیادین استفاده شد (جدول ۲).

واکنش زنجیره‌ای پلیمراز در دستگاه ترموسایکلرمدل (مدل Techne.TC-5000) انجام شد. اجزا واکنش و غلظت آن‌ها مطابق با استانداردها و با استفاده از Master mix 2x (سینا کلون، ایران) تهیه شدند. به‌منظور انجام واکنش PCR با استفاده از آغازگرهای اختصاصی از برنامه با چرخه حرارتی واسرشت‌سازی اولیه در دمای ۹٤ درجه سلسیوس به مدت ۵ دقیقه، ۳۵ چرخه متوالی واسرشت‌سازی در دمای ۹٤ درجه سلسیوس به مدت ۳۰ ثانیه، اتصال آغازگر در دمای ۵۸ تا ٦۳ (بسته به نوع آغازگر) به مدت ۳۰ ثانیه، بسط در دمای ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۱ دقیقه انجام شده و در نهایت بسط نهایی در دمای ۷۲ درجه سلسیوس به مدت ۵ دقیقه تکمیل شد. برای مشاهده الگوی باندهای تکثیر شده، محصولات PCR روی ژل آگارز ۱/۵ درصد بارگذاری شده و قطعات تکثیری توسط دستگاه Gel Documentation آشکار سازی شدند. از آنجا که نشانگرهای مورد استفاده در این پژوهش از نوع غالب بودند برای امتیازدهی باندها از عدد (۱) برای وجود باند و (۰) برای عدم وجود باند استفاده و ماتریس صفر و یک برای آغازگرها تنظیم شد. برای تخمین تنوع ژنتیکی بین و درون گونه‌ها، تجزیه واریانس مولکولی[1] (AMOVA) با استفاده از نرم‌افزار GenAlEx ver.6.503 انجام شد. پارامترهای تعداد آلل‌های مشاهده شده[2] (Na)، تعدادآلل موثر[3] (Ne)، شاخص اطلاعاتی شانون[4] (I)، تنوع ژنی نی[5] (He)، هتروزیگوستی مورد انتظار[6] (uHe) و درصد مکان‌های چند شکل[7] (PPL) با کمک نرم‌افزار POPGENE (Yeh et al. 1997) برآورد شدند.

[1] Analysis of molecular variance analysis; (AMOVA)
[2] Observed number of alleles;(Na)
[3] Effective number of alleles; (Ne)
[4] Shannon's information index; (I)
[5] Nei's gene diversty; (He)
[6] Unbiased expected heterozygosity; (uHe)
[7] Percentage of polymorphic loci; (PPL)

جدول ۱- نام گونه‌ها، کد و محل جمع‌آوری توده‌های بذری گندم‌های بومی مورد مطالعه

گونه	کد توده‌های هر گونه	استان محل جمع‌آوری
T.aestivum	IUGB-00074, 00133, 00134, 00264, 00447, 00453, 00460, 00480, 00482, 00485, 00516, 00911, 01569, 01635, 01671, 01695, 01696, 00480, 00407, 00216, 00516, 00230, 00114, 00485	آذربایجان غربی، خراسان رضوی، قزوین، اصفهان، کردستان، زنجان، خوزستان، ایلام، لرستان، کرمانشاه
T.boeoticum	IUGB-00003, 00009, 00052, 00098, 00102, 00114, 00122, 00123, 00126, 00163, 00407, 00181, 00216, 00230, 00348, 00368, 01865, 01696, 01696, 00453, 00098, 00102, 00480, 00122, 00163	آذربایجان غربی و شرقی، اردبیل، قزوین، لرستان، کرمانشاه، کردستان، همدان، خوزستان، چهارمحال و بختیاری
T.durum	IUGB-00038, 00268, 00517, 00520, 00522, 00531, 00543, 00651, 00658, 00663, 00770, 00912, 01673, 01677, 01859, 01692, 01731, 01688, 00074, 00133, 00134, 00264, 00447, 01569, 01635	اصفهان، خوزستان، کهگیلویه وبویر احمد، اردبیل، کردستان، گلستان، خراسان رضوی، ایلام، لرستان، کرمانشاه
T.urartu	IUGB-00077, 00079, 00094, 00124, 00128, 00145, 00154, 00162, 00206, 00285, 00286, 00324, 00344, 00346, 00347, 00423, 00426, 00911, 01695, 00008, 00009, 00052, 00460, 00123	کردستان، کرمانشاه، چهارمحال و بختیاری، کهگیلویه و بویراحمد، آذربایجان غربی

