ژنتیک نوین
دوره هفدهم، شماره ۲، تابستان ۱۴۰۱
صفحه ۱۱۱ - ۹۱

نشانگرهای مولکولی مرتبط با زنگ قهوه‌ای: ابزاری کارآمد جهت غربال مواد ژنتیکی در برنامه‌های به‌نژادی گندم

Molecular markers associated with wheat leaf rust: An efficient tool for screening genetic materials in wheat breeding programs

محسن سرهنگی*[۱]، علیرضا پورابوقداره[۱]، حبیب‌اله قزوینی[۱]، لیا شوشتری[۲]

۱-به‌ترتیب کارشناس ارشد، استادیار، دانشیار، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج تحقیقات کشاورزی، ایران
۲-استادیار، گروه ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، واحد کرمانشاه، دانشگاه آزاد اسلامی، کرمانشاه، ایران

Sarhangi M*[1], Pour-Aboughadareh A[1], Ghazvini H[1], Shooshtari L[2]

1- Research Assistant, Assistant Professor, Associate Professor, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education andExtension Organization (AREEO), Karaj, Iran
2- Assistant Professor, Department of plant breeding and Biotechnology, Kermanshah Branch, Islamic Azad University, Kermanshah, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mohsen.sarhangi@gmail.com

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۳/۰۴ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۱/۲۴)

چکیده

گندم غذای اصلی نزدیک به ۴۰ درصد مردم جهان است. با توجه به رشد روز افزون جمعیت جهان و تغییرات اقلیمی، افزایش عملکرد در واحد سطح از مهم‌ترین چالش‌های پیش روی به‌نژادگران گیاهی می‌باشد. بیماری زنگ قهوه‌ای به‌عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش دهنده عملکرد در گندم به‌شمار می‌رود. به‌طور کلی مدیریت بیماری‌های قارچی به عواملی همچون ردیابی پاتوژن‌های بیماری‌زا، تنوع ژنتیکی و پاتولوژیکی عامل بیماری‌زا در جمعیت پاتوژن، تولید ارقام مقاوم و همچنین توسعه ژن‌های مقاومت در نواحی مختلف اپیدمیولوژیکی بستگی دارد. با توجه به پیچیدگی و زمان‌بر بودن تولید ارقام اصلاح شده مقاوم گندم نسبت به یک بیماری مشخص با استفاده از روش‌های سنتی، بهره‌گیری از انتخاب به‌واسطه نشانگر به‌عنوان یکی از ابزارهای قدرتمند در افزایش کارایی، دقت و سرعت برنامه‌های به‌نژادی برای مقاومت به بیماری‌ها از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. با استفاده از نشانگرهای مولکولی به‌نژادگران قادر خواهند بود که ارقام اصلاح شده و دربردارنده ژن‌های مقاومت در برابر بیماری‌های مختلف از جمله زنگ قهوه‌ای را با سرعت و دقت بالاتری تولید کنند. در این مطالعه سعی شده است مهم‌ترین جایگاه‌ای ژنی شناسایی شده کنترل‌کننده مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای گندم تا کنون و نشانگرهای مولکولی مرتبط با این ژن‌ها مورد بحث قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی

انتخاب به‌واسطه نشانگر (MAS)
به‌نژادی مولکولی
زنگ قهوه‌ای
مقاومت ژنتیکی

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

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی می‌باشد که در بیشتر نقاط دنیا مورد کشت و استفاده قرار می‌گیرد. بر اساس گزارش فائو، متوسط تولید جهانی این گیاه زراعی حدود ۷۶۳ میلیون تن برآورد شده است (FAO 2020). بررسی‌ها نشان داده است که در ده‌های اخیر گندم بعد از برنج بیشترین سهم در تأمین نیاز غذایی انسان را به‌خود اختصاص داده است، به‌طوری که حدود ۲۱ درصد از کالری و ۲۰ درصد از پروتئین دریافتی در جیره غذایی بیش از ٤/٥ میلیارد نفر از جمعیت جهان در ۹٤ کشور از طریق گندم تامین می‌شود (Braun et al. 2010).

باتوجه به افزایش پنجاه درصدی نیاز غذایی مردم جهان تا سال ۲۰۳۰ میلادی (Godfray et al. 2010) در بستری از ذخایر ژنتیکی و محیطی محدود و همچنین مشکل تغییرات اقلیمی، افزایش عملکرد محصولات زراعی در واحد سطح و سازگاری با شرایط محیطی از مهم‌ترین چالش‌های پیش روی به‌نژادی گیاهان زراعی به شمار می‌رود (Frona et al. 2019). تنش‌های زنده و غیر زنده از مهم‌ترین عوامل خسارت‌زای عملکرد گندم به شمار می روند. در بین تنش‌های زنده، بیماری‌های متأثر از قارچ‌ها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و سایر میکروارگانیسم‌ها تهدیدکننده‌های اصلی تولید گندم در دنیا محسوب می‌شوند. در این بین قارچ‌های عامل بیماری‌های زنگ سیاه، زنگ قهوه‌ای و زنگ زرد گندم از عوامل اصلی کاهش این محصول در سطح جهان محسوب می‌شوند. زنگ قهوه‌ای گندم با عامل قارچی *Puccinia triticina* Eriks. گسترده‌ترین بیماری زنگ گندم در جهان شناخته می‌شود (Huerta-Espino et al. 2011; Park et al. 2015). مهم‌ترین اپیدمی‌های گزارش شده تا به امروز برای بیماری زنگ قهوه‌ای در کشورهای استرالیا (Murray and Brennan 2010, 2009; Park 2003)، نیوزیلند (Arnst et al. 1979) و آمریکا (Griffey et al. 1994) به وقوع پیوسته‌اند. در اپیدمی‌های زنگ قهوه‌ای، میزان خسارت وارده به عملکرد گندم بین ۱۵ درصد (Roelfs and Bushnell 1985) تا ۵۰ درصد (Huerta-Espino et al. 2011) گزارش شده است.

امروزه با گسترش ارقام اصلاح شده دربردارنده ژن‌های مقاومت و همچنین استفاده از قارچ‌کش‌ها میزان اپیدمی‌های ناشی از این بیماری کاهش یافته است (Dinh et al. 2020). با این‌حال، استفاده از ارقام پر محصول اصلاح شده و کمتر شدن استفاده از ارقام بومی و توده‌های محلی به مرور زمان باعث محدود شدن خزانه ژنی (Gene pool) در ارقام زراعی خواهد شد. بنابراین، به‌نژادگران بایستی پیوسته با ردیابی و جایگزینی ذخایر ژنتیکی مفید پویایی و تنوع جوامع گیاهان زراعی را حفظ کنند (Oliver 2014). پیشرفت و توسعه نشانگرهای مولکولی و به‌کارگیری اصول به‌نژادی دقیق (Precision breeding) در دهه‌های اخیر اثرات زیادی در بهبود کارآیی انتخاب و سرعت پیشبرد برنامه‌های به‌نژادی گیاهان زراعی داشته است. به‌نژادی دقیق راهکاری در به‌نژادی گیاهی است که در آن ژنوتیپ‌ها با استفاده تکنولوژی‌های نوین ردیابی مانند نشانگرهای عملکردی (Functional markers)، از نظر صفت فنوتیپی مورد نظر بررسی و انتخاب می‌شوند. این نشانگرها برگرفته از ناحیه‌ای از ژنوم هستند که از نظر ژنتیکی کنترل صفت مورد نظر را در اختیار دارد (Conner 2004). در واقع در به‌نژادی دقیق با بهره‌گیری از ابزار کارآمد نشانگرهای مولکولی، انتخاب‌ها هدفمندتر و براساس ردیابی نواحی ژنتیکی چندشکل مرتبط با صفات فنوتیپی صورت می‌گیرد. پیشرفت‌های اخیر در حوزه‌های مختلف علوم زیستی و ژنتیک همچون ژنومیکس، توالی‌یابی گسترده ژنومی و همچنین اصلاح ژنوم تأثیر چشم‌گیری در افزایش سرعت و دقت توسعه ارقام اصلاح شده گیاهان زراعی داشته است (Salgotra and Stewart 2020).

توسعه نشانگرهای مولکولی

انقلاب ژنوم (Genome evolution) در اواخر قرن بیستم ابعاد تازه‌ای از دانش و ماهیت ژنوم موجودات زنده به‌ویژه گیاهان را فراروی دانشمندان قرار داد. پیشرفت در بیوتکنولوژی و توسعه نشانگرهای مولکولی علم به‌نژادی گیاهی را در زمینه‌های مختلف از جمله مکان‌یابی ژن‌های صفات کیفی مانند ژن‌های کنترل‌کننده مقاومت به بیماری‌ها و ردیابی جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی (Quantitative trait loci) متحول ساخت (Amom and Nongdam 2017; Hickey et al. 2017).

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

نشانگرهای مولکولی عناصر زیستی هستند که به‌عنوان کاوشگرهای آزمایشگاهی برای مشخص کردن تفاوت‌های ژنتیکی افراد، بافت، سلول و یا ژن به‌کار می‌روند و به‌صورت اشکال مختلف آللی معرفی می‌شوند. نشانگرهای مولکولی مناسب دارای مشخصاتی از قبیل فراوانی چندشکلی، ویژگی‌های همبارزی جهت تشخیص هتروزیگوت‌ها، ترسیم پروفایل آللی به‌طوری که آلل‌های مختلف را بتوان تشخیص دهند، توزیع مناسب در سراسر ژنوم و عدم اثر پلیوتروپی، شناسایی آسان و امکان اجرا به‌صورت ساده با کمترین هزینه ممکن، تکرارپذیری بالا باشند. به‌طور کلی می‌توان نشانگرهای مولکولی را در پنج گروه اصلی شامل نشانگرهای مبتنی بر لکه‌گذاری ساترن، نشانگرهای مبتنی بر PCR[1]، نشانگرهای مبتنی بر توالی‌های تکراری شامل ماهواره‌ها، ماهوارک‌ها و ریزماهواره‌ها، نشانگرهای مبتنی بر mRNA و نشانگرهای مبتنی بر توالی‌یابی یا ریزآرایه‌ای تقسیم کرد (Varshney 2010).

