ت تهیه فایل ورد این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو ک
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

اهمیت غنی سازی خزانه ژنی محصولات زراعی با استفاده ازگونه‌های وحشی:
محدودیت‌ها و روش‌های غلبه بر موانع

مصطفی آقائی سربرزه

مقدمه

جایگزینی ارقام متنوع بومی با تعداد محدودی از ارقام اصلاح شده پرمحصول که غالباً دارای ساختار ژنتیکی یکنواخت و تا حدودی مشابه هستند، به همراه گسترش سیستم‌های پیشرفته زراعی موجب کاهش تنوع ژنتیکی لازم برای بسیاری از صفات مهم محصولات مختلف زراعی شده است. فرسایش ژنتیکی نه تنها ممکن است افزایش عملکرد و کیفیت محصول را از طریق به نژادی محدود سازد، بلکه آسیب پذیری آن را نیز به تنش های محیطی و زیستی افزایش می‌دهد. خویشاوندان وحشی گیاهان زراعی شامل اجداد محصولات زراعی و سایر گونه‌هایی که خویشاوندی کمتری با گونه‌های زراعی دارند، بصورت انکار ناپذیری در غنای خزانه ژنی وسیع برای به نژادگران کشاورزی مدرن بسیار مفید هستند. در مراحل اولیه این ذخایر ژنتیکی بعنوان منابع مقاومت غنای خزانه ژنی وسیع برای به نژادگران کشاورزی مدرن بسیار مفید هستند. در مراحل اولیه این ذخایر ژنتیکی بعنوان منابع مقاومت به بیماریها مورد توجه قرار گرفتند، اما اخیراً این گونه‌های گیاهی بعنوان منابع بالقوه

۱ـ دانشیار پژوهش موسسهٔ تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر

ت تهیه فایل ورد این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو ک
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

برای صفاتی نظیر کیفیت، مقاومت به شوری، سرما، خشکی، ورس، زودرسی و حتی عملکرد در نظر گرفته شده‌اند. بهرحال، در فرآیند انتقال ژنهای بیگانه[1] (ژنهای مورد انتقال از گونه‌های وحشی) به مراحل ویژه‌ای نیاز است که از شناسائی گونه‌ها و ژنوتیپ‌های حامل ژنهای مفید شروع، تا ارزیابی دقیق و همه جانبه نمونه ها و سپس تلاقی آنها با گونه‌های زراعی و انتخاب نتاج ارزشمند با استفاده از معیارهای گزینشی مناسب ادامه می‌یابد. انتقال ژن از گونه‌ها و منابع ژنتیکی به گونه‌های زراعی به عوامل مختلفی بستگی دارد که شامل سهولت تلاقی آنها با گونه‌های زراعی، میزان قرابت ژنتیکی و ژنومی آنها، میزان تشابه و نوترکیبی بین کروموزوم‌های دو گونه، امکان تبادل مواد ژنتیکی بین آنها و نحوهٔ توارث ژن‌های مورد نظر (پیچیده و ساده) و زنده ماندن نتاج اشاره نمود. در اغلب موارد، نتاج اولیه حاصل از تلاقی این گونه‌های وحشی با گونه‌های زراعی موجب انتقال خصوصیات نامطلوب مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و ژنتیکی به گونه زراعی می شود. با بهره گیری از روش‌های پیشرفته و مناسب اصلاحی، فنوتیپ این گیاهان را می‌توان در حد ارقام زراعی رساند. انتخاب روش استفاده از تنوع ژنتیکی موجود در این گونه‌های وحشی و انتقال آن به گونه‌های زراعی به قرابت تکاملی و درجه شباهت و نزدیکی ژنوم‌های این گونه هابستگی دارد. در مسیر انتقال ژن از گونه‌های وحشی به گونه‌های زراعی، موانع زیادی قبل و بعد از لقاح وجود دارد. از جمله این موانع می‌توان به ناتوانی دانه گرده در جوانه زنی، رشد کند لوله گرده و نفوذ ضعیف آن درون خامه و توقف رشد لوله گرده در خامه، تخمدان و تخمک، سقط جنین، ضعف و عقیمی هیبرید، حذف انتخابی کروموزوم‌های گونه گرده دهنده، کوتولگی، نکروزه شدن، کلروزه شدن و مرگ هیبرید، ناپایداری و یا اصطلاحاً شکستن هیبرید اشاره نمود. روش‌های متعددی جهت غلبه بر این موانع شناسائی و برای انتقال ژن‌های بیگانه استفاده شده‌اند.

[1] . Alien gene

ت تهیه فایل ورد این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو ک
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

بررسی فعالیت‌های انجام گرفته در زمینه تعداد گونه‌ها و تعداد ژن‌های منتقل شده به گونه‌های زراعی نشان دهنده پیشرفت قابل ملاحظه‌ای در مسیر استفاده از منابع ژنتیکی است.از لحاظ تعداد ژن‌های منتقل شده به محصولات زراعی به ترتیب گوجه فرنگی، گندم، برنج، سیب زمینی و آفتابگردان رتبه‌های نخست را به خود اختصاص داده‌اند. مقاومت به آفات و بیماریها بیشترین صفات منتقل شده را تشکیل داده‌اند. هرچند موانع زیادی هنوز در راه انتقال ژن از گونه‌های وحشی به گونه‌های زراعی وجود دارد، با این وجود به دلیل پیشرفت های زیادی که در زمینه روش های دورگ گیری، نجات جنین، غلبه بر مشکلات متعدد در راه انتقال ژن و نیز دسترسی به گونه‌های بیشتر ومتنوع‌تر خویشاوندان وحشی صورت گرفته است، در آینده باید منتظر انتقال ژن‌های بیشتری از خویشاوندان وحشی به گونه‌های زراعی بود.

واژه‌های کلیدی: خویشاوندان وحشی، روش‌های انتقال ژن، موانع انتقال ژن و صفات مطلوب.

گونه‌های وحشی، مخازن ارزشمند ژنی

توسعه سیستم‌های پیشرفتهٔ زراعی در کشاورزی صنعتی توأم با جایگزینی تعداد محدودی از ارقام اصلاح شدهٔ پرمحصول با ارقام متنوع بومی که عمدتاً دارای ساختار ژنتیکی مشابهی نیز هستند، باعث یکنواختی جمعیت گیاهی و کاهش قابل ملاحظهٔ تنوع ژنتیکی برای بسیاری از صفات مهم زراعی اعم از صفات کیفی و کمی در محصولات زراعی مختلف شده است. فرسایش ژنتیکی[1] نه تنها ممکن است افزایش بیشتر عملکرد و کیفیت محصول را از طریق به نژادی محدود می سازد، بلکه آسیب پذیری ژنتیکی[2] آن را نیز به تنشهای محیطی و زیستی افزایش می‌دهد (Knott and Devrak , 1976 ; Baum *et*

[1] Genetic erosion
[2] Genetic Vulnerability

al., 1992 ; Jiang *et al*., 1994). مثلاً در ژرم پلاسم موجود گندم تنوع ژنتیکی برای مقاومت به برخی از بیماریها یا وجود ندارد (مانند مقاومت به بیماری سیاهک ناقص هندی Karnal Bunt,) و یا بسیار محدود است (Villareal *et al*., 1994). از سوی دیگر برای اکثر ژن‌های مقاومت به این بیماری‌ها، نژادهای بیماریزا تکامل یافته‌اند (Dhaliwal *et al*., 1993 ; Dhaliwal and Uchimiya, 1999) و مستمراً ایجاد می‌شوند. بعنوان مثال اکثریت ۲۳ ژن شناخته شده برای مقاومت به زنگ زرد گندم[1] بدلیل تکامل نژادهای فیزیولوژیک جدید بیماریزا، کارآئی خود را از دست داده‌اند (McIntosh *et al*., 1995) و در حال حاضر مقاومت به زنگ زرد در ارقام پرمحصول گندم اصلاح شده در CIMMYT توسط ٥-٤ ژن کنترل می‌شود (Ma *et al*., 1997). گزارش‌های متعددی در مورد سایر صفات نیز وجود دارد. جدیدترین مثال در این زمینه، گسترش نژاد جدید زنگ سیاه[2] موسوم به UG99 است. این نژاد در سال ۱۹۹۹ از کشور اوگاندا گزارش شد که برای اولین بار برای ژن *Sr31* مقاومت به بیماری زنگ سیاه، بیماریزائی نشان داد. این ژن از چاودار به گندم منتقل شده بود و نزدیک به ٤٠ سال گندم را از این بیماری مصون نگه داشته بود. این بیماری اکنون بعنوان تهدیدی برای محصول گندم جهان بویژه در مناطق گرم و معتدل مطرح می‌باشد (Nazari *et al*., 2008). در زیر به مثال‌هائی از سودمندی این گونه‌ها اشاره شده است.

گونه های وحشی و خویشاوندان محصولات زراعی سازگاری وسیعی به شرایط آب و هوائی مختلف داشته و حامل ژن های بسیار مفیدی هستند (Jiang *et al*., 1994). در بدو امر این ذخایر ژنتیکی بعنوان منابع مقاومت به انواع بیماریها محسوب شدند، اما اخیراً این گونه‌های گیاهی بعنوان منابع بالقوه برای صفاتی نظیر کیفیت، مقاومت به شوری، مقاومت به سرما، مقاومت به خشکی، مقاومت به ورس، زودرسی، کیفیت و عملکرد مورد

---

1 *Puccinia striformis* f.sp. *tritici*
2 *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* Eriks. & E. Henn

توجه قرار گرفته‌اند (Knott, 1987).

علاوه بر این، با استفاده از تکنیک‌های ویژه و پیشرفته از گونه‌های خویشاوند می توان در برنامه‌های به نژادی استفاده نمود، بعنوان مثال، کاشا و کائو (Kasha and Kao, 1970) از گونه وحشی جو[1] در تولید گیاهان هاپلوئید در جو زراعی (*H. vulgare*) استفاده نمودند. علاوه بر این گونه، سایر گونه های گیاهی مانند سورگوم و ذرت (Laurie and Bennett, 1988a,b)، ارزن (Laurie, 1989) نیز جهت تولید گیاهان هاپلوئید در گندم بطور موفقیت آمیزی مورد استفاده قرار گرفت.

آپومیکسی (تکثیر غیرجنسی از طریق بذر) یکی از صفات بالقوه‌ای است که در گونه های وحشی پلی‌پلوئید مشاهده شده است (Hanna and Bashaw, 1987). انتقال این صفت و تظاهر آن در گیاهان، از جمله اهدافی است که به نژادگران جهت تثبیت هتروزیس در گونه های اهلی مد نظر دارند. بعنوان مثال در تلاقی گونه‌های آپومیکت *Pennisetum squamulatum* (نوعی ارزن) نتاج BC_3 و BC_4 که صفت آپومیکسی اختیاری[2] را نشان داده‌اند، تولید شدند (Dujardin and Hanna, 1989).

جنس براسیکا[3] شامل تعداد بسیاری از گونه‌های وحشی است که مخزن ژنی وسیعی را از لحاظ ژنتیکی و سیتوپلاسمی دارا است. بین گونه‌های اهلی براسیکا و گونه‌های وحشی متعلق به جنس براسیکا (Brassica)، سیناپیس (Sinapsis)، اروکا (Eruca) و دیپلوتاکسیس (Diplotaxis) تلاقی‌های زیادی داده شده است (Mizushima, 1980)که در بسیاری از مواقع فقط از طریق استفاده از تکنیک نجات جنین میسر بوده است. انتقال ژنهای بیگانه (هر ژنی که از منبعی غیر از گونه وحشی یا گونه‌های خویشاوند به گونه‌های زراعی منتقل گردد) در این جنس بمنظور توسعهٔ پتانسیل پایهٔ ژنتیکی آن برای مقاومت به آفات و امراض، مقاومت به شوری و خشکی ، کمیت و کیفیت روغن افزایش

---

[1] *Hordeum balbosome*
[2] Facultative apomixis
[3] *Brassica*

یافته است. با توجه به اینکه گونه‌های وحشی در این جنس، غالباً به گونه‌هائی با خویشاوندی کمتری تعلق دارند، تبادل مواد ژنتیکی در این گونه‌ها مشکل بوده و موانع زیادی در راه انتقال ژن وجود دارد (Chopra and Prakash, 1996.). عمده‌ترین دست‌ورزی ژنوم در جنس براسیکا، بازآفرینی آمفی پلوئیدهای طبیعی و تولید آمفی پلوئیدهای جدید بوده است. هر چند که آمفی پلوئیدهای تولید شده از لحاظ خصوصیات زراعی نامناسب هستند، اما منابع ژنی ارزنده‌ای برای برنامه‌های روزمره به نژادی و یا بعنوان گونه واسطه (Bridging species) در انتقال ژنهای بیگانه در این گونهٔ گیاهی محسوب می‌شوند. تلاقی بین گونه‌های اهلی و این آمفی پلوئیدها در برنامه‌های به نژادی تولید ارقام مقاوم به زنگ سفید در گونهٔ *B. juncea* و نیز ارقام دانه زرد در گونهٔ *B. napus* مفید بوده‌اند (Sidhu *et al*. 1996).

پس از گذشت ۲۰ سال و بر اساس گزارش‌های پریسکوت-آلن و پریسکوت-آلن(Prescott-Allen and Prescott-Allen ; 1986 , 1988)، پیشرفت قابل ملاحظه‌ای در زمینه های هیبریداسیون و روشهای مولکولی در به نژادی صورت گرفته، بنحوی که بر اساس اطلاعات موجود امکان انتقال ژن و استفاده از گونه‌های وحشی با قرابت ژنتیکی بسیار دورتر فراهم گردیده است.

تنکسلی و مک کوش (Tanksley and McCouch, 1997) به ظرفیت قابل توجه نقشه یابی ژنومی[1] برای بهره برداری از تنوع ژنتیکی خویشاوندان وحشی اشاره نمودند و پیشنهاد کردند که با بررسی بیشتر از خزانه ژنی گونه‌های وحشی می توان ژن‌های جدید بسیار موثری را کشف نمود. هرچند مقالات زیادی به اهمیت و ظرفیت بالای گونه های وحشی و صفات مفیدی که به محصولات زراعی خاصی منتقل شده اشاره نموده‌اند، اما اطلاعات کاملی از تعداد ژن‌هائی که به ارقام جدید منتقل شده‌اند پس از گزارش پریسکوت-آلن و پریسکوت-آلن در دهه ۱۹۸۰ موجود نیست

[1] Genome Mapping

.(Hajjar and Hodgkin , 2007)

هاجار و هودکین (Hajjar and Hodgkin , 2007) با مرور تحقیقات گذشته، ژنهائی که از گونه‌های وحشی به محصولات زراعی مهم منتقل شده‌اند را مطالعه و گزارش نمودند. در گزارش آنها به اقداماتی که پس از گزارش پریسکوت-آلن و پریسکوت-آلن یعنی دوره ۱۹۸۰ تا ۲۰۰۵ انجام شده، پرداخته شده است. هاجارو هودکین (Hajjar and Hodgkin , 2007) محصولات زراعی مهمی که در کشاورزی جهان نقش اصلی را ایفا می نمایند (شامل برنج، گندم، جو، ذرت، سورگوم، ارزن، کاساوا، سیب زمینی، نخود، نخودفرنگی، عدس، سویا، لوبیا، نخودکفتری، موز، بادام زمینی، آفتابگردان، گوجه فرنگی و کاهو) را مورد بررسی قرار دادند و به ژن‌های گونه‌های وحشی که در برنامه‌های دورگ گیری و تولید ارقام جدید استفاده شده‌اند، اشاره کرده‌اند.

گونه‌های وحشی در اصلاح نیشکر در نیمه اول قرن بیستم استفاده شده‌اند. امکان بهره برداری از این گونه‌های گیاهی در برنامه‌های به نژادی محصولات اصلی در دهه ۱۹٤۰ و ۱۹۵۰ مشخص شد (Pluncket *et al*. 1987) و استفاده از ژن‌های وحشی اهمیت برجسته خود را در دهه‌های ۱۹۷۰ و ۱۹۸۰ در دامنه وسیعی از محصولات زراعی یافتند (Hoyt, 1988). هرچند بسیار دیرتر از اولین محققین و نویسندگان در این زمینه که اهمیت رو به تزاید این گونه‌ها را مورد بررسی قرار داده بودند، پریسکوت-آلن و پریسکوت-آلن (Prescott-Allen and Prescott-Allen ; 1986 , 1988) در دو مقاله اهمیت خویشاوندان وحشی گونه‌های زراعی در اقتصاد آمریکای شمالی و تولید محصولات زراعی را مرور کرده و اطلاعات موجود در زمینه استفاده از ژنهای وحشی در ارقام زراعی تا آن زمان را جمع بندی نمودند. بر اساس محاسبات آنها، مشارکت گونه‌های وحشی در افزایش عملکرد و کیفیت محصولات زراعی مورد کشت در آمریکا یا محصولات وارداتی به آن کشور، بالغ بر ۳٤۰ میلیون دلار در سال بوده است(Prescott-Allen and Prescott-Allen , 1986).

