



مقاله پژوهشی

انتقال چهار ژن مقاومت به زنگ زرد به گندم رقم کل حیدری با روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر

کیمیا پوریوسفی^۱، ثریا پورتبریزی^۱، قاسم محمدی نژاد^۱، محمدقادر قادری^۲، بابک ناخدا^۳ و روح‌اله عبدالشاهی^{۱*}

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۱۰/۱۲؛ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۲/۲۸)

چکیده

کل حیدری رقمی پابند، متحمل به خشکی و مناسب شرایط دیم است. این رقم برای مدت طولانی (بیش از ۷۰ سال) رقم غالب دیم در استان‌های فارس و کهگیلویه و بویراحمد بوده است. با این وجود، این رقم نسبت به زنگ زرد با عامل *Puccinia striiformis f. sp. tritici* حساس است. زنگ زرد در سال‌هایی که میزان بارندگی بالا باشد خسارت زیادی به این رقم وارد می‌نماید. هدف این پژوهش انتقال دو ژن مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای (*Yr5* و *Yr15*) و دو ژن مقاومت در مرحله گیاه کامل (*Yr18* و *Yr29*) از لاین‌های استاندارد به این رقم با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر است. برای انتقال این ژن‌ها به رقم کل حیدری، در چهار پروژه به‌نژادی جداگانه این رقم با والد‌های بخشنده '*Yr5/6*Avocet'S*'، '*Yr15/6*Avocet'S*'، *Lalbahadur/Pavon* و *Opata 85* تلاقی داده شد. نتایج نسل اول (F_1) با رقم کل-حیدری تلاقی برگشتی (BC_1F_1) داده شد. در نتایج حاصل از تلاقی برگشتی نخست، گزینش به کمک نشانگر انجام و نتایج حاصل از تلاقی برگشتی دوم شدند. به همین ترتیب تلاقی برگشتی سوم نیز انجام شد. پس از چند تلاقی برگشتی دیگر و یک نسل خودگشتی، چهار لاین مقاوم در برابر زنگ زرد با زمینه ژنتیکی رقم کل حیدری ایجاد خواهد شد. با هر می کردن ژنهای مورد نظر می توان به مقاومت پایداری دست پیدا کرد.

کلیدواژه: زنگ نواری، مقاومت پایدار، مقاومت گیاه کامل، گندم نان

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

۱. بخش زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران.

۲. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بیرجند، بیرجند، ایران.

۳. گروه پژوهشی فیزیولوژی ملکولی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (ABRII)، کرج، ایران.



Research Article

Transferring four yellow rust resistance genes to wheat cv. Kalhaydari using marker assisted backcrossing

K. Pouryousefi¹, S. Pourtabrizi¹, G. Mohamadi-Nejad¹, M.G. Ghaderi², B. Nakhoda³, and R. Abdolshahi¹

(Received: 2.1.2022; Accepted: 18.5.2022)

Abstract

Kalhaydari is a tall, drought-tolerant and rain-fed cultivar which has been a dominant rain-fed cultivar in Fars and Kohgelouyeh and Boyerahmad provinces for a long time (more than 70 years). However, this superior cultivar is susceptible to yellow rust, caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. Yellow rust causes a severe damage to this cultivar in high rainfall years. The aim of the present study was to transfer two seedling resistance genes (*Yr5* and *Yr15*) and two adult plant resistance genes (*Yr18* and *Yr29*) from standard lines to this cultivar using marker assisted backcrossing. In four separate breeding projects, Kalhaydari was crossed with four donor parents including *Yr5/6*Avocet'S'*, *Yr15/6*Avocet'S'*, *Lalbahadur/Pavon* and *Opata 85* to transfer *Yr5*, *Yr15*, *Yr18* and *Yr29* genes, respectively. The first generation (F_1) was backcrossed with Kalhaydari (BC_1F_1). In the offspring, selection for desirable genotypes was performed using markers assisted selection. Then, offspring carrying the favorable genes were entered the second backcross. The third backcross was performed using the same method. After a few more backcrosses and a selfing generation four yellow rust-resistant lines with the same genetic background, Kalhaydari cultivar, will be created. Durable resistance can be achieved using genes pyramiding.

Keywords: Adult plant resistance, Bread wheat, Durable resistance, Stripe rust

* Corresponding author's E-mail: abdoshahi@uk.ac.ir

1. Department of Agronomy and Plant Breeding, Agriculture Faculty, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran.
2. Department of Agronomy and Plant Breeding, Agriculture Faculty, Birjand University, Birjand, Iran.
3. Department of molecular physiology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran (ABRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

مقدمه

باعث کاهش ۱/۵ و ۱ میلیون تن گندم در کشور ایران شد (Torabi et al. 1995).