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

جدول ۲- مشخصات آغازگرهای اختصاصی گلوتنین و گلیادین و دمای اتصال آن‌ها

آغازگر	توالی (′5-′3)	دمای اتصال (ċ)	منبع
Glu3A.1	F: GCCGTTGCGCAAATTTCACAG R: AACAGATGGATGAATAACTGGTAT	۵۸	Long et al. 2005
Glu3A.2	F: AGTGCCATTGCGCAGATGAAT R: AACGGATGGTTGAACAATAGA	۶۱	Long et al. 2005
Glu-A1	F: CGAGACAATATGAGCAGCAAG R: CTGCCATGGAGAAGTTGGA	۶۲	Li et al. 2009
Glu-A3a	F: AAACAGAATTATTAAAGCCGG R: GGTTGTTGTTGTTGCAGCA	۵۸	Wang et al. 2010
Glu-A3ac	F: AAACAGAATTATTAAAGCCGG R: GTGGCTGTTGTGAAAACGA	۵۹	Wang et al. 2010
Glu-A3e	F: AAACAGAATTATTAAAGCCGG R: GGCACAGACGAGGAAGGTT	۶۱/۵	Wang et al. 2010
Glu-AS_1	F: AATCCCCGAACAATCACGCTACG R: CATCGTTGGCAGGGTACGAAGTG	۶۲	Kawaura et al. 2005
Glu-AS_4	F: GGTCACAAATGTTGCAGCAGAGGAT R: TCTGGTGTGGCTGCAAAAAGGT	۶۱	Kawaura et al. 2005
Glu-AS_3	F: AGGTTCGGGGTTCCATCCAAACT R: TAGGCACCAACTCCAGTGCCAAC	۶۳	Kawaura et al. 2005
Glu3A.3	F: TGCCATTGCACAGATGCAG R: CTGCAAAAAGGTACCCTT	۵۹	Long et al. 2005
Glu-A3f	F: AAACAGAATTATTAAAGCCGG R: GCTGCTGCTGCTGTGTAAA	۵۳	Wang et al. 2010
Glu-A3g	F: AAACAGAATTATTAAAGCCGG R: AAACAACGGTGATCCAACTAA	۵۳	Wang et al. 2010
Glu-A3d	F: TTCAGATGCAGCCAAACAA R: TGGGGTTGGGAGACACATA	۵۹/۵	Wang et al. 2010
Glu-A1	F: ATGACTAAGCGGTTGGTTCTT R: ACCTTGCTCCCCTTGTCTTT	۶۰	Ma et al. 2003
Glu-A1 X2	F: CCGATTTTGTTCTTCTCACAC R: CACCAAGCGAGCTGCAGAT	۶۲	de Bustos 2001
Gli-AS_6	F: GCGCAATGGTGGTCGAGCAACG R; GCCAGGTCTCCTTCCAACAGCC	۶۱	Kawaura et al. 2005
Gli-AS_3	F: TCACCGCTACAACGACCAAACCATGTTT R: GCAACCATTTCTGCCACAACTACCAT	۵۸	Kawaura et al. 2005
Gli-AS_2	F: CAACGACCAAACCATGGACTAAGAGC R: GCCCAGGGCTTTGTCCAACC	۶۰	Kawaura et al. 2005
Gli-AS_5	F: AATGACCAAACCATGGACTAAGAAAAGA R: CCCCAATTTGAGGAAATAAGGAACC	۶۱	Kawaura et al. 2005
Xid3	F: TATCTCCTCAGCAGGGGTCA R: GGTTGTTGCCTTTGTTCTC	۶۰	Dong et al. 2017
Xrj5	F: GCCCAATAATTTGTAAGTCCA R: ACAACTATTTCGGAACAGAGG	۶۰	Dong et al. 2017

ضرایب تشابه و فاصله ژنتیکی بین گونه‌های تریتیکوم براساس شاخص نی محاسبه شد. گروه‌بندی توده‌ها براساس ماتریس تشابه نی به روش Neighbor joining با استفاده از نرم‌افزار MEGA انجام شد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

تجزیه به مختصات اصلی[1] (PCoA) با هدف ارزیابی و تایید نتایج حاصل از تجزیه خوشه‌ای با استفاده از نرم‌افزار GenAlEx V6.50 (Peakall and Smouse 2006) محاسبه شد. به‌منظور بررسی ساختار جمعیت و یافتن تعداد زیر جمعیت‌های واقعی بر اساس آغازگرهای اختصاصی استفاده شده، تجزیه ساختار بر اساس روش Bayesian با استفاده از نرم‌افزار STRUCTURE انجام شد. در این تجزیه تعداد زیرجمعیت (K=3) با شرایط Burn-in = 100000 و MCMC = 100000 در نظر گرفته شد.