از بین گونه‌های زراعی بیشترین تلاقی‌های بین گونه‌ای و بین جنسی در گندم انجام گرفته و اطلاعات زیادی در زمینه انتقال ژن از گونه‌های وحشی در گندم بدست آمده است. به همین دلیل در ادامه مطالب برای بیان و تشریح بسیاری از شیوه‌های انتقال ژن، موانع موجود و روش‌های غلبه برآنها از فعالیت‌هائی که در مورد گندم بعنوان مدل بکار رفته، استفاده شده است. خصوصیت سه نسخه‌ای قسمت زیادی از مواد ژنتیکی گندم موجود در ژنوم‌های A ، B وD قابلیت ویژه‌ای را به گندم داده است. قابلیت سه نسخه‌ای بودن اکثر ژن‌ها در گندم، انتقال ژن‌های بیگانه را میسر می سازد.با توجه به اینکه اولاً گندم می‌تواند حذف و یا اضافه شدن یک یا چند کروموزوم کامل را تحمل کند، و ثانیاً حضور دو نسخه دیگر از مواد ژنتیکی می تواند حذف قسمت مشابه روی ژنوم دیگر که در اثر تبادل (ترانسلوکاسیون یا نوترکیبی) با گونه وحشی مبادله شده است را جبران نماید[1].

مک فادن (McFadden, 1930) برای اولین بار از گونه‌های خویشاوند گندم، ژن مقاومت به زنگ سیاه را از گونه تتراپلوئید *Triticum dicoccoides* به گونه هگزاپلوئید زراعی منتقل ساخت و به این ترتیب رقم"Hope" را تولید نمود. این رقم مقاوم به زنگ در سطح وسیعی در آمریکا مورد کشت قرار گرفت و طولانی ترین دورهٔ کنترل زنگ را در تاریخ آن کشور به ثبت رسانید(Goodman *et al*., 1987). از آن به بعد، گونه‌های تتراپلوئید و هگزاپلوئید گندم نه تنها در تمام ترکیبات بطور موفقیت آمیزی با هم تلاقی داده شدند، بلکه با گونه های متعلق به به جنس های خویشاوند یعنی : *Aegilops* ، *Agropyron* ، *Secale* ، *Hynaldia* ، *Hordeum* و *Elmus* تلاقی داده شده‌اند (جهت اطلاع بیشتر رجوع شود به : Knott and Dvorak, 1976 ; Stalker, 1980; Sears, 1981 ; Sharma and Gill, 1983 ; Gale and Miller, 1987 ; Islam and Shephered , 1991 ; Khush and Brar 1988; Jauhar, 1993 ; Jiang *et al*., 1993 ; Jiang

[1] Compensating effect

.(*et al*., 1994 ; Friebe *et al*., 1996)

گونه‌های وحشی در اصلاح گونه‌های زراعی مورد استفاده و بحث‌های زیادی قرار گرفته‌اند. مثال‌های متعدد دیگری در این زمینه وجود دارد. به این منظور می‌توان به منابع بسیاری از جمله; Sharma and Gill, Harlan,1976 ; Knott and Devorak, 1976 ; 1983 ; Gale and Miller 1987 ; Brar and Khosh, 1983 ; Brar, 2005; Kaloo, 1992 ; Jiang *et al*., 1994 ; Friebe *et al*., 1996 ; Prescott-Allen and Prescott-Allen , 1986 اشاره نمود.

سطوح خزانه ژنی در انتقال ژن به گونه های اهلی

جیانگ و همکاران (Jiang *et al*., 1994) و فریبی و همکاران (Friebe *et al*., 1996) خزانه ژنی موجود در گونه های وحشی را از لحاظ ساختار ژنومی و میزان قرابت با گونه‌های اهلی و سهولت تلاقی به سه دسته شامل خزانه ژنی اول[1]، دوم[2] و سوم[3] طبقه بندی نمودند. این خزانه‌های ژنی در گندم بعنوان یک گیاه مدل که بیشترین تلاش‌ها برای انتقال ژن در آن صورت گرفته بصورت زیر تقسیم بندی شده است. دسته اول یا خزانهٔ ژنی اولیه گندم معمولی (*T. aestivum* 2n=6x=42, AABBDD)شامل گونه‌های هگزاپلوئید بومی ،گونه دهندهٔ ژنوم A (*T. urartu, T. monococcum,* و *T. boeticum*) گونهٔ دهندهٔ ژنوم D (*Ae. squarrosa* Syn. *T. tauschyii*)می‌باشند. ژن‌های متعلق به این سطح خزانهٔ ژنی را می‌توان با تلاقی مستقیم گونه های حامل این ژنوم‌ها و گندم معمولی و بهره مندی از نوترکیبی بین کروموزوم‌های هومولوگ[4] متعاقب با تلاقی برگشتی بهمراه گزینش برای صفت مورد نظر انتقال داد (Gill and Raupp , 1987 ; Cox , 1998 ; Jiang *et al*, 1994). به جز در موارد خاصی که ممکن است تکنیک نجات جنین[5] مورد نیاز باشد،

[1] Primary gene pool
[2] Secondary Gene Pool
[3] Tertiary gene pool
[4] Homologous recombination
[5] Embryo rescue

در این حالت تولید بذر F_1 به تکنیک های پیچیدهٔ سیتوژنتیکی نیاز ندارد.

مخزن ژنی دوم شامل گونه های گیاهی است که قرابت ژنتیکی زیادی با گندم زراعی دارند و اکثراً شامل گونه‌های پلی پلوئید گندم و آژیلوپس (*Aegilops*)هستند که دارای حداقل یک ژنوم مشترک با گندم می باشند. گونه‌های متعلق به بخش Sitopsis (*Aegilops sharonensis , Ae. searsi , Ae. longisima , Ae. speltoides, Ae. bicornis*) نیز در این خزانه ژنی قرار داده شده‌اند، زیرا هر چند که حامل ژنوم‌های مشابه ژنوم B گندم هستند، اما جفت و جور شدن کروموزوم‌های آنها با کروموزوم های گندم کم بوده و انتقال ژن از این گونـــه‌ها به گندم مشکل می باشد. از این خزانهٔ ژنی نیز با تلاقی مستقیم و گزینش برای ژن مورد نظر می توان انتقال ژن را انجام داد، به شرطی که ژن(های) مورد نظر روی کروموزوم (های) ژنوم مشابه با ژنوم گندم قرار داشته باشند. در صورتیکه ژن مورد نظر روی ژنوم متفاوت واقع شده باشد، همانند مخزن ژنی سطح سوم نیاز به روش‌های سیتولوژیکی ویژه‌ای خواهد بود که انتقال ژن میسر شود.

سطح سوم خزانهٔ ژنی گندم شامل گونه‌های دیپلوئید و پلی پلوئیدی است که حامل ژنوم‌های متفاوتی با ژنوم‌های گندم می‌باشند. کروموزوم‌های این گونه‌ها با کروموزوم‌های گندم هومولوگ نیستند (بعبارت دیگر صد در صد مشابه نیستند و در هنگام تقسیم میوز با هم جفت نمی‌شوند)، بلکه قرابت ژنتیکی داشته که اصطلاحاً آنها را کروموزوم‌های هومویولوگ یا تقریباً مشابه[1] می‌نامند. با توجه به عدم تشابه ژنتیکی کروموزوم‌ها، انتقال ژن از این گونه‌ها از طریق نوترکیبی، مشابه آنچه که بین کروموزوم‌های هومولوگ انجام می‌شود، امکان پذیر نیست. این کار از طریق تکنیک‌های ویژه سیتوژنتیکی، ترانسلوکاسیون (Translocation) با استفاده از پرتوهای پر انرژی (مانند اشعه X) و یا کشت بافت امکان پذیر است. این نوع تقسیم بندی از لحاظ سطوح خزانه ژنی تا حد زیادی برای سایر محصولات نیز قابل استفاده می‌باشد.

[1] Homoeologous chromosomes

فرآیند انتقال ژن از گونه‌های وحشی و موانع موجود

مراحل خاصی برای انتقال ژن‌های بیگانه لازم است. اولین مرحله، شناسائی گونه‌ها و ژنوتیپ‌های موجود که حامل ژنهای مفید می‌باشند[1]، در هر گونه است. تمام نمونه‌های متعلق به یک گونهٔ وحشی ضرورتاً حامل ژن‌های مفید نیستند و حتی درون یک نمونه نیز امکان تنوع برای یک صفت خاص وجود دارد (Knott and Devorak, 1976). ارزیابی دقیق نمونه‌های وحشی پیش نیاز موفقیت در مراحل بعدی است. مراحل بعد شامل تلاقی و انتخاب گیاهان با استفاده از معیارهای گزینشی مناسب می باشد. انتقال ژن در این مراحل خود بستگی به موارد متعدد دیگری دارد که از جملهٔ آنها می‌توان به سهولت تلاقی بین گونهٔ وحشی و گونه زراعی، میزان قرابت ژنتیکی و ژنومی آنها، میزان نوترکیبی بین کروموزوم‌های دو گونه و امکان تبادل مواد ژنتیکی آنها و بالاخره نحوهٔ توارث ژن مورد نظر (پیچیده و ساده) اشاره نمود.

تقریباً در اغلب موارد، نسل‌های اولیهٔ حاصل از تلاقی گونه‌های وحشی با گونه‌های زراعی از لحاظ صفات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و ژنتیکی بسیار نامطلوب می باشند، اما با بهره گیری از روش های مناسب اصلاحی (مانند تلاقی‌های برگشتی مکرر)، فنوتیپ این گیاهان را می‌توان به حد ارقام زراعی ارتقا داد (Mujeeb-Kazi, 1993). انتخاب شیوهٔ مناسب در بهره برداری از تنوع ژنتیکی موجود در این گونه‌های وحشی و انتقال آن به گونه‌های زراعی می‌تواند بر اساس قرابت تکاملی و درجهٔ شباهت ژنوم های این گونه ها صورت پذیرد.

در هنگام انتقال ژن‌های بیگانه به گونه‌های زراعی، موانع زیادی مشاهده می‌شود. کوش و برار (Khosh and Brar, 1992) این موانع را به دو دسته موانع قبل از تلقیح[2] و موانع بعد از تلقیح[3] تقسیم بندی نموده‌اند.

---

[1] Germplasm cataloging
[2] Pre-fertilization barriers
[3] Post-fertilization barriers

از موانع دسته اول می‌توان به ناتوانی دانهٔ گرده در جوانه زنی، رشد آهسته لوله گرده، ضعف نفوذ آن در خامه و توقف رشد لوله گرده در خامه، تخمدان و تخمک اشاره نمود. دسته دوم شامل موانعی هستند که بعد از باروری رخ می‌دهند. از این جمله می‌توان به مواردی از قبیل سقط جنین، ضعف و عقیمی هیبرید، حذف انتخابی کروموزوم‌های گونهٔ دهنده[1] ، مرگ هیبرید[2]، ناپایداری و یا اصطلاحاً شکستن هیبرید[3] (برگشت هیبرید به ژنوتیپ‌های والدینی) اشاره کرد (Khush and Brar, 1992 ; Baum *et al*., 1992).

مرگ هیبرید عمدتاً بدلیل رشد غیر طبیعی آندوسپرم است که باعث سقط جنین می‌شود. بدلایل زیادی در مرحلهٔ گیاهچه‌گی نیز ممکن است گیاهان هیبرید از بین بروند. عوامل ژنتیکی و فیزیولوژیکی متعددی در این رابطه موثر هستند. بعنوان مثال می‌توان به وجود ژن‌هایی با اثر مکمل[4] مانند کوتولگی هیبرید[5]، نکروزه شدن هیبرید[6] و کلروزه شدن هیبرید[7] اشاره نمود.

عقیمی هیبرید از جمله مواردی است که در تلاقی‌های بین گونه‌أی و بین جنسی مشاهده می‌شود. مهم‌ترین دلیل عقیمی هیبریدها، توزیع نابرابر تعداد کروموزوم‌ها در تقسیم میوز می‌باشد. دانه گرده در این خصوص حساس تر بوده و قابلیت تحمل کاهش یا افزایش کروموزوم‌ها را ندارد. ناپایداری وشکستن هیبرید و برگشت آن به ژنوتیپ والدینی ممکن است در نسل دوم به بعد صورت گیرد.

روش‌ها وتکنیک‌های متعددی جهت غلبه بر این موانع ابداع شده‌اند که بطور موفقیت آمیزی جهت انتقال ژن‌های بیگانه از هرسطح مخزن ژنی مورد استفاده قرار گرفته‌اند

---

[1] Selective chromosomal elimination
[2] Hybrid inviability
[3] Hybrid breakdown
[4] Complementary effect
[5] Hybrid dwarfism
[6] Hybrid necrosis
[7] Hybrid chlorosis

(جدول ۱). در ادامه مطالب این روش ها به اختصار توضیح داده شده‌اند.

روش‌های غلبه بر موانع انتقال ژن از گونه‌های وحشی

ژنوتیپ گونهٔ زراعی و نیز گونهٔ وحشی مورد استفاده در به ثمر رسیدن تلاقی تاثیر بسزائی دارد (Baum *et al*., 1992 ; Jiang *et al*., 1996). بعنوان مثال ترکیب دو ژنوتیپ در تلاقی دو گونه خاص ممکن است سازگار باشد درصورتیکه در تلاقی دو ژنوتیپ دیگر از همین دو گونه ناسازگاری مشاهده شود. بعنوان مثال، لین (Lein ,1943) سازگاری و تلاقی پذیری گونه‌های خویشاوند را با گندم به دو ژن Kr_1 وKr_2 نسبت داد. آلل غالب این ژن‌ها باعث عدم سازگاری گندم و چاودار می گردد. این ژن‌هادارای اثر افزایشی بوده و به ترتیب روی کروموزوم‌های 5B و 5A گندم قرار دارند (Lange and Riley, 1973). تأثیر آللKr_1 بیشتر از دیگری می‌باشد(Baum *et al*., 1992). حداقل دو ژن دیگر که میزان تلاقی پذیری را کنترل می نمایند و روی کروموزوم‌های گروه هومویولوگ شماره پنج (5A, 5B, 5D) قرار دارند، تا کنون شناسائی شده‌اند و در حال حاضر تعداد این ژن‌ها به چهار عدد رسیده است(Riley and Chapman, 1967; Falk and Kasha, 1983 ; Yen *et al*., 1986 ; Luo *et al*., 1992). اکثر ارقام زراعی گندم متعلق به دسته ارقام با تلاقی پذیری کم (دارای آلل‌های غالب *Kr*) هستند (Baum *et al*., 1992).

گندم هگزاپلوئید ‘Chinese Spring’ که در برنامه‌های انتقال ژن‌های بیگانه مورد استفاده زیادی دارد، حامل سه ژن مغلوب kr_1 , kr_2 و kr_3 است و به همین دلیل دارای تلاقی پذیری زیادی نسبت به سایر ارقام زراعی گندم می‌باشد(Riley and Chapman, 1967 ; Snape *et al*., 1979 ; Falk and Kasha 1983). این رقم از سوی بسیاری از محققان بعنوان یکی از بهترین پایه‌های ژنتیکی بمنظور انجام برنامه‌های دورگ گیری بین گونه‌أی و بین جنسی شناخته شده است (Jiang *et al*., 1994). ین وهمکاران (Yen *et al*., 1986) و لیو و همکاران (Luo *et al*., 1992) ارقام گندمی را در چین یافته‌اند که دارای آلل مغلوب kr_4 روی کروموزوم شماره 1A بوده و بدلیل وجود این ژن، تلاقی پذیری آنها

با چاودار بمراتب بیشتر از 'Chinese Spring' می‌باشد.

در تلاقی‌های بین گونه‌أی و بین جنسی اختلاف در تلاقی‌های دوجانبه نیز گزارش شده که عمدتاً بدلیل تأثیر عوامل سیتوپلاسمی است(Khush and Brar, 1992). بهر حال در صورتیکه اطلاعات قبلی در مورد تلاقی خاصی وجود نداشته باشد، انجام تلاقی دو جانبه ضروری به نظر می‌رسد. علاوه بر ترکیب پذیری والدین، عوامل ژنتیکی دیگری نیز وجود دارند که ممکن است باعث از بین رفتن گیاهان هیبرید شوند. از آن جمله می‌توان ژن‌های با اثر مکمل که قبلاً به آنها اشاره شد را ذکر نمود. انتخاب والدین فاقد این ژن‌ها کمک شایان توجهی در دستیابی به هیبریدهای فعال می‌نماید.

کلیه موانعی که درتلاقی‌های بین گونه‌ای یا بین جنسی مشاهده می‌شوند در واقع عوامل ژنتیکی، فیزیولوژیکی و یا مورفولوژیکی هستند که در مسیر تکامل در گونه‌های گیاهی برای حفاظت از ماهیت ژنتیکی از سایر گونه‌ها ایجاد شده‌اند. هر چند این عوامل از ماهیت ژنتیکی یک گونه حفاظت می کنند، اما از نظر به نژادی یک مانع برای جریان ژنی از گونه‌ای به گونه دیگر است و باید در مراحل پیش به نژادی[1] اثر این موانع موقتاً حذف شوند تا بدین وسیله امکان انتقال ژن از یک مسیر تکاملی (گونه وحشی) به مسیر دیگر (گونه زراعی) امکان پذیر گردد. بر اساس نوع وزمان وقوع موانع، روش‌های متعددی برای غلبه بر آنها پیشنهاد و استفاده شده‌اند، که از جمله می‌توان به موارد زیر اشاره نمود:

۱- غلبه بر موانع قبل از تلقیح[2]

۱-۱-تغییر تعداد کروموزوم‌های پایه

بسیاری از موانعی که از تلقیح گامت‌ها جلوگیری به عمل می‌آورند، در اثر اختلاف سطح پلوئیدی (تفاوت در تعداد کروموزوم‌ها) گونه‌های مورد تلاقی ناشی می‌شود.

