ژنتیک نوین
دوره هجدهم، شماره ۱، بهار ۱۴۰۲
صفحه ۱۹ - ۱۳

پیوستگی ژنتیکی ژن ناشناخته کنترل‌کننده وجود ریشک و ژن *Vrn-D1* در گندم نان

Genetic linkage of an unknown gens controlling awn and *Vrn-D1* gene in bread wheat

ثریا پورتبریزی[۱]، علی کاظمی‌پور[۱]، قاسم محمدی‌نژاد[۲]، غلامرضا خواجویی نژاد[۱]، روح‌اله عبدالشاهی[*۲]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استادیار، دانشیار، بخش زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران

۲- به‌ترتیب استاد، دانشیار، پژوهشکده فناوری تولیدات گیاهی و بخش زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران

Pourtabrizi S[1], Kazemipour A[1], Mohamadi-Nejad GH[2], Khajoei-Nejad GH[1], Abdolshahi R[*2]

1- PhD Student, Assistant Professor, Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran
2- Professor, Associate Professor, Research and Technology Institute of Plant Production (RTIPP), Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran

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

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۶/۲۹ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۲۴)

چکیده

ژن‌های *Vrn* کنترل عادت رشدی گندم (بهاره و پائیزه) را بر عهده دارند. علاوه بر این، این ژن‌ها نقش کلیدی در زمان گلدهی و زودرسی گندم ایفا می‌نمایند و در پژوهش‌های تحمل به خشکی بسیار مورد توجه هستند. در پژوهشی که به‌منظور ایجاد لاین‌های ایزوژن برای ژن‌های *Vrn-B1* و *Vrn-D1* طراحی شده بود، در نسل BC5F5 حاصل از تلاقی برگشتی روشن (والد گیرنده) و اکسکلیبر (والد بخشنده) مشخص شد برخی از لاین‌های ایزوژن دارای ریشک هستند. از آنجا که والد تکراری بی ریشک و زمینه ژنتیکی لاین‌های ایزوژن با احتمال ۹۹/۹۹ درصد مشابه بود احتمال این که ژن کنترل‌کننده ریشک مستقل از دو ژن مورد نظر باشد رد شد. مشخص شد لاین‌های ایزوژن ریشک‌دار و بدون ریشک به‌ترتیب حامل آلل *Vrn-D1* و *Vrn-D1a* هستند. بنابراین مشخص شد ژن کنترل‌کننده ریشک و ژن *Vrn-D1* با هم ارتباط دارند و دو فرضیه لینکاژ ژنتیکی و پلیوتروپی مطرح شد. برای یافتن دلیل ژنتیکی این ارتباط، علاوه بر ارقام روشن و اکسکلیبر، ارقام رخشان، شاه‌پسند، مهدوی و کل‌حیدری نیز مورد ارزیابی ژنتیکی قرار گرفتند. نتایج این ارزیابی‌ها نشان داد ارقام ریشک‌دار شاه‌پسند، مهدوی و کل‌حیدری دارای ژنوتیپ *Vrn-D1/Vrn-D1* و رقم ریشک‌دار رخشان دارای ژنوتیپ *Vrn-D1a/Vrn-D1a* است. از این رو فرضیه پلیوتروپی رد و مشخص شد ژنی که با فاصله نزدیک از *Vrn-D1* قرار دارد ریشک‌داری را کنترل می‌نماید. فاصله این دو ژن چنان کم است که در ۱۴ نسل تکثیر جنسی، بین آن‌ها کراسینگ اور رخ نداده است. مکان ژنی *Vrn-D1* بر روی کروموزم 5D قرار دارد و آلل *Vrn-D1a* عادت رشدی بهاره را کنترل می‌نماید. سه ژن شناخته شده بر روی کروموزوم‌های 4A، 5A و 6B ریشک‌داری را کنترل می‌نمایند و تا کنون ژن شناخته شده مهمی بر روی کروموزم 5D شناسایی نشده است. بنابراین، ژنی که با فاصله کمی از *Vrn-D1* قرار دارد و ریشک‌داری را کنترل می‌نماید تا کنون ناشناخته باقی‌مانده است. در این پژوهش مشخص شد فنوتیپ بی‌ریشک بودن با آلل *Vrn-D1a* لینکاژ دارد. از آنجا که بی‌ریشک بودن صفت مطلوبی نیست، پیوستگی این دو ژن ارزش زراعی رقم را کاهش می‌دهد.