نتایج و بحث

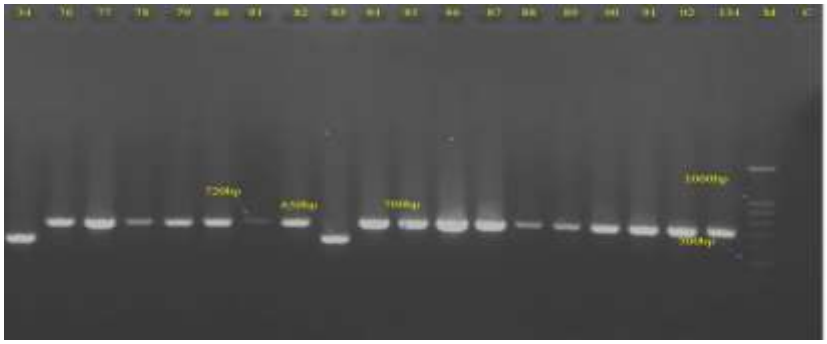
همه آغازگرهای مورد استفاده در این تحقیق الگوهای باندی واضح و قابل تفکیکی را تکثیر کردند که نشان دهنده وجود توالی آغازگرهای اختصاصی در گونه‌های تریتیکوم مورد بررسی می‌باشد. در مجموع در مکان‌های ژنی مورد مطالعه ۵۲ آلل شناسایی شدند که اندازه باندهای تولید شده توسط آغازگرهای مختلف از ۱۸۰ bp تا ۲٦٤۱ bp متغیر بودند. نمونه‌ای از آلل‌های تکثیر شده توسط آغازگر اختصاصی *Xrj5* در شکل ۱ نشان داده شده است. برای تکثیر ژن‌های مکان *Glu-A3* از ۱۳ جفت آغازگر اختصاصی گلوتنین با وزن مولکولی پایین (LMW-GS) استفاده شد و در مجموع ۱۳۲۷ قطعه تکثیر یافت. ۱۳ جفت آغازگر اختصاصی گلوتنین در مجموع ۳٤ آلل با طول ۱۸۰ تا ۱۵۰۰ جفت‌باز در مکان *Glu-A3* تکثیر دادند که ۱۱ آلل قبلاً گزارش شده بودند و ۲۳ آلل با طول متفاوت از آن‌ها به‌عنوان آلل‌های احتمالاً جدید تکثیر و شناسایی شدند. Tanaka et al. (2005) با استفاده ازآغازگرهای اختصاصی به بررسی تنوع آللی مکان ژنی *Glu-A3* پرداختند که در ۲۲۳ ژنوتیپ گندم آسیایی چهار آلل برای مکان ژنی *Glu-A3* مشاهده کردند. در مطالعه دیگری با استفاده از سه جفت آغازگر اختصاص LA1F/LA1R، LA2F/LA2R و LA3F/LA3R ۱۷ آلل برای بلوک ژنی *Glu-3A* در گندم معمولی گزارش شده است (Wang et al. 2010). در این تحقیق آغازگر اختصاصی *Glu-3A1* توانست چهار آلل a، b، c و d به‌ترتیب با طول‌های ٦۰۰، ۵۰۰، ٤۵۰ و ۳۵۰ جفت‌باز را در توده‌های مختلف مربوط به گونه‌های جنس تریتیکوم تکثیر کند. بیشترین و کمترین تعداد آلل‌های تکثیر شده با استفاده از این آغازگر به‌ترتیب در گونه‌های *T.boeticum* و *T.aestivum* مشاهده شد.

از آنجاکه تغییرات آللی در مکان ژنی *Glu-A1* بر عملکرد وکیفیت نان تأثیرگذار هست، تلاش‌های گسترده‌ای در شناسایی آلل‌های مکان ژنی *Glu-A1* در گندم و گونه‌های مرتبط انجام شده است (Li et al. 2015a). سه آلل در مکان ژنی *Glu-A1* در گندم نان مشخص شده است، آلل‌های *Glu-A1 a* که بیان کننده زیر واحد (1Ax1) و *Glu-A1b* که بیان کننده زیر واحد (1Ax2) بوده و اثرات مثبتی بر کیفیت نان دارند. در حالی که *Glu-A1c* به‌دلیل اینکه هیچ زیر واحدی را بیان نکرد، روی کیفیت خمیر اثرگذاری نشان نداد (Branlard et al. 1987; Payne 1987). برای تکثیر ژن‌های مکان *Glu-A1* با استفاده از چهار جفت آغازگر اختصاصی گلوتنین با وزن مولکولی بالا (HMW-GS) در مجموع ۵٤۸ قطعه باندی تکثیر یافت. بیشترین تعداد قطعه در گونه*T. aestivum* برابر ۱٦۱ و کمترین تعداد در *T. boeticum* برابر ۱۰۰ قطعه بود. در بررسی تنوع آللی مکان ژنی *Glu-A1* در کل ۱۱ آلل در ژنوتیپ‌های تریتیکوم تکثیر شدند که پنج آلل قبلاً گزارش شده بود و شش آلل جدید مشاهده شد. ژن a/b شامل یک خانواده چند ژنی و بسیار متغیر از زیرواحد پروتئین‌های گلیادین هستند که توسط بلوک ژنی *Gli-2* که بر روی بازوی کوتاه کروموزوم هومولوگ ٦ قرار دارد رمزگذاری می‌شود (Payne 1987). در این تحقیق برای تکثیر ژن‌های مکان *Gli-A2* از چهار جفت آغازگر اختصاصی گلیادین استفاده شد که در مجموع ۱۵۲ قطعه تکثیر شدند. بیشترین تعداد متعلق به گونه *T.aestivum* با ٦۰ قطعه و کمترین تعداد متعلق به گونه *T.boeticum* با ۱۰ قطعه بود. با چهار جفت آغازگر اختصاصی *Gli-A2*، هفت آلل با اندازه‌های مختلف تکثیر شدند که دو آلل قبلاً گزارش شده بود و پنج آلل جدید مشاهده شد. شاخص‌های تنوع ژنتیکی چند شکلی مکان ژنی (PPL)، شاخص اطلاعات شانون (I)، تنوع ژنی نی (H)، تعدادآلل‌های مشاهده شده (Na) و تعدادآلل‌های مؤثر (Ne) در مکان‌های ژنی برای چهار گونه محاسبه و نتایج در جدول ۳ گزارش شده است.