[1] Pre-breeding
[2] Pre-fertilization barriers

گونه‌های متعددی مانند گندم، پنبه، سیب زمینی، تنباکو، یولاف، نیشکر، بادام زمینی، برخی گونه‌های متعلق به جنس *Brassica* و غیره پلی پلوئید هستند. اکثر گونه‌های وحشی این محصولات یا دیپلوئید هستند و یا دارای سطح پلوئیدی کمتری از گونه‌های زراعی می‌باشند. در این موارد تلاقی بین گونه‌های زراعی و گونه‌های وحشی مشکل می‌باشد. جهت رفع این مشکل روش هایی نظیر دوبرابر کردن کروموزوم‌های والد با سطح پلوئیدی کمتر می‌تواند مؤثر باشد. در ضمن در صورت امکان تلاقی، غالباً گونه با سطح پلوئیدی بالاتر بعنوان والد مادری در نظر گرفته می‌شود. در سیب زمینی، مقاومت به نماتد سیستی سیب زمینی در گونه خویشاوند نزدیک آن (*Solanum verni*) یافت شده است. این گونه دیپلوئید بوده در صورتیکه سیب زمینی زراعی تتراپلوئید است. با استفاده از دو روش زیر بین این دو گونه تلاقی صورت گرفته و ژن مقاومت به گونه زراعی منتقل شده است(Brown and Caligani, 2008):

- دوبرابر کردن کروموزوم‌های *Solanum verni* با استفاده از کلشی سین و سپس تلاقی با گونه زراعی
- تولید گیاهان دی هاپلوئید گونه زراعی و سپس تلاقی با گونه وحشی و متعاقب آن دو برابر کردن کروموزوم‌های گیاه هیبرید با استفاده از کلشی سین.

از همین روش برای انتقال مقاومت به بلایت از گونه *S. demissum* به سیب زمینی زراعی استفاده شده است (Brown and Caligani, 2008).

۲-۱- استفاده از گونه‌های رابط[1]

در مواردی که تلاقی بین دو گونه با سطح پلوئیدی مشابه و یا متفاوت مشکل و یا امکان پذیر نیست، استفاده از گونهٔ سومی[2] می‌تواند در انجام موفقیت آمیز تلاقی مؤثر باشد. این تکنیک در گندم، تنباکو، سیب زمینی، کاهو و نیشکر کاربرد فراوانی دارد.

[1] Bridging species technique
[2] Bridiging species

بعنوان مثال، بسیاری از گونه‌های دیپلوئید متعلق به گونه‌ها و جنس‌های خویشاوند دیپلوئید گندم قابلیت تلاقی با گندم هگزاپلوئید را ندارند. در این حالت، گونه‌های تتراپلوئید بعنوان گونه رابط جهت انتقال ژن از گونه وحشی دیپلوئید به گونهٔ هگزاپلوئید مورد استفاده قرار می‌گیرد. بدین منظور ابتدا گونه دیپلوئید را با گونهٔ تتراپلوئید تلاقی داده و سپس کروموزوم‌های هیبرید تریپلوئید حاصله را دو برابر می‌نمایند. بدین ترتیب آمفی پلوئید (هگزاپلوئید) بدست آمده، دارای سطح کروموزومی مشابه با گندم هگزاپلوئید بوده و می‌تواند با گندم هگزاپلوئید تلاقی داده شود.

۳-۱- استفاده از هورمون‌های رشد

هورمون‌های گیاهی متعددی وجود دارندکه باعث تحریک رشد لوله گرده شده و رشد ونمو جنین را افزایش می‌دهند. این هورمون‌ها دوره پذیرش گرده کلاله را نیز افزایش داده و از ریزش گل‌های تلقیح شده جلوگیری می‌کنند. استفاده از جیبرلیک اسید (GA_3) و سایر هورمون‌های رشد احتمال بدست آوردن هیبرید را افزایش می‌دهند.

جیبرلیک اسید (GA_3) بمیزان ۷۵ میلی‌گرم در کیلوگرم بصورت تزریق به والد مادری یک تا دو روز قبل و بعد از گرده افشانی در حال حاضر در تلاقی بین جنسی و بین گونه‌ای در گندم و جو مورد استفاده زیادی دارد. بطور کلی جیبرلیک اسید (GA_3) تعداد بذرهای هیبرید و همچنین درصد بذرهای دارای جنین را افزایش می‌دهد. مصرف ایندول استیک اسید[1] به میزان ۱۰۰ میلی‌گرم در کیلوگرم نیز دراین گونه تلاقی‌ها گزارش شده است. در این حالت یک روز قبل و یک روز بعد از گرده افشانی محلول حاوی هورمون از طریق سرنگ معمولی به پدانکل تزریق می شود. دراین تکنیک ابتدا در قسمت فوقانی پدانکل و در مجاورت سنبله سوراخ ریزی با نوک سوزن ایجاد می‌شود و سپس محلول مورد نظر از قسمت تحتانی پدانکل تزریق می‌شود. در نهایت منافذ تحتانی با استفاده از مواد چربی مانند کرم یا وازلین مسدود می‌شود. این تکنیک در تلاقی گندم × ذرت کاربرد

[1] Indol acetic acidAA

فراوانی دارد.

با توجه به گونه گیاهی و موانع قبل از تلقیح ، روش‌های مختلفی جهت رفع آنها ایجاد شده است. بعنوان مثال می‌توان به کوتاه کردن کلاله، استفاده از گرده های راهنما[1](جهت تحریک گرده‌های گونه وحشی برای تندش و رشد روی کلاله گونه زراعی که در حالت طبیعی بعلت ناسازگاری امکان پذیر نیست، گرده‌های گونه زراعی را با تیمارهای الکل یا پرتوافشانی از بین برده و با گرده گونهٔ وحشی مخلوط نموده و روی کلالهٔ گونهٔ زراعی استعمال می‌نمایند. ترشح موادی که از دیواره گرده از بین رفته در کلالهٔ گونهٔ زراعی صورت می‌گیرد، باعث رفع مانع جوانه زنی گردهٔ گونهٔ وحشی می‌گردد) و گرده افشانی و تلقیح در *in vitro* ، امتزاج پروتوپلاست اشاره نمود.

۲- غلبه بر موانع بعد از تلقیح[2]

در مراحل اولیه انتقال ژن بین گونه وحشی و گونه زراعی ممکن است حتی تلقیح انجام شود، اما به دلیل وجود موانع مختلف پس از تلقیح، امکان تولید هیبرید میسر نشود. تعداد این نوع موانع بسیار زیاد می‌باشد که برای رفع هر یک از آنها روش هایی ارائه شده‌اند که در ادامه تقسیم بندی و توضیح داده می‌شوند.

۱-۲- روش های غلبه بر ناتوانی و ضعف هیبرید[3]

ضعف و ناتوانی هیبرید از جمله اولین موانعی است که ممکن است پس از تلقیح حادث شود. این ضعف ممکن است از عدم توانائی جنین برای ادامه حیات تا عقیمی هیبرید دیده شود.

۱-۱-۲-تکنیک نجات جنین[4]

بدلیل عدم تکامل آندوسپرم، سقط جنین هیبرید از جمله مواردی است که در تلاقی‌های

---

[1] Mentor Pollen
[2] Post-fertilization barriers
[3] Hybrid Weakness
[4] Embryo rescue

بین گونه‌ای و بین جنسی به فراوانی دیده می‌شود (Baum *et al*., 1992). این پدیده بستگی به درجه خویشاوندی ژنوم دو والد ممکن است در مراحل مختلف نمو رخ دهد. در چنین حالاتی، جنین را در مراحل اولیه نمو جدا کرده و در محیط کشت مصنوعی رشد می‌دهند. با استفاده از این تکنیک که کاربردی‌ترین جنبهٔ بیوتکنولوژی در به نژادی محسوب می‌شود، تعداد بسیار زیادی بذر هیبرید از تلاقی‌های بین گونه‌ای و بین جنسی در گندم، برنج، جو، پنبه، براسیکا، لگوم ها و غیره بدست آمده است.

در گندم، جنین ۱۰ تا ۱٤ روز بعداز گرده افشانی جدا شده و در محیط کشت ساده (معمولاً محیط کشت MS) کشت می‌شود. گیاهچه بعد از رشد، به گلدان و سپس مزرعه منتقل می‌شود. در صورتیکه سقط جنین در مراحل بسیار ابتدایی نمو جنین رخ دهد، به نحوی که جدا سازی آن امکان پذیر نباشد،کشت تخمک و یا حتی کشت تخمدان انجام می‌شود (Jiang *et al*.,1994).

تلاقی‌های دو جانبه[1]

در برخی از تلاقی‌های بین گونه‌ای، اثر متقابل هسته و سیتوپلاسم باعث عقیمی و از بین رفتن جنین و یا گیاه F_1 می‌شود. در تلاقی معکوس ممکن است چنین موردی اتفاق نیفتد. بعنوان مثال سیتوپلاسم *Triticum timophivee* در هیبرید این گیاه با گندم باعث نرعقیمی می‌شود، در حالی که تلاقی معکوس آن بارور است (Wilson and Ross, 1962) و یا در جنس براسیکا در تلاقی *Brassica napus* × *B. oleracea* ، اگر *B. napus* بعنوان والدمادری در نظر گرفته شود، بذر هیبرید با قدرت زنده مانی بالا بدست می‌آید، در صورتی که اگر *B. oleracea* والد مادری باشد، بذری تولید نمی‌شود (Brown and Caligani, 2008).

۳-۱-۲- تولید آمفی پلوئید و تلاقی برگشتی جهت رفع عقیمی هیبرید

[1] Reciprocal crosses

سطح عقیمی هیبرید بین گونه‌ای بستگی بـه قرابـت ژنتیکـی ژنـوم‌هـای دو والـد دارد. عقیمی گیاهان F_1 بیشتر ناشی از اختلاف تعداد کرومـوزوم‌هـای پایـه اسـت. عـدم جفـت شدن کروموزوم‌ها درفرآیند تقسیم میوز و تولید گامت‌های ناقص باعث عقیمی می‌شوند.

دو برابر کردن کروموزوم‌ها از طریق تولید آمفی پلوئید و یا تلاقی برگشتی هیبرید بـا گونه زراعی از جمله روش‌هایی است که جهت رفع این مانع بکار برده می‌شود. روش دوم زمانی امکان پذیر است که گیاه هیبرید فقط نر عقیم باشد، یعنی گامـت‌هـای مـاده فعـال و بارور توسط پایه مادری تولید می‌شود. در صورتی کـه F_1 هیبریـد نـر و یـا مـاده عقـیم باشد، تولید آمفی پلوئید در انتقال ژن‌های بیگانه ضروری است.

مضاعف کردن کروموزوم‌ها از طریق تیمـار کلـشی سـین روش معمـول بـرای تولیـد هیبریدهای بارور به شـمار مـی‌آیـد. بـا اسـتفاده از ایـن روش تعـداد بیـشماری از آمفـی پلوئیدهای بارور تهیه شده‌اند(Jiang *et al*.,1994). در تعدادی از تلاقی‌های بین گونـه‌ای و یا بین جنسی، تولید طبیعی گامت‌های بدون کاهش کروموزومی[1] در هیبرید نسل اول نیـز گاهی سبب ایجاد آمفی پلوئیدها می‌شود.

تریتیکاله از طریق دو برابر شدن کروموزوم‌های هیبرید عقیم F_1 گندم وچاودار ایجـاد شده است. تریتوردئوم[2] مثال دیگری است که یک آمفـی پلوئیـد از تلاقـی بـین *Hordeum chilense* و *Triticum turgidum* بدست آمده است. آمفی پلوئیدها معمولاً ارزش زراعـی ندارند بلکه به عنوان مواد پایه و دائمی در انتقال ژن‌ای بیگانه می‌توانند مورد استفاده قرار گیرند. این گیاهان مصنوعی در مطالعات سیتولوژیکی، ارزیابی دقیق ژن‌های موجود روی کروموزوم‌های گونه وحشی، تولید لاین‌هـای جـایگزین[3] و نیـز لایـن‌هـای بـا کرومـوزوم اضافی[4] و مطالعات ژنتیکی جهت تعیین مکان‌های ژنی و نیز نشانگرهای مولکـولی، ارزش

[1] Restitution gametes
[2] Tritordeum
[3] Chromosome substitution lines
[4] Chromosome addition lines

به سزائی دارند. تولید سری کامل لاین‌های جایگزین و یا لاین‌های با کروموزوم اضافی از جمله موارد مهمی است که از می‌تواند طریق آمفی پلوئیدی گونه‌های وحشی با گونه‌های زراعی انجام شود. این لاین‌ها در تعیین محل ژن‌ها و یا نشانگرهای مولکولی بر روی کروموزوم‌های بیگانه کاربرد زیادی دارند. از سوی دیگر تعیین رابطهٔ ژنتیکی هر کروموزوم بیگانه با سایر کروموزوم‌های گونه زراعی گندم از طریق لاین‌های جایگزین امکان پذیر است. روش‌های متعددی جهت تولید این لاین‌ها پیشنهاد شده است، بعنوان مثال به نتایج تحقیقات Kota and Dvorak. 1985 ; Islam and Shephered. 1992 ; Zhang *et al*., 1998 می‌توان اشاره نمود. از لاین‌های با کروموزوم اضافی و جایگزین معمولاً به عنوان مواد حد واسط[1] در برنامه‌های انتقال ژن‌های بیگانه استفاده می‌شود. پس از این مرحله، تلاقی برگشتی به عنوان روشی مهم جهت بازیابی ژنوتیپ گونه زراعی تلاقی برگشتی ضروری بوده و بدون استثناء دراین برنامه‌ها کاربرد بسیاری دارد. بدلیل تحمل بیشتر گامت‌های ماده، معمولاً گیاهان هیبرید نر عقیم بوده و ماده عقیمی کمتر دیده شده است. به همین دلیل در تلاقی برگشتی گونه زراعی بعنوان والد نر انتخاب می‌شود.

۴-۱-۲- نوترکیبی کم[2]

یکی از محدودیت‌های مهم در انتقال ژن پس از تلقیح عدم تبادل مواد ژنتیکی بین کروموزم‌های گونه وحشی و گونه زراعی است. تبادل مواد ژنتیکی از طریق نوترکیبی قطعات کروموزومی صورت می‌گیرد. بعنوان مثال:

بر اساس قرابت ژنتیکی، کروموزوم‌های گندم نان را به هفت دستهٔ متشابه نسبی[3] (کروموزوم‌های هومویولوگ) تقسیم نموده‌اند که در هر دسته یک جفت کروموزوم از هر ژنوم A ، B و D قرار دارند. کروموزوم‌های هر گروه محتوی ژنتیکی تقریباً یکسانی

[1] Bridge materials
[2] Limited recombination
[3] Homoeologous chromosomes

داشته و قابلیت جایگزینی یکدیگر را دارند[1]. با وجود این اثر و شباهت بسیار نزدیک این کروموزوم‌ها، جفت شدن آنها در صفحه متافازی تقسیم میوز اتفاق نمی‌افتد. این موضوع به دلیل فعالیت ژن *Ph1* روی بازوی بلندکروموزوم 5B می‌باشد (Okamoto, 1957 ; Sears and Okamoto, 1958 ; Riley and Chapman, 1958) . در واقع رفتار دیپلوئیدی گندم نان که یک گونه هگزاپلوئید است نیز همین موضوع است.

ژن دیگری با اثر مشابه ولی کمتر روی کروموزوم 3D مشخص شده است(Mello-Sempayo, 1971). متعاقباً ژن‌های جلوگیری کننده و یا القا کننده جفت شدن کروموزوم‌های متشابه نسبی روی کروموزوم‌های 3A و 4D و نیز بازوی کوتاه 5B گزارش شده است (Sears, 1976). هنگامی که این ژن‌ها فعال باشند، جفت شدن کروموزوم‌های متشابه نسبی به ندرت اتفاق می‌افتد و در نتیجه تبادل مواد ژنتیکی از طریق کراسینگ اور امکان ندارد. این موضوع در مورد کروموزوم‌های گونه‌های خویشاوند گندم و گونه های وحشی که قرابت ژنتیکی با گندم دارند،صادق می باشد. بعبارت دیگر بدلیل قرابت ژنتیکی زیادی که گونه‌های وحشی با گندم دارند، کروموزوم‌های آنها نیز هومویولوگ کروموزوم‌های گندم می‌باشند. بدلیل فعالیت ژن *Ph1* ، در هیبرید حاصل از تلاقی این گونه‌ها با گندم، کروموزوم‌های گونه‌های وحشی با کروموزوم‌های گندم جفت نشده و امکان تبادل مواد ژنتیکی میسر نمی‌باشد. بنابر این فعالیت این ژن‌ها در انتقال ژن‌های بیگانه از گونه‌های وحشی یک مانع محسوب می‌شود و باید شیوه‌هایی رااتخاذ نمود که بطور موقت اثر این ژن را خنثی کرده تا امکان تبادل مواد ژنتیکی مهیا گردد (Jauhar, 1993 ; Chen *et al*., 1994).