واژه‌های کلیدی

پلیوتروپی
تلاقی برگشتی
زودرسی
ژنتیک ریشک

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

مقدمه

گندم مهم‌ترین گیاهان زراعی جهان است و بیش از ۴۰ درصد کالری مورد نیاز مردم در سراسر دنیا را تأمین می‌نماید (Du et al. 2021). کشت این گیاه گستردگی بسیار قابل توجهی دارد. به‌طوری که تقریباً در سرتاسر دنیا گسترده شده است. سازگاری گسترده گندم به شرایط آب و هوایی توسط سه گروه ژنی بهاره سازی (*Vrn*)، فتوپریود (*Ppd*) و ژن‌های ذاتی زودرسی (*Eps*) کنترل می‌شود (Kato and Yamagata 1988). این ژن‌ها زودرسی را کنترل و در نتیجه آن اساس سازگاری ژنوتیپ با محیط‌های مختلف را پایه‌گذاری می‌نماید (Worland et al. 1998; Zhang et al. 2008). ژن‌های کنترل کننده فنولوژی، تعیین کننده عملکرد گندم در محیط هدف هستند. به‌عنوان مثال، برای حداکثر کردن پتانسیل عملکرد گندم، گلدهی بایستی در شرایط بهینه محیطی رخ دهد (Hyles et al. 2020). گلدهی در زمستان ممکن است ریسک سرمازدگی اندام‌های زایشی را افزایش و جذب نور خورشید را کاهش می‌دهد و باعث کاهش عملکرد شود (Dreccer et al. 2018). از طرف دیگر، اگر در محیط‌های گرم و خشک گیاه دیر وارد فاز زایشی شود، تنش‌های گرمایی و آبی می‌توانند عملکرد را کاهش دهند (Flohr et al. 2017; Hyles et al. 2020).

بهاره سازی توسط مکان‌های ژنی *Vrn-A1*، *Vrn-B1* و *Vrn-D1* کنترل می‌شود که بر روی کروموزوم‌های همیولوگ شماره ۵ قرار دارند (Zhang et al. 2022). از لحاظ میزان تأثیر این مکان‌های ژنی بر زودرسی، به‌صورت *Vrn-A1* <*Vrn-B1* <*Vrn-D1* رتبه‌بندی می‌شوند (Ogbonnaya et al. 2017). در هر کدام از این مکان‌های ژنی، آلل‌های کنترل کننده عادت رشدی بهاره نسبت به پاییزه غلبه دارند. همین‌طور در هر سه مکان ژنی آلل‌های کنترل کننده عادت رشد بهاره نسبت به آلل‌های کنترل کننده عادت رشد پاییزه اپیستازی دارند. بنابراین، عادت رشدی پاییزه فقط زمانی مشاهده می‌شود که در هر سه مکان ژنی آلل‌های مغلوب وجود داشته باشند (Pugsley 1971). آلل *Vrn-A1a* مهم‌ترین آلل ایجاد عادت رشدی بهاره است که به تنهائی باعث عدم حساسیت به ورنالیزاسیون می‌شود. در حالی که آلل غالب در سایر مکان‌های ژنی نیاز ورنالیزاسیون را به‌طور نسبی برطرف می‌نمایند (Pugsley 1971; Pugsley 1972). گستردگی ژن‌های *Vrn* در نواحی مختلف جهان متفاوت است. به‌عنوان مثال فراوانی *Vrn-A1*، *Vrn-B1* و *Vrn-D1* در ارقام گندم مکزیک به‌ترتیب ۳۹، ۴۱ و ۶۶ درصد است (Chen and Dubcovsky 2012)، *Vrn-A1a* در اروپا و *Vrn-D1a* در ژاپن، چین و نواحی مدیترانه‌ای فراوانی بیشتری دارند (Iwaki et al. 2001; Fu et al. 2005; Zhang et al. 2008). تفاوت فراوانی آلل‌های *Vrn* در مناطق مختلف جهان اهمیت سازگاری این ژن‌ها در گندم را نشان می‌دهد (Zhang et al. 2008).

ژن‌های بهاره سازی (*Vrn*) و فتوپریود (*Ppd*) تحمل به سرما را نیز کنترل می‌نمایند (Janmohammadi and Mahfoozi 2013; Babben et al. 2018; Zhang et al. 2022). در مقایسه با آلل غالب *Vrn-A1a*، آلل مغلوب *vrn-A1* به‌طور قابل ملاحظه‌ای (بیش از دو برابر) تحمل به سرما را افزایش می‌دهد (Linmin and Fowler 2006). در رابطه با ژن کنترل کننده عادت رشد که بر روی ژنوم D قرار دارد، ژنوتیپ‌های با عادت رشدی پائیزه (*vrn-D1/vrn-D1*) نسبت به ژنوتیپ‌هائی که عادت رشدی بهاره (*Vrn-D1a/Vrn-D1a*) دارند تحمل به سرمای بیشتری نشان می‌دهند (Zhang et al. 2022). به‌طور کلی، آلل‌های غالب *Vrn* باعث کاهش تحمل به سرما می‌شوند و با گزینش به کمک نشانگر برای این ژن‌ها می‌توان تحمل به سرما را افزایش داد (Zhang et al. 2022). به همین دلیل است که در نواحی سرد با یخبندان زمستانه از ارقام پاییزه استفاده می‌شود.

