ژنتیک نوین
دوره سیزدهم، شماره ۱، بهار ۱۳۹۷
صفحه ۱۶۸ - ۱۵۷

بررسی تنوع ژنتیکی، ساختار جمعیت و الگوی عدم تعادل لینکاژی در ژنوتیپ‌های گندم دوروم (*Triticum durum* Desf.) با استفاده از نشانگرهای اس. ان. پی

Genetic Variation, Population Structure and Linkage Disequilibrium in Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Genotypes using SNP Markers

سجاد منصوری[۱]، علی‌اشرف مهرابی*[۱]، ولی‌اله محمدی[۲]، علی آرمینیان[۱]، ماریون رودر[۳]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، دانشیار، استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام، ایلام، ایران

۲- دانشیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

۳- استاد، ژنتیک گیاهی، موسسه ژنتیک گیاهی و تحقیقات گیاهان زراعی، گاترزلبرن، آلمان

Mansori S[1], Mehrabi AA*[1], Mohammadi V[2], Arminian A[1], Röder M[3]

1- PhD Student, Associate Professor, Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Ilam University, Ilam, Iran
2- Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, University College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, karaj, Iran
3- Professor, Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Gatersleben, Germany

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: alia.mehrabi@yahoo.com

(تاریخ دریافت: ۹۶/۱۰/٤ - تاریخ پذیرش: ۹۶/۱۲/۱۳)

چکیده

این پژوهش به‌منظور بررسی تنوع ژنتیکی، ساختار جمعیت و الگوی عدم تعادل لینکاژی در ژنوتیپ‌های گندم دوروم (*Triticum durum* Desf.) با استفاده از نشانگرهای اس. ان. پی انجام شد. بدین منظور از ۱٤٤ ژنوتیپ گندم دوروم عمدتاً با منشاء ایرانی استفاده شد که از نقاط مختلف ایران جمع‌آوری شده بودند. کل جمعیت مورد بررسی با آرایه 15K اس. ان. پی گندم تعیین ژنوتیپ شد. میانگین آماره ژنتیکی محتوای اطلاعات چندشکلی هر نشانگر در کل جمعیت (۰/۲٦) بود و حداقل و حداکثر آن به‌ترتیب ۰/۰۸ و ۰/۳۷ برآورد شد. نتایج ضرایب خویشاوندی نسبی بین جفت ژنوتیپ‌ها نشان داد که ۵۸/۸۵ درصد از ضرایب خویشاوندی بین جفت ژنوتیپ‌ها صفر بود و تنها حدود یک درصد از ضرایب دارای مقادیر بیش از ۰/۵ بودند. بنابراین مشخص شد که خویشاوندی بسیار کمی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه وجود دارد. بررسی روابط ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های گندم دوروم با استفاده از روش تجزیه به مختصات اصلی نشان داد که نسبت واریانس ژنوتیپی تبیین شده به‌وسیله دو مولفه نخست به‌ترتیب ۱٦/۳۵ و ۷/۵۲ درصد است. شش زیرجمعیت در مجموعه ژنوتیپ‌های گندم دوروم با استفاده از برنامه STRUCTURE شناسایی شد و گروه‌بندی به‌دست آمده با تجزیه مختصات اصلی را تایید کرد. این زیرگروه‌ها تقریباً بر اساس منشاء جغرافیایی از هم تفکیک شدند. اطلاعات حاصل از این تحقیق نشان داد که نشانگرهای اس. ان. پی ابزار بسیار توانمندی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت ژنوتیپ‌های گندم هستند و می‌توانند در انتخاب ژنوتیپ‌ها به‌عنوان والد تلاقی و گزینش به‌کمک نشانگر در برنامه‌های به‌نژادی مورد استفاده قرار گیرند.