هدف نهائی از تلاقی‌های بین گونه‌ای و بین جنسی انتقال ژن‌های مفید به گونه‌های زراعی است. ژن مورد نظر در ژنوم گونه زراعی باید طوری جایگزین شود که تاثیر مقدار کروماتینی که از گندم حذف می‌شود را بتواند جبران نماید. بعبارت دیگر کروماتین

[1] Compensating effect

گونه وحشی قابلیت جبران برای کروماتین گندم را داشته باشد. این جایگزینی بستگی به مقدار نوترکیبی بین ژنوم‌های گندم و گونه وحشی دارد. عدم جفت شدن کروموزوم‌ها و نوترکیبی آنها از طریق کراسینگ اور یکی از مشکلات عمده‌ای است که در راه استفاده از گونه‌های وحشی در اصلاح گونه‌های زراعی وجود دارد. جهت رفع این مشکل روش‌های ویژه‌ای پیشنهاد و استفاده شده که با بکارگیری آنها نوترکیبی و یا تبادل بین کروموزوم‌های گونهٔ وحشی و گونه زراعی امکان پذیر شده است. این روش‌ها که اهمیت زیادی دارند به اختصار تشریح می‌شوند:

۲-۲- القای ژنتیکی جفت شدن کروموزوم‌های نسبتاً مشابه[1]

این شیوه موارد متعددی را شامل می‌شود و به دلیل اینکه در مهم‌ترین گیاه زراعی کاربرد زیادی دارد، انواع آن در ادامه معرفی شده‌اند:

۱-۲-۲- استفاده از پایه‌های ژنتیکی فاقد کروموزوم 5B

روش نسبتاً ساده القای جفت شدن کروموزوم‌های متشابه در گندم استفاده از پایه‌های فاقد کروموزوم 5B می‌باشد (Sears, 1972). در این حالت، پایهٔ ژنتیکی مونوزوم 5B (2n-1 ، پایه‌هایی با یک کروموزوم کمتر) را با گونهٔ وحشی مورد نظر به عنوان پایه مادری تلاقی می‌دهند. از نتاج این تلاقی ۵۰ درصد فاقد کروموزوم 5B می‌باشند. بدلیل عدم وجود کروموزوم متشابه 5B و در نتیجه فقدان ژن *Ph1*، در این نتاج افزایش قابل ملاحظه‌ای در جفت شدن کروموزوم‌های هومویولوگ (نسبتاً مشابه) مشاهده شده که بدین ترتیب امکان تبادل مواد ژنتیکی بین کروموزوم‌های گونهٔوحشی و کروموزوم‌های گندم زراعی افزایش می‌یابد. تلاقی برگشتی نتاج انتخاب شده با والد زراعی در نسل‌های بعد خصوصیات والد گندم را به نتاج منتقل می‌نماید. پایه‌های فاقد 5B معمولاً بسیار عقیم هستند. این موضوع عمدتاً به دلیل القای جفت شدن کروموزوم‌ها بصورت تشکیلات مولتی والان در گیاه هیبرید فاقد 5B می‌باشد که در نتیجه تعداد گامت‌های فعال بسیار

[1] Induced Homoeologous Chromosome Pairing

کمی تولید می‌شود(Baum *et al.*, 1992). برای غلبه بر این مشکل استفاده از پایه‌های Nullisomic 5B – Tetrasomic 5D پیشنهاد شده است. در این لاین ها جفت کروموزوم 5B وجود ندارد اما بدلیل افزایش یک جفت کروموزوم 5D و اینکه این ژنومهایِ D و B تا حد زیادی کمبود همدیگر را جبران می نمایند، آثار کم باروری لاینها (ناشی از جفت کروموزوم 5B) خنثی می شود. از معایب این روش این است که به دلیل القای جفت شدن کروموزوم‌ها و تشکیل مولتی والان‌های فراوان در گیاه هیبرید، میزان عقیمی بالا و بذر بسیارکمی تولید می‌شود(Baum *et al.*, 1992).

۲-۲-۲- استفاده از پایه‌های ژنتیکی حاوی ژن جهش یافته *ph1*

استفاده از پایه‌های حامل ژن جهش یافتهٔ *ph1* جایگزین دیگری برای روش فوق است. سیرز (Sears, 1977) موفق به ایجاد موتاسیون در ژن *Ph1* شد. این ژن جهش یافته به نام *ph1b* خوانده می‌شود. هر چند که متعاقباً جهش‌های در ژن‌های دیگر در کنترل جفت شدن کروموزوم‌های نسبتاً مشابه مانند *ph2a* و*ph2b* (موتاسیون‌های ایجاد شده در ژن *ph2* *روی کروموزوم 3D*) و *یا* *ph1c* (موتاسیون ایجاد شده در ژن *ph1* در گندم دوروم) موثر بودند، اما گزارش‌های بیشتری در خصوص تأثیر *ph1b* در القای جفت شدن کروموزوم‌های نسبتاً مشابه منتشر شده است (Han and Fan, 1994).

علاوه بر موارد فوق وجود ژن‌هایی در برخی از گونه‌های وحشی گزارش شده است که حامل ژن‌های بازدارنده ژن *Ph1* می‌باشند. رایلی و همکاران (Riely *et al.*, 1968) وجود ژن‌هایی را در سایر گونه‌های آژیلوپس مانند *Aegilops mutica* و *Ae. Speltoides* گزارش نمودند که قابلیت بازدارندگی فعالیت ژن *Ph1* گندم را در هیبریدهای بین گونه‌ای گندم داشتند. این قابلیت به دلیل اثر اپیستازی این ژن‌ها روی ژن *Ph1* می‌باشد. قابل ذکر است که تمامی ژنوتیپ‌های این گونه‌ها دارای این تأثیر نبوده و چندشکلی برای این صفت بین ژنوتیپ‌های مختلف این گونه‌ها مشاهده شده است (Dvorak, 1972 ; Kimber and Athwal, 1972).رایلی و همکاران (Riley *et al.*, 1968) از

این طریق توانستند با تلاقی گونه *Ae. speltoides* بعنوان گونه حد واسط ژن مقاومت به زنگ زرد (*Yr8*) را از *Ae. mutica* به گندم زراعی منتقل نمایند. از مهم‌ترین معایب این روش انتقال ناخواسته ژن‌های پیوسته متعددی از *Ae. speltoides* به گندم می‌باشد.

هرچند که کارایی روش‌های فوق به اثبات رسیده است، اما به دلیل نیاز به تلاقی‌های متعدد و گاهاً پیچیده و نیاز به پایه‌های سیتوژنتیکی متعدد، روش‌های ساده‌تری مورد نیاز می‌باشد. اخیراً ژن موجود در گونه *Ae. speltoides* را که قابلیت بازدارندگی ژن *Ph1* را دارد و بنام Ph^I (مخفف *Ph Inhibitor*)خوانده می‌شود از این گونه به گونه زراعی گندم هگزاپلوئید Chinese Spring منتقل شده است (Chen *et al*., 1994). قابلیت و کارآیی این ژن توسط آقائی سربرزه و همکاران (Aghaee-Sarbarzeh *et al*., 2000) به اثبات رسیده است. از مزایای این روش عدم نیاز به پایه‌های سیتولوژیکی متعدد بوده (N5B-T5D و یا پایه‌های دارای ژن جهش یافته *ph1*) و از بکارگیری مستقیم نیز اجتناب می‌شود. اما نکته قابل ذکر این است که کارایی این سیستم در القای جفت شدن کروموزوم‌های خویشاوند در حد لاین‌های فاقد 5B و یا لاین‌های دارای ژن جهش یافته *ph1* نیست (Chen *et al*., 1994).

۲-۲-۳- استفاده از پرتوافشانی[1] در القای تبادلات کروموزومی

معمولاً نوترکیبی[2] بین کروموزوم‌های نسبتاً مشابه در نواحی مجاور سانترومر بشدت کاهش می‌یابد (Werner *et al*., 1992). در صورتیکه ژن مورد نظر در این نواحی قرار داشته باشد، انتقال آن از طریق نوترکیبی غالباً میسر نیست. در این گونه موارد پرتوافشانی با اشعه‌های پرانرژی مانند اشعه ایکس ممکن است مفید باشد (Sears, 1993).

---

[1] Radiation
[2] recombination

اشعه ایکس و یا موارد مشابه باعث شکسته شدن تصادفی کروموزوم‌ها می‌شود. با استفاده از این شیوه امکان تبادل قطعات کروموزومی بین کروموزوم‌های گونه زراعی و کروموزوم‌های گونه‌های وحشی میسر می‌شود (Sears, 1956 ; Sharma and Gill, 1983 ; Knott, 1987 ; Khush and Brar, 1992 ; Jiang *et al*., 1994).از مزایای این روش می‌توان به موارد زیر اشاره نمود:

اولاً کارآیی این روش بستگی به مکان ژن مورد نظر روی کروموزوم بیگانه ندارد (از حیث نزدیکی و یا دوری به سانترومر) و ثانیاً ژن مورد نظر را می‌توان بدون از دست دادن بخشی از کروموزوم گونه زراعی به ژنوم گونه زراعی وارد نمود. از سوی دیگر وقت گیر بودن و احتمال کم بدست آوردن ترانسلوکاسیون و یا فرم نوترکیب مطلوب در این روش، عملاً کاربرد آنرا بسیار محدود ساخته است. عمده‌ترین اشکال این روش عدم توازن ژنتیکی اکثر گیاهانی است که تبادل مواد ژنتیکی در آنها رخ داده است. بدلیل اینکه نه تنها پرتوافشانی باعث تبادلات کروموزومی بین کروموزوم‌های بیگانه و کروموزوم‌های گونه زراعی می‌شود، بلکه سبب تبادلات کروموزومی بین کروموزوم‌های بیگانه و کروموزوم‌های گونه زراعی نیز می‌گردد.

مناسب‌ترین حالت انتقال ژن‌های بیگانه حالتی است که ژن مورد نظر به تنهایی و یا همراه با حداقل مقدار کروماتین کروموزوم بیگانه منتقل شده و با از دست دادن کروماتین گونه زراعی توأم نباشد. ازلحاظ نظری، این موضوع با پرتو افشانی امکان پذیر است، اما احتمال بدست آوردن آن بسیار کم است، زیرا وقوع آن مستلزم شکسته شدن کروموزوم بیگانه از دو طرف ژن مورد نظر همزمان با شکسته شدن کروموزوم گندم در یک نقطه بدنبال الحاق مجدد این قطعات شکسته شده است (Jiang *et al*., 1994).

سیرز (Sears, 1956) برای اولین بار با استفاده از اشعه ایکس توانست ژن مقاومت به زنگ قهوه‌ای (*Lr9*) را از *Aegilops umbellulata* به گندم منتقل نماید. اکثر ارقام مقاوم به زنگ قهوه‌ای در آمریکا از نتاج این رقم که ‘Transfer’ نامیده شد، می‌باشند(Sharma and

.(Gill, 1983

یکی دیگر از ژن‌هایی که بدون تاثیر منفی در صفات دیگر به گندم منتقل شده، ژن *Sr26* است که مقاومت در مقابل زنگ سیاه را موجب می‌شود. این ژن توسط نات(Knott, 1961) از *Agropyron elongatum* به گندم منتقل شده است.

۴-۲-۲- ترانسلوکاسیون خودبخود، ترکیب سانترومری[1]، یا جابجایی رابرتسونی[2]

روش دیگری جهت انتقال ژن‌های بیگانه، ایجاد شرایطی است که در آن کروموزوم بیگانهٔ حامل ژن موردنظر و کروموزوم گونه زراعی متشابه با کروموزوم بیگانه (مانند گندم) بتوانند بطور تصادفی از منطقهٔ سانترومر شکسته شوند و متعاقباً در این منطقه بهم ملحق شوند. الحاق کروموزوم‌های شکسته شده بطور کاملاً تصادفی صورت می‌گیرد.از بین نتاج این گونه تلاقی‌ها می‌توان گیاهانی را انتخاب نمود که دارای کروموزومی باشند که یک بازوی آن از کروموزوم گونه زراعی و بازوی دیگر از کروموزوم گونه وحشی باشد (Sears, 1972).

بدین منظور می‌توان لاین جایگزین[3] را برای کروموزوم بیگانهٔ حامل ژن مورد نظر در گندم را در وهله‌اول تولید نمود و سپس این لاین جایگزین را با گندم هگزاپلوئید تلاقی داد. در هیبرید حاصل از این تلاقی یکی از کروموزوم‌های گندم که در لاین جایگزین توسط کروموزوم بیگانه جایگزین شده است، بصورت منفرد[4] باقی می‌ماند (چون فاقد هومولوگ می‌باشد) این موضوع برای کروموزوم بیگانه نیز اتفاق می‌افتد. در زمان تقسیم میوز یونی والان‌های کروموزوم گندم و کروموزوم بیگانه با فراوانی نسبتاً زیادی از قسمت سانترومر شکسته می‌شوند (این موضوع بیشتر بدلیل فشار دو جانبه‌ای است که توسط تارهای کشنده دوکی به یک کروموزوم منفرد وارد می‌شود) بدین ترتیب امکان الحاق دو

---

[1] Centric fusion
[2] Robertsonian Translocation
[3] Substitution line
[4] Univalent

بازوی کروموزوم گونه بیگانه و گندم وجود دارد.

در گندم یکی از موفق‌ترین نمونه‌های انتقال ژن بیگانه حالتی است که بازوی کوتاه کروموزوم 1R با بازوی کوتاه کروموزوم 1B تبادل یافته است. ارقام اصلاح شده موسوم به 1BL/1RS از جملهٔ این مواد می‌باشند (Mettin *et al*., 1973 ; Zeller, 1973). بازوی کوتاه کروموزوم 1R چاودار حامل ژن‌های مفیدی شامل *Yr9*، *Lr26*، *Sr31* و *Pm8* به ترتیب برای مقاومت به زنگ زرد، زنگ قهوه‌ای، زنگ سیاه، و سفیدک سطحی گندم می‌باشند. علاوه بر ژن‌های مقاوم، این مورد تنها نمونه‌ای است که بخشی ازکروموزوم بیگانه باعث افزایش عملکرد گونه اهلی گندم شده و دارای اثر هتروتیک بوده است (Rajaram *et al*., 1983). لاین‌های حامل این قطعه تبادلی هنوز در سطح وسیعی در جهان کشت می‌شوند (Friebe *et al*., 1996). از آن جمله می توان به رقم فلات در ایران و بسیاری از ارقام گندم سیمیت اشاره نمود (Nazari *et al*., 2008).

۵-۲-۲- استفاده از ژن‌های از بین برنده گامت[1]

استفاده از ژن‌های گامتوسیدال (Endo, 1980 ; Tsujimato and Noda, 1988) تکنیک جدیدی در انتقال ژن‌های بیگانه است. این ژن‌ها که در برخی از گونه‌های *Aegilops* مانند *Ae. sharonensis* وجود دارند، باعث شکستن تصادفی کروموزوم‌های دیگر می‌شوند (Endo, 1990). به عنوان مثال، هنگامیکه لاین‌های جایگزین گندم (حامل یک جفت کروموزوم بیگانه بجای یک جفت از کروموزوم‌های گندم) و لاین‌های مضاعف (حامل یک جفت کروموزوم بیگانه دارای ژن مورد نظر به اضافه ٤٢ کروموزوم گندم) با این گونه‌های وحشی تلاقی داده می‌شوند، شکستن تصادفی کروموزوم‌های بیگانه و گندم صورت می‌گیرد. متعاقباً از میان نتاج چنین تلاقی‌هایی می‌توان ترانسلوکاسیون مناسب را انتخاب نمود.

۶-۲-۲- کشت بافت هیبرید حاصل از تلاقی‌های بین گونه‌ای و بین جنسی

[1] Gametocidal genes

در بعضی از گونه‌های گیاهی، کشت بافت ممکن است موجب تغییرات صفات مختلف شود.این تغییرات که تنوع سوماکلون[1] نامیده می‌شود، عمدتاً با تغییر در تعداد و ساختارکروموزوم‌ها، سطح پلوئیدی، جهش‌های ژنی و غیره همراه است (Larkin and Scowcroft, 1981 ; Davies *et al*., 1986).

کشت بافت یا سلول گیاهی نیز می‌تواند به عنوان روش دیگری در انتقال ژن‌های بیگانه استفاده شود. این مورد به عنوان یک ایده برای القای تبادلات کروموزومی بین کروموزوم‌های متشابه نسبی پیشنهاد شده است (Baum *et al*., 1992 ; Khush and Brar, 1992 ; Jiang *et al*., 1994). در این حالت با کشت هیبرید حاصل از تلاقی گونه وحشی و زراعی در محیط کشت مصنوعی، می‌توان شرایطی را ایجاد کرد که بین کروموزوم‌های بیگانه و اهلی تبادل قطعات کروموزومی صورت پذیرد.استفاده از این روش بخصوص در مواردی که کروموزوم‌های گونه بیگانه با کروموزوم‌های گونه زراعی رابطه خویشاوندی کمی دارد، می‌تواند مفید باشد. مثلاً ژن مقاومت به نماتد[2] از چاودار و ژن مقاومت به بیماری کوتولگی زرد جو[3] از *Agropyron intermedium* با این روش به گندم منتقل شده‌اند (Larkin *et al*., 1990).