مقاومت به زنگ‌های گندم به طور کلی به دو دسته مقاومت نژاد اختصاصی (مقاومت در مرحله گیاهچه) و مقاومت نژاد غیراختصاصی (مقاومت در مرحله گیاه کامل) گروه‌بندی می‌شود. مقاومت نژاد اختصاصی به طور معمول به دلیل خلق نژاد جدید پاتوژن طول عمر کوتاهی دارد و شکسته می‌شود (Huerta-Espino et al. 2011, Wellings et al. 2020). وقوع جهش‌های متعدد در پاتوژن باعث شده است مقاومت تعداد زیادی از ارقام در سال‌های اخیر در سراسر جهان شکسته شود (Liu et al. 2020). ژنهای مقاومت *Yr2*، *Yr3*، *Yr4*، *Yr6*، *Yr7*، *Yr9* و *Yr15* به طور گسترده در برنامه‌های اصلاح گندم سیمیت استفاده شده‌اند (Badebo et al. 1990). با این وجود، مقاومت همه این ژن‌ها در حال حاضر شکسته شده است (Sharma et al. 2013). از ژنهای مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای که تاکنون شناسایی شده تنها ژنهای *Yr5* و *Yr15* مقاومت کامل نسبت به همه نژادهای موجود در کالیفرنیا دارند (Marchal et al. 2018). گزارش مشابهی در مورد شکسته شدن مقاومت ژنهای بزرگ اثر در چین وجود دارد (Bai et al. 2014, Liu et al. 2020). در این گزارش نیز ذکر شده تعداد بسیار کمی ژن از جمله *Yr5* و *Yr15* مقاومت خود را در چین حفظ کرده‌اند. با این وجود، یک نژاد زنگ زرد در استرالیا (AU85569) مقاومت *Yr5* (Wellings et al. 2007) و یک نژاد زنگ زرد در اروپا (DK92/02) مقاومت *Yr15* (Hovmøller et al. 2007) را شکسته‌اند. بنابراین، به‌نژادی برای افزودن ژنهای مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای مقاومت پایداری را اعطا نمی‌نماید. در مقابل، مقاومت نژاد غیراختصاصی (مقاومت در

گندم یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی جهان است که ۲۱ درصد تقاضای جهانی غذا را پاسخ می‌دهد و بیش از ۸۰ درصد مردم جهان برای تامین کالری و پروتئین مورد نیاز خود به آن وابسته هستند (Shewry 2009, Msundi et al. 2021). سالانه ۷۶۰ میلیون تن گندم از ۲۲۰ میلیون هکتار زمین در سطح جهان برداشت می‌شود (FAO 2010). با افزایش جمعیت جهان، تا سال ۲۰۳۵ بایستی عملکرد گندم ۳۳٪ (با نرخ سالانه ۱/۶ درصد) افزایش یابد (Msundi et al. 2021). بیماری زنگ زرد با نام علمی *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* یکی از بیماریهای مهم گندم در ایران و جهان است. این بیماری مواد غذایی برگ و بافتها را مصرف و فتوستتزر گیاه را کاهش می‌دهد (Wellings 2011, Liu et al. 2020). مطالعات اخیر نشان می‌دهند در جهان سالانه ۱۵/۰۴ میلیون تن گندم، معادل ۲/۹ میلیارد دلار آمریکا، به خاطر خسارت زنگ‌های گندم از دست می‌رود (Huerta-Espino et al. 2020). در صورتی که میزبان حساس و شرایط محیطی نیز برای بیماری زنگ زرد مهیا باشد، خسارت بیماری می‌تواند به ۹۰-۱۰۰ درصد نیز برسد (Afzal et al. 2007). در سالهای اپیدمی این بیماری، در کشورهای سوریه و ترکیه ۵۰٪ (Dusunceli et al. 1996, Aktas and Zencirci 2016)، در اتیوپی ۴۵٪ و در مراکش و ازبکستان ۳۵٪ (Yahyaoui and Rajaram 2012) محصول گندم از بین رفته است. در سال ۱۳۷۲ با ورود نژاد جدید بیماری‌زا برای ژن *Yr9* از کشورهای اتیوپی و یمن به کشورمان، مقاومت رقم فلات (با منشاء سیمیت) شکسته شد. این ژن علاوه بر فلات در ارقام مهدوی و اترک نیز وجود دارد (Afshari 2003). اپیدمی این بیماری در سالهای ۱۳۷۲ و ۱۳۷۴ به ترتیب

مقاومت پایداری را در مقابل بیماری زنگ زرد ایجاد نماید. تاثیر این ترکیب به زمینه ژنتیکی رقم بستگی دارد، به طوری که این ترکیب ژنی در رقم Bajio 53 بسیار موثر ولی در ارقام Nayar و Lerma تاثیر متوسطی داشت (Huerta-Espino 2020). ژنهای *Yr5* (Marchal et al. 2018) و *Yr15* (Klymiuk et al. 2018) به طور کامل توالی یابی شده‌اند و بر اساس توالی این ژنها پرایمر اختصاصی برای تکثیر طراحی شده است. نشانگرهای متصل به ژنهای *Yr18* (Lagudah et al. 2006) و *Yr29* (Lowe et al. 2011) نیز شناسایی شده است که امکان گزینش ملکولی برای این ژنها را فراهم کرده است.

رقم کل حیدری به مدت طولانی به عنوان مهم‌ترین رقم دیم در استان‌های فارس، کهگیلویه و بویراحمد و اصفهان کشت می‌شود. علی‌رغم خصوصیات مطلوب، این رقم حساس به زنگ زرد است. هدف این پژوهش انتقال ژن‌های مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای *Yr5* و *Yr15* و ژن‌های مقاومت در مرحله گیاه کامل *Yr18* و *Yr29* از لاین‌های استاندارد به رقم کل حیدری با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر است.