ریشک بر روی نوک لما قرار دارد و در کاهش خسارت پرندگان نقش مهمی ایفا می‌نماید. این اندام در انتشار بذر گیاهان نقش ویژه‌ای دارد (Guo and Schnurbusch 2016) و باعث افزایش فتوسنتز گیاه می‌شود (Rebetzke et al. 2016). قرار گرفتن ریشک در بالای کانوپی باعث شده است به نور و دی‌اکسید کربن نامحدودی دسترسی داشته باشد، تولید اسمیلات‌ها را افزایش دهد (Rebetzke et al. 2016) و باعث افزایش عملکرد در شرایط دیم شود (Olugbemi et al. 1976; Motzo and Giunta 2002; Nie et al. 2020). ژن‌های غالبی که بر روی بازوی کوچک کروموزوم 4A، بازوی بزرگ کروموزوم 5A و بازوی کوچک 6B قرار گرفته‌اند نداشتن ریشک را کنترل می‌نمایند (Sourdille et al. 2002; Rebetzke et al. 2016). ژن B1 که بر روی کروموزوم 5A

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

قرار دارد مهم‌ترین ژن شناخته شده کنترل ریشک است. آلل غالب این مکان ژنی، بی ریشک بودن را کنترل می‌نماید و باعث افزایش تعداد سنبلچه در سنبله و کاهش وزن هزار دانه می‌شود (DeWitt et al. 2020). هدف این پژوهش بررسی ارتباط ژنتیکی ژن‌های کنترل کننده بهاره سازی (*Vrn*) و ریشک‌داری در جمعیت حاصل از تلاقی برگشتی روشن (والد تکراری) و اکسکلیبر (والد بخشنده) است.

مواد و روش‌ها

در پژوهشی که برای بررسی تأثیر زودرسی بر عملکرد گندم نان طراحی شده بود، زودرسی با استفاده از روش تلاقی برگشتی از رقم استرالیائی اکسکلیبر به رقم روشن منتقل شد. تلاقی روشن و اکسکلیبر در سال ۱۳۹۰ انجام شد تا نسل F_1 حاصل شود. در سال بعد نتاج F_1 با والد تکراری (رقم روشن) تلاقی برگشتی داده شد تا نسل BC_1F_1 حاصل شود. سال بعد نتاج زودرس نسل BC_1F_1 گزینش و خودگشن شدند تا نسل BC_1F_2 حاصل شود. در سال بعد نتاج BC_1F_2 کشت شدند، زودرس‌ترین بوته گزینش و با رقم روشن تلاقی برگشتی داده شد تا نسل BC_2F_1 حاصل شود. در سال بعد زودرس‌ترین بوته نتاج BC_2F_1 با رقم روشن تلاقی برگشتی داده شد تا نسل BC_3F_1 حاصل شود. نتاج زودرس نسل BC_3F_1 در سال بعد، گزینش و خودگشن شدند تا نسل BC_3F_2 حاصل شود. در این نسل بوته‌های زودرس و دیررس گزینش شدند و ارزیابی مقدماتی عملکرد انجام شد (Dorrani-Nejad et al. 2022). در ادامه پروژه، زودرس‌ترین بوته نسل BC_3F_2 گزینش و با رقم روشن تلاقی برگشتی داده شد تا نسل BC_4F_1 حاصل شود. در این نسل والدین و نتاج از لحاظ ژن‌های کنترل‌کننده نیاز سرمایی (بهاره سازی) بررسی شدند. از لحاظ ژن *Vrn-A1* والدین تنوع ژنتیکی نداشتند، بنابراین در ادامه ارزیابی این مکان ژنی انجام نشد. در سال بعد، بوته نتاج BC_4F_1 از لحاظ ژن‌های *Vrn-B1* و *Vrn-D1* بررسی و نتاج هتروزیگوت در هر دو مکان ژنتیکی گزینش و با رقم روشن تلاقی برگشتی داده شدند تا نسل BC_5F_1 حاصل شود. با استفاده از خودگشنی‌های پیاپی نسل‌های BC_5F_2، BC_5F_3 و BC_5F_4 حاصل شد. در تمام این نسل‌ها فقط بوته‌هایی که برای هر دو مکان ژنتیکی هتروزیگوس باشند (*Vrn-B1a/vrn-B1 Vrn-D1a/vrn-D1*) با کمک نشانگرهای اختصاصی گزینش شدند. در نسل BC_5F_5 فقط بوته‌های هموزیگوس شامل چهار ژنوتیپ‌های *Vrn-B1a/Vrn-B1a Vrn-D1a/Vrn-D1a*، *Vrn-B1a/Vrn-B1a vrn-D1/vrn-D1*، *vrn-B1/vrn-B1 Vrn-D1a/Vrn-D1a* و *vrn-B1/vrn-B1 vrn-D1/vrn-D1* گزینش و تکثیر شدند. با توجه به شجره، میزان شباهت زمینه ژنتیکی چهار لاین ایزوژن ایجاد شده ۹۹/۹۹ درصد است. این شباهت بسیار بالای زمینه ژنتیکی، بستر مطالعه دقیق این لاین‌های ایزوژن را ایجاد می‌نماید.