۳-۲- انتقال توأم صفات نامطلوب[4]

با وجود انتقال تعداد بسیار زیاد ژن از گونه‌های وحشی، تعداد بسیار کمی از آنها در برنامه‌های به نژادی و یا در سطح اقتصادی مورد بهره برداری قرار گرفته‌اند. دلیل اصلی این موضوع را می‌توان به عدم قابلیت کروماتین (بخشی از کروموزوم گونه وحشی که حامل ژن مورد نظر می‌باشد) جایگزین شده بجای کروماتین گونه زراعی و یا انتقال توأم ژن‌های نامطلوب همراه با ژن مورد نظر دانست (Sharma and Knott, 1966 ; Sharma

---

[1] Somaclonal variation
[2] Cereal cyst nematod
[3] Barley yellow dwarf virus
[4] Linkage Drag

and Gill, 1983 ; Baum *et al*., 1992 ; Jiang *et al*., 1993 , 1994). این موارد کاهش عملکرد و یا سایر خصوصیات گونه زراعی را بدنبال دارد (The *et al*., 1988 ; Kerber and Dyck, 1990 ; Knott, 1993). به عنوان مثال، کروماتین چاودار در لاین‌های 1BL/1RS و یا 1AL/1RS گندم حامل ژن‌های مقاومت به زنگ زرد (*Yr9*)، زنگ قهوه‌ای (*Lr26*)، زنگ سیاه (*Sr31*) و سفیدک سطحی (*Pm8*) می‌باشد، در حالی که وجود این قطعه کروموزومی از چاودار باعث کاهش کیفیت نانوایی گندم شده است (Rogowsky *et al*., 1991). هنوز مشخص نیست که آیا کاهش کیفیت نانوائی بدلیل وجود کروماتین چاودار است یا به دلیل حذف کروماتین گندم که هنگام تبادل از بین رفته است. جهت شکستن این پیوستگی بین ژن‌های مطلوب و نامطلوب، روش‌هایی نظیر پرتوافشانی و یا القای جفت شدن کروموزوم‌ها و تنوع سوماکلون بمنظور کوچک‌تر کردن قطعه کروموزومی بیگانه پیشنهاد و اعمال شده‌اند(Sears, 1983 ; Koebner and Shepherd, 1985, 1986; Rogowsky *et al*., 1991; Baum *et al*., 1992). کوئبنر و شفرد (Koebner and Shepherd, 1986) با استفاده از ژن جهش یافته *ph1b* و یا لاین فاقد کروموزوم 5B توانستند بین 1RS و 1DS نوترکیبی را ایجاد و لاین‌هایی با کیفیت بهتر را انتخاب نمایند.

۴-۲- عدم تظاهر ژن بیگانه منتقل شده در گونه‌های زراعی

یکی دیگر از مشکلاتی که گاهاً در برنامه‌های انتقال ژن‌های بیگانه پس از انتقال ژن مشاهده می‌شود، عدم تظاهر ژنتیکی ژن بیگانه در ژنوم گونه زراعی است. ژن‌های بیگانه زمانی مفید هستند که در گونه زراعی تظاهر پیدا کنند. مثال های زیادی در زمینه عدم تظاهر ژن های بیگانه در گونه های زراعی وجود دارد(Kerber and Green, 1980 ; Bai and Knott,1992 ; Kena *et al*., 1995 ; Ma *et al*., 1995 ; Aghaee-Sarbarzeh *et al*., 2001). این موضوع غالباً تحت تأثیر ژنوتیپ گونه زراعی قرار گرفته و تظاهر آنها کاهش نسبی و یا توقف کامل می‌یابد (Knott, 1961, 1989 ; The and Baker, 1975 ; Ma *et al*., 1997 ; Appels *et al*., 1990). به عنوان مثال، نتایج بدست آمده از انتقال ژن‌های مقاومت

به زنگ زرد، زنگ قهوه‌ای و زنگ سیاه از گونه‌های وحشی بـه گنـدم نـشان مـی‌دهـد کـه ژن‌های متعددی در گندم زراعی وجود دارد که بطور اختصاصی عمل نمـوده و از تظـاهر ژن‌های مقاومت جلوگیری می‌نمایند (Bai and Knott,1992 ; Ma *et al*., 1995 ; Aghaee-Sarbarzeh *et al*., 2001).

کربر و دیک (Kerber and Dyck, 1977) وجـود ژن بازدارنـده‌ای را روی کرومـوزوم 7D گندم گزارش نمودند که از تظاهر ژن مقاومت به زنگ سیاه منتقل شده از گندم دوروم جلوگیری نموده بود. کربر(Kerber, 1983) نیز گزارش نمود که آمفی پلوئید گندم دوروم (AABB) مقاوم به زنگ قهوه‌ای و *Ae. squarrosa* (DD) به بیمـاری زنـگ حـساس بـود. نامبرده این حساسیت را به اثر بازدارندگی ژن (ژن‌هایی) روی ژنوم D آژیلـوپس نـسبت داد. در این خصوص استفاده از ارقام فاقد ژن‌های بازدارنده پیشنهاد شده است.

شناسایی[1] لاین‌های حامل ژن بیگانه

طی مراحل انتقال ژن‌های بیگانه از گونه‌های وحشی، حضور کروماتین بیگانـه را بایـد مورد توجه قرار داد. شناسایی و انتخاب گیاهانی که دارای ژن بیگانـه هـستند در مراحـل تلاقی برگشتی به روش‌های مختلفی صورت می‌پذیرد. استفاده از صفتی که هـدف انتقـال آن از گونه وحشی است، مانند مقاومت بـه یـک بیمـاری(Schubert *et al*., 1993)، مطالعـهٔ رفتار کروموزومی از لحـاظ جفـت و جـور شـدن در تقـسیم میـوز (Riley *et al*., 1968)، تکنیک‌های ویژه رنگ آمیزی مانند C-Banding و سـایر روش‌هـای مطالعـه کرومـوزومی (Gill and Kimber, 1974 ; Gill *et al*., 1991, Friebe *et al*., 1992)، نـشانگرهای پروتئینـی ماننـد آیـزوزایم‌هـا (Islam and Shephered, 1991 ; Schmidt *et al*., 1993)، تکنیک *in situ* hybridization (شامل GISH, Genomic *In Situ* Hybridization ; FISH, Fluorescence *In Situ* hybridization) و سایر روش‌های مـشابه (Heslop-Harrison *et al*., 1990 ; Friebe *et al*., 1992 ; Miller *et al*., 1995 ; Castilho *et al*., 1996)، اسـتفاده

[1] Characterization

از نشانگرهای مولکولی شبیه RFLP ، RAPD ، STS (Rogowskey *et al*., 1991 ; Peil *et al*., 1997 , Brown *et al*., 1996) ریزماهواره STMS (Aghaee-Sarbarzeh *et al*., 2001) و ..... در حال حاضر به عنوان تکنیک‌های پیشرفته‌ای در تشخیص دقیق کروماتین بیگانه و حتی تعیین مکان آنها روی کروموزوم گونه زراعی مورد استفاده قرار می‌گیرند.

بازدارنده‌های زیادی از قبیل حذف کروموزوم‌های گونه وحشی[1]، انتقال ترجیحی برخی از کروموزوم‌های بیگانه از طریق گامت‌ها (Preferential transmission)، ناسازگاری‌های ژنتیکی، عدم تظاهر ژن‌های منتقل شده در گونه‌های زراعی، شکسته شدن کروموزوم‌ها و عقیمی هیبرید پیشرفت و سهولت انتقال ژنهای بیگانه را با مشکل همراه می‌سازند. در سال‌های اخیر پیشرفت‌های قابل ملاحظه‌ای در خصوص روش‌های انتقال ژن‌های مفید از گونه‌های خویشاوند به گونه‌های زراعی صورت گرفته است. با استفاده از این تکنیک‌های پیشرفته، گونه‌های زراعی محصولات مختلف با صدها گونه دیگر متعلق به گونه‌های خویشاوند و یا جنس‌های مختلف تلاقی داده شده‌اند. گیل و میلر (Gale and Miller, 1987)، شارما و گیل (Sharma and Gill, 1983) و جیانگ وهمکاران(Jiang *et al*., 1994) و فریبی و همکاران (Friebe *et al*., 1996) پریسکوت-آلن و پریسکوت-آلن (Prescott-Allen and Prescott-Allen , 1986) و هاجار و هادکین (Hajjar and Hodgkin , 2007) فهرستی از ژن‌های منتقل شده از گونه‌های وحشی به گونه زراعی گندم را تهیه نموده‌اند. هر چند که در سال‌های اخیر استفاده از تکنیک‌های بسیار حساس مانند نشانگرهای مولکولی، ردیابی ژن‌های بیگانه و مشخص سازی نتاج حاصل از دورگ‌های بین گونه‌ای را ساده‌تر نموده‌اند، اما باید اذعان داشت که کاربرد برخی از این تکنیک‌ها گاهاً بسیار تخصصی و پرهزینه بوده و به همین دلیل برنامه‌های انتقال ژن‌های بیگانه معمولاً بصورت پروژه‌های مشترک صورت می‌گیرد.

مثال‌هایی از انتقال ژن گونه‌ها و خویشاوندان وحشی به گونه‌های زراعی

[1] Chromosome elimination

خویشاوندان وحشی گیاهان زراعی شامل اجداد و گونه‌های با قرابت کم و بیش زیاد محصولات زراعی، بصورت انکار ناپذیری با ارائه مخزن ژنی وسیع و منابع ژنتیکی غنی برای به نژادگران در کشاورزی مدرن بسیار مفید بوده‌اند.

با توجه به بررسی‌های انجام شده، بیش از ٦٠ گونه وحشی شناسائی شده‌اند که در به نژادی محصولات اصلی و مهم سهم داشته‌اند، به نحوی که بیشتر از ١٠٠ صفت مفید به این محصولات منتقل شده‌اند. فهرست این صفات در جدول ٢ ارائه شده است. هرچند که در زمینه کیفیت، مقاومت به خشکی و شوری و نرعقیمی سیتوپلاسمی فعالیت‌های ارزنده‌ای نیز انجام شده است، اما با توجه به جدول ٢ و مطالعات قبلی، همچنان صفت مقاومت به آفات و امراض در راس صفاتی هستند که بیشترین کاربرد را داشته‌اند (Prescott-Allen and Prescott-Allen , 1986 و Hajjar and Hodgkin , 2007).

مقاومت به آفات و بیماری‌ها

اکثر صفات مهمی که از خویشاوندان وحشی منتقل شده‌اند، ژن‌های کنترل کننده مقاومت به آفات و بیماری‌ها بوده است (Hajjar and Hodgkin , 2007). بیش از ٨٠ درصد از ژن‌های منتقل شده از گونه‌های وحشی به گونه‌های زراعی، ژن‌های مقاومت به آفات و بیماری‌ها بوده است (Brown and Caligari, 2008). به نژادگران بیش از ١٠٠ سال است که از خویشاوندان وحشی برای انتقال مقاومت به آفات و بیماری‌های گیاهی استفاده نموده‌اند و هنوز به دنبال ژن‌های جدید برای مقاومت به این عوامل زنده تنش زا هستند(Prescott-Allen and Prescott-Allen ; 1986؛ Brar and Kush ,1997؛ Rick and Chetelat , 1995). از ١٣ گونه‌ای که در جدول ٢ ارائه شده‌اند، به جز جو و نخود، همگی دارای ارقام معرفی شده‌ای هستند که ژن مقاومت به بیماری آنها از خویشاوندان وحشی منتقل شده است. علاوه بر این در ذرت، موز و بادام زمینی، مقاومت به بیماری تنها صفت مفیدی است که از خویشاوندان وحشی منتقل شده‌اند (Hajjar and Hodgkin , 2007).

از قبل از اواسط سال ۱۹۸۰ میلادی نمونه‌های زیادی از ژن‌های وحشی را می‌توان بر شمرد که پس از انتقال به محصولات زراعی مقاومت به آفات و بیماری‌های گیاهی خسارت‌زا را ایجاد نموده‌اند. برجسته‌ترین نمونه‌های قابل ذکر عبارتند از ژن مقاومت به بیماری ویروسی کوتولگی علفی[1] در برنج که از گونه *Orysa nivara* S.D. Sharma & Shastry منتقل شده است، مقاومت به بیماری بلایت[2] در سیب زمینی که از گونه *Solanum demissum* Lindl. منتقل شده است ، تعداد زیادی از ژن‌های مفید از گونه *Lycopersicon pimpinellifolium* Mill. به گوجه فرنگی منتقل شده‌اند، مقاومت به زنگ زرد، زنگ ساقه (زنگ ساقه) و زنگ برگ (زنگ قهوه‌ای) به ترتیب از گونه *Secale cereale*، گونه *Agropyron elongatum* Host ex. P.Beauv و گونه *Aegilops umbellulata* Zhuck., به گندم زراعی منتقل شده‌اند. در جدول ۳ به تعدادی از ژن‌های مقاومت به سه زنگ غلات که از گونه‌های خویشاوند به گندم منتقل شده، اشاره شده است(McIntosh *et al*. 1995 ; Prescott-Allen and Prescott-Allen, 1986 ; Dyck *et al*., 1990 ; Friebe *et al* 1996 ; Jiang *et al* 1994,).

از آن زمان تا کنون، کشف و استفاده از ژن‌های مقاومت از گونه‌های وحشی در این محصولات زراعی و سایر محصولات مرتباً در حال افزایش است. کشف ژن‌های مقاومت به بیماری‌ها در گونه‌های وحشی گوجه فرنگی از سال ۱۹۸۲ با روند یک ژن در سال تداوم دارد(Rick and Chetelat , 1995) که ظاهراً تمام آنها در ارقام تجاری در حال استفاده می‌باشند (Hajjar and Hodgkin , 2007). بیش از ٤٠ ژن مقاومت از گونه‌های *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. ، *Lycopersicon cheesmanii* Riley و *Lycopersicon pennellii* (Correll) D'Arcy و تعداد دیگری از گونه‌های وحشی به گوجه فرنگی منتقل شده‌اند (Rick and Chetelat , 1995).

---

[1] grassy stunt virus
[2] Late blight

انتقال ژن از گونه‌های وحشی به برنج توسط هنریچ و همکاران (Heinrichs *et al*., 1985) و سیچ (Sitch, 1990) مورد بررسی قرار گرفته‌اند. اولین گزارش انتقال موفقیت آمیز ژن بیگانه در برنج در مورد مقاومت به ویروس کوتولگی از گونهٔ *O. nivara* به *O. sativa* توسط کوش و همکاران (Khush *et al*., 1977) ارائه شده است. در برنج ، ژن‌های انتقال یافته از گونه *Oryza nivara* هنوز مقاومت قوی و بالایی به بیماری ویروسی کوتولگی علفی را در میلیون‌ها هکتار از مزارع برنج جنوب و جنوب شرق آسیا حفظ کرده‌اند (Barclay ,2004). مقاومت به حداقل شش بیماری مهم دیگر در برنج از گونه‌های وحشی مختلف منتقل شده‌اند (Brar and Kush ,1997 و Hajjar and Hodgkin , 2007).

در سیب زمینی علاوه بر ژن‌های مقاومتی که از سایر گونه‌ها منتقل شده‌اند، مقاومت به بیماری بلایت که از *Solanum demissum* و *S. stoloniferum* Schltdl. and Bche' منتقل شده‌اند، هنوز مقاومت موثری در برخی از مناطق دارد و بیش از ٤٠ درصد از سطح زیر کشت ارقام مرسوم سیب زمینی در ایالات متحده *S. demissum* را در شجره خود دارند (Hajjar and Hodgkin , 2007) که افزایش قابل ملاحظه‌ای در حدود ١١ درصد، از سال ١٩٨٦ را داشته است. اغلب ارقام جدید سیب زمینی که در اتحادیه اروپا معرفی شده‌اند دارای ژن H1 و مقاوم به نماتد سیستی سیب زمینی[1] هستند. این مقاومت از گونه *S. verni* به گونه زراعی منتقل شده است (Brown and Caligari, 2008). علاوه بر این گونه‌های وحشی، سایر گونه‌ها مانند *S. chacoense* Bitt., *S. acaule* Bitt., *S. vernei* Bitt. and Witt., و *S. spegazzinii* Bitt. ژن‌های مقاومت به بیماری‌های ویروسی و آفات را تامین کرده‌اند (Ross,1986 ؛ Love ,1999). به نژادگران همچنان در پی یافتن و انتقال ژن‌های مقاومت به زنگ ساقه و زنگ برگ ، ویروس کوتولگی زرد، نماتد زخم ریشه ، سفیدک سطحی، ویروس موزائیک نواری از گونه‌های خویشاوند وحشی به گندم هستند (Hoisington *et al*., 1999 ؛ Hajjar and Hodgkin, 2007).