[1] Principal coordinate analysis

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]



شکل ۱- الگوی نواری تعدادی از توده‌های تریتیکوم با استفاده از جفت آغازگر اختصاصی

میانگین درصد چند شکلی آلل‌ها در جمعیت مورد مطالعه برابر ۷۲/۱۲ درصد بود که بیشترین درصد متعلق به گونه *T.durum* با ۷۸/۸۵ درصد می‌باشد. تعدادآلل‌های مشاهده شده دارای میانگین ۱/۵۸ بود که بیشترین آن به گونه *T.durum* و کمترین آن به گونه *T.urartu* تعلق داشت. بیشترین و کمترین تعداد آلل‌های مؤثر متعلق به دو گونه *T.aestivum* و *T.urartu* بود. متوسط شاخص تنوع ژنتیکی نی برابر با ۰/۱۹ و بیشترین و کمترین مقدار آن مربوط به گونه *T.aestivum* و *T.urartu* بود. با توجه به بالا بودن تعداد آلل مؤثر و تنوع ژنتیکی نی در گونه *T.aestivum* می‌توان گفت که این گونه دارای تنوع ژنتیکی درون گونه‌ای بالایی در بین گونه‌های مورد بررسی است. میانگین شاخص شانون برابر ۰/۳۰ تخمین زده شد، به‌طوری که بیشترین میزان آن به گونه *T.aestivum* و کمترین آن به گونه *T.urartu* تعلق داشت. در خصوص هتروزیگوستی با میانگین برابر ۰/۲۰، بیشترین آن به گونه *T.aestivum* اختصاص داشت و در مقابل کمترین آن متعلق به گونه *T.urartu* بود. با توجه به نتایج به‌دست آمده بیشترین تنوع مربوط به گونه *T.aestivum* و کمترین تنوع متعلق به گونه *T.urartu* بود. نتایج مطالعه دیگری (Wang et al. 2013) تنوع ژنتیکی بیشتری را در گونه *T.urartu* گزارش نموده است. در مطالعه Pour-Aboughadareh et al. (2018) نیز روی تنوع ژنتیکی گونه‌های مختلف در دو جنس *Triticum* و *Aegilops* با استفاده از نشانگرهای SCoT بیشترین تنوع در گونه‌های *T.boeticum*، *T.durum*، *Ae.cylandrica* و *Ae.umbelulata* مشاهده و گزارش شده است.

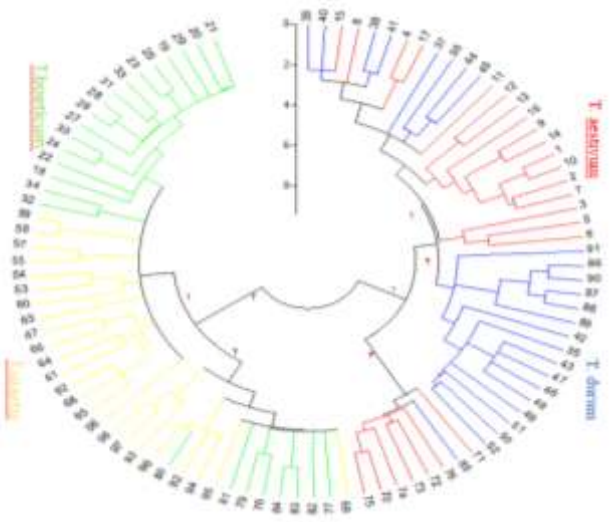
برای گروه‌بندی گونه‌های تریتیکوم مورد مطالعه از ماتریس تشابه نای و روش Neighbor joining استفاده شد (شکل۲). براساس گروه‌بندی انجام شده ۹۸ توده در دو گروه اصلی قرار گرفتند. در گروه اصلی اول توده‌های مربوط به دو گونه تکامل یافته *T.aestivum* و *T.durum* قرار گرفتند که نشان‌دهنده بیشترین شباهت ژنتیکی بین دو گونه می‌باشد.

جدول ۳- پارامترهای ژنتیکی به‌دست آمده در جنس تریتیکوم مورد مطالعه با استفاده از آغازگرهای گلوتنین و گلیادین

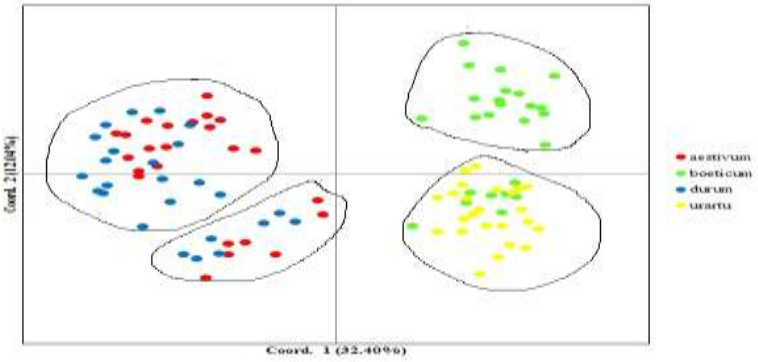
گونه	تعداد توده	ژنوم	Na	Ne	He	I	uHe	PPL
T. aestivum	۲٤	AABBCC	۱/٦۱٥	۱/۳۸۹	۰/۲۲٦	۰/۳٤۳	۰/۲۳۰	۰/۷٥
T. boeticum	۲٥	A^bA^b	۱/٦۷۳	۱/۳٥٦	۰/۲۱۹	۰/۳٤۰	۰/۲۲٤	۷٦/۹۲
T. durum	۲٥	AABB	۱/۷۳۱	۱/۳۰۰	۰/۱۹٥	۰/۳۱۲	۰/۱۹۹	۷۸/۸٥
T. urartu	۲٤	A^uA^u	۱/۳۲۷	۱/۲٤۱	۰/۱٥۲	۰/۲۳۹	۰/۱٥٥	٥۷/٦۹
میانگین			۱/٥۸۷	۱/۳۲۱	۰/۱۹۸	۰/۳۰۹	۰/۲۰۲	۷۲/۱۲