نشانگرهای مبتنی بر لکه‌گذاری و PCR در بیشتر گیاهان زراعی تهیه و مورد استفاده قرار گرفته‌اند. این نشانگرها، DNA ژنومی را بدون توجه به منطقه بیان شونده یا غیر بیان شونده و همچنین بدون توجه به فعالیت بخش‌های ژنومی، مورد بررسی قرار می‌دهند. در سال‌های اخیر پیشرفت در حوزه زیست‌فناوری و استفاده از ابزارهای مولکولی منجر به فراهم کردن اطلاعات دقیقی در رابطه با ژنوم بسیاری از گیاهان شده است. از طرف دیگر توسعه ابزارهای بیوانفورماتیک نیز منجر شده است تا امکان تهیه نشانگرهای مبتنی بر مناطق شناخته شده ژنوم یا ژن‌هایی ویژه‌ای فراهم شود که به‌عنوان نشانگرهای عملکردی (Gupta and Rustgi 2004)، نشانگرهای مولکولی وابسته به ژن (Varshney et al. 2007) و نشانگرهای مبتنی بر بیان ژن (West et al. 2006) خوانده می‌شوند.

نشانگرهای عملکردی برخلاف سایر نشانگرهای مولکولی (مانند نشانگرهایی در نواحی غیر کننده و یا نشانگرهای تصادفی) از تکرارپذیری و دقت بالاتری در ردیابی صفات فنوتیپی برخوردار هستند. به‌عبارت دیگر گفته می‌شود که این نشانگرها یا درون ژن هستند و یا پیوستگی بالایی با آن دارند که این موضوع می‌تواند بیانگر میزان دقت نشانگر نیز باشد. امروزه با توسعه بیشتر نشانگرهای SNP[2] و گسترش و فراوانی زیاد آن‌ها در ژنوم استفاده از این نوع نشانگرها به‌عنوان نشانگرهای عملکردی در علم به‌نژادی گیاهی به‌شدت مورد توجه دانشمندان قرار گرفته است.

ژنتیک مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای گندم

تاکنون بیش از ۷۰ ژن مقاومت در برابر قارچ عامل بیماری زنگ قهوه‌ای گندم (*P. triticina*) شناسایی شده است (جدول ۱) که تعدادی از این جایگاه‌های ژنی به‌صورت مشترک در کنترل بیماری‌های زنگ زرد، زنگ سیاه و سفیدک پودری نیز مؤثر هستند (Herrera-Foessel et al. 2014; Park et al. 2015; Singh et al. 2013; Dinh et al. 2020; McIntosh et al. 2017). باید توجه داشت که مقاومت به زنگ قهوه‌ای بر اساس مرحله رشدی گیاه در غلات به‌طور کلی به دو دسته مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای (مقاومت در تمام مراحل رشدی گیاه) و مقاومت در مرحله گیاه کامل (فقط مقاومت در مرحله رشدی گیاه کامل) تقسیم‌بندی می‌شود.

همچنین بر اساس علایم فنوتیپی حاصل از برهمکنش قارچ عامل بیماری و گیاه میزبان می‌توان سه نوع کلی از فنوتیپ بیماری شامل مقاومت کامل یا مصون (بدون هیچ گونه علایم فنوتیپی)، مقاومت نسبی (جوش‌های کوچک و کنترل شده) و حساس (جوش‌های بزرگ و گسترش یافته) را دسته‌بندی کرد (Dinh et al. 2020). گیاهانی که دارای مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای هستند توانایی بروز واکنش مقاومت در تمام مراحل رشدی را دارند و اکثر ژن‌های کنترل‌کننده این نوع مقاومت از نوع ژن‌های بزرگ اثر (Major genes) هستند. این نوع مقاومت که غالباً از طریق واکنش فوق حساسیت بروز می‌کند با نام مقاومت نژاد اختصاصی (Race specific resistance) نیز شناخته می‌شود (Bolton et al. 2008).

[1] Polymerase chain reaction

[2] Single-nucleotide polymorphism

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

جدول ۱- لیست مهم‌ترین نشانگرهای مولکولی مرتبط با ژن‌های مهم مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای گندم

No.	Locus	Marker	Chr.*	APR or ASR*	Source	Donor	References
1	*Lr1*	RFLP/STS, CAPS	5DL	ASR	*T. aestivum*	ThatcherLr1	Feuillet et al. (1995), Qiu et al. (2007), Cloutier et al. (2007)
2	*Lr3*	RFLP, STS	6BL	ASR	*T. aestivum*	Sinvalocho MA	Bartos and Stuchlikova (1998), Herrera-Foessel et al. (2007)
3	*Lr9*	RAPD/STS, RFLP	6BL	ASR	*Ae. umbellulata*	RL6010	Schachermayr et al. (1994), Autrique et al. (1995), Gupta et al. (2005)
4	*Lr10*	RFLP/STS, STS	1AS	ASR	*T. aestivum*	RL6004	Schachermayr et al. (1997), Feuillet et al. (2003), Stepien et al. (2003)
5	*Lr12*	SSR	4BS	APR	*T. aestivum*	TcLr12	Singh and Bowden (2011)
6	*Lr13*	RFLP, SSR	2BS	APR	*T. aestivum*	RL6001	Seyfarth et al. (1998), Bansal et al. (2008)
7	*Lr14a*	SNP	7BL	ASR	*T. durum*	Colosseo	Terracciano et al. (2013)
8	*Lr15*	SSR	2DS	ASR	*T. aestivum*	RL6052	Dholakia et al. (2013)
9	*Lr16*	SSR	2BS	ASR	*T. aestivum*	BW278	Mccartney et al. (2005)
10	*Lr17*	SSR	2AS	ASR	*T. aestivum*	CI 14047	Bremenkamp-Barrett et al. (2008)
11	*Lr18*	SSR	5BL	ASR	*T. timopheevii*	Rl6009	Aliakbari Sadeghabad, et al (2017)
12	*Lr19*	STS, RAPD/SSR/SCAR	7DL	ASR	*A. elongatum*	Rl6040	Prins et al. (2001), Gupta et al. (2005), Zhang and Dubcovsky (2008)
13	*Lr20*	STS	7AL	ASR	*T. aestivum*	Axminster	Neu et al. (2002)
14	*Lr21*	RFLP; KASPar	1DL	ASR	*Ae. tauschii*	AC Cora	Huang and Gill (2001), Neelam et al. (2013)
15	*Lr22a*	SSR	2DS	APR	*Ae. tauschii*	RL5404	Talbert, et al (1994) Hiebert et al. (2007)
16	*Lr23*	RFLP, SSR	2BS	ASR	*T. turgidum*	Rl6012	Nelson et al. (1997), Chhetri et al. (2017)
17	*Lr24*	RFLP, RAPD/STS, RAPD/SCAR, SCAR	3DL	ASR	*A. elongatum*	Agent	Autrique et al. (1995), Schachermayr et al. (1995), Dedryver et al. (1996), Prabhu et al. (2004)
18	*Lr25*	SCAR/SSR	4BS	ASR	*S. cereale*	Rl6084	Procunier et al. (1995), Singh et al. (2012)
19	*Lr26*	SCAR, SSR	1BL	ASR	*S. cereale*	Pavon	Mago et al. (2002), Zhou et al. (2014)
20	*Lr27*	RFLP, SSR, CAPS	3BS	ASR	*T. aestivum*	Gatcher	Nelson et al. (1997), Spielmeyer et al. (2003), Mago et al. (2002)
21	*Lr28*	STS, SCAR	4AL	ASR	*Ae. speltoides*	RL6079	Naik et al. (1998), Cherukuri et al. (2005), Vanzetti et al. (2011)
22	*Lr29*	RAPD	7DS	ASR	*Agropyron elongatum*	Rl6080	Procunier et al. (1995), Urbanovich et al (2006)
23	*Lr31*	RFLP, SSR	4BS	ASR	*T. aestivum*	Gatcher	Nelson et al. (1997)
24	*Lr32*	RFLP	3DS		*T. tauschii*	Rl5713	Autrique et al. (1995), Thomas et al. (2010)
25	*Lr34*	STS, SNP	7DS	APR	*T. aestivum*	Parula7D	Lagudah et al. (2006, 2009), Dakouri et al. (2010)