استخراج DNA والدین و نتاج بر اساس روش Zhang et al. (1998) با اندکی تغییرات انجام شد. برای این منظور Tris-base (غلظت نهایی ۱۰۰ میلی‌مولار) و EDTA (غلظت نهایی ۲۰ میلی‌مولار) در آب‌مقطر اتوکلاو شده حل شدند. سپس NaCl (غلظت نهایی ۱/۴ مولار)، CTAB 2% و PVP ۲% حل شد و محلول به pH= 8 رسید. با افزودن آب‌مقطر تا حجم نهایی، بافر استخراج تهیه شد. ۰/۵ گرم از بافت تازه‌ی برگ در ازت مایع پودر و به میکروتیوب‌های ۲ میلی‌لیتری منتقل شد. بعد از افزودن ۱۰۰۰ میکرولیتر از بافر استخراج با دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد و ۴ میکرولیتر مرکاپتواتانول، نمونه‌ها به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۶۵ درجه سانتی‌گراد انکوبه شد. برای اثربخشی بیشتر، تیوب‌ها در فواصل زمانی ۱۰ دقیقه تکان داده شدند. ۷۰۰ میکرولیتر محلول کلروفرم- ایزوآمیل الکل با نسبت ۲۴ به ۱ به مخلوط هر تیوب اضافه و۵ دقیقه ورتکس شد. تیوب‌ها به مدت ۵ دقیقه و با سرعت ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شدند. فاز بالایی به تیوب ۱/۵ میلی‌لیتری منتقل و به اندازه‌ی حجم آن ایزوپروپانول سرد اضافه و با دست به آرامی مخلوط شد. سپس به مدت ۲۰ دقیقه در فریزر منفی ۲۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفت. تیوب‌ها ۲۰ دقیقه با سرعت ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ و سپس فاز رویی بیرون ریخته شد. پلیت DNA هر تیوب با افزودن ۵۰۰ میکرولیتر الکل ۷۰٪ ورتکس شد تا رسوب جدا، در الکل شناور و شستشو به‌خوبی انجام شود. سپس به مدت ۵ دقیقه با سرعت ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. پس از بیرون ریختن بافر شستشو، به‌منظور خشک کردن DNA تیوب‌ها به مدت ۲۰

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

دقیقه به صورت در باز در دمای اتاق قرار داده شد. به‌منظور حل نمودن DNA مقدار ۵۰ میکرولیتر آب‌مقطر دیونیزه به رسوب DNA اضافه شد. سپس تیوب جهت نگهداری به فریزر منتقل شد. جهت بررسی کیفیت DNA از ژل آگارز یک درصد و جهت بررسی کمیت آن از دستگاه اسپکتوفتومتری نانودراپ Nanodrop OneC شرکت ThermoSientific استفاده شد .