[1] *Globodera rostochiensis*

لاین‌های گندم بهاره مقاوم به آفت خسارت‌زای Hessian fly که سالانه میلیونها دلار به محصول گندم آمریکا خسارت وارد می کند، اخیراً با انتقال ژن از گونه *Aegilops tauschii* Coss. ایجاد شده‌اند و در اختیار به نژادگران قرار گرفته است (Brown and Caligari, 2008 ; Suszkiw, 2005).

استفاده از ژن‌های مقاومت به بیماری‌ها و آفات از گونه‌های وحشی بصورت گسترده‌ای در سایر محصولات زراعی رواج یافته است (جدول ۲). مقاومت به بیماری‌ها در آفتابگردان وحشی دهها سال است که مورد استفاده قرار گرفته است. از جمله آنها مقاومت چندگانه به تمام نژادهای سفیدک دروغی، زنگ‌ها، پژمردگی ورتیسیلومی و گل جالیز (*Orobanche cumana* Wallr.) را می‌توان نام برد که بطور مستمر از گونه‌های *Helianthus annus* L. و *H. praecox* Engelm. & A.Gray به هیبریدهای جدید آفتابگردان منتقل می‌شوند (Hajjar and Hodgkin , 2007). مقاومت به نژاد جدید سفیدک دروغی از خویشاوندان وحشی به گونه زراعی منتقل شده و ارقام مقاوم در سال ۲۰۰۵ معرفی شده‌اند. جدیدترین صفت منتقل شده از گونه وحشی *Helianthus annus* L. مقاومت به علف کش ایمیدازولینون و سولفینیل اوره که بر علیه گل جالیز (broomrape) استفاده می‌شوند، بوده است (Seiler and Gulya , 2004). این ژن مقاومت به ارقام زراعی منتقل شده و رقم جدید با نام تجاری "کلیرفیلد Clearfield " ایجاد شده که انتظار می‌رود میلیون‌ها دلار در سراسر جهان ارزش اقتصادی داشته باشد.

در ارزن، مقاومت به زنگ و *Pyricularia grisea* از خویشاوندان وحشی منتقل شده است. هرچند که مقاومت به زنگ سریعاً شکسته شد، اما مقاومت به *Pyricularia* سال‌هاست که تداوم دارد (Wilson and Gates, 1993 ؛ Wilson *et al*., 1991).

تحقیقات اخیر در سورگوم با موفقیت همراه بوده و امکان انتقال ژن‌های مقاومت به آفات و بیماری‌های زیادی از *Sorghum macrospermum* و *S. bicolor* به ارقام زراعی وجود دارد (Price *et al*., 2005).

در موز ، ‘Calcutta 4’ (*Musa acuminate* Colla) یک گونه دیپلوئید غیر خوراکی بعنوان منبع مقاومت به بیماری‌های مهم و قارچی در سراسر جهان استفاده شده است. نسل جدید این هیبریدها که از دهه ۱۹۹۰ توزیع شده‌اند، به بیماری‌های مهمی چون پژمردگی فوزاریومی مقاومت دارند (Vuylsteke *et al*. 1993).

تعداد کثیری از ارقام جدید کاهو از خویشاوندان وحشی بهره مند شده‌اند. منشاء تمام ژن‌های مقاومت به سفیدک دروغی، *Bremia lactucae* ، شته کاهو، *Nasonovia* spp. از گونه‌های وحشی می‌باشد (Crute, 1992 ؛ Eenink *et al*. 1982).

استفاده از گونه‌های وحشی در به نژادی بادام زمینی و ذرت تا کنون به موفقیت موارد ذکر شده نبوده است. ارقام بادام زمینی مقاوم به نماتد ریشه که از گونه *Arachis cardenasii* Krapov. & W.C. Greg. منتقل شد، معرفی شدند، اما به دلیل حساسیت به پژمردگی نقطه‌ای گوجه فرنگی در سطح بسیار کمی کشت شدند (Simpson and Starr ,2001). انتقال ژن از گونه تریپساکوم بین سال‌های ۱۹۵۰ تا ۱۹۸۰ موفقیتی برای انتقال مقاومت به هلمینتوسپوریوم و زنگ به ذرت را در بر نداشته است. به هر حال در هر دوی این گیاهان ارقامی در دست معرفی هستند که از آن جمله می‌توان به مواردی شامل مقاومت به بیماری‌ها از گونه‌های وحشی بادام زمینی (Rao *et al*., 2003) و مقاومت به کرم ریشه، مقاومت به خشکی، غلظت بالای آلومینیوم خاک، ارقام با ارزش غذایی بالاتر که از گونه تریپساکوم به ذرت منتقل شده‌اند، اشاره نمود (Hajjar and Hodgkin , 2007).

مقاومت به نماتد سیست سویا بطور موفقیت آمیزی از گونه‌های چند ساله (*Glycine tomentella* Hayata.) به سویا منتقل شده است (Riggs *et al*. 1988). موارد دیگری که در مراحل انتهائی بررسی هستند در محصولاتی مانند نخود، لوبیا، نخودفرنگی و... توسط هاجار و هودکین (Hajjar and Hodgkin , 2007) اشاره شده‌اند. مقاومت به کرم غلاف از طریق تلاقی *Brassica sinapis* و *B. napus* به کلزا منتقل شده است

.(Brown and Caligari, 2008)

تحمل به تنش‌های محیطی

هرچند که گونه‌های وحشی ظرفیت‌های زیادی برای مقاومت به تنش های محیطی دارند، اما مثال‌های معدودی از ژن‌های مقاومت به تنش‌های محیطی که از گونه‌های وحشی به گونه‌های زراعی منتقل شده و به مراحل تجاری رسیده‌اند، وجود دارد (Shannon ,1997). مثال مهمی که از این نوع می توان ذکر نمود، رقم جدیدی از نخود است که توسط محققان هندی با عنوان 'BG1103' در سال ۲۰۰٤ معرفی شده که مقاومت به خشکی و گرمای بالای آن از گونه *Cicer reticulatum* منتقل شده است. در سال ۲۰۰٤ ، شش رقم جو با صفت تحمل به خشکی منتقل شده از گونه *Hordeum spontaneum* K. Koch، توسط مرکز تحقیقات بین المللی برای مناطق خشک (ایکاردا) جهت استفاده در سوریه معرفی شدند. ژن‌های مقاومت به اسیدیته بالا از گونه *Oryza rufipogon* Griff. به برنج زراعی منتقل و در ویتنام مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Nguyen *et al*., 2003) و در فیلیپین ژن تحمل به تنش خشکی از گونه *Oryza longistaminata* A.Chev. & Roehrich به گونه زراعی منتقل شده است (Brar, 2005) که امکان توسعه کشت برنج را در مناطقی که قبلاً قابل کشت نبودندف فراهم آورده است.

در گوجه فرنگی، ژن‌های تحمل به تنش خشکی و شوری از گونه‌های *L. chilense* و *L. pennellii* مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Rick and Chetelat, 1995). موارد دیگر در آزمایشات هاجار و هودکین (Hajjar and Hodgkin , 2007) ارائه شده است.

افزایش عملکرد

خویشاوندان وحشی عموماً از لحاظ صفات زراعی ضعیف می‌باشند و بنابر این شاید خیلی عجیب باشد که مواردی از ژن‌های وحشی باعث افزایش عملکرد ارقام پیشرفته زراعی شده باشند. به عنوان مثال رقم 'BG1103' نخود که قبلاً ذکر شد، دارای ٤۰

درصد عملکرد بیشتر نسبت به ارقام رایج است. در برنج رقم NSICRc112 که در سال ۲۰۰۲ در فیلیپین معرفی شد، از تلاقی *Oryza sativa* و *O. longistaminata* حاصل شده و دارای عملکرد بیشتری است (Brar, 2005). بااین وجود، ژن‌هایی که موجب افزایش عملکرد می‌شود در نتاج حاصل از تلاقی گونه‌های وحشی و گونه‌های زراعی در حال افزایش‌اند. بهترین مثال در این زمینه تولید ارقام هگزاپلوئید مصنوعی گندم است که در سیمیت مکزیک تولید شده‌اند. این ارقام حاصل تلاقی گندم دوروم و *Aegilops tauschii* هستند که در معرض فرآیند دو برابر شدن کروموزومی قرار می گیرند (Mujeeb-Kazi *et al*., 1996). در سال ۲۰۰۳ رقم 'Chuanmai 42' که حاصل تلاقی ارقام سنتتیک و رقم بومی گندم است در چین معرفی گردید که ۳۰-۲۰ درصد عملکرد بیشتری دارد(CIMMYT, 2004).

استفاده از خویشاوندان وحشی سورگوم باعث افزایش ظرفیت عملکرد در گونه زراعی می‌شود (Wayne Smith and Fredericksen, 2000). ثابت شده است که گونه *Sorghum arundinaceum* Roem. & Schult. و سایر گونه‌های وحشی سورگوم منابع ارزشمندی برای ژن‌های مفید جهت افزایش عملکرد در سورگوم هیبرید دانه‌ای می‌باشند (Jordan *et al*., 2004). اخیراً با تجمیع[1] سه ناحیه ژنی کنترل افزایش عملکرد از گونه وحشی گوجه فرنگی که میوه‌های سبز و کوچکی دارد، در هیبریدهای گوجه فرنگی، عملکرد آن نسبت به رقم برتر، ۵۰ درصد افزایش یافته است (Gur and Zamir, 2004).

نرعقیمی سیتوپلاسمی و رجعت دهنده باروری[2]

ارقام هیبرید معمولاً با استفاده از سیستم نر عقیمی سیتوپلاسمی[3] که از گونه‌های وحشی منتقل شده‌اند، تولید می‌شوند. بیشترین مزیت تولید هیبریدهای نسل F_1 تثبیت هتروزیس در ژنوتیپ است. این ارقام که معمولاً دارای عملکرد بیشتری هستند، عمدتاً با

---

[1] Gene pyramiding
[2] Cytoplasmic Male Sterility and Fertility Restorer
[3] Cytoplasmic Male Sterility, CMS

استفاده از سیستم نرعقیمی تولید می‌شوند. نرعقیمی سیتوپلاسمی در تعداد زیادی از گونه‌های وحشی مشاهده شده است.

تولید آفتابگردان هیبرید با استفاده از نرعقیمی سیتوپلاسمی که از گونه وحشی *Helianthus annuus* و *H. petiolaris* منتقل شده است، از سال ۱۹۷۲ در تولید اقتصادی آفتابگردان مورد استفاده قرار گرفته است (Prescott-Allen and Prescott-Allen ; 1986). در بررسی‌های اخیر مشخص شده است که ۱۰۰ درصد از هیبریدهای آفتابگردان در آمریکا و ۷۰-۶۰ درصد از هیبریدهای این گیاه در سراسر جهان با استفاده از این سیستم تولید شده‌اند.

در رابطه با دست‌ورزی ژنوم سیتوپلاسمی، اولین تلاش‌ها در خصوص تولید لاین‌های نرعقیم صورت گرفته است (Banga, 1996). اصلاح ساختار سیستم نرعقیمی سیتوپلاسمی اوگورا (Ogura CMS) و همچنین سیستم نرعقیمی سیتوپلاسمی اوکسی (Oxy CMS) نیز از جمله این تلاش‌ها بوده‌اند (Pelletier *et al*., 1983, Kirti *et al*., 1993, Kirti *et al*., 1995).

در ذرت، تلاش‌هایی در مرکز تحقیقات بین المللی سیمیت (CIMMYT) انجام گرفته‌است که صفت آپومیکسی را از گونه وحشی *Tripsacum* به ذرت انتقال دهند. در این برنامه، ذرت به عنوان والد مادری با گونه تتراپلوئید آپومیکت T. dactyloides تلاقی داده شد و نتاج گیاهان آپومیکت F_1 ، BC_1، BC_2 و BC_3 که نر عقیم بودند، بدست آمد (Yves Savidan مذاکرات شخصی، ysavidan@cimmyt.mx).

در چین برنج هیبرید با استفاده از نرعقیمی سیتوپلاسمی که از برنج وحشی (*Oryza sativa* f. *spontanea* L.) منتقل شده است، تولید می شود (Virmani and Shinjyo, 1988). این هیبرید که در سال ۱۹۷۶ معرفی گردید، در حال حاضر در بیش از ٤٥ درصد از مناطق زیر کشت برنج، استفاده می‌شود.

در سال‌های اخیر نرعقیمی سیتوپلاسمی که در ارزن وحشی یافت شده است،

بـــصورت گـــسترده‌ای در تولیـــد ارزن هیبریـــد و مقـــاوم بـــه بیمـــاری‌هـــا اســـتفاده شـــده اســـت. نرعقیمـــی سیتوپلاســـمی و ژن رجعـــت دهنـــده بـــاروری از گونـــه *Pennisetum purpureum* Schum. در تولید اولین رقم اقتصادی ارزن علوفه‌ای استفاده شـده اسـت (Hanna , 1989). تولیـد نخـودکفتری[1] هیبریـد بـا اسـتفاده از نرعقیمـی سیتوپلاسـمی کـه در ٥ گونـه وحـشی مـشاهده شـده، در دسـت بررسـی مـی‌باشـد (Saxena and Kumar, 2003).

افزایش کیفیت

در گندم، علاوه بر ژن‌های مقاومت به آفات و بیماری‌ها، گونه‌های وحشی این گیاه بـه عنوان منابع ارزشمندی برای سایر صفات مانند کیفیت، مورد بهره‌برداری قرار گرفته‌انـد. میـزان بـالای پـروتئین از گونـه *Ae. ovata* و گونـه *T. dicoccoides* (Kushnir and Halloran, 1984) به گندم منتقل شده‌اند. سیافی و همکاران (Ciaffi et al., 1995) نـشان دادند که انتقال آلل *glu A1* از گونه *T. dicoccoides* به *T. durum* که زیرواحدهای Ax و Ay را کد می‌کنند، میزان گلوتنین را بمقدار ٤ درصد افزایش می‌دهد. لایـن‌هـای دوروم حامل از این زیرواحدها،کیفیت نانوائی شبیه گندم نان نشان داده‌اند.

گوجه فرنگی یکی از مثال‌های کلاسیک در مورد افزایش کیفیت در اثـر انتقـال ژن‌هـای وحشی است که از افزایش میزان مواد محلـول گرفتـه تـا رنـگ میـوه و سـازگاری بـرای برداشت در یک دامنه زمانی گسترده، متغیر است. ایـن موضـوع توسـط پریـسکوت-آلـن وپریسکوت-آلن (Prescott-Allen and Prescott-Allen, 1986) مـرور شـده اسـت. از آن زمان به بعد، استفاده از مکان یابی ژنتیکی (QTL) منجـر بـه یـافتن ژن‌هـای مفیـد کنتـرل کننده کیفیـت و انـدازه میـوه، حتـی در گونـه‌هـایی کـه دور از انتظـار مـی‌باشـند و دارای میـــوه‌هـــای کوچـــک مـــی‌باشـــند (ماننـــد *L. pimpinellifolium*)، شـــده اســـت (Tanksley and McCouch, 1997). افـزایش پـروتئین در گنـدم، دوبرابـر شـدن میـزان پروتئین در کاساوا، افزایش کیفیت دانـه‌هـا در گنـدم‌هـای سـینتتیک ماننـد Carmona ، از نمونه‌های دیگر قابل ذکر هستند.

[1] pigeon pea

نتیجه گیری

در به‌نژادی گیاهان مختلف زراعی، استفاده از گونه‌های وحشی هنگامی مورد توجه قرار خواهد گرفت که تنوع لازم برای صفت مورد اصلاح وجود نداشته و احتمال یافتن ژن‌های مفید در ژنوتیپ‌ها و ارقام موجود وجود نداشته باشد. احتمال موفقیت در یک برنامه به‌نژادی از طرق بهره‌برداری از گونه‌های وحشی به عوامل زیادی بستگی دارد. خصوصیات والدین زراعی و گونه وحشی، وجود صفت مورد نظر در والد وحشی، تلاقی پذیری دو گونه، امکان تولید جنین و تولید هیبرید، تولید گیاهچه زنده و قابل زیست، امکان نوترکیبی بین کروموزوم‌های دو گونه/جنس، تولید بذر در نسل‌های بعد، عدم بروز ژن‌های نامطلوب گونه وحشی در گونه زراعی و دستیابی به بوته‌هایی از گونه زراعی که واجد صفت مورد نظر و تظاهر آن در نسل‌های بعد باشند و.... از جمله این موارد می‌باشند. در این مسیر طولانی، موانع زیادی وجود دارند که بسته به نوع و مرحله بروز آنها، انتقال ژن را با مشکلات عدیده‌ای روبرو می سازند. برای رفع این موانع راهکارهای متعددی پیشنهاد شده و بکار گرفته شده‌اند. با استفاده از این راهکارها، ژن‌های فراوانی به گونه‌های زراعی منتقل شده‌اند. هرچند که بسیاری از این ژن‌ها در سطح وسیع اقتصادی مورد استفاده قرار نگرفته‌اند، اما عملی شدن انتقال آنها به گونه زراعی، استفاده از این منابع عظیم ژنی را میسر ساخته است. این چشم انداز با بهره گیری از تکنیک‌های جدید بیوتکنولوژی از جمله استفاده از کشت بافت شامل کشت اندام، جنین، تخمک، لقاح درون شیشه‌ای و.... ، نشانگرهای مولکولی، روش‌های GISH، FISH و..... برای نمایان ساختن ژنوم گونه وحشی و ردیابی حداقل ماده ژنتیکی گونه وحشی در زمینه گونه زراعی، بسیار چشمگیرتر به نظر می‌رسند. با توجه به اهمیت این منابع ژنتیکی ارزشمند، حفظ و ارزیابی، شناسایی، مشخصه سازی و بهره برداری از آنها در حال و آینده به عنوان ظرفیت‌های بالقوه، از اهمیت شایان توجهی برخوردار است. این ظرفیت‌ها ممکن است محدودیت‌ها و موانع موجود در مسیر افزایش تولید و امنیت غذائی را مرتفع ساخته و روند پویای به‌نژادی و تنوع ارقام جدید محصولات زراعی و باغی را فراهم سازد.