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

ادامه جدول ۱

No.	Locus	Marker	Chr.*	APR or ASR*	Source	Donor	Reference
26	*Lr35*	SCAR, STS	2B	APR	*A. speltoides,*	R.L.6082	Gold et al. (1999), Seyfarth et al. (1998), Mago et al. (2009)
27	*Lr36*	SSR	6BS	ASR	*A. speltoides,*	E84018	Dadkhodaie et al. (2011)
28	*Lr37*	STS/CAPS, ISSR	2AS	APR	*A. ventricosa*	El6081	Helguera et al. (2003), Robert et al. (1999)
29	*Lr38*	SSR	6DL	ASR	*Thinopyrum intermedium*	RL6097	Mebrate et al. (2008)
30	*Lr39*	SSR	2DS	ASR	*Ae. tauschii*	TAS006	Raupp et al. (2001)
31	*Lr45*	AFLP,SSR	2AS	ASR	*S. cereale*	Rl6144	Zhang et al. (2005), Naik et al. (2015)
33	*Lr46*	SSR	1BL	APR	*T. aestivum*	Pavon76	William et al. (2003)
34	*Lr47*	RFLP, CAPS	7AS	ASR	*T. speltoides*	Tausch,T7AS-7S#1S-7AS·7AL	Dubcovsky et al. (1998), Helguera et al. (2000)
35	*Lr48*	SSR, SNP	2BS	APR	*T. aestivum*	CSP44	Bansal et al. (2008), Nsabiyera et al (2016), Singh et al. (2011)
36	*Lr49*	SSR	4BL	APR	*T. aestivum*	Vl404	Bansal et al. (2008)
37	*Lr50*	SSR	2BL	ASR	*T. timopheevii*		Brown-Guedira et al. (2003)
38	*Lr51*	STS	1Bl	ASR	*T. speltoides*	Neepawa bc	Helguera et al. (2005)
39	*Lr52*	STS	5BS	ASR	*T. aestivum*	RL6107	Tar et al. (2008)
40	*Lr53*	SSR	6BS	ASR	*T. dicoccoides*	AUS91683	Dadkhodaie et al. (2011)
41	*Lr54*	SCAR	2DL	ASR	*A. kotschyi*		Heyns et al. (2011)
42	*Lr55*	SSR, DArT	1B	ASR	*Elymus trachycaulus*	KS04WGRC45	Pietrusinska and Tyrka (2021)
43	*Lr56*	SSR	6AL	ASR	*A. sharonensis*		Somo et al (2016)
44	*Lr57*	CAPS	5DS	ASR	*Ae. geniculata*	TA5602	Kuraparthy et al (2009)
45	*Lr58*	CAPS	2BL	ASR	*T. aestivum*	TA5605	Kuraparthy et al. (2007)
46	*Lr60*	SSR	1DS	ASR	*T. aestivum*		Hiebert et al. (2008)
47	*Lr61*	AFLP, SSR	6BS	ASR	*T. turgidum*	Guayacan	Herrera-Foessel et al. (2008), Qureshi et al (2017)
48	*Lr63*	SSR	3AS	ASR	*T. monococcum*	RL6137	Kolmer (2010)
49	*Lr64*	KASP	6AL	ASR	*T. dicoccoides*	Rl6149	Kolmer (2019)
50	*Lr65*	SSR	2AS	ASR	*Altgold Rotkorn*	Altgold	Zhang et al (2021)
51	*Lr66*	SCAR	3A	ASR	*Ae. speltoides*		Marais et al (2010)
52	*Lr67*	SSR	4DL	APR	*T. aestivum*	RL6077	Hiebert et al. (2010)
53	*Lr68*	SSR, CAPS	7BL	APR	*T. aestivum*	Prula	Herrera-Foessel et al. (2012)
54	*Lr71*	SSR	1B	ASR	*T. spelta*	Altgold Rotkorn	Singh et al. (2013)
56	*Lr72*	SSR	7BS	ASR	*T. aestivum*	Atil C2000	Herrera-Foessel et al. (2014)
57	*Lr74*	SSR	3BS	APR	*T. aestivum*	Caldwell	Kolmer et al. (2019)
58	*Lr75*	SSR	1BS	APR	*T. aestivum*	Forno	Singla et al. (2017)

*APR: Adult plant resistance, ASR: All stage resistance, Chr: Chromosome

یکی از چالش‌های عمده پیش روی به‌نژادگران برای تولید ارقام مقاوم به زنگ به‌خصوص زنگ قهوه‌ای این است که گیاهان دارای ژن‌های بزرگ اثر برای کنترل مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای اگرچه قابلیت بروز سطح بالایی از مقاومت در برابر نژادهای خاصی از عامل بیماری‌زا را دارند، اما این سطح از مقاومت بر اثر عواملی همچون فشار گزینش، جهش و نوترکیبی و در نتیجه ظهور نژادهای جدید همواره در معرض شکسته شدن قرار دارد (Singh et al. 2011; Ghazvini et al. 2018). پایداری مقاومت نژاد اختصاصی تا حد زیادی به میزان گسترش کشت و کار ارقام زراعی دارنده این ژن‌ها و همچنین میزان تنوع ژنتیکی عامل بیماری‌زا بستگی دارد. به‌عنوان مثال رقم گندم استرالیایی Timgalen (Park and McIntosh 1994) دربردارنده ژن‌های مقاومت *Lr27+Lr31* در سال ۱۹۶۷ میلادی در سطح وسیعی توسط کشاورزان مورد کشت و کار قرار گرفت و بعد از مدت کوتاهی در سال ۱۹۷۰ میلادی اولین نشانه‌های شکسته شدن مقاومت این ژن‌ها مشاهده شد (Dinh et al. 2020).

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

مقاومت در مرحله گیاه کامل (Adult plant resistance یا APR) همان‌طور که از نام آن پیداست در مرحله بعد از گیاهچه‌ای و در گیاه بالغ دیده می‌شود (Park et al. 2015) و گیاهان دارای این سطح از مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای واکنش حساسیت نشان می‌دهند (Gupta et al. 2018). در این نوع مقاومت طیف وسیعی از ژن‌های کوچک اثر (Minor genes) عموماً از طریق کند کردن چرخه بیماری (Slow rusting) قادر هستند که مقاومتی نسبی (Partial resistance) اما به طیف وسیعی از نژادهای عامل بیماری‌زا را در میزبان القا کنند که به آن مقاومت غیر اختصاصی (Non-race specific resistance) نیز گفته می‌شود (Singh et al. 2011; Lagudah 2010). افزایش دوره نهان آلودگی (Latent period)، کاهش اندازه جوش‌ها و به تأخیر انداختن پروسه تولید اسپور از مهم‌ترین خصوصیت مقاومت به‌واسطه ژن‌های کوچک اثر و غیر اختصاصی می‌باشد (Ballini et al. 2013; Singh et al. 2007). برخلاف مقاومت مرحله گیاهچه‌ای با وجود کوچک بودن میزان مقاومت غیراختصاصی، تجمع ژن‌های کوچک اثر در یک رقم مقاومت پایداری را به‌وجود می‌آورد (Singh et al. 2011).

به‌نژادی و نشانگرهای مولکولی مرتبط با بیماری زنگ قهوه‌ای

به‌طور کلی به‌نژادی برای القا مقاومت ژنتیکی در گیاهان زراعی دارای دو بعد اصلی می‌باشد: اول، ردیابی تغییرات پویای جمعیت عامل بیماری‌زا برای یافتن نژادهای جدید و پرآزار؛ و دوم، وارد کردن ژن‌های دخیل در واکنش مقاومت به ارقام زراعی برای شکستن پرآزاری (Virulence) نژادهای جدید. طیف وسیعی از نشانگرهای مولکولی مانند RLFP[1]، RAPD[2]، STS[3]، SCAR[4]، CAPS[5]، SSRs[6] و SNP پیوسته با ژن‌های مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای در گندم معرفی شده‌اند که استفاده از آن‌ها به‌عنوان ابزاری قدرتمند برای انتخاب به‌کمک نشانگر با هدف ردیابی ژن‌های مقاومت به بیماری زنگ قهوه‌ای در ارقام محلی، ارقام تجاری و لاین‌های اصلاحی کاربرد فراوانی دارد. در جدول ۲ انواع نشانگرهای مولکولی معرفی شده برای ژن‌های شناخته شده مقاومت به بیماری زنگ قهوه ای به‌همراه توالی آن‌ها ارائه شده است. به‌عنوان مثال در تحقیقات زیادی نشانگرهای RFLP و SSR پیوسته با ژن‌های مقاومت مانند *Lr13*، *Lr20*، *Lr21*، *Lr23*، *Lr27*، *Lr24* و *Lr32* و نشانگرهای RAPD پیوسته با ژن‌های مقاومت مانند: *Lr25*، و*Lr29* برای ردیابی ژن‌های مقاومت در گندم مورد استفاده قرار گرفته‌اند.

در کل نشانگرهای SNP، STS و SCAR با توجه به تکرارپذیری بالا و راحتی مراحل کار با این نشانگرها با استقبال بیشتری نسبت به نشانگرهای RFLP، RAPD و AFLP مواجه شدند. بر اساس مطالعات صورت گرفته گزارش شده است نشانگرهای مرتبط با ژن‌های *Lr1*، *Lr9*، *Lr10*، *Lr19*، *Lr26*، *Lr28*، *Lr34*، *Lr37*، *Lr51*،*Lr67* و *Lr68* از جمله مهم‌ترین نوع نشانگرها به‌شمار می‌روند (جدول ۱). در دهه‌های اخیر دانشمندان به‌نژادی گیاهی به وفور در پژوهش‌های مختلف از انواع نشانگرهای مولکولی برای پیشبرد برنامه‌های به‌نژادی و انتخاب هدفمند استفاده کرده‌اند. به‌عنوان نمونه، استفاده از نشانگرهای SCAR برای ردیابی جایگاه‌های ژنی *Lr24*، *Lr25* و *Lr37* (Robert et al. 1999)، نشانگرهای STS و RAPD به‌ترتیب برای ردیابی ژن‌های *Lr9*، *Lr35* و*Lr29* (Vida et al. 2009)، نشانگرهای RAPD و SSR به‌ترتیب برای ژن‌های *Lr32* و *Lr28* (Prabhu et al. 2004)، نشانگرهای STS مرتبط با ژن‌های *Lr1*، *Lr9*، *Lr21*، *Lr24*، *Lr28*، *Lr35*، *Lr37* و *Lr39* (Gajnullin et al. 2007).

در سال‌های اخیر از نشانگرهای مولکولی در چند تحقیق در مراکز پژوهشی داخل کشور نیز برای ارزیابی ژن‌های مقاومت به زنگ قهوه‌ای استفاده شده است. به‌عنوان مثال از نشانگرهای مولکولی STS، SSR و SNP برای ردیابی جایگاه ژنی *Lr34* در ارقام تجاری و لاین‌های اصلاحی گندم (Ghazvini et al. 2018)، از نشانگرهای مولکولی STS، SSR و SNP برای ردیابی جایگاه‌های ژنی *Lr34*، *Lr67*، *Lr46*، *Lr24*، *Lr21*، *Lr29* و *Lr37* (Mehrabi et al. 2014)، از نشانگرهای STS و SNP برای ردیابی جایگاه ژنی *Lr34* در ارقام محلی و تجاری گندم نان (Sarhangi et al. 2020)، از نشانگر مولکولی STS به‌منظور ردیابی جایگاه‌های ژنی *Lr34* در لاین‌های پیشرفته ایرانی و ارقام تجاری گندم (Dadrezaei et al. 2013) استفاده شده است.