مخلوط واکنش در حجم ۲۰ میکرولیتر حاوی ۵۰ تا ۱۰۰ نانوگرم DNA الگوی ژنومی، ۱ میکرولیتر از هر آغازگر، ۱۰ میکرولیتر pcr master mix و ۶ میکرولیتر آب بود. این واکنش با استفاده از آغازگرهای اختصاصی انجام شد. برای بررسی ژن *Vrn-B1* از جفت آغازگر ATCATCTTCTCCACCAAGGG و CTCATGCCAAAAATTGAAGATGA برای تکثیر آلل *Vrn-B1a* با طول ۱۱۲۴ جفت‌باز (Shcherban et al. 2012) و جفت آغازگر GTTGGTTCAAACAGAGAGC و CACTGGTGGTAGCTGAGATT برای تکثیر آلل *Vrn-B1* با طول ۱۱۴۹ جفت‌باز (Fu et al. 2005) استفاده شد. همچنین برای تکثیر ژن *Vrn-D1* از جفت آغازگر GTTGTCTGCCTCATCAAATCC و GGTCACTGGTGGTCTGTGC برای تکثیر آلل *Vrn-D1a* با طول ۱۶۷۱ جفت‌باز (Fu et al. 2005) و جفت آغازگر GTTGTCTGCCTCATCAAATCC و AAATGAAAAGGAACGAGAGCG برای تکثیر آلل *Vrn-D1* با طول ۹۹۷ جفت‌باز (Fu et al. 2005) استفاده شد. برای به‌دست آوردن دمای مطلوب اتصال آغازگرها، واکنش PCR گرادیانت برای هر کدام از جفت آغازگرها انجام شد. در برنامه واکنش زنجیره‌ای پلیمراز، واسرشت سازی اولیه در دمای ۹۴ درجه سانتی‌گراد به مدت دو دقیقه و مراحل واسرشت سازی در دمای ۹۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱ دقیقه، اتصال آغازگرها به مدت ۱ دقیقه و توسعه زنجیره پلیمراز در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱ دقیقه در ۳۶ سیکل در دستگاه (Analytik jena (Biometra Tone انجام شد. مرحله توسعه نهایی در واکنش زنجیره‌ای پلیمراز در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۰ دقیقه انجام شد. پس از تکثیر، محصولات PCR روی ژل آگارز یک درصد با رنگ‌آمیزی ایمن توسط DNA green viewer و در دستگاه الکتروفورز Labnet جدا شدند و زیر نور فرابنفش در دستگاه Gel document (Quantom4) عکس‌برداری انجام شد. رقم استرالیائی اکسکلیبر ریشک‌دار و رقم روشن در اصطلاح عامیانه بی ریشک است ولی از لحاظ گیاه‌شناسی اندکی ریشک دارد و به گروه گندم‌های awnleted تعلق دارد. در نسل BC_5F_5 و پس از ۱۴ نسل تکثیر جنسی متوجه شدیم برخی از نتاج دارای ریشک هستند. در ادامه ارتباط ریشک و ژن‌های *Vrn* بررسی خواهد شد.

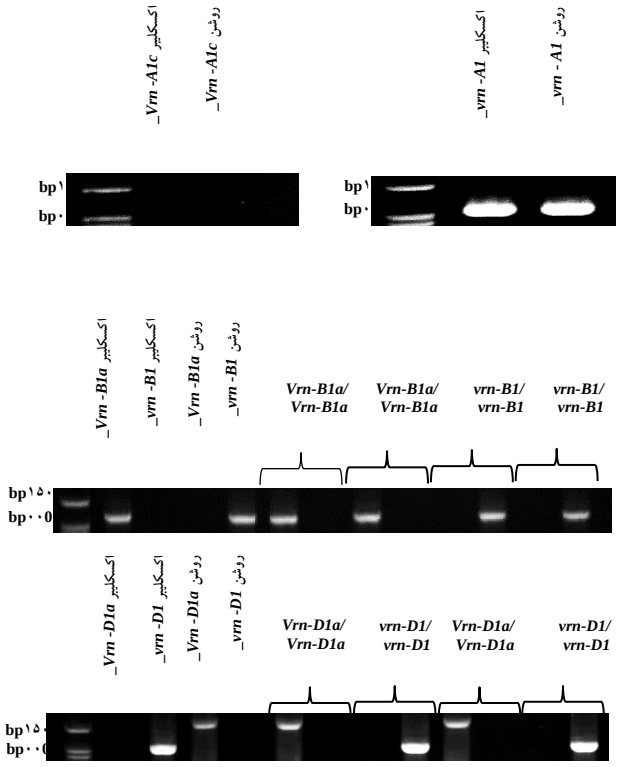
نتایج و بحث

والدین تلاقی در پروژه مورد نظر از لحاظ ژن‌های *Vrn* مورد بررسی قرار گرفتند. هر دو دارای ژنوتیپ *vrn-A1/vrn-A1* بودند (شکل ۱) که عادت رشدی پائیزه را کنترل می‌نمایند (Pugsley 1971). از آنجایی که هر دو والد در این مکان ژنی دارای عادت رشدی پائیزه بودند امکان تهیه لاین‌های ایزوژن بهاره و پائیزه در این مکان ژنی وجود نداشت. از طرف دیگر، در مکان ژنی *Vrn-B1* رقم روشن دارای ژنوتیپ *vrn-B1/vrn-B1* و رقم اکسکلیبر دارای ژنوتیپ *Vrn-B1a/Vrn-B1a* بود. آلل‌های *Vrn-B1a* و *vrn-B1* به‌ترتیب عادت رشدی بهاره و پائیزه را کنترل می‌نمایند (Pugsley 1971). همین‌طور در مکان ژنی *Vrn-D1*، رقم روشن دارای ژنوتیپ *Vrn-D1a/Vrn-D1a* و رقم اکسکلیبر دارای ژنوتیپ *vrn-D1/vrn-D1* بود. آلل‌های *Vrn-D1a* و *vrn-D1* به‌ترتیب عادت رشدی بهاره و پائیزه را کنترل می‌نمایند (Pugsley 1971).