N، Na، Ne، He، I، uHe و PPL به‌ترتیب نشان‌دهنده تعداد ژنوتیپ‌ها، تعداد آلل‌های مشاهده شده، تعداد آلل‌های مؤثر، شاخص تنوع ژنتیکی نی، شاخص شانون، هتروزیگوستی مورد انتظار و درصد چند شکلی آلل‌ها

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]



شکل ۲- تجزیه خوشه‌ای ۹۸ توده تریتیکوم جمع‌آوری شده از نقاط مختلف ایران با استفاده از نشانگرهای اختصاصی گلوتنین و گلیادین



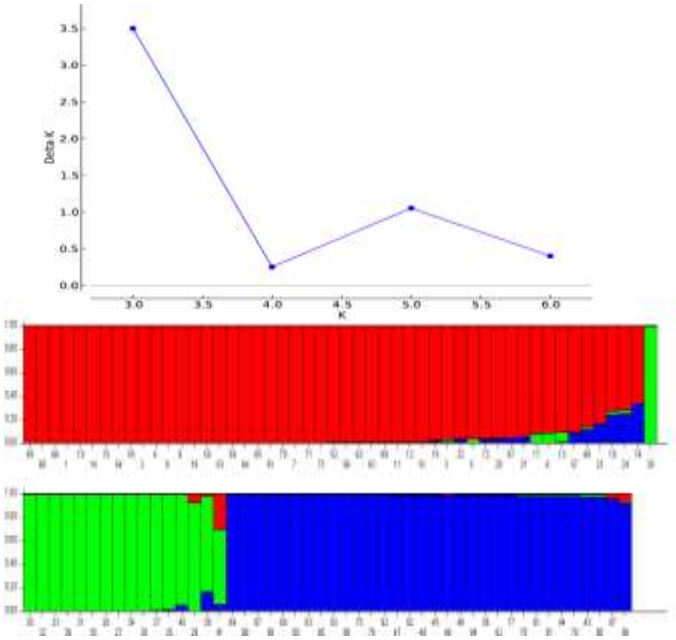
شکل ۳- پراکنش توده‌های گندم تریتیکوم براساس دو مؤلفه اول و دوم تجزیه به مختصات اصلی با استفاده از نشانگرهای اختصاصی گلوتنین وگلیادین

این نتایج با گزارش Ahmadi et al. (2018) که با ضریب جاکارد و روش UPGMA بیشترین شباهت ژنتیکی را بین دو گونه *T.aestivum* و *T.durum* مشاهده کردند مطابقت دارد. قرار گرفتن *T.aestivum* با ژنوم (AABBDD) و *T.durum* با ژنوم (AABB) در یک گروه می‌تواند به‌دلیل شباهت ژنومی و ژنتیکی این دو گونه باشد و احتمالاً گندم‌های نان، ژنوم A و B را از گندم‌های *T.durum* گرفته‌اند. گروه اصلی اول به سه زیر گروه تقسیم شد به‌طوری که در زیر گروه اول توده‌هایی از هر دو گونه *T.aestivum* و *T.durum* با هم قرار گرفتند. در زیر گروه دوم تنها توده‌های مربوط به گونه *T.aestivum* و در زیر گروه سوم فقط توده‌های مربوط به گونه *T.durum* قرار گرفتند. در گروه اصلی دوم توده‌های دو گونه وحشی *T.boeticum* و *T.urartu* قرار گرفتند. گونه‌های*T.boeticum* و *T.urartu* هر دو از گندم‌های اینکورن با ژنوم (AA) می‌باشند و قرار گرفتن آن‌ها در یک گروه اصلی توجیه پذیر است و احتمالاً اختلافات جغرافیایی محل جمع‌آوری نمونه و سایر تفاوت‌های ژنتیکی باعث شده است که توده‌های هر کدام از گونه‌ها در دو زیر گروه مجزا قرار بگیرند.