[1] Restriction fragment length polymorphism
[2] Random amplification of polymorphic DNA
[3] Sequence-Tagged Site
[4] species-specific sequence-characterized amplified region
[5] Cleaved Amplified Polymorphic Sequences
[6] Simple-sequence repeats

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

جدول ۲- نشانگرهای مولکولی مرتبط با ژن‌های مقاومت شناسایی شده به‌همراه اطلاعات مربوط به هر یک از آغازگرهای آن‌ها

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
1	*Lr1*	CAPS	WR003	F	GGGACAGAGACCTTGGTGGA	65	760/N	Qiu et al. (2007)
				R	GACGATGATGATTTGCTGCTGG			
		STS	Glenlea5	R	AGTCTGCACAATCTTTTCCGG	65	500/N	Cloutier et al. (2007)
				F	ATCTGTAGTTGGTCCACCAAGG			
2	*Lr3*	STS	Xmwg798	F	GGCTGTCTACATCTTCTGCA	56	365	Herrera-Foessel et al. (2007)
				R	CAAGTGTTGAGAAGGAGAGT			
3	*Lr9*	STS	J13	F	TCCTTTTATTCCGCACGCCGG	66	1110	Schachermayr et al. (1994)
				R	CCACATACCCCAAAGAGACG			
4	*Lr10*	STS	Lrk10D	F	GAAGCCCTTCGTCTCATCTG	58	282	Schachermayr et al. (1997)
				R	TTGATTCATTGCAGATGAGATCACG			
5	*Lr12*	SSR	Xgwm251	F	CAACTGGTTGCTACACAAGCA	55	120+ 130-	Singh and Bowden (2011)
				R	GGGATGTCTGTTCCATCTTAG			
6	*Lr13*	SSR	Xgwm630	F	GTGCCTGTGCCATCGTC	55	324	Seyfarth et al. (1998, 1999)
				R	CGAAAGTAACAGCGCAGTGA			
7	*Lr15*	SSR	Xgwm102	F	TGCATCAAGAATAGTGTGGAAG	60	153+ 145 or null-	Dholakia et al. (2013)
				R	TGAGAGGAAGGCTCACACCT			
8	*Lr16*	SSR	Xwmc764	F	CCTCGAACCTGAAGCTCTGA	57	156+ 180-	Mccartney et al. (2005)
				R	TTCGCAAGGACTCCGTAACA			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
9	*Lr17*	SSR	Xgwm614	F	GATCACATGCATGCGTCATG	68*	144	Bremenkamp-Barrett et al. (2008)
				R	TTTTACCGTTCCGGCCTT			
		SSR	Xwmc407	F	GGTAATTCTAGGCTGACATATGCTC	68*	149	Bremenkamp-Barrett et al. (2008)
				R	CATATTTCCAAATCCCCAACTC			
10	*Lr18*	SSR	Xgpw7425	F	CTGAACTCGAAGAAGGCCAA	63	180+ 300-	Aliakbari Sadeghabad, et al. (2017)
				R	CCTCGATAGGCTCTGTCCTG			
		SSR	Xwmc75	F	GTCCGCCGCACACATCTTACTA	63	180+ 200-	Aliakbari Sadeghabad, et al. (2017)
				R	GTTTGATCCTGCGACTCCCTTG			
11	*Lr19*	STS	Psy-B1	F	GTGGAACTTGCATGCTATACA	58-60	200+ 217-	Zhang and Dubcovsky (2008)
				R	GAACCTCAGGTTCACATTCC			
		STS	Gb	F	CATCCTTGGGGACCTC	60	130	Prins et al. (2001)
				R	CCAGCTCGCATACATCCA			
		EST	BF145935	F	CTTCACCTCCAAGGAGTTCCAC	50	198+ 180	Prins et al. (2001)
				R	GCGTACCTGATCACCACCTTGAAGG		202- 180	
12	*Lr20*	STS	STS638	F	GCGGTGACTACACAGCGATGAAGCAATGAAA	60	542	Neu et al. 2002
				R	GCGGTGACTAGTCCAGTTGGTTGATGGAAT			
13	*Lr21*	KASPar	KSUD14	F	CGCTTTTACCGAGATTGGTC	50	885	Huang and Gill (2001)
				R	CCAAAGAGCATCCATGGTGT			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
14	*Lr22a*	SSR	Xwms296-	F	AATTCAACCTACCAATCTCTG	55	121+ 131+ 135-	Hiebert et al. (2007)
				R	GCCTAATAAACTGAAAACGAG			
15	*Lr23*	SSR	sun471	F	GAAAAGCGACAATGGATTTAT	unknown	200	Chhetri et al. (2017)
				R	CAGCAGCTACACTTGGTTTAC			
16	*Lr24*	STS	J09	F	TCTAGTCTGTACATGGGGGC	60	360	Schachermayr et al. (1995)
				R	TGGCATGAACTCCATACG			
17	*Lr25*	STS	.	F	CCACCCAGAGTATACCAGAG	58	1800	Procunier et al. (1995)
				R	CCACCCAGAGCTCATAGAA			
18	*Lr26*	STS	IB-267	F	GCAAGTAAGCAGCTTGATTTAGC	55	267	Mago et al. (2002)
				R	AATGGATGTCCCGGTGAGTGG			
		STS	iag95	F	CTCTGTGGATAGTTACTTGATCGA	55	1100	Mago et al. (2002)
				R	CCTAGAACATGCATGGCTGTTACA			
19	*Lr27*	CAPS	csSr2	F	CAAGGGTTGCTAGGATTGGAAAAC	60	†172 112 53	Spielmeyer et al. (2003)
				R	AGATAACTCTTATGATCTTACATTTTTCTG			
20	*Lr28*	STS		F	CCCGGCATAAGTCTATGGTT	50	400	Vanzetti et al. (2011)
				R	CAA TGA ATG AGA TAC GTG AA			
21	*Lr29*	STS		F	GTGACCTCAGGCAAGCACACAGT	65	150	Urbanovich et al. (2006)
				R	GTGACCTCAGAACCGATGTCCATC			
22	*Lr32*	SSR	WMC43	F	TAGCTCAACCACCACCCTACTG	61	346	Thomas et al. (2010)
				R	ACTTCAACATCCAAACTGACCG			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
		SSR	BARC135	F	ATCGCCATCTCCTCTACCA	51	273	Thomas et al. (2010)
				R	GCGAACCCATGTGCTAAGT			
23	*Lr34*	SNP	caSNP4	F	GCGTTTCTGTCACCAGAAGT'	65	390	Dakouri et al. (2010)
				R	AATAAACTCGCGCCTCTTGA			
		SNP	caSNP12	F	TCCCCAGTTTAACCATCCTG	65	234	Dakouri et al. (2010)
				R	CATTCAGTCACCTCGCAGC			
24	*Lr35*	STS	Sr39#22r	F	AGAGAAGATAAGCAGTAAACATG	58	487	Mago et al (2009)
				R	TGCTGTCATGAGAGGAACTCTG			
25	*Lr37*	STS		F	AGGGGCTACTGACCAAGGCT	65	259	Helguera et al. (2003)
				R	TGCAGCTACAGCAGTATGTACACAAAA			
26	*Lr38*	SSR	Xwmc773	F	GAGGCTTGCATGTGCTTGA	61	unknown	Mebrate et al. (2008)
				R	GCCAACTGCAACCGGTACTCT			
		SSR	Xbarc273	F	AATTCAGAGAAACACACCTCCCTTTTA	52	unknown	Mebrate et al. (2008)
				R	ACTCCATCAACCCCGTTCATTA			
27	*Lr39/ Lr41*	SSR	GDM35	F	CCTGCTCTGCCCTAGATACG	55	182	Pestova et al (2000)
				R	ATGTGAATGTGATGCATGCA			
28	*Lr45*	SSR	Xgwm372	F	AATAGAGCCCTGGGACTGGG	60	180	Naik et al. (2015)
				R	GAAGGACGACATTCCACCTG			
29	*Lr46*		Xgwm259	F	AGGGAAAAGACATCTTTTTTTTC	60	105	William et al. (2003)
				R	CGACCGACTTCGGGTTC			
30	*Lr47*	STS	PS10	F	GCTGATGACCCTGACCGGT	70**	282	Helguera et al. (2000)
				R	TCTTCATGCCCGGTCGGGT			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
31	*Lr48*	SSR	Xwmc332	F	CATTTACAAAGCGCATGAAGCC	61	200+ 169-	Singh et al. (2011)
				R	GAAAACTTTGGGAACAAGAGCA			
32	*Lr49*	SSR	Xbarc163	F	GCGTGTTTTAAGGTATTTTCCATTTTCT	50	199+ 136-	Bansal et al. (2008)
				R	GCGCATCCTGTTCCTCCATTCATA			
		SSR	Xwmc349	F	ACACACACTCGATCGCAC	51	141+ 137-	Bansal et al. (2008)
				R	GCAGTTGATCATCAAAACACA			
33	*Lr50*	SSR	XGWM382	F	GTCAGATAACGCCGTCCAAT	60	139	Brown-Guedira et al. (2003)
				R	CTACGTGCACCACCATTTTG			
		SSR	XGDM87	F	AATAATGTGGCAGACAGTCTTGG	60	110	Brown-Guedira et al. (2003)
				R	CCAAGCCCCAATCTCTCTCT			
34	*Lr51*	STS	-	F	GCATCAACAAGATATTCGTTATGACC	52	††397 422	Helguera et al. (2005)
				R	TGGCTGCTCAGAAAACTGGACC			
35	*Lr52*	SSR	Xgwm234	F	GAGTCCTGATGTGAAGCTGTTG	60	269	Helguera et al. (2005)
				R	CTCATTGGGGTGTGTACGTG			
36	*Lr53*	SSR	cfd1	F	CCTCCATGTAGGCGGAAATA	57	220+ 275-	Dadkhodaie et al. (2011)
				R	TGTGTCCCATTCACTAACCG			
37	*Lr54*	SCAR	-	F	ACCAATTCAACTTGCCAAGAG	61	410	Heyns et al. (2011)
				R	GAGTAACATGCAGAAAACGAC			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
38	*Lr55*	SSR	XGwm374	F	ATAGTGTGTTGCATGCTGTGTG	55	200	Pietrusi and Tyrka (2021)
				R	TCTAATTAGCGTTGGCTGCC			
		SSR	XWmc406	F	TATGAGGGTCGGATCAATACAA	55	220	Pietrusi and Tyrka (2021)
				R	CGAGTTTACTGCAAACAAATGG			
39	*Lr56*	SSR	Xdupw217	F	CGAATTACACTTCCTTCTTCCG	55	251 230 242	Somo et al. (2016)
				R	CGAGCGTGTCTAACAAGTGC			
40	*Lr57*	SSR	Xfbb276	F	AACAGCTATGACCATG	48	1000 2000 null	Kuraparthy et al. (2009)
				R	GTAAAACGACGGCCAGT			
		CAPS	XLr57	F	CTCGTCAACACCCATCTCCT	54	‡450	Kuraparthy et al. (2009)
				R	ACGTTGGTCTCGGTCATCTC			
41	*Lr58*	SSR	Xcfd50	F	TTCTGCAACATTTTGTCCCA	60	261	Kuraparthy et al. (2007)
				R	CGTATGATCCTAACGAGGGC			
42	*Lr60*	SSR	Xbarc149	F	ATTCACTTGCCCCTTTTAAACTCT	52	200 300	Hiebert et al. (2008)
				R	GAGCCGTAGGAAGGACATCTAGTG			
43	*Lr61*	SSR	sun683	F	GACGTTCAAAAAGTTGAAAAG	62***	160	Qureshi et al (2017)
				R	AACCTCTAGACACAAATGCAA			
		SSR	sun684	F	CGTTCGTTTTCTATCGTTTTA	62***	124+ 128-	Qureshi et al. (2017)
				R	GGTTATCCATGTGATTCAAGA			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
44	*Lr63*	SSR	Xbarc321	F	TCCACTTCCCACAACACATC	50	250	Kolmer (2010)
				R	TTGCCACGTAGGTGATTTATG			
45	*Lr64*	SSR	Xbarc104	F	GCGCTTCCAAGGCTTAGAGGCT	53	250	Kolmer (2019)
				R	CGAGCATCAATAATTGAGAAATACATAGA			
46	*Lr65*	InDel	1500-1	F	ATTCCATTGCCGGTCTATCTT	unknown	108	Zhang et al (2021)
				R	GCACCTCCTTTTTGTTGTTG			
47	*Lr66*	SCAR	S13-R16	F	GGTGAACGCTAAACCCAGGTAACC	unknown	695	Marais et al (2010)
				R	CAACCTGGGAAGATGCTGAG			
47	*Lr67*	SSR	Xcfd71	F	CAATAAGTAGGCCGGGACAA	60	214	Hiebert et al. (2010)
				R	TGTGCCAGTTGAGTTTGCTC			
		SSR	Xcfd23	F	TAGCAGTAGCAGCAGCAGGA	60	211	Hiebert et al. (2010)
				R	GCAAGGAAGAGTGTTCAGCC			
48	*Lr68*	STS	csGS	F	AAGATTGTTCACAGATCCATGTCA	60	385	Herrera-Foessel et al. (2012)
				R	GAGTATTCCGGCTCAAAAAGG			
		CAPS	cs7BLNLRR	F	GAAGGAGTGCTTCCTCCACTG	60	‡‡738+ 478 270-	Herrera-Foessel et al. (2012)
				R	CTTGGTTCTCCTGTTCTTCCC			
49	*Lr71*	*SSR*	Xgwm18	F	TGGCGCCATGATTGCATTATCTTC	50	unknown	Singh et al. (2013)
				R	GGTTGCTGAAGAACCTTATTTAGG			
		SSR	Xbarc187	F	GTGGTATTTCAGGTGGAGTTGTTTTA	55	unknown	Singh et al. (2013)
				R	CGGAGGAGCAGTAAGGAAGG			