مواد و روش‌های بررسی

در این مطالعه چهار ژن مقاومت به زنگ زرد، شامل دو ژن مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای (*Yr5* و *Yr15*) و دو ژن مقاومت در مرحله گیاه کامل (*Yr18* و *Yr29*) از لاین‌های استاندارد 'S' Avocet/6**Yr5*، 'S' Avocet/6**Yr15*، Lalbahadur/Pavon و Oyata 85 در چهار پروژه به‌نژادی جداگانه به رقم کل حیدری با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر منتقل شد. برای انتقال ژن‌های *Yr5*، *Yr15*، *Yr18* و *Yr29*، رقم کل حیدری با والد‌های بخشنده تلاقی داده شد تا نتاج F_1 حاصل شود (در این

مرحله گیاه کامل) توسط ژن‌هایی با اثر کم تا متوسط کنترل می‌شوند. گیاهانی که حامل این ژنها هستند در مرحله گیاهچه‌ای حساس ولی در مرحله گیاه کامل مقاومت نسبی دارند. به این ویژگی مقاومت تدریجی (Slow rusting) می‌گویند (Lagudah, 2011). تاثیر ژنهای مقاومت در مرحله گیاه کامل متوسط است ولی هنگامی که چندین ژن در کنار هم قرار گیرند مقاومت پایداری را اعطا می‌نمایند. به طور کلی، وقتی چندین ژن مقاومت در مرحله گیاه کامل در یک رقم جمع شوند سطح بالایی از مقاومت (شبه به مصنوعیت) را اعطا می‌نمایند (Huerta-Espino 2020). در مکزیک از ۱۹۷۰ به بعد تاکید به‌نژادگران گندم بر انتخاب ژن‌های مقاومت در مرحله گیاه کامل است که به طیف وسیعی از نژادهای زنگ زرد مقاومت نشان دهند (Huerta-Espino et al. 2020). مهم‌ترین ژنهایی که به گروه مقاومت تدریجی و یا مقاومت گیاه کامل (APR) تعلق دارند ژنهای *Lr34/Yr18/Sr57/Ltn1* (Singh et al. 2012)، *Lr46/Yr29/Sr58/Ltn2* (Singh et al. 2013) و *Lr67/Yr46/Sr55/Ltn3* (Herrera-Foessel et al. 2014) هستند که مقاومت نسبی در مقابل بیماری‌های زنگ قهوه-ای (Lr)، زنگ زرد (Yr) و زنگ سیاه (Sr) نشان می‌دهند. این ژنها باعث نکروزه شدن نوک برگ (Ltn) پرچم می‌شوند که پس از گرده افشانی بروز می‌نماید (William et al. 2003. Singh et al. 2011. Herrera-Foessel et al. 2014). هر می کردن ژنهای مقاومت در مرحله گیاه کامل باعث ایجاد مقاومت پایدار می‌شود. در یک جمعیت متنوع با منشاء سیمیت مشخص شد ژنوتیپ‌هایی که حاوی ژن‌های مقاومت در مرحله گیاه کامل (APR) بودند به طور معنی‌داری نسبت به ژنوتیپ‌هایی که حامل ژن‌های مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای هستند عملکرد بیشتری دارند (Msundi et al. 2021). ترکیب *Yr18+Yr29* می‌تواند

جدول ۱. توالی پرایمرها برای ژن‌های *Yr5*، *Yr15*، *Yr18* و *Yr29*.**Table 1. Primers sequences for *Yr5*, *Yr15*, *Yr18* and *Yr29*.**

Gene	Resistance type	Primer sequence	Reference
<i>Yr18</i>	Adult plant resistance	F: GTTGGTTAAGACTGGTGATGG R: TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	Lagudah et al. (2006)
<i>Yr29</i>	Adult plant resistance	F: GCGAATTAGCATCTGCATCTGTTTGGAG R: CGGTCAACCAACTACTGCACAAC	Lowe et al. (2011)
<i>Yr5</i>	Seedling resistance	F: ATGTCGAAATATTGCATAACATGG R: CTAGCAATCAAACAAGCTAAATA	Marchal et al. (2018)
<i>Yr15</i>	Seedling resistance	F: CTGCTCACTTTTGCCTGTG R: AAAAGTTGTTGCTCTGCTTTT	Klymiuk et al. (2018)

کهنگیلویه و بویراحمد و بخشی از اصفهان به طور گسترده کشت می‌شود و در این مدت همواره رقم غالب دیمزارهای این مناطق بوده است. با وجود این مزیت بزرگ، این رقم حساس به زنگ زرد است. همانطور که ذکر شد، در این پژوهش سعی شده است این ضعف ژنتیکی برطرف گردد.

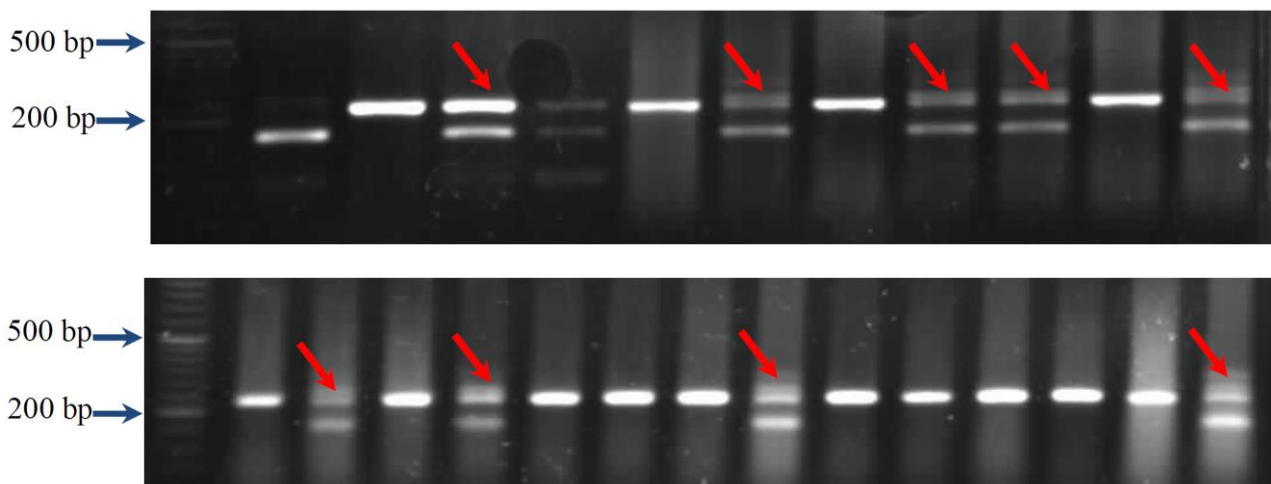
از جمعیت‌های در حال تفرق نمونه‌های برگی (برگ-های جوان در مرحله پنجه‌زنی) تهیه و استخراج DNA با استفاده از روش سقایی معروف و همکاران انجام شد (Saghai-Marouf et al. 1984). کمیت و کیفیت DNA با روش‌های اسپکتروفتومتری و الکتروفورز روی ژل آگارز ارزیابی شد. توالی پرایمرهای اختصاصی ژن‌های *Yr5*، *Yr15*، *Yr18* و *Yr29* در جدول ۱ آورده شده است. واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) برای ژن‌های *Yr18*، *Yr5*، *Yr15* و *Yr29* در جدول ۲ آورده شده است. تعداد