ش هایی که در برنامه‌های دورگ‌گیری بین گونه‌ای و بین جنسی جهت غلبه بر موانع مختلف مورد استفاده قرار می‌گیرند

	مانع	روش مورد استفاده برای غلبه بر مانع
موانع قبل تلقیح	عدم جوانه زنی دانه گرده	ف مکانیکی کلاله متعاقب گرده افشانی انتهای قطع شدهٔخامه تفاده از گرده منتور
	رشد آهسته دانه گرده	تفاده از گرده منتور گرده افشانی در *In vitro* تفاده از هورمون‌های رشد
	ناتوانی لوله گرده در رسیدن به خامه	تاه کردن خامه
	توقف رشد لوله گرده در خامه	ت تخمدان و تخمک (*In vitro*)
	ناتوانی در انجام تلقیح جنسی و تولید هیبرید	ده افشانی در *in vitro* زاج پروتوپلاست
	اختلاف سطح پلوئیدی	برابر کردن تعداد کروموزومهای گونه های والدینی قبل از تلاقی و یا در هیبرید تفاده از گونه‌های رابط تعداد کروموزوم‌های گونهٔ زراعی پلی پلوئید قبل از دورگ گیری
موانع بعد از تلقیح	ضعف و مرگ و میرهیبرید سقط جنین	یک نجات جنین
	سقط جنین در مراحل بسیار اولیه	ات جنین در *in vive* یا *in vitro* و یا embryo implantation تخمدان ده افشانی و تلقیح در *in vitro*
	مرگ و میر هیبرید نسل اول	قی دو جانبه (Reciprocal crosses) وند زدن هیبرید (Grafting)
	حذف کروموزوم‌ها	یابی گیاه از کالوس یر نسبت ژنوم‌ها ی دو گونهٔ مورد تلاقی ال تبادل مواد ژنتیکی قبل از حذف کروموزوم‌ها
	عقیمی هیبرید	ابر کردن کروموزوم‌ها (تولید آمفی پلوئید) برگشتی
	ناپایداری هیبرید	تعداد بسیار زیادی از بوته های نسل دوم (F_2)
	فقدان نو ترکیبی	ال تبادل کروموزومی از طریق کشت بافت

جدول ۲ - استفاده از خویشاوندان وحشی در ارقام معرفی شده ۱۳ محصول مهم زراعی طی ۲۰ سال گذشته

زراعی	مقاومت به آفات وبیماری‌ها	تنش‌های غیر زیستی	عملکرد	کیفیت	نر عقیمی و رجعت دهنده باروری	تعداد ژن‌های منتقل شده
	+	−	−	+	−	3
	++++++++++	−	+	+	−	9
	+	−	−	−	+	3
	+++++++	+++	+	−	+	12
	+	−	−	−	−	2
	+++	+	−	−	+	7
	+++	−	−	−	−	2
	++	−	−	−	−	2
ی	++++++	−	−	−	−	12
	+	−	−	−	−	1
ی	++++++++++	++	−	++	−	55
	−	+	−	−	−	1
	−	+	−	−	−	2

شان دهنده تعداد گونه‌های خویشاوندی است که صفات مفید مورد نظر را برای ارقام زراعی تامین نموده اند وعلامت – نشان دهنده عدم
ونه وحشی برای صفت مورد نظر است.

ن‌هایی که از گونه‌های وحشی در یک گیاه زراعی منتقل شده در ستون آخر درج گردیده است. (ماخذHajjar and Hodgkin , 2007)

جدول ۳- ژن‌های مقاومت به زنگ که از گونه‌های وحشی به گندم منتقل شده‌اند

(Jiang, *et al*, 1994, McIntosh, *et al*, 1995, Friebe, *et al*, 1996)

بیماری زنگ	گونهٔ دهنده	اسم ژن منتقل شده
زنگ زرد	*Aegilops comosa*	Yr8
	Secale cereale	*Yr9*
	Aegilops ventricosa	*Yr17*
زنگ قهوه‌ای	*Aegilops umbellulata*	*Lr9*
	Agropyron elongatum	*Lr19*و*Lr24*و*Lr29*
	Secale cereale	*Lr25,Lr26*و*Lr45*
	Aegilops speltoides	*Lr28,Lr35*و*Lr36*
	Aegilops squarrossa	*Lr21,Lr22a*و*Lr32*و*Lr41,Lr43*
	Aegilops ventricosa	*Lr37*
	Agropyron intermedium	*Lr38*
زنگ سیاه	*Secale cereale*	*Sr27*و*Sr31*
	Agropyron elongatum	*Sr24,Sr25*و*Sr26*
	Aegilops speltoides	*Sr32,Sr39*
	Aegilops squarrossa	*Srx*و*Sr33*
	Agropyron ponticum	*Sr24*
	Aegilops comosa	*Sr34*
	Aegilops ventricosa	*Sr38*
	Triticum timopheevi	*Sr36*و*Sr37*و*Sr40*و*SrTt3*
	Triticum monococcum	*Sr21,Sr35*

References منابع مورد استفاده

Aghaee-Sarbarzeh, M., H. Singh and H.S. Dhaliwal.2000. *Ph*^{I} gene derived from *Aegilops speltoides* induces homoeologous chromosome pairing in wide crosses of *Triticum aestivum.* J. Hered. 91: 417-421.

Aghaee-Sarbarzeh, M., Harjit-Singh and H. S. Dhaliwal. 2001. A microsatellite marker linked to leaf rust resistance transferred from *Aegilops triuncialis* into hexaploid wheat. Plant Breeding, 120: 259-261.

Appels R. and E. S. Lagudah.1990. Manipulation of chromosome segments from wild wheat for the improvement of bread wheat. Aust. J. Plant Physiol. 17: 253-66.

Bai D. P. and D. R. Knott.1992. Suppression of rust resistance in bread wheat *(Triticum aestivum*) by D-genome chromosomes. Genome. 35:276-82.

Banga, S. S. 1996. Genetics and breeding. p. 50-76. In: V. L.Chopra and S. Prakash (eds.). Oilseed and vegetable brassicas: Indian perspective. Oxford and IBH Pub Ltd. New Delhi.

Barclay A. 2004. Feral play: Crop scientists use wide crosses to breed into cultivated rice varieties the hardiness of their wild. p. 14–19. Rice Today, IRRI, Los Banos, Philippines.

Baum, M., E. S. Lagudah and R. Appels. 1992. Wild crosses in cereals. Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 43: 117-43.

Brar, D. 2005. Broadening the genepool and exploiting heterosis in cultivated rice, In: K. Toriyama, K. L. Heong, B. Hardy (ed.) Rice is life: scientific perspectives for the 21st Century Proceedings of the World. 4–7 November 2004. Rice Research Conference. Tokyo and Tsukuba, Japan.

Brar, D. and G. S. Khosh. 1983. Wide hybridization and chromosome manipulation in cereals. p. 221-263. In: D.A. Evans, W. R. Sharp, P.V. Ammirato (ed.) Handbook of plant cell culture, vol. 4. MacMillan, New York.

Brar, D. and G. Kush.1997. Alien introgression in Rice. Plant Mol. Biol. 35:35–47

Brown, J. and P. Caligari. 2008. An introduction to plant breeding. pp 163-166. Balckwell Pub.

Brown S. M., A. K. Szewc-McFadden and S. Kresovich. 1996. Development and application of simple sequence repeat (SSR) loci for plant genome analysis. p 147-159. In: Jauhar P. P. (Ed.) Methods of genome analysis in plants. CRC Press, Boca Raton, FL.

Castilho A., T. E. Miller and J. S. Heslop-Harrison.1996. Physical mapping of translocation breakpoints in a set of wheat- *Ae. umbellulata* recombinant lines using *In Situ* hybridisation. Theor. Appl. Genet. 93: 816-25.

Chen P. D., H. Tsujimoto and B. S. Gill. 1994. Transfer of Ph^I gene promoting homoeologous pairing from *Triticum speltoides* into common wheat and their utilisation in alien genetic introgression. Theor. Appl. Genet. 88: 97-101.

Chopra, V. L. and S. Prakash. 1996. Taxonomy and cytogenetics. p. 6-34.In: Chopra, V. and S. Prakash, (eds.) Oilseed and vegetable Brassicas: Indian perspective. Oxford and IBH Pub. Co. Pvt, Ltd, New Delhi.

Ciaffi, M., D. Lafiandra, T. Turchetta, S. Ravaglia and F. McRitchie. 1995. Bread making potential of durum wheat lines expressing both X and Y type subuints at the Glu A1 locus. Cereal Chem.72: 465-69.

CIMMYT. 2004. Wild wheat relatives help boost genetic diversity, MexicoCity. Mexico.

Cox, T. S. 1998. Deeping the wheat gene pool. J. Crop Production. 1: 1-25.

Crute, I.R.1992. From breeding to cloning (and back again?): a case study with lettuce downy mildew. Annu. Rev. Phytopathol.30: 485–506.

Davies, P. A., M. A. Pallotta, S. A. Ryan, W. R. Scowcroft and P. J. Larkin. 1986. Somaclonal variation in wheat; Genetic and cytogenetic characterization of alchohol dehydrogenase I mutants. Theor. Appl. Genent.72: 644-53.

Dhaliwal, H. S., H. Singh, K. S. Singh and H. S. Randhawa. 1993. Evaluation and

cataloguing of wheat germplasm for disease resistance and quality. p 123-140. In: Damania, A. B. (Ed.) Biodiversity and wheat improvement. John Wiley and Sons Pub.

Dhaliwal, H. S. and H. Uchimiya. 1999. Genetic engineering for disease and pest resistance in plants. Plant Biotech. 16: 255-61.

Dujardin, M. and W. W. Hanna. 1989. Developing apomictic pearl millet-characterization of a BC_3 plant. J. Genet. Breeding. 43: 145-51.

Dvorak, J. 1972. Genetic variability in *Aegilops speltoides* affecting homoeologous pairing in wheat. Can. J. Genet. Cytol. 14: 371-80.

Dyck, P. L., E. R. Kerber and J. W. Marters. 1990. Transfer of a gene for stem rust resistance from *Aegilops caudata* to common wheat. Can. J. Plant. Sci. 70: 931-34.

Eenink, A. H., R. Groenwold and F. L. Dieleman. 1982. Resistance of lettuce (Lactuca) to the leaf aphid *Nasonovia ribisnigri* 1 transfer of resistance from *L. virosa* to *L. sativa* by interspecific crosses and selection of resistant breeding lines. Euphytica.31: 291–300.

Endo, T. R. 1988. Chromosome mutation induced by gametocidal chromosomes in common wheat. p 259-265. In: Miller, T. E., and R. M. D. Koebner (Eds.) Proc. of 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, England.

Endo, T. R. 1990. Gametocidal chromosomes and their induction of chromosome mutation in wheat. Jpn. J. Genet. 65: 135-52.

Falk, D. E. and K. J. Kasha. 1983. Genetic studies of the crossability of hexaploid wheat with rye and *Hordeum bulbosum*. Theor. Appl. Genet. 64: 303-307.

Friebe, B., J. Jiang, W. J. Raupp, R. A. McIntosh and B. S. Gill. 1996. Characterisation of wheat-alien translocation conferring resistance to disease and pest: current status. Euphytica. 91: 59-87

Friebe, B., V. Schubert, W. D. Bluthner and K. Hammer. 1992. C-banding pattern and polymorphism of *Aegilops caudata* and chromosomal constitutions of the

amphiploid *T. aestivum-Ae. caudata* and six derived chromosome addition lines. Theor. Appl. Genet. 83: 589-96.

Gale, M. D. and T. E. Miller. 1987. The introduction of alien genetic variation into wheat. p 173-210. In: Lupton, F.G.H. (Ed.) Wheat breeding: its scientific basis. Chapman and Hall, UK.

Gill, B. S. and G. Kimber. 1974. Gimsa C-banding and the evolution of wheat. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 71:4086-90.

Gill, B. S. and W. J. Raupp. 1987. Direct genetic transfer from *Aegilops squarrosa* L. to hexaploid wheat. Crop. Sci. 27: 445-50.

Gill, B. S., B. Friebe and T. R. Endo.1991. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberration in wheat (*Triticum aestivum*). Genome. 34:830-39.

Goodman, R. M., H. Hauptli, A. Grossway and V. C. Knauf. 1987. Gene transfer in crop improvement. Science. 236:48-54.

Gur, A. and D. Zamir. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. P.L.O.S. Biol. 2:1610–1615.

Hajjar, R. and T. Hodgkin. 2007. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years. Euphytica. 156:1–13.

Han, J. H. and L. Fan. 1994. The effect of *ph1b*, *ph2a*, and *ph2b* genes on the hybrids between common wheat and *T. timopheevii* and the application prospect. Sientia Agricultura Sinica. 27: 22-26.

Hanna, W. W. 1989. Characteristics and stability of a new cytoplasmic-nuclear male sterile source in pearl millet. Crop Sci. 29:1457–1459.

Hanna, W. W. and E. C. Bashaw. 1987. Apomixis: its identification and use in plant breeding. Crop Sci. 27: 1136-39.

Harlan, J. R. 1976. Genetic resources in wild relatives of crops.Crop Sci.16:329-333.

Heinrichs, E.A., F. G. Medrano, and H. R. Rapusas. 1985. Gentic evaluation for insect resistance in rice. p. 356. In. IRRI, Los Banos, Philippines.

Heslop-Harrison, J., A. R. Leitch., T. Schwarzacher and K. Anamthawat-Jonsson. 1990. Detection and characterization of 1B/1R translocations in hexaploid wheat. Heredity. 65: 385-92.

Hoisington, D., M. Khairallah, T. Reeves, J-M. Ribaut, B. Skovmand, S. Taba and M. Warburton. 1999. Plant genetic resources: what can they contribute towards increased crop productivity? P.N.A.S. 96: 5937–5943.

Hoyt, E. 1988. Conserving the Wild Relatives of Crops, Rome, Italy, IPGRI/IUCN/WWF.

Islam, A.K.M.R. and K. W. Shepherd. 1991. Alien genetic variation in wheat. p 291-312. In: Gupta, P. K., and T. Tsuchiya (eds.) Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution, Part A. Elsevier, Amsterdam.

Islam, A.K.M.R. and K.W. Shephered. 1992. Substituting ability of individual barley chromosomes for wheat chromosomes.1. Substitutions involving barley chromosomes 1, 3, and 6. Plant Breed. 109:141-150.

Jauhar, P. P. 1993. Alien gene transfer and genetic enrichment of bread wheat. p. 103-119. In: Damania, A. B. (ed) Biodiversity and wheat improvement. John Wiley and Sons, Chichester.

Jiang, J., B. Friebe and B.S. Gill. 1994. Recent advances in alien gene transfer in wheat. Euphytica 73: 199-12.

Jiang, J., B. Friebe, H. S. Dhaliwal., T. J. Martin and B. S. Gill. 1993. Molecular cytogenetic analysis of *Agropyron elongatum* chromatin in wheat germplasm specifying resistance to wheat streak mosaic virus. Theor. Appl. Genet. 86: 41-48.

Jordan, J., Butler D., B. Henzell, J. Drenth and L. McIntyre. 2004. Diversification of Australian sorghum using wild relatives, New Directions for a Diverse Planet: Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, 26

Sep—1 Oct 2004, Brisbane, Australia.

Kallo, G. 1992. Utilisation of wild species. In: Kallo, G. and J. B. Chowdhury (ed) Distant hybridisation of crop plants. Monograph No. 16 on Theor. Appl. Genet.

Kasha, K.J. and K. N. Kao. 1970. Higher frequency of haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). Nature. 225: 875-76.

Kena, G. H. J., W. Lange and Van Silfhout. 1995. Differential suppression of stripe rust resistance in synthetic wheat hexaploids derived from *T. turgidum* subsp. *dicoccoides* and *Ae. squarossa* . Phytopathol. 85:425-29.

Kerber, E. R. 1983. Suppression of rust resistance in amphiploids of *Triticum.* In: Sakamoto S. (ed) Proc 6th Int Wheat Genet Symp. pp 813-814. Kyoto, Japan.

Kerber, E. R. and P. L. Dyck. 1977. Inhibition of stem rust resistance by chromosome 7DL of Canthatch hexaploid wheat . Abstract of program. p 34. Gen. Soc. Can.

Kerber, E. R. and P. L. Dyck. 1990. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoids* ×*Triticum monococcum*. Genome. 33: 530-537.