به‌منظور بررسی رابطه ژنتیکی بین توده‌ها تجزیه به مختصات اصلی نیز به‌عنوان روشی مکمل برای تجزیه خوشه‌ای انجام گرفت. دو مؤلفه اول و دوم به‌ترتیب ۳۲/٤۰ و ۱۲/۰٤ درصد از واریانس کل تغییرات مولکولی بین توده‌ها را تبیین کردند و بای پلات ترسیم شده با دو مؤلفه (شکل ۳) تا حدود زیادی توانست گروه‌بندی تجزیه خوشه‌ای را تایید کند. در تجزیه به مختصات اصلی (شکل ۳) نیز گونه‌ها در چهار گروه قرار گرفتند. در گروه اصلی اول (دو زیرگروه) توده‌هایی از هر دو گونه *T.aestivum* و *T.durum* باهم گروه‌بندی شدند.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]



شکل ٤- نمودار تعیین تعداد مناسب زیر گروه‌ها و نمودار Q پلات بر اساس مدل Bayesian در ۹۸ توده تریتیکوم با استفاده از نشانگرهای اختصاصی گلوتنین و گلیادین

در گروه سوم فقط توده‌های گونه وحشی *T.boeticum* و در گروه چهارم توده‌های گونه وحشی *T.urartu* به‌همراه هشت توده *T.boeticum* که از سراسر ایران جمع‌آوری شده بودند قرار گرفتند. تفاوت جزئی در گروه‌بندی توده‌ها با دو روش تجزیه خوشه‌ای و تجزیه به مختصات اصلی می‌تواند بدان علت باشد که تجزیه خوشه‌ای با تمام اطلاعات نشانگری ژنوتیپ‌ها را گروه‌بندی می‌کند ولیکن در تجزیه به مختصات اصلی تنها با ٤٤/٤٤ درصد اطلاعات نشانگری گروه‌بندی انجام شده است. به‌منظور بررسی شدت روابط بین گونه‌های تریتیکوم از ماتریس تشابه و فاصله ژنتیکی بین گونه‌ها استفاده شد. کمترین فاصله ژنتیکی (۰/۹۳) یا بیشترین تشابه ژنتیکی (۰/۰٦۷) به‌ترتیب بین دو گونه *T.aestivum* و *T.durum* و کمترین تشابه ژنتیکی (۰/۰۲۲) یا بیشترین فاصله ژنتیکی (۰/۹۷۸) بین *T.aestivum* و گونه وحشی *T.boeticum* مشاهده شد.

نتایج حاصل از تجزیه واریانس مولکولی (AMOVA) با داده‌های ۲۱ آغازگر اختصاصی برای چهار گونه در جدول ٤ نشان داده شده است. با توجه به نتایج، درصد واریانس درون گونه‌ای بیشتر از واریانس بین گونه‌ای بود و این می‌تواند بیانگر این نکته باشد که تنوع ژنتیکی بالاتری در درون گونه‌ها وجود دارد. در گزارش Ahmadi et al. (2018) با هدف ارزیابی مولکولی ژن‌های گلوتنین و گلیادین درتعدادی از گونه‌های *Triticum* و *Aegilops* با استفاده از نشانگرهای اختصاصی نیز تنوع ژنتیکی بالاتری در داخل گونه‌ها نسبت به بین گونه‌ها مشاهده شد که با نتایج این پژوهش مطابقت دارد. ساختار جمعیت با داده‌های حاصل از آغازگرهای اختصاصی در مقادیر مختلف k بررسی شد و سه زیر جمعیت واقعی به‌دست آمد (شکل ٤). همان‌طور که در شکل ٤ مشاهده می‌شود اغلب توده‌های مربوط به سه گونه به‌خوبی از هم تفکیک شدند اما برخی از توده‌های گونه های مختلف قابل تفکیک نبودند. میانگین شاخص Fst سه گروه برابر با ۰/۵۲ محاسبه شد و با توجه به نتایج به‌دست آمده جریان ژنی پایینی بین گونه‌ها وجود دارد. لذا تنوع ژنتیکی بین گونه‌ها نسبت به درون گونه‌ها همان‌طور که در تجزیه واریانس مولکولی نیز مشاهده شد کم بوده و این عامل باعث شده است که برخی از توده‌های درون گونه‌ها از هم دیگر به‌خوبی تفکیک نشوند. این واریانس پایین بین جمعیتی بیانگر این موضوع است که تنوع ژنتیکی پایینی در بین گونه‌های مورد مطالعه وجود دارد و این نتیجه شاید به‌دلیل جریان ژنی بالا در بین گونه‌ها بوده و نیز تاییدکننده ارتباطات خویشاوندی و اجدادی گونه‌ها باهم باشد.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

جدول ٤- تجزیه واریانس مولکولی گونه‌های گندم تریتیکوم مطالعه شده براساس نشانگرهای اختصاصی

منابع تغییرات	درجه آزادی (df)	مجموع مربعات (SS)	میانگین مربعات (MS)	واریانس برآورده شده	درصد واریانس
بین گونه‌ها	۳	۱۲۳/۰۳۹	٤۱/۰۱۳	۱/٤۰۷	۱۸
درون گونه‌ها	۹٤	٦۱٥/٤۸۲	٦/٥٤۸	٦/٥٤۸	۸۲
مجموع	۹۷	۷۳۸/٥۲۰		۷/۹٥٥	۱۰۰