نسل سهم ژنتیکی والد کل حیدری ۵۰ درصد است). این نتاج با رقم کل حیدری (والدهای تکراری) تلاقی برگشتی داده شدند تا اولین نسل تلاقی برگشتی (BC_1F_1) حاصل گردد (در این نسل سهم ژنتیکی والد کل حیدری ۷۵ درصد است). در این نسل دو نوع ژنوتیپ هموزیگوت حساس (به عنوان مثال Yr_5Yr_5) و هتروزیگوت (به عنوان مثال Yr_5Yr_5) مشاهده شد. در هر جمعیت ژنوتیپ‌های هتروزیگوت حامل ژن مقاومت با استفاده از نشانگر اختصاصی مشخص و تلاقی برگشتی دوم (BC_2F_1) صورت گرفت (در این نسل سهم ژنتیکی والد کل حیدری ۸۷/۵ درصد است). با استفاده از همین روش ژنوتیپ‌های هتروزیگوت تلاقی برگشتی دوم شناسایی شدند و تلاقی برگشتی سوم (BC_3F_1) نیز حاصل گردید (در این نسل سهم ژنتیکی والد کل حیدری ۹۳/۷۵ درصد است). رقم کل حیدری به مدت بیش از ۷۰ سال در استان‌های فارس،

جدول ۲. دما و زمان مراحل مختلف واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR)

Table 2. Temperature and time for polymerase chain reaction (PCR) steps

Gene	Temperature/time	Initial denaturing	Denaturing	Annealing	Extension	Final extension
<i>Yr18</i>	Temperature (°C)	94	94	53	72	72
	Time	2 min	30 s	30 s	30 s	45 s
<i>Yr29</i>	Temperature (°C)	94	94	59.9	72	72
	Time	3 min	30 s	30 s	30 s	40 s
<i>Yr5</i>	Temperature (°C)	94	94	50.9	72	72
	Time	3 min	30 s	30 s	30 s	40 s
<i>Yr15</i>	Temperature (°C)	94	94	53.5	72	72
	Time	2 min	30 s	30 s	45 s	2 min



شکل ۱. ستون نخست و دوم به ترتیب لاین استاندارد حامل ژن *Yr18* و رقم کل حیدری را نشان می‌دهند. سایر ستون‌ها نتاج BC_2F_1 را نشان می‌دهند. نتاج گزینش شده برای ژن *Yr18* با فلش نشان داده شده‌اند (برخی از نتاج آورده شده است).

Fig. 1. The first and second columns are standard line containing *Yr18* and Kalthaydari cultivar, respectively. The rest columns are BC_2F_1 generation for *Yr18* gene. Selected progenies are shown with arrows (some filial are shown).

می‌دهند (Lagudah et al. 2006). همانطور که در شکل نشان داده شده است، نتاج هتروزیگوت (حامل ژن مقاومت) گزینش شدند. در هر تلاقی برگشتی ۴۰ بوته ژنوتیپ‌یابی شد. در تلاقی برگشتی نخست و دوم به ترتیب ۱۹ و ۲۲ بوته هتروزیگوت مشاهده شد. بر اساس آزمون کای اسکور، در هر دو نسل نسبت مشاهده شده با نسبت ۱:۱ اختلاف معنی‌داری نشان نداد.