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

جدول ۲- ادامه

No	Gene	Marker Type	Primer		Sequence (5′-3′)	AT (°C)	PZ (bp)	References
50	*Lr72*	SSR	Xwmc606	F	CCGATGAACAGACTCGACAAGG	61	unknown	Herrera-Foessel et al. (2014)
				R	GGCTTCGGCCAGTAGTACAGGA			
51	*Lr74*	SSR	cfb5006	F	ATCGGCGAGAAGTCACGG	65*#	unknown	Kolmer et al. (2017)
				R	GAGTGGAGGTGGGTGGAG			
52	*Lr75*	SSR	Xgwm604	F	TATATAGTTCAATATGACCCG	unknown	unknown	Singla et al. (2017)
				R	ATCTTTTGAACCAAATGTG			
		SSR	Xswm271	F	GTCCATTCGGCGCTAGATCG	unknown	unknown	Singla et al. (2017)
				R	CTGGCTCCGGCACCTTATCA			

AT، PZ، F و R به‌ترتیب بیانگر دمای اتصال آغازگر، اندازه قطعه تکثیری، آغازگر رفت و آغازگر برگشتی می‌باشند.

علائم + و − به‌ترتیب نشان‌دهنده وجود آلل‌های مقاومت و حساسیت می‌باشند.

* به ازای هر سیکل PCR، ۲ درجه دمای کاهش می‌یابد.

** چرخه PCR به‌صورت ۷ سیکل Touchdown بوده که به ازای هر سیکل ۱ درجه کاهش می‌یابد. سپس ۳۰ سیکل با دمای ۶۳ درجه سانتی‌گراد.

*** چرخه PCR به‌صورت ۷ سیکل Dropdown بوده که به ازای هر سیکل ۱ درجه کاهش می‌یابد. سپس دمای ۵۵ درجه سانتی‌گراد.

† آنزیم برشی مورد استفاده: *BspHI*

†† آنزیم برشی مورد استفاده: *PstI*

‡ آنزیم برشی مورد استفاده: *Alu1*

‡‡ آنزیم برشی مورد استفاده: *HaeIII*

#* چرخه PCR به‌صورت ۵ سیکل Dropdown بوده که به ازای هر سیکل ۱ درجه کاهش می‌یابد. سپس دمای ۶۰ درجه سانتی‌گراد.

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

در پژوهشی دیگر ۲۷۵ ژنوتیپ گندم از کشورهای مختلف از لحاظ حضور ژن‌های مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای (*Lr1*، *Lr10* و*Lr21*) و مقاومت در مرحله گیاه کامل (*Lr34*) با استفاده از نشانگرهای مولکولی مورد بررسی قرار گرفتند (Dakouri et al. 2013).

جایگاه‌های ژنی شناسایی شده مرتبط با مقاومت در مرحله گیاه کامل همواره در سراسر دنیا در پروژه‌های اصلاح گندم مورد بررسی قرار می‌گیرند. از جمله مهم‌ترین این جایگاه‌های ژنی می‌توان *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38*، *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39* و *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46* را نام برد (Hiebert et al. 2010; Herrera-Foessel et al. 2011; Dyck 1987; Singh et al. 1998; William et al. 2003) که در این بین جایگاه ژنی *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. این جایگاه ژنی با دارا بودن ژن *Lr34* که به‌عنوان ژن‌های *Yr18* برای مقاومت به زنگ زرد، *Sr57* برای مقاومت به زنگ سیاه و *Pm38* برای مقاومت بیماری سفیدک پودری هم شناخته می شود یکی از مؤثرین جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده بیماری‌های زنگ در گندم به‌شمار می‌رود (Spielmeyer et al. 2005, Dakouri et al. 2010; Kolmer et al. 2008; Krattinger et al. 2009; Lagudah et al. 2009). این جایگاه ژنی که روی بازوی کوتاه کروموزوم 7D قرار دارد در مقایسه با گیاهان حساس باعث بروز دوره نهان آلودگی طولانی‌تر، جوش‌های کمتر و در اندازه کوچک‌تر در دو هفته بعد از آلودگی می‌شود. لازم به ذکر است که در تحقیقات متعدد انجام شده پرآزاری بیمارگر زنگ قهوه‌ای روی این جایگاه ژنی مشاهده نشده است (Krattinger et al. 2009; Lagudah et al. 2010). در سال‌های اخیر نشانگرهای مولکولی گوناگونی پیوسته با جایگاه ژنی *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* معرفی و مورد استفاده قرار گرفته‌اند از جمله نشانگر مولکولی *csLV34* (Lagudah et al. 2006)، نشانگرهای سری Cssfr (Lagudah et al. 2009) و همچنین نشانگرهای سری cam، caIND و caSNP که نسبت به سایر نشانگرها در فاصله نزدیک‌تری از جایگاه ژنی مذکور قرار دارند (Dakouri et al. 2010). از میان نشانگرهای معرفی شده جدید مرتبط با ژن *Lr46/Yr29/Pm39* سه نشانگر جدید caSNP4، caSNP12 و Cssfr1 در آزمایشگاه‌های مولکولی با امکانات محدود از قبیل تانک الکتروفورز افقی و عمودی و سیستم رنگ‌آمیزی اتیدیوم بروماید با سهولت قابل تکثیر و ردیابی هستند و همچنین احتمال نوترکیبی بین آن‌ها و ژن *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* بسیار نادر است و لذا برای بررسی‌های حضور ژن *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* پیشنهاد می‌شوند (Ghazvini et al. 2018).

جایگاه ژنی *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39* نیز به‌عنوان یکی از مهم‌ترین جایگاه‌های ژنی کنترل‌کننده بیماری‌های زنگ گندم شناخته می‌شود. این جایگاه ژنی که به اختصار ژن *Lr46* خوانده می‌شود مقاومتی از نوع مقاومت تدریجی را در میزبان کد می‌کند. بدین صورت که با افزایش دوره کمون و کاهش اندازه جوش‌ها سطح قابل قبولی از مقاومت در گیاه کامل را پدید می‌آورد. این جایگاه ژنی برای اولین بار در سال ۱۹۹۸ در رقم Pavon76 ثبت شد (Singh et al. 1998) و مشخص شد که این جایگاه ژنی بر روی کروموزوم 1B قرار دارد. می‌توان گفت که مقاومت القا شده توسط ژن *Lr46* با اندکی تفاوت به جایگاه ژنی *Lr34* شباهت دارد. در سال ۲۰۰۳ میلادی با استفاده از نشانگرهای AFLP ژن *Lr46* بر روی قسمت انتهایی کروموزوم 1BL گندم نقشه‌یابی شد. همچنین محققان اعلام کردند که این ژن باعث القای مقاومت خوبی در برابر زنگ زرد نیز می‌باشد و در مطالعات مربوط به زنگ زرد به نام *Yr29* نام گرفته است (Williams et al. 2003). طی سال‌های گذشته نشانگرهای مولکولی متعددی از سری نشانگرهای ریزماهواره برای ردیابی این ژن معرفی شدند از جمله نشانگرهای مولکولی *Barc80*، *Wmc44* و *Gwm259* (Williams et al. 2003) که این نشانگرهای مولکولی در فاصله نزدیکی از ژن مورد نظر قرار ندارند. ولی نشانگر مولکولی *CslV46G22* که اخیراً معرفی شده پیوستگی بسیار نزدیک‌تری با این جایگاه ژنی دارد (Gao et al. 2019).