با توجه به این نتایج چهار لاین‌های ایزوژن با ژنوتیپ‌های *Vrn-B1a/Vrn-B1a Vrn-D1a/Vrn-D1a*، *vrn-B1a/Vrn-B1a Vrn-D1a/Vrn-D1a*، *Vrn-B1a/Vrn-B1a vrn-D1/vrn-D1* و *vrn-B1/vrn-B1 vrn-D1/vrn-D1* برای این دو مکان ژنی ایجاد شد (شکل ۱).

در نسل BC_4F_2 مشخص شد برخی از نتاج دارای ریشک بودند. همچنین در نسل BC_5F_5 نیز برخی از ژنوتیپ‌ها دارای ریشک بود (شکل ۳). لازم به ذکر است که در نسل‌های BC_5F_1 تا BC_5F_4 نتاج ریشک‌دار مشاهده نشد.

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



شکل ۱- عدم تنوع ژنتیکی بین والد روشن (والد گیرنده) و اکسکلیبر (والد بخشنده) برای مکان ژنی *Vrn-A1* و تنوع ژنتیکی والدین و لاین‌های ایزوژن برای دو مکان ژنی *Vrn-B1* و *Vrn-D1*

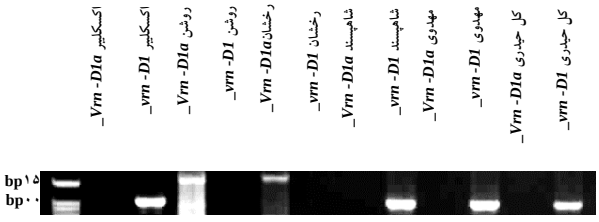
دلیل این امر این است که در خلال این نسل‌ها برای هر دو مکان ژنی *Vrn-B1* و *Vrn-D1* نتاج هتروزیگوت گزینش شدند و به‌دلیل غالبیت بی‌ریشکی نسبت به ریشک‌داری (Sourdille et al. 2002; Rebetzke et al. 2016)، نتاج ریشک‌دار در این نسل‌ها مشاهده نشد.

ژنوتیپ‌های شکل ۲ (از چپ به راست) ۱- بی‌ریشک *Vrn-B1a/Vrn-B1a Vrn-D1a/Vrn-D1a*، ۲- ریشک‌دار *vrn-B1/vrn-B1 vrn-D1/vrn-D1*، ۳- ریشک‌دار *Vrn-B1a/Vrn-B1a vrn-D1/vrn-D1* و ۴- بی ریشک *vrn-B1/vrn-B1 Vrn-D1a/Vrn-D1a* هستند. با کنار هم قرار دادن نتایج ژنوتیپی و فنوتیپی مشخص می‌شود بین صفت ریشک و مکان ژنی *Vrn-D1* پیوستگی ژنتیکی یا پلیوتروپی وجود دارد. دلیل این استنباط آن است که فنوتیپ بی‌ریشک بودن همواره همراه با آلل *Vrn-D1a* و فنوتیپ ریشک‌داری همراه با آلل *Vrn-D1* بوده است.



شکل ۲- مورفولوژی خوشه چهار لاین ایزوژن برای دو مکان ژنی *Vrn-B1* و *Vrn-D1*

با توجه به نتایج مشاهده شده هر دو دلیل ژنتیکی مطرح شده می‌توانند این پدیده را توجیه نمایند. برای یافتن پاسخ این پرسش علاوه بر ارقام روشن و اکسکلیبر، ارقام رخشان، شاه‌پسند، مهدوی و کل‌حیدری نیز مورد ارزیابی قرار گرفتند. به‌جز رقم روشن، سایر ارقام ریشک‌دار هستند. نتایج ارزیابی ژنتیکی نشان داد ارقام ریشک‌دار شاه‌پسند، مهدوی و کل‌حیدری دارای ژنوتیپ *vrn-D1/vrn-D1* و رقم ریشک‌دار رخشان دارای ژنوتیپ *Vrn-D1a/Vrn-D1a* است (شکل ۳). از این رو فرضیه پلیوتروپی رد می‌شود.



شکل ۳- نتایج ارزیابی مکان ژنی *Vrn-D1* در ارقام ریشک‌دار رخشان، شاه‌پسند، مهدوی، کل‌حیدری، اکسکلیبر و رقم روشن (Awnleted)

لازم به ذکر است به‌دلیل اینکه ریشک‌داری صفتی است که تحت کنترل چندین مکان ژنی است اطلاعات حاصل شده نمی‌تواند دلیل قطعی بر رد فرضیه پلیوتروپی باشد ولی با احتمال بسیار بالا فرضیه لینکاژ ژنتیکی مورد پذیرش قرار می‌گیرد.