تلاقی برگشتی به کمک نشانگر ژن *Yr29*

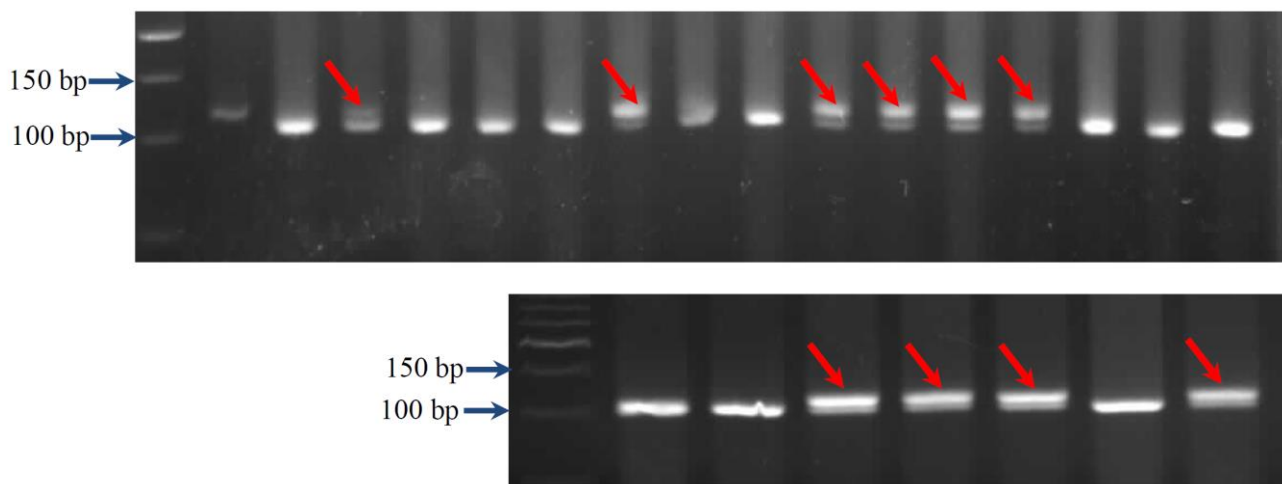
این مکان ژنی نیز علاوه بر مقاومت به زنگ زرد، باعث ایجاد مقاومت به زنگ قهوه‌ای (*Lr46*) و زنگ سیاه (*Sr58*) می‌شود و به صورت *Yr29/Lr46/Sr58* نشان داده می‌شود (William et al. 2003). این مکان ژنی نیز باعث ایجاد مقاومت تدریجی می‌شود. شکل ۲ نتاج در حال تفرق نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد. در این شکل بعد از لدر به ترتیب والد بخشنده (*Opata 85*) و کل حیدری آورده شده است. طول باند آل‌های مقاوم و حساس این

سیکل‌های واکنش زنجیره‌ای پلیمرز برای این ژن‌ها به ترتیب ۳۵، ۳۲، ۳۸ و ۳۶ بود.

نتایج و بحث

تلاقی برگشتی به کمک نشانگر ژن *Yr18*

مکان ژنی *Yr18* علاوه بر مقاومت به زنگ زرد، باعث مقاومت به زنگ قهوه‌ای (*Lr34*)، زنگ سیاه (*Sr57*) و سفیدک پودری (*Pm18*) می‌شود و به صورت *Yr18/Lr34/Pm38/Sr57* نشان داده می‌شود (McIntosh et al. 1987, Dyck et al. 2017). این ژن باعث ایجاد مقاومت تدریجی یا مقاومت در مرحله گیاه کامل می‌شود. از آنجایی که مقاومت این ژن از نوع غیر اختصاصی است شکسته نخواهد شد. شکل ۱ نتاج در حال تفرق در نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد. آل‌های مکان ژنی مرتبط با *Yr18* دارای دو باند با طول ۱۵۰ و ۲۲۹ جفت باز است که به ترتیب آل‌های مقاومت و حساسیت به زنگ زرد را نشان



شکل ۲. ستون نخست و دوم به ترتیب لاین استاندارد حامل ژن *Yr29* و رقم کل‌حیدری را نشان می‌دهند. سایر ستون‌ها نتایج BC_2F_1 را نشان می‌دهند. نتایج گزینش شده برای ژن *Yr29* با فلش نشان داده شده‌اند (برخی از نتایج آورده شده است).

Fig. 2. The first and second columns are standard line containing *Yr29* and Kalkhaydari cultivar, respectively. The rest columns are BC_2F_1 generation for *Yr29* gene. Selected progenies are shown with arrows (some filial are shown).

برگشتی انتخاب شدند. در هر تلاقی برگشتی ۴۰ بوته ژنوتیپ‌یابی شد. در تلاقی برگشتی نخست و دوم به ترتیب ۱۸ و ۲۰ بوته هتروزیگوت مشاهده شد. بر اساس آزمون کای اسکور، در هر دو نسل نسبت مشاهده شده با نسبت ۱:۱ اختلاف معنی‌داری نشان نداد.