از دیگر جایگاه‌های ژنی مقاومت در گیاه کامل می‌توان جایگاه ژنی *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46* را نام برد. ژن *Lr67* اولین بار در گندم نان PI250413 شناسایی شد (Dyck and Samborski 1979) و سپس طی یک سری تلاقی برگشتی با رقم Thatcher از این دو والد لاین اصلاحی Rl6077 به‌دست آمد (Thatcher*6/PI250413). این ژن شباهت زیادی به ژن *Lr34* دارد و همانند آن پیوستگی بالایی با مقاومت به زنگ سیاه (Dyk

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

et al. 1994)، زنگ زرد (Singh 1992) و سفیدک سطحی (Moore et al. 2015) نشان می‌دهد. البته میزان مقاومت ناشی از این جایگاه ژنی تا حدودی کمتر از جایگاه ژنی *Lr34* است و روی کروموزوم 4D گندم قرار دارد (Hibert et al. 2010). آزمایش‌ها بر روی نشانگرهای مولکولی برای ردیابی این جایگاه ژنی نشان داد که نشانگرهای مولکولی ریزماهواره با نام *CFD71* و *CFD23* پیوستگی نزدیکی با آن دارند (Hibert et al. 2010). با بررسی جایگاه‌های ژنی نشان داده شده در جدول ۱ ملاحظه می‌شود که عمده ژن‌های شناسایی شده برای مقاومت به زنگ زرد بر روی کروموزوم‌های B و D قرار دارند. در واقع دو گونه *Ae. tauschii* و *Ae. speltoides* به‌عنوان گونه‌های اهدا کننده این ژنوم‌ها جزو نزدیک‌ترین خویشاوندان وحشی گندم شناخته شده‌اند و در بسیاری از مطالعات انجام شده در رابطه با ظرفیت و پتانسیل اصلاحی گونه‌های خویشاوند گندم در برابر انواعی از تنش‌های زیستی و غیر زیستی به اهمیت این دو گونه اشاره شده است. در سال‌های اخیر استفاده از ابزارهای بیوتکنولوژی مانند ژنومیکس کارکردی، متابولومیکس، پروتئومیکس و ترانسکریپتومیکس نقش به‌سزایی در فراهم کردن اطلاعات تکمیلی در رابطه با به‌نژادی و به‌ویژه مقاومت به انواع تنش‌های محیطی زنده و غیر زنده در گیاهان داشته‌اند. نتایج تحقیقات متعدد نشان داده است که به‌کارگیری این ابزارهای نوین تأثیر قابل‌توجهی در تسریع، افزایش دقت، کاهش هزینه‌ها و پیشرفت برنامه‌های به‌نژادی دارد و نیاز است که استفاده از آن‌ها به‌صورت روش مستمر و هدفمند در برنامه‌های آینده مورد توجه قرار گیرد. در بین روش‌های مطرح شده انتخاب به‌کمک نشانگر (Marker-assisted selection: MAS) به‌عنوان یکی از کارآمدترین ابزارهای به‌نژادی سریع و دقیق برای اجتناب از مشکلات رایج در روش‌های به‌نژادی متداول در مراکز پژوهشی در سراسر دنیا به‌صورت موفقیت‌آمیز مورد استفاده قرار گرفته است. همان‌گونه که پیش‌تر ذکر شده است یکی از مهم‌ترین کاربردهای MAS استفاده از آن در برنامه‌های به‌نژادی برای مقاومت به آفات و بیماری‌ها می‌باشد که از مزایای تسریع در ایجاد مقاومت، ادغام همزمان و سریع ژن‌ها (هرمی کردن ژن‌ها) و همچنین گزینش نوترکیب‌های نادر بین ژن‌ها با پیوستگی شدید برخوردار است. متاسفانه در ایران عمده مراحل غربال مواد ژنتیکی از طریق روش‌های متداول و کلاسیک به‌نژادی صورت می‌گیرد. بنابراین استفاده از تکنیک MAS می‌تواند تا حد زیادی به به‌نژادگران گندم در دستیابی سریع به اهداف خود کمک نماید. البته در این زمینه لازم به ذکر است که دستیابی به پتانسیل MAS نیازمند برطرف نمودن موانع متعددی در حین اجرای آزمایش و فراهم نمودن امکانات مورد نیاز برای استفاده از این تکنیک می‌باشد. با این‌حال استفاده از نشانگرهای مولکولی همچون SNP، STS و DArT[1] فارغ از هزینه‌های آن‌ها روند دستیابی به ارقام مقاوم به بسیاری از آفات و بیماری‌ها را تسریع نماید.

در این پژوهش نیز سعی شده است تا با بررسی منابع گسترده‌ای در رابطه با بیماری زنگ قهوه‌ای اطلاعات کاملی در زمینه انواع نشانگرهای مولکولی مرتبط با این بیماری و همچنین انواع ژن‌های مقاومت شناسایی شده برای آن جمع‌بندی و گزارش شود. امید است که این اطلاعات به نحو مؤثری مورد استفاده به‌نژادگران گندم قرار گرفته و در برنامه‌های پژوهشی خود از نشانگرهای شناسایی شده برای غربال سریع و دقیق مواد ژنتیکی خود بهره‌مند شوند.

[1] Diversity Arrays Technology

منابع

Aliakbari Sadeghabad A, Dadkhodaie A, Heidari B, Razi H, Mostowfizadeh-Ghalamfarsa B (2017) Microsatellite markers for the *Triticum timopheevi*-derived leaf rust resistance gene *Lr18* on wheat 5BL chromosome. Breeding Science 67:129-134.

Amom T, Nongdam P (2017) The use of molecular marker methods in plants: A review. International Journal of Current Research and Review 9:1-9.

Arnst B, Martens J, Wright G, Burnett P, Sanderson F (1979) Incidence, importance and virulence of Puccinia hordei on barley in New Zealand. Annals of Applied Biology 92:185-190.

Autrique E, Singh RP, Tanksley SD, Sorrells ME (1995) Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild relatives. Genome 38:75-83.

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

Dholakia BB, Rajwade AV, Hosmani P, Khan RR, Chavan S, Reddy DMR et al. (2013) Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in hexaploid wheat. Molecular Breeding 31:743-747.

Dinh HX, Singh D, Periyannan S, Park RF, Pourkheirandish M (2020) Molecular genetics of leaf rust resistance in wheat and barley. Theoretical and Applied Genetics 133: 2035-2050.

Dubcovsky J, Lukaszewski AJ, Echaide M, Antonelli EF, Porter DR (1998) Molecular characterisation of two *Triticum speltoides* interstitial *Lr19* in wheat. Theoretical and Applied Genetics 113:1027-1036.

Dyck PL (1987) The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat. Genome 29:467-469.

Dyck PL, Samborski DJ (1979) Adult-plant leaf rust resistance in PI250413, an introduction of common wheat. Canadian Journal of Plant Science 59:329-332.

Feuillet C, Messmer M, Schachermayr G, Keller B (1995) Genetic and physical characterization of the *Lr1* leaf rust resistance locus in wheat (*Triticum aestivum* L.). Molecular Genetics and Genomics 248:553-562.

Feuillet C, Travella S, Stein N, Albar L, Nublat A, Keller B (2003) Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100:15253-15258.

Food and Agriculture Organization (2020) Cereal supply and demand brief. http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/en/. Accessed 20 May 2020

Frona D, Szenderak J, Harangi-Rakos M (2019) The challenge of feeding the World. Sustainability 11:5816.

Gajnullin NR, Lapochkina IF, Zhemchuzhina AI, Kiseleva MI, Kolomiets TM, Kovalenko ED (2007) Phytopathological and molecular genetic identification of leaf rust resistance genes in common wheat accessions with alien genetic material. Russian Journal of Genetics 43:875-881.

Gao P, Zhou Y, Gebrewahid TW, Zhang P, Yan X, Li X, Yao Z, Li Z, Liu D (2019) Identification of known leaf rust resistance genes in common wheat cultivars from Sichuan province in China. Crop Protection 115:122-129.

Ghazvini H, Sarhangi M, Afshari F (2018) Identification of molecular markers linked to *Lr34/Yr18* gene and evaluation of resistance to leaf rust and yellow rust in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars and promising lines. Iranian journal of crop sciences 19:108-125 (In Persian).

Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Pretty J, Robinson S, Thomas SM (2010) Toulmin, C. Food security: The challenge of feeding 9 billion people. Science 327:812-818.

Gold J, Harder D, Townley-Smith F, Aung T, Procunier J (1999) Development of a molecular marker for rust resistance genes *Sr39* and *Lr35* in wheat breeding lines. Electronic Journal of Biotechnology 2:1.

Griffey C, Das M, Baldwin R, Waldenmaier C (1994) Yield losses in winter barley resulting from a new race of

Ballini E, Lauter N, Wise R (2013) Prospects for advancing defense to cereal rusts through genetical genomics. Frontiers in Plant Science 4:117.

Bansal UK, Hayden MJ, Venkata BP, Khanna R, Saini RG, Bariana HS (2008) Genetic mapping of adult plant leaf rust resistance genes *Lr48* and *Lr49* in common wheat. Theoretical and Applied Genetics 117:307-312.

Bartos P, Stuchlikova E (1988) Genes for leaf rust resistance in productive wheats. Proceedings of the 7th European and Mediterranean Cereal Rusts Conference, Vienna, Austria 85-87.

Bolton MD, Kolmer JA, Garvin DF (2008) Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. Molecular Plant Pathology 9:563-575.