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

نتیجه‌گیری کلی

در پژوهش حاضر چهار لاین ایزوژن برای دو مکان ژنی *Vrn-B1* و *Vrn-D1* ایجاد شد. این ژن‌ها زودرسی را کنترل می‌نمایند (Worland et al. 1998; Zhang et al. 2008) و با کنترل زودرسی باعث سازگاری گندم به شرایط آب و هوایی مختلف (Kato and Yamagata 1988) می‌شوند و در نهایت عملکرد گندم در محیط هدف را تحت تاثیر قرار می‌دهند (Flohr et al. 2017; Dreccer et al. 2018; Hyles et al. 2020). ژن‌های *Vrn-B1* و *Vrn-D1* علاوه بر زودرسی تحمل به سرما را نیز کنترل می‌نمایند (Janmohammadi and Mahfoozi 2013; Babben et al. 2018; Zhang et al. 2022). به‌عنوان مثال ژنوتیپ‌های با عادت رشدی پائیزه (*vrn-D1/vrn-D1*) نسبت به ژنوتیپ‌هائی که عادت رشدی بهاره (*Vrn-D1a/Vrn-D1a*) دارند تحمل به سرمای بیشتری نشان می‌دهند (Zhang et al. 2022). به‌طور کلی، آلل‌های غالب *Vrn* باعث کاهش تحمل به سرما می‌شوند و با گزینش به کمک نشانگر برای این ژن‌ها می‌توان تحمل به سرما را افزایش داد (Zhang et al. 2022). به‌همین دلیل است که در نواحی سرد با یخبندان زمستانه از ارقام پاییزه استفاده می‌شود.

نتایج این پژوهش نشان داد بین صفت ریشک و مکان ژنی *Vrn-D1* پیوستگی ژنتیکی وجود دارد. فاصله این دو مکان ژنی به‌قدری کم است که در ۱۴ نسل تکثیر جنسی بین این دو مکان ژنی کراسینگ‌اور رخ نداده است. مکان ژنی *Vrn-D1* بر روی کروموزم 5D قرار دارد و آلل‌های غالب مکان ژنی *Vrn-D1* که با *Vrn-D1a* نشان داده می‌شود عادت رشدی بهاره را کنترل می‌نماید (Fu et al. 2005; Zhang et al. 2022). در این مکان ژنی آلل‌های غالب با حذف بخشی از توالی آلل مغلوب ایجاد شده‌اند (Zhang et al. 2012). همچنین سه ژن شناخته شده بر روی بازوی کوچک کروموزوم 4A، بازوی بزرگ کروموزوم 5A و بازوی کوچک 6B ژنتیک ریشک را کنترل می‌نمایند (Sourdille et al. 2002; Rebetzke et al. 2016) که ژن B1 که بر روی کروموزوم 5A قرار دارد مهم‌ترین آن‌ها است (DeWitt et al. 2020). همان‌طور که این نتایج نشان می‌دهد تا کنون ژن شناخته شده مهمی بر روی کروموزم 5D شناسایی نشده است. بنابراین، ژنی که با فاصله کمی از *vrn-D1* قرار دارد و ریشک‌داری را کنترل می‌نماید ناشناخته باقی‌مانده است. با تلاقی لاین‌های ایزوژن مکان ژنی *Vrn-D1* و ایجاد جمعیت در حال تفرق بسیار بزرگ می‌توان فاصله ژن کنترل کننده ریشک و *vrn-D1* را محاسبه نمود. در این پژوهش مشخص شد فنوتیپ بی‌ریشک بودن با آلل *Vrn-D1a* لینکاژ دارد. از آنجا که آلل *Vrn-D1a* باعث زودرسی می‌شود (Zhang et al. 2022) و بی‌ریشک بودن صفت مطلوبی نیست (Rebetzke et al. 2016)، پیوستگی این دو ژن ارزش زراعی ژنوتیپ را کاهش می‌دهد.

سپاسگزاری

نگارندگان مقاله از پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (ABRII) به‌خاطر حمایت مالی این تحقیق سپاسگزاری می‌نمایند.

منابع

Babben S, Schliephake E, Janitza P, Berner T, Keilwagen J, Koch M, ... & Perovic D (2018) Association genetics studies on frost tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) reveal new highly conserved amino acid substitutions in CBF-A3, CBF-A15, VRN3 and PPD1 genes. BMC genomics 19:1-24.