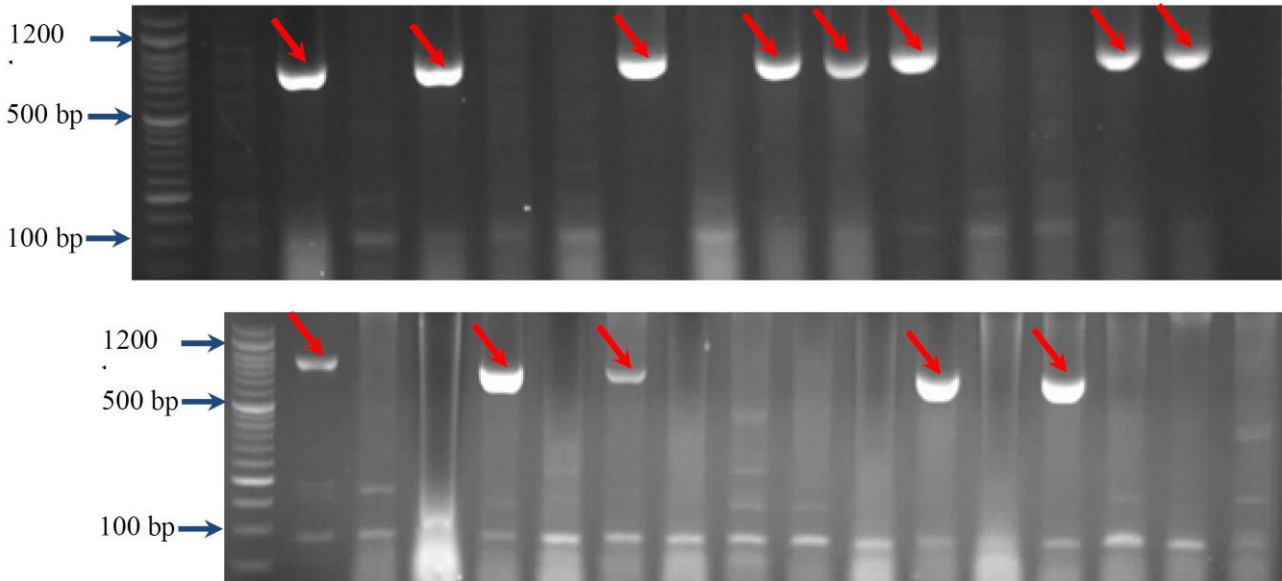
تلاقی برگشتی به کمک نشانگر ژن *Yr15*

این ژن از ارقام وحشی خویشاوند گندم، به ارقام گندم نان منتقل شده است. نشانگرهای اختصاصی این ژن نیز در سال ۲۰۱۸ معرفی گردید (Klymiuk et al. 2018). شکل ۴ نتایج در حال تفرق نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد. در مورد این ژن، آلل مقاوم دارای طول باند ۱۳۵۵ و آلل حساس دارای طول باند ۴۴۷ جفت باز و یا بدون باند هستند (Klymiuk et al. 2018). در رقم کل‌حیدری آلل حساس بدون باند بود. در شکل ۴، ژنوتیپ‌هایی که باند ۱۳۵۵ جفت باز را نشان دادند برای تلاقی برگشتی انتخاب شدند. در هر تلاقی برگشتی ۴۰ بوته ژنوتیپ‌یابی شد. در

مکان ژنی به ترتیب ۱۱۰ و ۹۵ جفت باز است (Lowe et al. 2011). با استفاده از این نتایج، نتایج هتروزیگوت (حامل ژن مقاومت) گزینش شدند. در هر تلاقی برگشتی ۴۰ بوته ژنوتیپ‌یابی شد. در تلاقی برگشتی نخست و دوم به ترتیب ۲۰ و ۱۷ بوته هتروزیگوت مشاهده شد. بر اساس آزمون کای اسکور، در هر دو نسل نسبت مشاهده شده با نسبت ۱:۱ اختلاف معنی‌داری نشان نداد.

تلاقی برگشتی به کمک نشانگر ژن *Yr5*

ژن *Yr5* یکی از پایدارترین ژن‌های مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای است. نشانگرهای اختصاصی این ژن در سال ۲۰۱۸ شناسایی شد (Marchal et al. 2018). این ژن مقاومت کامل اعطا می‌نماید و ممکن است در آینده مقاومتش در ایران شکسته شود. طول باند آلل‌های مقاوم و حساس این مکان ژنی به ترتیب ۸۵۸ و ۸۳ جفت باز است (Marchal et al. 2018). شکل ۳ نتایج در حال تفرق نسل BC_2F_1 را نشان می‌دهد. نتایج هتروزیگوت برای تلاقی



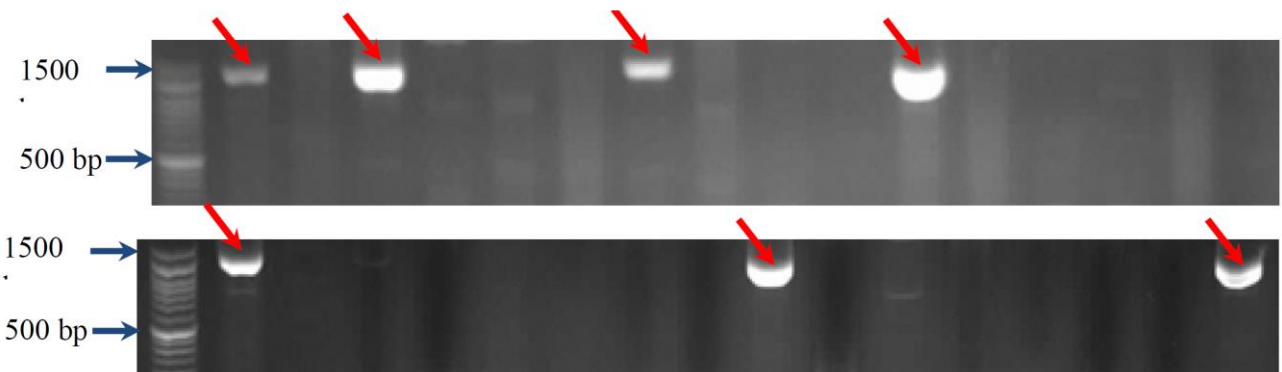
شکل ۳. نتاج گزینش شده (با فلش نشان داده شده‌اند) نسل BC₂F₁ برای ژن *Yr5* (برخی از نتاج آورده شده است).

Fig. 3. Selected progenies (shown with arrows) of BC₂F₁ generation for *Yr5* gene (some filial are shown)

و *Yr15* شکسته نشده است (Marchal et al. 2018). در چین نیز مقاومت تعداد بسیار محدودی از ژن‌ها از جمله *Yr5* و *Yr15* پایدار باقی مانده است (Bai et al. 2014). نتایج بررسی‌های موجود نشان می‌دهند ژنهای *Yr5* و *Yr15* مهم‌ترین ژنهای مقاومت در مرحله گیاهچه‌ای در سراسر دنیا هستند. در این پژوهش این ژن‌ها با استفاده از روش تلاقی برگشتی به کمک نشانگر به رقم حساس کل حیدری منتقل گردیدند.