Braun HJ, Atlin G, Payne T (2010) Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change, Climate change and Crop Production, ed. CRP Reynolds (London CABI).

Bremenkamp-Barrett B, Faris JD, Felleres JP (2008) Molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr17a* in wheat. Crop Science 48:1124-1128.

Brown-Guedira GL, Singh S, Fritz K (2003) Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheecii* subsp. *armeniacum*. Phytopathology 93:784-789.

Cherukuri DP, Gupta SK, Charpe A (2005) Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene Lr28 in wheat. Euphytica 143:19-26.

Chhetri M, Bariana H, Wong D, Sohail Y, Hayden M, Bansal U (2017) Development of robust molecular markers for marker-assisted selection of leaf rust resistance gene Lr23 in common and durum wheat breeding programs. Molecular Breeding 37:21.

Cloutier S, McCallum BD, Loutre C, Banks TW, Wicker T, Feuillet C, Keller B, Jordan MC (2007) Leaf rust resistance gene Lr1, isolated from bread wheat (Triticum aestivum L.) is a member of the large psr567 gene family. Plant Molecular Biology 65:93-106.

Conner T (2004) A new genetic technique providing international opportunities for crop improvement. Seed Quest 2004. Available online: https://www.seedquest.com

Dadkhodaie NA, Karaoglou H, Wellings CR, Park RF (2011) Mapping genes *Lr53* and *Yr35* on the short arm of chromosome 6B of common wheat with microsatellite markers and studies of their association with *Lr36*. Theoretical and Applied Genetics 122:479–487.

Dadrezaei ST, Nazari K, Afshari F, Mohammadi Goltapeh E (2013) Phenotypic and molecular characterization of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Iranian wheat cultivars and advanced lines. American Journal of Plant Sciences 4:1821-1833.

Dakouri A, McCallum BA, Walichnowski AZ, Cloutier S (2010) Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function. Theoretical and Applied Genetics 121:373-384.

Dedryver F, Jubier MF, Thouvenin J, Goyeau H (1996) Molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr24* in different wheat cultivars. Genome 39:830-835.

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

Puccinia hordei in North America. Plant Disease 78:256-260.

Gupta PK, Rustgi S (2004) Molecular markers from the transcribed/expressed region of the genome in higher plants. Functional and Integrated Genomics 4:139-162.

Gupta S, Vassos E, Sznajder B, Fox R, Khoo KHP, Loughman R, Chalmers KJ, Mather DE (2018) A locus on barley chromosome 5H affects adult plant resistance to powdery mildew. Molecular Breeding 38:103-103.

Gupta SK, Charpe A, Koul S (2005) Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*–derived leaf rust- resistance gene. Genome 48:823-830.

Helguera M, Khan IA, Dubcovsky J (2000) Development of PCR markers for the wheat leaf rust resistance gene *Lr47*. Theoretical and Applied Genetics 100:1137-1143.

Helguera M, Khan IA, Kolmer J, Lijavetzky D, Zhongqi L (2003) PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. Crop Science 43:1839-1847.

Helguera M, Vanzetti L, Soria M, Khan IA, Kolmer J (2005) PCR Markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. Crop Science 45:728-734.

Herrera-Foessel S, Singh RP, Huerta-Espino J, William M, Rosewarne G, Djurle A, Yuen J (2007) Identification and mapping of Lr3 and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat. Crop Science 47:1459-1466.

Herrera-Foessel SA, Huerta-Espino J, Calvo-Salazar V, Lan CX, Singh RP (2014) *Lr72* confers resistance to leaf rust in durum wheat cultivar Atil C2000. The American Phytopathological Society 98:631-635.

Herrera-Foessel SA, Lagudah ES, Huerta-Espino J, Hayden MJ, Bariana HS, Singh D, Singh RP (2011) New slow rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked. Theoretical Applied Genetics 122:239-249.

Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, Rosewarne GM, Periyannan SK, Viccars L. et al. (2012) *Lr68*: a new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. Theoretical and Applied Genetics124:1475-1486.

Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, William HM, Rosewarne G, Djurle A et al. (2007) Identification and mapping of *Lr3* and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat. Crop Science 47:1459-1466.

Herrera-Foessel SA, Singh RP, Huerta-Espino J, William M, Djurle A, Yuen J (2008) Molecular mapping of a leaf rust resistance gene on the short arm of chromosome 6B of durum wheat. Plant disease 92:1650-1654.

Heyns I, Pretorius Z, Marais F (2011) Derivation and characterization of recombinants of the *Lr54/Yr37* translocation in common wheat. Open Plant Science Journal 5:1-8.

Hickey JM, Chiurugwi T, Mackay I, Powell W, Eggen A, Kilian A, Jones C, Canales C, Grattapaglia D, Bassi F (2017) Genomic prediction unifies animal and plant breeding programs to form platforms for biological discovery. Nature Genetics 49:1297.

Hiebert CW, McCallum BD and Thomas LB (2014) *Lr70*, a new gene for leaf rust resistance mapped in common wheat accession KU3198. Theoretical and Applied Genetics 127:2005-2009.

Hiebert CW, Thomas JB, McCallum BD, Humphreys DG, DePauw RM, Hayden MJ, Mago R, Schnippenkoetter W, Spielmeyer W (2010) An introgression on wheat chromosome 4DL in RL6077 (Thatcher*6/PI 250413) confers adult plant resistance to stripe rust and leaf rust (*Lr67*). Theoretical and Applied Genetics 121:1083-1091.

Hiebert CW, Thomas JB, McCallum BD, Somers DJ (2008) Genetic mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr60* (LrW2). Crop Science 48:1020-1026.

Hiebert CW, Thomas JB, Somers DJ, McCallum BD, Fox SL (2007) Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat**.** Theoretical and Applied Genetics 115:877-884.

Huang L, Gill BS (2001) An RGA-like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat. Theoretical and Applied Genetics 6-7:1007-1013.

Huerta-Espino J, Singh RP, Germanm S, McCallumm BD, Park RF, Chen WQ, Bhardwaj SC (2011) Global status of wheat leaf rust caused by Puccinia triticina. Euphytica 179: 143-160.

Kolmer JA, Anderson JA, Flor JM (2010) Chromosome location, linkage with simple sequence repeat markers, and leaf rust resistance conditioned by gene *Lr63* in wheat. Crop Science 50:2392-2395.

Kolmer JA, Bernardo A, Bai G, Hayden MJ, Anderson JA (2019) Thatcher wheat line RL6149 carries *Lr64* and a second leaf rust resistance gene on chromosome 1DS. Theoretical and Applied Genetics 132:2809-2814.

Kolmer JA, Singh RP, Garvin DF, Viccars L, William HM, Huerta-Espino J, Ogbonnaya F C, Raman H, Orford S, Bariana HS, Lagudah ES (2008) Analysis of the *Lr34*/*Yr18* rust resistance region in wheat germplasm. Crop Science 48:1841-1852.

Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeyer W, Singh RP, Huerta-Espino J, McFadden H, Bossolini E, Selter LL, Keller B (2009) A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. Science 323:1360-1363.

Kuraparthy V, Sood S, Chhuneja P, Dhaliwal HS, Kaur S, Bowden RL et al. (2007) A cryptic wheat-*Aegilops triuncialis* translocation with leaf rust resistance gene Lr58. Crop Science 47:1995-2003.

Kuraparthy V, Sood S, See DR, Gill BS (2009) Development of a PCR assay and marker-assisted transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* into hard red winter wheats. Crop Science 49:120-126.

Lagudah ES (2010) Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. BGRI 2010 Technical Workshop, 30-31- May 2010, St. Petersburg, Russia.

Lagudah ES (2010) Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. Pp. 183. BGRI 2010 Technical Workshop, 30-31 May 2010, Saint Petersburg, Russia.

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

Lagudah ES, Krattinger SG, Herrera-Foessel S (2009) Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34*/*Yr18*/*Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. Theoretical and Applied Genetics 119:889-898.

Lagudah ES, McFadden H, Singh RP, Huerta-Espino J, Bariana HS, Spielmeyer W (2006) Molecular genetic characterisation of the *Lr34*/*Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. Theoretical and Applied Genetic 114:21–30.

Mago R, Spielmeyer W, Lawrence GL, Lagudah ES, Ellis GJ (2002) Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. Theoretical and Applied Genetic 104:1317-1324.

Mago R, Zhang P, Bariana HS, Verlin DC, Bansal UK, Ellis JG, Dundas IS (2009) Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene Sr39 with reduced Aegilops speltoides chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection. Theoretical and Applied Genetics 124:65-70.

Marais GF, Bekker TA, Eksteen A, McCallum B, Fetch T, Marais AS (2010) Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides*. Euphytica 171:71-85.

Mccartney CA, Somers DJ, Mccallum BD, Thomas J, Humphreys DG, Menzies JG, et al. (2005) Microsatellite tagging of the leaf rust resistance gene *Lr16* on wheat chromosome 2BS. Molecular Breeding 15:329-337.

McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers W, Morris C, Appels R, Xia XC, Azul B (2017) Catalogue of gene symbols for wheat. Pp. 11. In The 12th International Wheat Genetics Symposium, Yokohama; Japan.

Mebrate SA, Oerke EC, Dehne HW, Pillen K (2008) Mapping of the leaf rust resistance gene Lr38 on wheat chromosome arm 6DL using SSR markers. Euphytica 162:457-466.

Mehrabi R, Sarhangi M, Ala-Hassani E, Ghazvini H, Afshari F (2014) Study on the presence of resistance gene loci to yellow, stem and leaf rust diseases using molecular markers in pre-released wheat lines. Crop Biotechnology 7:49-58.

Murray G, Brennan J (2010) Estimating disease losses to the Australian barley industry. Australas Plant Pathol 39:85–96.

Naik BK, Sharma JS, Sivasamy M, Prabhu KV, Tomar RS, Tomar SMS (2015) Molecular mapping and validation of the microsatellite markers linked to the *Secale cereale*-derived leaf rust resistance gene *Lr45* in wheat. Molecular Breeding 35:61.

Naik S, Gill KS, Prakasa RVS, Gupta VS, Tamhankar SA, Pujar S, et al. (1998) Identification of a STS marker linked to the *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene Lr28 in wheat. Theoretical and Applied Genetics 97:535-540.