نتیجه‌گیری کلی

با استفاده از۲۱ جفت آغازگر اختصاصی ژن‌های رمزکننده گلوتنین و گلیادین، بیشترین تنوع ژنی Nei (Nei 1973) در گونه *T.aestivum* با میانگین ۰/۲۲ =He به‌دست آمد. در ۷۲/۱۲ درصد از جمعیت مورد مطالعه چند شکلی مشاهده شد که بیشترین چند شکلی متعلق به گونه *T.durum* با میانگین ۷۸/۸۵ درصد بود. با استفاده از ماتریس تشابه نای و ترسیم UPGUMA دو گونه اهلی *T.aestivum* و *T.durum* در یک گروه و دو گونه وحشی *T.boeticum* و *T.urartu* در گروه دیگر قرار گرفتند و نتایج تجزیه به مختصات اصلی نیز تا حدود زیادی گروه‌بندی تجزیه خوشه‌ای را تایید کرد. در مطالعه سه مکان ژنی *Glu-3A*، *Glu-A1* و *Gli-A2* توسط ۲۱ آغازگر اختصاصی بیشترین تنوع ژنتیکی در بلوک ژنی *Glu-3A* که متعلق به گلوتنین با وزن مولکولی پایین است مشاهده شد، به‌طوری‌که با استفاده از ۱۳جفت آغازگر اختصاصی LMW-GS ۲۳ آلل جدید تکثیر شد که در مطالعات دیگر گزارش نشده است. در بلوک ژنی *Glu-3A* توسط جفت آغازگر اختصاصی *Glu-A3d* پنج آلل با اندازه باندی ۲۰۰ تا ۹٦۷ جفت‌باز و توسط هر سه جفت آغازگر *Glu-AS3*، *Glu-3A3* و *Glu-3A2* تنها یک آلل در گونه‌ها تکثیر شدند. در بلوک ژنی *Glu-A1* که متعلق به گلوتنین با وزن مولکولی بالاست (HMW-GS)، بیشترین چند شکلی آللی توسط آغازگرهای *Glu-A1* و *Xrj5* تکثیر شدند. در بلوک ژنی *Gli-A2* توسط دو آغازگر اختصاصی *Gli-AS6* و*Gli-AS5* تنها یک آلل تکثیر شد. با توجه به نتایج به‌دست آمده مشخص شد که تنوع آللی زیادی در مکان‌های ژنی رمزکننده گلوتنین و گلیادین در گونه‌های تریتیکوم بومی ایران وجود دارد. باتوجه به نتایج تحقیق حاضر، می‌توان از تنوع آللی موجود در مکان‌های ژنی مورد مطالعه بهره جست و با پیدا کردن رابطه و همبستگی معنی‌دار بین حضور آلل‌های خاص با صفات مختلف متأثرکننده کیفیت نانوایی به گزینش سریع ژرم پلاسم‌ها بدون نیاز به استفاده از روش‌های دشوار بیوشیمیایی اقدام نمود.

منابع

Ahmadi J, Pour-Aboughadareh A (2015) Allelic variation of glutenin and gliadin genes in Iranian einkorn wheat. Journal of Biodiversity and Environmental Sciences 7:168-179.

Ahmadi J, Pour-Aboughadareh A, Fabriki-Ourang, S. Mehrabi A (2018) Molecular detection of glutenin and gliadin genes in the domesticated and wild relatives of wheat using allele-specific markers. Cereal Research Communications 46:510-520.

Branlard G, Dardever M, Saccomano R, Lagoutte F, Bushuk W, Zillman R (1978) Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus, method and nomenclature. Canadian Journal of Plant Science 58:505-515.

Carrillo JM, Vazquez JF, Ruiz M, Albuquerque MM (1991) Relationships between gluten strength and gluten components in Spanish durum wheat landraces. Proc. IV Intnl. Workshop on Gluten proteins. St Paul, Minnesota, USA, June 27-29.

Cassidy BG, Dvorak J and Anderson OD (1998) The wheat low molecular weight glutenin genes: characterization of six new genes and progress in understanding gene family structure. Theoretical and Applied Genetics 96:743-750.

De Bustos A, Rubio P, Jouve N (2001a) Characterisation of two gene subunits on the 1R chromosome of rye as orthologs of each the Glu-1 genes of hexaploid wheat. Theoretical and Applied Genetics 103:733-742.

Dong Z,Yang Y, Zhang K, Li Y,Wang J, Wang Z, Liu X, Qin H, Wang D (2017) Development of a new set of molecular markers for examining Glu-A1 variants in