تلاقی برگشتی نخست و دوم به ترتیب ۲۳ و ۱۸ بوته هتروزیگوت مشاهده شد. بر اساس آزمون کای اسکور، در هر دو نسل نسبت مشاهده شده با نسبت ۱:۱ اختلاف معنی‌داری نشان نداد.

در رابطه با زنگ زرد، تعداد زیادی ژن مقاومت نژاد اختصاصی شناسایی شده است ولی به دلیل تکامل سریع عامل بیماری، به طور معمول طول عمر این ژن‌ها کوتاه است. به عنوان مثال در کالیفرنیا فقط مقاومت دو ژن *Yr5*



شکل ۴. نتاج گزینش شده (با فلش نشان داده شده‌اند) نسل BC₂F₁ برای ژن *Yr15* (برخی از نتاج آورده شده است).

Fig. 4. Selected progenies (shown with arrows) of BC₂F₁ generation for *Yr15* gene (some filial are shown)

شود. در مورد منشاء این رقم اطلاعات زیادی وجود ندارد. برخی از پژوهشگران این رقم را یکی از اکسشن‌های سرداری و برخی دیگر آن را رقم متفاوت از سرداری می‌دانند. این رقم پابلند، متحمل به خشکی و دارای عملکرد خوب در شرایط دیم است. علی‌رغم خصوصیات مطلوب زراعی، این رقم حساس به زنگ زرد است که با انتقال ژن‌های *Yr5*، *Yr15*، *Yr18* و *Yr29* 85 به این رقم این مشکل برطرف شده است.

تعارض منافع نگارندگان

نگارندگان مقاله تعارض منافع ندارند.

سپاسگزاری

نویسندگان مقاله از پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (ABRII) به خاطر حمایت مالی این تحقیق و از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر به خاطر در اختیار قرار دادن بذور والد‌های 'S' *Yr5/6*Avocet*، 'S' *Yr15/6*Avocet*، Lalbahadur/Pavon و Opata 85 سپاسگزاری می‌نمایند.

ژن‌های *Yr29/Lr46/Sr58* و *Yr18/Lr34/Pm38/Sr57* باعث ایجاد مقاومت در مرحله گیاه کامل می‌شوند. این ژنها با اثر پلیوتروپیک، به چند پاتوژن مقاومت نشان می‌دهند. این پاتوژن‌ها مقاومت نسبی ایجاد می‌نمایند و مقاومت آنها پایدار است. ژن *Yr18* با فاصله کمی از ژن نکروزه شدن نوک برگ (LTN) قرار دارد. همین‌طور، ممکن است LTN به خاطر اثر پلیوتروپیک ژن *Yr18* باشد. به دلیل اهمیت بالای ژن‌های *Yr29/Lr46/Sr58* و *Yr18/Lr34/Pm38/Sr57* در اعطای مقاومت پایدار، در برنامه‌های جداگانه‌ای به رقم کل-حیدری منتقل شدند. برای ایجاد مقاومت پایدار هر می‌کردن ژن‌های مقاومت اختصاصی و غیراختصاصی می‌تواند راهکار مناسبی باشد (Fuchs 2017. Zhang et al. 2018. Beddow et al. 2015). در این راه استفاده از نشانگرهای ملکولی بسیار مفید است. انتظار می‌رود با هر می‌کردن ژن‌های *Yr5*، *Yr15*، *Yr18* و *Yr29* در رقم کل‌حیدری مقاومت پایداری حاصل گردد. رقم کل‌حیدری از ارقام قدیمی ایران است که به مدت طولانی (بیش از ۷۰ سال) در استان‌های فارس، کهگیلویه و بویراحمد و بخشی از اصفهان به طور گسترده کشت می‌شود.

منابع

- Afshari F., Torabi M., Malhipour A., 2003. Appearance of a new race of *puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in Iran. *Seed and plant Journal*. 19(4): 543-545.
- Afzal S.N., Haque M.I., Ahmedani M.S., Bashir S., Rattu A.R., 2007. Assessment of yield losses caused by *Puccinia striiformis* triggering stripe rust in the most common wheat varieties. *Pakistan Journal of Botany* 39: 2127-2134.
- Aktas H., Zencirci N., 2016. Stripe rust partial resistance increases spring bread wheat yield in south-eastern Anatolia, Turkey. *Journal of Phytopathology* 164: 1086-1096.
- Badebo A., Stubbs R.W., Van Ginkel M., Gebeyehu G., 1990. Identification of resistance genes to *Puccinia striiformis* in seedlings of Ethiopian and CIMMYT bread wheat varieties and lines. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 96: 199-210.
- Bai B., Du J.Y., Lu Q.L., He C.Y., Zhang L.J., Zhou G., Xia X.C., He Z.H., Wang C.S., 2014. Effective resistance to wheat stripe rust in a region with high disease pressure. *Plant Dis* 98(7): 891-897.
- Beddow J.M., Pardey P.G., Chai Y., Hurley T.M., Kriticos D.J., Braun H., Park R., Cuddy W.S., Yonow T., 2015.