Neelam K, Brown-Guedira G, Huang L (2013) Development and validation of a breeder-friendly KASPar marker for wheat leaf rust resistance locus *Lr21*. Molecular Breeding 31:233-237.

Nelson JC, Singh RP, Autrique JE, Sorrells ME (1997) Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. Crop Science 37:1928-1935.

Neu C, Stein N, Keller B (2002) Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. Genome 45:737-744.

Nsabiyera V, Qureshi N, Bariana HS, Wong D, Forrest KL, Hayden MJ, Bansal UK (2016) Molecular markers for adult plant leaf rust resistance gene *Lr48* in wheat. Molecular Breeding 36:65.

Oliver MJ (2014) Why we need GMO crops in agriculture. Missouri Medicine 111:493-507.

Park R (2003) Pathogenic specialization and pathotype distribution of *Puccinia hordei* in Australia, 1992 to 2001. Plant Disease 87:1311-1316.

Park R, McIntosh R (1994) Adult plant resistances to *Puccinia recondite* f. sp. *tritici* in wheat. The New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science 22:151-158.

Park RF, Golegaonkar PG, Derevnina L, Sandhu KS, Karaoglu H, Elmansour HM, Dracatos PM, Singh D (2015) Leaf rust of cultivated barley: pathology and control. Annual Review of Phytopathology 53:565-589.

Pestova E, Ganal WM, Roder MS (2000) Isolation and map-ping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. Genome 43:689-698.

Pestsova E, Ganal MW, Röder MS (2000) Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. Genome 43:689-697.

Pietrusinska A, Tyrka M (2021) Linkage of *Lr55* wheat leaf rust resistance gene with microsatellite and DArT-based markers. Physiological and Molecular Plant Pathology 115:101674.

Prabhu KV, Gupta SK, Charpe A, Koul S (2004) SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene *Lr19* uniquely marking the Agropyron *elongatum*-derived gene *Lr24* in wheat: a revision. Plant Breeding 123:417-420.

Prins R, Groenewald JZ, Marais GF, Snape JW, Koebner RMD (2001) AFLP and STS tagging of Lr19, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat. Theoretical and Applied Genetics103:618-624.

Procunier JD, Townley-Smith TF, Prashar S, Gray MA, Kim WK, Czarnecki, E. et al. (1995) PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). Journal of Genetics and Breeding 49:87-92.

Qiu JW, Schürch A, Yahiaoui N, Dong L, Fan HJ, Zhang ZJ, Keller B, Ling HQ. et al. (2007) Physical mapping and identiWcation of a candidate for the leaf rust resistance gene Lr1 of wheat. Theoretical and Applied Genetics 115:159-168.

Qureshi N, Bariana H, Kolmer JA, Miah H, Bansal U (2017) Genetic and molecular characterization of leaf rust resistance in two durum wheat landraces. Phytopathology 107:1381-1387.

Raupp WJ, Sukhwinder S, Brown-Guedira GL, Gill BS (2001) Cytogenetic and molecular mapping of the leaf rust

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

resistance gene Lr39 in wheat. Theoretical and Applied Genetics 102:347-352.
Robert O, Abelard C, Dedryver F (1999) Identification of molecular markers for the detection of the yellow rust resistance gene *Yr17* in wheat. Molecular Breeding 5:167-175.
Roelfs AP, Bushnell WR (1985) The cereal rusts. Academic Press, Orlando, FL.
Salgotra RK, Stewart CN (2020) Functional markers for precision plant breeding. Molecular Science 21:4792.
Sarhangi M, Zaynalinezhad K, Borner A, Nasrollahnezhad A, Aghaee Sarbarzeh M, Dadrezaei ST, Mehrabi R (2020) Investigation on resistance to leaf rust in local and commercial wheat genotypes under field condition and evaluation of molecular markers linked to *Lr34/Yr18/Sr57* genes. Seed and Plant 36:255-271.
Schachermayr GM, Feuillet C, Keller B (1997) Molecular markers for the detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds. Molecular Breeding 3:65-74.
Schachermayr GM, Messmer MM, Feuillet C, Winzeler H, Winzeler M, Keller B (1995) Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat. Theoretical and Applied Genetics 90:982-990.
Schachermayr GM, Siedler H, Gale MD, Winzeler H, Winzeler M, Keller B (1994) Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat. Theoretical and Applied Genetics 88:110-115.
Seyfarth R, Feuillet C, and Keller B (1998) Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr13* and *Lr35* in wheat, In: Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium 3:154-155.
Singh A, Pallavi JK, Gupta P (2012) Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat. Journal of Applied Genetics 53:19-25.
Singh A, Pallavi JK, Gupta P, Prabhu KV (2011) Identification of microsatellite markers linked to leaf rust adult plant resistance (APR) gene Lr48 in wheat. Plant Breeding 130:31-34.
Singh D, Mohler V, Park RF (2013) Discovery, characterization and mapping of wheat leaf rust resistance gene *Lr71*. Euphytica 190:131-136.
Singh D, Park RF, McIntosh RA (2007) Characterisation of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Australian wheats using components of resistance and the linked molecular marker csLV34. Australian Journal of Agricultural Research 58:1106.
Singh RP (1992) Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult-plant resistance to stripe rust in bread wheat. Phytopathology 82:835-838.
Singh RP, Kazi-Mujeeb A, Huerta-Espino J (1998) *Lr46*: a gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. Phytopathology 88:890-894.
Singh RP, Mujeeb-Kazi A, Huerta, EJ (1998) Lr46: A gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat. Phytopathology 88:890-894.
Singh S, Bowden RL (2011) Molecular mapping of adult-plant race-specific leaf rust resistance gene Lr12 in bread wheat. Molcular Breeding 28:137-142.
Singla J, Luthi l, Wicker T, Bansal U, Krattinger SG, Keller B (2017) Characterization of *Lr75*: a partial, broad-spectrum leaf rust resistance gene in wheat. Theoretical and Applied Genetics 130:1-12.
Somo M, Pirseyedi SM, Cai X, Poudel RS, Chao S, Marais F (2016) Mapping of *Lr56* translocation recombinants in wheat. Plant Breeding 135:413-419.
Spielmeyer W, McIntosh RA, Kolmer J, Lagudah ES (2005) Powdery mildew resistance and *Lr34*/*Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat. Theoretical and Applied Genetics 111:731-735.
Spielmeyer W, Sharp PJ, Lagudah ES (2003) Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.). Crop Science 43:36.
Stepien L, Golka L, Chelkowski J (2003) Leaf rust resistance genes of wheat: identification in cultivars and resistance sources. Journal of Applied Genetics 44:139-149.
Talbert LE, Blake NK, Chee PW, Blake TK, Magyar GM (1994) Evaluation of "sequence-tagged-site" PCR products as molecular markers in wheat**.** Theoretical and Applied Genetics 87:789-794.
Tar M, Purnhauser L, Csosz M (2008) Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr52* leaf rust resistance gene of wheat. Cereals Research Communications 36:409-415.
Terracciano I, Maccaferri M, Bassi F, Mantovani P, Sanguineti MC, Salvi S. et al. (2013) Development of COS-SNP and HRM markers for high throughput and reliable haplotype-based detection of *Lr14a* in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Theoretical and Applied Genetics 126:1077-1101.
Thomas J, Nilmalgoda S, Hiebert C, McCallum B, Humphreys G, DePauw R (2010) Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene Lr32. Crop Science 50:2310-2317.
Urbanovich OY, Malyshev SV, Dolmatovich TV, Kartel NA (2006) Identification of leaf rust resistance genes in wheat (Triticum aestivum L.) cultivars using molecular markers. Russian Journal of Genetics 42:546-554.
Vanzetti LS, Campos P, Demichelis M, Lombardo LA, Aurelia PR, Vaschetto LM, Bainotti CT, Helguera M (2011) Identification of leaf rust resistance genes in selected Argentinean bread wheat cultivars by gene postulation and molecular markers. Electronic Journal of Biotechnology 14:1-17.
Varshney RK (2010) Gene-Based Marker Systems in Plants: High Throughput Approaches for Marker Discovery and Genotyping. In: Varshney RK, Jain SM, Brar DS (eds.) Molecular Techniques in Crop Improvement, Springer Science + Business Media BV pp. 119-142.
Varshney RK, Mahender T, Aggrawal RK, Borner A (2007) Genic molecular markers in plants: development and applications. In: Varshney RK, Tuberosa R (eds.)

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

Genomics-Assisted Crop Improvement, Vol I: Genomics Approaches and Platforms. Springer The Netherlands pp 13-30.
Vida G, Gal M, Uhrin A, Veisz O, Syed NH, Flavell AJ (2009) Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance. Euphytica 170:67-76.
West MAL, van Leeuwen H, Kozil A, Kliebenstein DJ, Doerge RW, St Clair DA, Michelmore RW (2006) Highdensity haplotyping with microarray-based expression and single feature polymorphism markers in Arabidopsis. Genome Research 16:787-795.
William M, Singh RP, Huerta-Espino J, Ortiz Islas S, Hoisington D (2003) Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat. Phytopathology 93:153-159.
Zhang N, Yang W, Yan H, Liu D, Chu D, Meng Q. et al. (2005) Molecular markers of wheat leaf rust resistance gene *Lr45* based on AFLP. Scientia agricultura Sinica 38:1364-1368.
Zhang Q, Wei W, Zuansun X, Zhang S, Wang C, Liu N, Qiu L. et al. (2021) Fine mapping of the leaf rust resistance gene *Lr65* in spelt wheat '*Altgold'*. Frontiers in Plant Science. doi: 10.3389/fpls.2021.666921.
Zhang W, Dubcovsky J (2008) Association between allelic variation at the Phytoene synthase 1 gene and yellow pigment content in the wheat grain. Theoretical and Applied Genetics 116: 635-645.
Zhou Y, Ren Y, Lillemo M, Yao Z, Zhang P, Xia X. et al. (2014) QTL mapping of adult plant resistance to leaf rust in a RIL population derived from a cross of wheat cultivars Shanghai 3/Catbird and Naxos. Theoretical and Applied Genetics 127:1873-1883.

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