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

common wheat and ancestral species. PloS one 12:e0180766.
Dovidio R, Masci S (2004) The low-molecular-weight glutenin subunits of wheat gluten. Journal of Cereal Science 39:321-339.
Doyle JJ, Doyle JL (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin 19:11-15.
Gourdon J (2001) Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. Euphytica 119:59-67.
Harberd NP, Bartelsand D, Thompson RD (1985) Analysis of the gliadin multigene loci in bread wheat using nullisomic-tetrasomic lines. Molecular and General Genetics 198:234-242.
Josephides CM, Joppa LR, Youngs VL (1987) Effect of chromosome1B on gluten strength and other characteristics of durum wheat. Crop Science 27:212-216.
Kawaura K, Mochida K, Ogihara Y (2005) Expression Profile of Two Storage-Protein Gene Families in Hexaploid Wheat Revealed by Large-Scale Analysis of Expressed Sequence Tags. Plant Physiology 139:1870-1880.
Li Y, An X, Yang R, Guo X,Yue G, Fan R, Li B, Li Z, Zhang K, Dong Z (2015a) Dissecting and enhancing the contributions of high-molecular-weight glutenin subunits to dough functionality and bread quality. Molecular Plant 8:332-334.
Li Y, Chengyan H, Xinxia S, Qingqi F, Genying L, Xiusheng C (2009) Genetic variation of wheat glutenin subunits between land-races and varieties and their contributions to wheat quality improvement in china. Euphytica 169:159-168.
Li Y, Fu J, Shen Q, Yang D (2021) High-Molecular-Weight Glutenin Subunits: Genetics, Structures, and Relation to End Use Qualities. International Journal of Molecular Sciences 22:184.
Long H, Wei YM, Yan ZH, Baum B, Nevo E, Zheng YL (2005) Classification of wheat low-molecular-weight glutenin subunit genes and its chromosome assignment by developing LMW-GS group-specific primers. Theoretical and Applied Genetics 111:1251-1259.
Ma W, Zhang W, Gale KR (2003) Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat. Euphytica 134:51-60.
Masci S, Rovelli L, Kasarda DD, Vensel WH and Lafiandra D (2002) Characterisation and chromosomal localization of C-type low molecular-weight glutenin subunits in the bread wheat cultivar Chinese Spring. Theoretical and Applied Genetics 104:422-428.
Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 70:3321-3323.
Payne P I (1987) Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. Annual Review of Plant Physiology 38:141-153.
Payne PI, Holt LM, Jarvis MG and Jackson EA (1985) Two-dimensional fractionation of the endosperm proteins of bread wheat (Triticum aestivum): biochemical and genetic studies. Cereal Chemistry 62:319–326.
Payne PI, Jacksonand EA, Holt LM (1984) The association between gliadin45and gluten strength in durum wheat varieties. A direct causal effect on the result of genetic linkage. Journal of Cereal Science 2:73-81.
Peakall R, Smouse PE. GenAlEx 6 (2006) Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes 6:288-295.
Pena RJ, Zarco-Hernandez J, Amaya-Celis A and Mujeeb-Kazi A (1994) Relationships betweenchromosome1B-encoded glutenin subunit compositions and bread-making quality characteristics of some durum wheat (Triticum turgidum) cultivars. Journal of Cereal Science 19:243-249.
Porceddu E, Turchetta T, Masci S, Dovidio R, Lafiandra D, Kasarda D, Impiglia A, Nachit M (1997) Variation in endosperm protein composition and technological quality properties in durum wheat. Wheat: prospects for global improvement. Springer.
Pour-Aboughadareh A, Ahmadi J, Mehrabi AA, Etminan A, Moghaddam M (2018) Insight into the genetic variability analysis and relationships among some Aegilops and Triticum species, as genome progenitors of bread wheat, using SCoT markers. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 152:694-703.
Raciti C, Doust M, Lombardo G, Boggini G & Pecetti L (2003) Characterization of durum wheat mediterranean germplasm for high and low molecular weight glutenin subunits in relation with quality. European Journal of Agronomy 19:373-382.
Sabelli P and Shewry PR (1991) Characterization and organization of gene families at the Gli-1 loci of bread and durum wheat. Theoretical and Applied Genetics 83:428-434.
Shariat F, Mohammadi S,Norouzi M, Valizadeh M (2015) Allelic diversity of low molecular weight glutenin subunit at Glu-A3, Glu-B3 and Glu-D3 loci in Iranian spring bread wheat landraces. Iranian Journal of Crop Sciences 17:74-87 (In Farsi).
Shewry P. Halford N (2002) Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. Journal of Experimental Botany 5:947-958.
Si H, Gao Y, Li Z, Ma C (2012) Distribution of low-molecular-weight glutenin subunit Glu-B3 alleles in mini core collections of Chinese wheat germplasms. Australian Journal of Crop Science 6:1390-1394.
Tanaka H, Toyoda S, Tsujimoto H (2005) Diversity of low-molecular-weight glutenin subunit genes in Asian common wheat (*Triticum aestivum* L.). Breeding Science 55:349-354.
Wang L, Li G, Pena R, Xia X, He Z (2010) Development of STS markers and establishment of multiplex PCR for Glu-A3 alleles in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Cereal Science 51:305-312.
Wang Y, Wang C, Zhang H,Yue Z, Liu X, Ji W (2013) Genetic analysis of wheat (*Triticum aestivum* L.) and related species with SSR markers. Genetic Resources and Crop Evolution 60:1105-1117.
Wang Y, Zhen S, Luo N. (2016) Low molecular weight glutenin subunit gene Glu-B3h confers superior dough

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]

Yeh F,Yang R, Boyle T, Ye Z, Mao J, Yang R, Boyle T, Ye Z, (1997) POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis.

strength and breadmaking quality in wheat (*Triticum aestivum* L.). Science Report 6:27182.

Wang Z, Long H, Zhenh Y, Yan Z, Wei Y, Lan X (2005) Cloning and Analysis of LMW-GS genes from *Triticum aestivum* ssp. tibetanum Shao. Acta Genetica Sinica 32:86-93.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1400.16.4.5.9]