- Research investment implications of shifts in the global geography of wheat stripe rust. *Nature Plants* 1, 15132.
- Dusunceli F., Cetin L., Albustan S., Beniwal S.P.S., 1996. Occurrence and impact of wheat stripe rust (*Puccinia striiformis*) In Turkey in 1994/95 crop season. 9th European and Mediterranean Cereal Rusts and Powdery Mildews Conference. *Netherlands*, p. 309.
- Dyck P.L., 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.
- FAO., 2010. The State of food insecurity in the world—Addressing food insecurity in protracted crises. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Fuchs M., 2017. Pyramiding resistance-conferring gene sequences in crops. *Current opinion in virology* 26:36–42.
- Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Lillemo M., Huerta-Espino J., Bhavani S., Singh S., 2014. Lr67/Yr46 confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 127, 781–789
- Hovmøller M.S., Justesen AF., 2007. Appearance of atypical *Puccinia striiformis* sp. tritici phenotypes in north-western Europe. *Australian Journal of Agricultural Research* 58,518–524.
- Huerta-Espino J., Singh R., Crespo-Herrera L.A., Villaseñor-Mir H.E., Rodriguez-Garcia M.F., Dreisigacker S., Barcenas-Santana D., Lagudah E., 2020. Adult Plant Slow Rusting Genes Confer High Levels of Resistance to Rusts in Bread Wheat Cultivars From Mexico. *Frontiers in Plant Science* 11:824.
- Huerta-Espino J., Singh R.P., German S., McCallum B.D., Park R.F., Chen W.Q., 2011. Global status of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Euphytica* 179, 143–160.
- Kilpatrick R.A., 1975. New cultivars and longevity of rust resistance, 1971-1975. USDA, Agricultural Research Services. Northeast Reg (Rep.), ARS-NE 64. Pp. 20.
- Klymiuk V., Yaniv E., Huang L., 2018. Cloning of the wheat Yr15 resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family. *Nature Communication* 9, 3735.
- Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeier W., 2006. Molecular genetic characterization of the Lr34/Yr18 slow rusting resistance gene region in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 114: 21-30.
- Lagudah E.S., 2011. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica* 179, 81–91.
- Liu R., Lu J., Zhou M., 2020. Developing stripe rust resistant wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with gene pyramiding strategy and marker-assisted selection. *Genetic Resources and Crop Evolution* 67, 381–391.
- Lowe I., Jankuloski L., Chao S., Chen X., See D., Dubcovsky J., 2011. Mapping and validation of QTL which confer partial resistance to broadly virulent post-2000 North American races of stripe rust in hexaploid wheat. *Theoretical and applied genetics* 123, 143–157.
- Marchal C., Zhang J., Zhang P., Fenwick P., Steuernagel B., Adamski N.M., Boyd L., McIntosh R., Wulff B.B.H., Berry S., Lagudah E., Uauy C., 2018. BED-domain-containing immune receptors confer diverse resistance spectra to yellow rust. *Nature plants* 4(9): 662-668.
- McIntosh R., Dubcovsky J., Rogers W., Morris C., Appels R., Xia X., Designators W. L., 2014. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2017 Supplement Morphological and Physiological Traits.
- Msundi E.A., Owuochi J.O., Oyoo M.E. 2021. Identification of bread wheat genotypes with superior grain yield and agronomic traits through evaluation under rust epiphytotic conditions in Kenya. *Scientific Reports* 11, 21415.
- Sharma-Poudyal D., Chen X.M., Wan A.M., Zhan G.M., Kang Z.S., 2013. Virulence characterization of international collections of the wheat stripe rust pathogen, *Puccinia striiformis* f. sp. tritici. *Plant Disease* 97: 379–386.
- Shewry P. R., 2009, Wheat. *Journal of experimental botany* 60, 1537–1553.
- Singh R.P., Herrera-Foessel S.A., Huerta-Espino J., Bariana H., Bansal U., McCallum B. C., 2012. “Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1 confers slow rusting, adult plant resistance to stem rust,” in Proceedings of the 13th international cereal rusts and powdery mildews conference (Beijing, China), 173.
- Singh R.P., Herrera-Foessel S.A., Huerta-Espino J., Lan C., Basnet B.R., Bhavani S., 2013. “Pleiotropic gene Lr46/Yr29/ Pm39/Ltn2 confers slow rusting, adult plant resistance to wheat stem rust fungus,” in Proceedings

- BGRI 2013 technical workshop (New Delhi, India), 17.1.
- Singh R.P., Huerta-Espino J., Bhavani S., Herrera-Foessel S.A., Singh D., Singh P., 2011. Race non-specific resistance to rust diseases in CIMMYT spring wheats. *Euphytica*. 179, 175–186.
- Torabi M., Madoukhi V., Nazari K., Afshari F., Forootan A.R., Ramai M.A., Golzar H., Kashani A.S., 1995. Effectiveness of wheat yellow rust resistance genes in different parts of Iran. *Cereal Rusts and Powdery Mildews Bulletin* 23: 9–12.
- Wellings C.R., 2011. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica* 179, 129–141.
- Wellings C.R., 2007. *Puccinia striiformis* in Australia: a review of the incursion, evolution, and adaptation of stripe rust in the period 1979–2006. *Australian Journal of Agricultural Research* 58, 567–75.
- William M., Singh R.P., 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(2):153-159.
- Yahyaoui A., Rajaram S., 2012. Meeting the challenge of yellow rust in cereal crops. Proceedings of the 2nd, 3rd and 4th Regional Conferences on Yellow Rust in the Central and West Asia and North Africa (CWANA) Region, ICARDA, Aleppo, Syria. P. 175.
- Zhang S., Wen Z., DiFonzo C., Song Q., Wang D., 2018. Pyramiding different aphid-resistance genes in elite soybean germplasm to combat dynamic aphid populations. *Molecular breeding* 38(3):29.