Chen A, Dubcovsky J (2012) Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene VRN1 down-regulates the flowering repressor VRN2 in leaves but is not essential for flowering. PLoS Genet 12:e1003134.

DeWitt N, Guedira M, Lauer E, Sarinelli M, Tyagi P, Fu D, Hao Q, Murphy JP, Marshall D, Akhunova A, Jordan K (2020) Sequence-based mapping identifies a candidate transcription repressor underlying awn suppression at the B1 locus in wheat. New Phytologist. 225:326-339.

Dreccer MF, Fainges J, Whish J, Ogbonnaya FC, Sadras VO (2018) Comparison of sensitive stages of wheat, barley, canola, chickpea and field pea to temperature and water stress across Australia. Agricultural and Forest Meteorology.248:275-294.

Du D, Zhang D, Yuan J, Feng M Li Z, Wang Z, Zhang Z, Li X, Ke W, Li R, Chen Z (2021) FRIZZY PANICLE defines a regulatory hub for simultaneously controlling

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

spikelet formation and awn elongation in bread wheat. New Phytologist 231:814-833.
Flohr BM, Hunt JR, Kirkegaard JA, Evans JR (2017) Water and temperature stress define the optimal flowering period for wheat in south-eastern Australia. Field Crops Research 209:108-119.
Fu D, Szűcs P, Yan L, Helguera M, Skinner JS, Von Zitzewitz J, Hayes PM, Dubcovsky J (2005) Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. Molecular genetics and genomics 273:54-65.
Guo Z, and Schnurbusch T (2016) Costs and benefits of awns. Journal of Experimental Botany. 67:2533.
Hyles J, Bloomfield MT, Hunt JR, Trethowan RM, Trevaskis B (2020) Phenology and related traits for wheat adaptation. Heredity 125:417-430.
Iwaki K, Haruna S, Niwa T, Kato K (2001) Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and Vrn genotype. Plant Breeding 120:107-114.
Janmohammadi M, Mahfoozi S (2013) Regulatory network of gene expression during the development of frost tolerance in plants. Current Opinion in Agriculture 2:11.
Kato K, Yamagata H (1988) Method for evaluation of chilling requirement and narrow-sense earliness of wheat cultivars. Japanese Journal of Breeding 38:172-186.
Limin AE, Fowler DB (2006) Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. Planta 224:360-366.
Motzo R, Giunta F (2002) Awnedness affects grain yield and kernel weight in near-isogenic lines of durum wheat. Australian Journal of Agricultural Research 53:1285-1293.
Niu J, Zheng S, Shi XSiY, Tian S, He Y, Ling HQ (2020) Fine mapping and characterization of the awn inhibitor B1 locus in common wheat (*Triticum aestivum* L.). The Crop Journal 8:613-622.
Ogbonnaya FC, Rasheed A, Okechukwu EC (2017) Genome-wide association study for agronomic and physiological traits in spring wheat evaluated in a range of heat prone environments. Theor Appli Genet 130:1819-1835.
Olugbemi LB, Austin RB, Bingham J (1976) Effects of awns on the photosynthesis and yield of wheat, *Triticum aestivum*. Annals of Applied Biology 84:241-250.
Pugsley AT (1971) A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. Australian Journal of Agricultural Research 22:21-31.
Pugsley AT (1972) Additional genes inhibiting winter habit in wheat. Euphytica 21:547-552.
Rebetzke, GJ, Bonnett DG, Reynolds MP (2016) Awns reduce grain number to increase grain size and harvestabe yield in irrigated and rainfed spring wheat. Journal of Experimental Botany 67:2573-2586.
Shcherban AB, Börner A, Salina EA (2015) Effect of VRN-1 and PPD-D1 genes on heading time in European bread wheat cultivars. Plant Breeding 134:49-55.
Sourdille P, Cadalen T, Gay G, Gill B, and Bernard M (2002) Molecular and physical mapping of genes affecting awning in wheat. Plant Breeding 121:320-324.
Worland AJ, Börner A, Korzun VLi, Petrovic S, Sayers EJ (1998) The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. Euphytica 100:385-394.
Zhang H, Xue X, Guo J, Huang Y, Dai X, Li T, Hu J, Qu Y, Yu L, Mai C, Liu H (2022) Association of the Recessive Allele vrn-D1 With Winter Frost Tolerance in Bread Wheat. Frontiers in plant science 13.
Zhang J, Wang Y, Wu S, Yang J, Liu H, Zhou Y (2012) A single nucleotide polymorphism at the Vrn-D1 promoter region in common wheat is associated with vernalization response. Theoretical and Applied Genetics 125:1697-1704.
Zhang XK, Xiao YG, Zhang Y, Xia XC, Dubcovsky J, He ZH (2008) Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. Crop science 48:458-470.

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