Kerber, E. R. and G. J .Green. 1980. Suppression of stem rust resistance in the hexaploid wheat cv. Canthatch by chromosome 7DL. Can. J. Bot. 58: 1347-1350.

Khush, G. S. and D. S. Brar. 1988. Wide hybridisation in plant breeding. p 141-188. In: Zakri, A. H. (ed) Plant breeding and genetic engineering. SABRAO, Kuala Lampur, Malaysia.

Khush, G. S. and D. S. Brar. 1992. Overcoming the barriers in hybridisation. p 47-61. In : Kallo, G. and J. B. Chawdhury (eds.) Distant hybridisation of crop plants. Monograph on Theor. Appl. Genet. Springer Verlag, Berline, Germany.

Khush, G. S., K.C.Ling, R. C.Aquino and V.M. Aguiero. 1977. Breeding for resistance to grassy stunt in rice. 1:39. In. Proc 3rd Int. Cong. SABRAO, Canberra, Australia, Plant Breeding Papers.

Kimber, G. and B. S. Athwal. 1972. A reassessment of the course of evolution of wheat.

Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 69: 912-15.

Kirti, P.B., S.S. Banga, S. Prakash and V. L. Chopra. 1995. Transfer of ogura cytoplasmic male sterility to *Brassica juncea* and improvement of male sterile through somatic cell fusion. Theor. Appl. Genet. 91: 517-21.

Kirti, P.B., S.B. Nasimulu, S. Prakash and V. L. Chopra. 1993. Correction of chlorophyll deficiency in alloplasmic male sterile *Brassica junciea* through recombination between chloroplast genomes. Genet. Res. Camb. 26: 11-144.

Knott, D. R. 1961. The inheritance of stem rust resistance VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. Can. J. Plant Sci. 41:109-23.

Knott, D. R. 1987. Transferring alien genes to wheat. p 462-471. In: Heyne, E. G. (ed) Wheat and wheat improvement . 2nd edn. American Society of Agronomy, Wisconsin, USA.

Knott, D.R. 1989. The wheat rusts, breeding for resistance. Springer Verlag, Berline.

Knott, D.R. 1993. Agronomic and quality characters of new isogenic lines of wheat carrying genes for stem rust resistance. Euphytica. 68: 33-41.

Knott, D.R. and J. Dvorak. 1976. Alien germplasm as a source of resistance to disease. Ann. Rev. Phytopathol. 14: 211-35.

Koebner, R.M.D. and K. W. Shepherd. 1985. Induction of recombination between rye chromosome 1RL and wheat chromosomes. Theor. Appl. Genet. 71: 208-15.

Koebner, R. M. D. and K. W. Shepherd. 1986. Controlled introgression to wheat of genes from rye chromosome arm 1RS by induction of allosyndesis, 1. Isolation of recombinants. Theor. Appl. Genet. 73: 197-208.

Kota, R.S. and J. Dvorak. 1985. A rapid technique for substituting alien chromosomes into *Triticum aestivum* and determining their homoeology. Can. J. Genet. Cytol. 27: 549-558.

Kushnir, V. and G. Halloran. 1984. Transfer of high kernal weight and high

protein from wild tetraploid wheat. (*Triticum turgidum dicoccoides*) to bread wheat (*T. aestivum*) using homologous and homoeologous recombination. Euphytica. 33: 249-255.

Lange, W. and R. Riley. 1973. The position on chromosome 5B of wheat of the locus determining crossability with rye. Genet. Res. 22: 143-53.

Larkin, P. J. and W.P. Scowcroft. 1981. Somaclonal variation- a novel source of variability from cell culture for plant improvement. Theor. Appl. Genet. 60: 197-14.

Larkin, P. J., L. H. Spindler and P. M. Banks. 1990. The use of cell culture to restructure plant genomes for introgressive breeding. p 80-89. In: Kimber, G. (Ed.) Proc 2nd Int. Symp. Chromosome Eng. in Plants. Columbia, Missouri, USA.

Laurie, D. A. 1989. The frequency of fertilization in wheat×pearl millet crosses. Genome. 32: 1063-67.

Laurie, D. A. and M. D. Bennett. 1988a. Cytological evidence for fertilization in hexaploid wheat ×sorghum crosses. Plant Breed. 100: 73-82.

Laurie D. A. and M. D. Bennett. 1988b. The production of haploid wheat plants from wheat ×maize crosses. Theor. Appl. Genet. 79: 393-97.

Lein, A. 1943. Die genetische grundlage der krenzbarkeeit zwischen weizen und roggen. Z. indukt. Abstamm-U.vereblehre 81: 28-61.

Love, S. 1999. Founding clones, major contributing ancestors, and exotic progenitors of prominent north American potato cultivars. Am. J. Potato Res. 76: 263–272.

Luo, M. C., C. Yen and J. L. Yang. 1992. Crossability percentages of bread wheat landraces from Sichuan Province, China with rye. Euphytica. 61: 1-7.

Ma, H., R. P. Singh and A. Mujeeb-Kazi. 1995. Suppression/expression of resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat (*T. turgidum 5T. tauschii*). Euphytica. 83: 87-93.

Ma, H., Singh R. P. and A. Mujeeb-Kazi. 1997. Resistance to stripe rust in durum wheat, A-genome diploids, and their amphiploids. Euphytica. 94(3): 279-86.

McFadden, E. S. 1930. A successful transfer of emmer character to vulgare wheat. J. Amer. Soc. Agron. 22: 1020-34.

McIntosh, R. A., C. R. Willings and R. F. Park. 1995. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. CSIRO Pub., East Melbourne, Australia.

Mello-Sampayo, T. 1971. Genetic regulation of meiotic chromosome pairing by chromosome 3D of *Triticum aestivum*. Nature New Biol. 230:22-23.

Mettin, D., W. P. Bluthner, and G. Schlegel. 1973. Addition evidence on spontaneous 1B/1R wheat –rye substitution and translocation. p 179-184. In: Sears, E. R. and L. M. S. Sears (ed) Proc. 4th Int Wheat Genet Symp. Colombia, Missouri, USA.

Miller, T. E., S. M. Reader, K. A. Purdie, S. Abbo, R. P. Dunford and I. P. King. 1995. Fluorescent *In Situ* hybridisation as an aid to introducing alien genetic variation into wheat. Euphytica 85: 275-79.

Mizushima, U. 1980. Genome analysis in Brassica and allied genera. p. 89-108. In: Tsunoda, S., K. Hinata, , C. Gomez-Campo (eds) Brassica crops and wild allieds. Jpn. Sci. Soc. Tokyo.

Mujeeb-Kazi, A. 1993. Interspecific and intergeneric hybridisation in the triticeae for wheat improvement. p 95-102. In: Damania, A. B. (ed) *Biodiver*sity and wheat improvement. John Wiley and Sons Pub.

Mujeeb-Kazi, A., V. Rosas and S. Roldan. 1996. Conservation of the genetic variation of Triticum tauschii (Coss.) Schmalh (Aegilops squarrosa auct. non. L) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. x *T.tauschii*; 2n = 6x = 42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. Genet Resour. Crop Evol. 43: 129–134.

Nazari, K., M. Mafi, M.Nasrollahi, M. Chaichi, F. Afshari and Z. Hassan Bayat. 2008. Detection of *Puccinia garminis* f.sp. *tritici* virulent to *Sr31*

resistance gene in western proviences of Iran. Seed and Plant. 24: 207-213 (in Persian).

Nguyen, B., D. Brar, B. Bui, T. Nguyen, L. Pham and H. Nguyen. 2003. Identification and mapping of the QTL for aluminum tolerance introgressed from the new source, *Oryza rufipogon* Griff, into indica rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 106: 583–593.

Okamoto, M. 1957. Asynaptic effect of chromosome V. Wheat Inf. Serv. 5:6.

Peil, A., V. Schubert, E. Schumann and W. E. Weber. 1997. RAPDs as molecular markers for the detection of *Aegilops markgrafii* chromatin in addition and euploid introgression lines of hexaploid wheat. Theor. Appl. Genet. 94: 934-40.

Pelletier, G., C. Primard, F. Vedel, P. Chetrit, R. Remy, P. Rouselle and M. Renard. 1983. Intergeneric cytoplasmic hybridization in cruciferae by protoplast fusion. Mol. Gen. Genet. 191: 244-250.

Plucknett, D., N. Smith, J. Williams and N. Murthi Anishetty.1987. Gene banks and the world's food. Princeton University Press, Princeton, NJ 12, Euphytica 156:1–13.

Prescott-Allen, C. and R. Prescott-Allen. 1986. The first resource: wild species in the north American economy. Yale University, New Haven.

Prescott-Allen, C. and R. Prescott-Allen. 1988. Genes from the wild: using wild genetic resources for food and raw materials. International Institute for Environment and Development, London.

Price, H.J., G.L. Hodnett, B.L. Burson, S.L. Dillon and W.L. Rooney. 2005. A *Sorghum bicolor* × *S. macrospermum* hybrid recovered by embryo rescue and culture. Aust. J. Botany 53: 579–582.

Rajaram, S., C. H. E. Mann, G. Ortiz-Ferrara and A. Mujeeb-Kazi. 1983. Adaptation, stability and high yield potential of certain 1B/1R CIMMYT wheat. p 613-621. In: Sakamoto, S. (Ed.) Proc 6th Int Wheat Genet Symp. Kyoto, Japan.

Rao, N., L. Reddy and P. Bramel. 2003. Potential of wild species for genetic enhancement of some semi-arid food crops. Genet. Resour. Crop Evol. 50: 707–721.

Rick, C. and R. Chetelat. 1995. Utilization of related wild species for tomato improvement, First International Symposium on Solanacea for Fresh Market. Acta Hortic. 412: 21–38.

Riggs, R.D., S. Wang, R.J. Singh and T. Hymowitz.1998. Possible transfer of resistance to Heterodora glycine from *Glycine tomentella* to *Glycine max*. J. Nematol. 30:547–552.

Riley, R. and V. Chapman. 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. Nature (London). 182: 713-15.

Riley, R. and V. Chapman. 1967. Inheritance in wheat of crossability with rye. Genet. Res. 9: 259-67.

Riley, R., V. Chapman and R. Johnson. 1968. The incorporation of alien disease resistance in wheat by genetic interference with the regulation of meiotic chromosome synapsis. Genet. Res. Camb. 12: 199-219.

Rogowesky, P. M., F.L.Y Guidet, P. Langridge, K. W. Shepherd and R. M. W. Koebner. 1991. Isolation and characterisation of wheat-rye recombinants involving chromosome arm 1DS of wheat. Theor. Appl. Genet. 82: 537-44.

Ross, H. 1986. Potato breeding – problems and perspectives. In: Brandes, J., Bartels, R., Völk, J. and Wetter, C. (Eds.) Advances in Plant Breeding. J. Plant Breed, 13 (suppl.). Paul Parey, Berlin.

Saxena, K.B. and R.V. Kumar. 2003. Development of a cytoplasmic male sterility system in pigeonpea using *C. scarabaeoides* (L.) Thouars. Indian J. Genet. Pl. Br. 63: 225–229.

Schmidt, J. C., V. Schubert and W. D. Bluthner. 1993. Use of izozymes to characterise

Triticum aestivum–Aegilops markgrafii addition lines. Biochem. Physiol. Pflanzen. 188: 385-92.

Schubert, V., O. Unger, A.Weidner and W. D. Bluthner. 1993. Transfer of leaf rust resistance and non-glauycousness from *Aegilops markgrafii* to hexaploid wheat. p 147-154. In: Damania, A. B. (Ed.) Biodiversity and wheat improvement. John Wiley and Sons Pub.

Sears, E. R. 1956. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. Brookhaven Symp. Biol. 9: 1-22.

Sears, E. R. 1972. Chromosome engineering in wheat. Stadler Symp. 4: 23-38.

Sears, E. R. 1976. Genetic control of chromosome pairing in wheat. Ann. Rev. Genet. 10: 31-51.

Sears, E. R. 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. Can. J. Genet. Cytol. 19: 585-93.

Sears, E. R . 1981. Transfer of alien genetic material to wheat. p 75-89. In: Evans, L. T., and W. J. Peacock (ed) Wheat science: today and tomorrow. Cambridge University Press, Cambridge.

Sears, E. R. 1983. The transfer to wheat of interstitial segment of alien chromosome. p 5-12. In Sakamoto, S. (Ed.) Proc 6th Int Wheat Genet Symp. Kyoto, Japan.

Sears, E.R. and M. Okamoto. 1958. Intergenomic chromosome relationships in hexaploid wheat. p 258-259. In: Proc 10th Int. Cong. Genet. 20-27 Aug. Univ. Toronto Press, Montreal, Toronto, Canada.

Seiler, G. and T. Gulya. 2004. Exploration for wild Helianthus species in North America: challenges and opportunities. p 43–68. In: The search for global treasures, 16th International Sunflower Conference, vol 1. Fargo, ND.

Shannon, M.C. 1997. Adaptation of Plants. Adv. Agron. 60:75–120.

Sharma, D. and D. R. Knott. 1966. The transfer of leaf rust resistance from *Agropyron* to *Triticum* by irradiation. Can. J. Genet. Cytol. 8: 137-43.

Sharma, H. C. and B. S. Gill. 1983. Current status of wide hybridization. Euphytica. 32: 17-31.

Sidhu, J. S., Harjit Singh, S. S. Banga and Ravi. 1996. Wide hybridization for germplasm enhancement of crop plants. J. Res. Punjab Agric. Univ. 33(1-4):1-52.

Simpson, C. and J. Starr. 2001. Registration of ‘‘COAN’’ peanut. Crop Sci. 41: 918.

Sitch, L. A. 1990. Incompatibility barriers operating in crosses of *Oryza sativa* with related species and genera. p. 77-93.In: Gustafson, J. P. (Ed.). Gene manipulation in plant improvement. Planun Press, NY, USA.

Snape, J. W., V. Chapman, J. Moss, C. E. Blanchard and T. E. Miller. 1979. The crossability of wheat varieties with *Hordeum bulbosum*. Heredity 42: 291-298.

Stalker, H. T. 1980. Utilisation of wild species for crop improvement. Adv. Agron. 33: 111-47.

Suszkiw, J. 2005. Hessian fly-resistant wheat germplasm available. Agricultural Research Service, News and events, United States Department of Agriculture.

Tanksley, S. and S. McCouch. 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. Science. 277: 1063–1066.

The, T. T. and E. P. Baker.1975. Basic studies relating to the transference of genetic characters from *T. monococcum* L. to hexaploid wheat. Aus. J. Biol. Sci. 28:189-99.

The, T. T., D. H. Latter, R. A. McIntosh, F. W. Ellison, P. S. Brennan, J. Fisher, G. H. Hollamby, A. J. Rthjen and R. E. Willson. 1988. Grain yields of near isogenic lines with added genes for stem rust resistance. p 901-906. Proc 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, England.

Tsujimoto, H. and K. Noda.1988. Chromosome breakage in wheat induced by the gametocidal gene of *Aegilops triuncialis* L: Its utilisation for wheat genetics and

breeding. Proc. 7th Wheat Genet. Symp. Cambridge, England.

Villareal, R. L., A.Mujeeb-Kazi, G. Fuentes-Davila, S. Ragaram and O. Del Toro. 1994. Resistance to karnal bunt (*Tilletia indica* Mitra) in synthetic hexaploid wheat derived from *Triticum turgidum × T. tauschii*. Plant Breeding 112: 63-69.

Virmani, S. and C. Shinjyo. 1988. Current status of analysis and symbols for male sterile cytoplasms and fertility restoring genes. Rice Genet. Newsl. 5: 9–15.

Vuylsteke, D. R., R. L. Swennen and R. Ortiz. 1993. Development and performance of black sigatoka-resistant tetraploid hybrids of plantain (*Musa spp*., AAB group). Euphytica.65: 33–42.

Wayne Smith, C. and R. Fredericksen. 2000. Sorghum: origin, history, technology and production. John Wiley and Sons.

Werner, J. E., T. R. Endo and B. S. Gill. 1992. Towards a cytogenetically based physical map of the wheat genome. Proc.Nat. Acad. Sci. USA 89: 11307-11.

Wilson, J. and W. M. Ross. 1962. Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm. Wheat Info. Serv. 14: 29-30.

Wilson, J. P. and R. N. Gates. 1993. Forage yield losses in hybrid pearl millet due to leaf blight caused primarily by Pyricularia grisea. Phytopathol. 83: 739–743.

Wilson, J. P., Gates R. N. and W. W. Hanna. 1991. Effect of rust on yield and digestibility of pearl millet forage. Phytopathol. 81: 233–236.

Yen, C., D. Q. Dai and M. C. Luo. 1986. The high compatibility resources of wheat for genetic hybridisation among *Secale* and *Aegilops*. pp 42-52.Proc Int. *Triticale* Symp. Sydney: Australian Institute of Agricultural Science.

Zeller, F. J. 1973. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions Genet. Symp. pp 209-221. Columbia, Missouri, USA.

Zhang, H., J. Jia, M. D. Gale and K. M. Devose. 1998. Relationships between the chromosomes of *Ae. umbellulata* and wheat. Theor. Appl. Genet. 96: 69-75.