واژه‌های کلیدی

تنوع ژنتیکی
ساختار جمعیت
گندم دوروم
نشانگرهای اس.ان.پی

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

مقدمه

گندم دوروم (*Triticum durum* Desf.) یک گونه تتراپلوئید زراعی متشکل از ژنوم‌های A و B است (AABB). این گیاه از اهلی شدن گندم امر وحشی (*T. dicoccoides*) منشاء گرفته است که خود از تلاقی طبیعی بین *T. urartu* (ژنوم AA، 2n = 14) و یک خویشاوند قدیمی *Aegilops speltoides* (دهنده ژنوم BB) ایجاد شده‌است (Peng et al. 2011). شواهد باستان شناسی و ژنتیکی نشان می‌دهد که اهلی شدن گندم دوروم از امر وحشی در ناحیه هلال حاصل‌خیزی حدود ۸ هزار سال قبل از میلاد اتفاق افتاده است (Salamini et al. 2002; Oliveira et al. 2012). گندم دوروم که منبع اصلی سمولینا است، اغلب در تولید محصولات غذایی از جمله پاستا، بیگل، کوسکوس و دیگر محصولات نهایی محلی مدیترانه‌ای استفاده می‌شود (Elouafi and Nachit 2004). سطح زیر کشت این محصول در جهان ۱۷ میلیون هکتار و تولید آن ۳۵ میلیون تن برآورد شده‌است که نشان می‌دهد یکی از گیاهان مهم زراعی برای تغذیه بشر است (International Grain Council, IGC Grain Market reports, 2013). امروزه بیش از نیمی از گندم دوروم تولیدی، در منطقه مدیترانه، عمدتاً در ایتالیا، اسپانیا، فرانسه، یونان، غرب آسیا و کشورهای شمال آفریقا کشت می‌شود (Maccaferri et al. 2003). هم‌چنین در ایالات متحده، کانادا و آرژانتین و مقداری در روسیه، ترکیه، مکزیک و هندوستان نیز کشت می‌شود (De Vita et al. 2007). آگاهی از تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت برای به‌نژادی گیاهان زراعی بسیار کلیدی می‌باشد و ارزیابی تنوع در ژرم پلاسم به‌منظور استفاده موثر از منابع ژنتیکی در برنامه‌های به‌نژادی ضروری است (Nielsen et al. 2014). علاوه بر آن، آگاهی از تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت می‌تواند اطلاعات ارزشمندی برای انجام نقشه‌یابی ارتباطی و گزینش به‌کمک نشانگر فراهم کند. ایران به‌عنوان بخشی از هلال حاصل‌خیزی یکی از مرکز اولیه تنوع برای گندم و خویشاوندان وحشی آن به‌شمار می‌رود (Salamini et al. 2002). نشانگرهای مولکولی ابزارهای توانمندی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی گیاهان زراعی و وحشی، نقشه‌یابی ژنتیکی و روابط فیلوژنتیکی می‌باشند (Mohammadi and Prasana 2003). تا به امروز نشانگرهای مولکولی متعددی برای مطالعه تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت ژنوتیپ‌های گندم دوروم شامل RFLP (Szücs et al. 2000)، RAPD (Autrique et al. 1996; Szücs et al. 2000)، AFLP (Mantzavinou et al. 2005; Sciacca et al. 2010) و SSR (Medini et al. 2005; Laidò et al. 2013) مورد استفاده قرار گرفته است. چندشکلی حاصل از تفاوت‌های نوکلئوتیدی (اس.ان.پی)، معمول‌ترین تفاوت‌های توالی در ژنوم هستند (Rafalski 2002). نشانگرهای اس. ان. پی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی موجود در جمعیت‌ها بسیار مفید می‌باشند، زیرا فراوانی این نوع نشانگر نسبت به دیگر نشانگرها بسیار زیاد بوده و ارزیابی افراد جمعیت با این نوع نشانگر به زمان کمتری نیاز دارد. به‌علاوه به‌دلیل نرخ پایین جهش نسبت به نشانگرهای ریزماهواره، اس.ان.پی‌ها برای مطالعه و بررسی چگونگی تکامل ژنوم بسیار مفیدتر می‌باشند (Varshney et al. 2007). یکی از کاربردهای این نشانگر استفاده از آن‌ها در تعیین ساختار جمعیت است. قدرت آماری تعیین ساختار جمعیت با تعداد نشانگر به کار رفته ارتباط مستقیم دارد، از طرفی قدرت تشخیص هر ۱۰۰ نشانگر اس. ان. پی برابر با ۲۰-۱۰ نشانگر اس.اس.آر است (Kalinowski 2002). علاوه بر این کارایی نشانگرهای اس. ان. پی با میزان اطلاعات بالا (نشانگرهایی که تنوع آللی بالایی در جمعیت از خود نشان می‌دهند) می‌تواند برابر و یا حتی بیش‌تر از نشانگرهای اس.اس.آر باشد (Smith et al. 2007). شناسایی مداوم اس. ان. پی‌ها و توسعه پلتفرم‌های تعیین ژنوتیپ اس.ان.پی، باعث شده‌است که نشانگرهای اس. ان. پی مورد توجه روز افزون باشند (Edwards et al. 2012). امروزه آرایه‌های تعیین ژنوتیپ اس. ان. پی با تراکم بالا، به‌طور گسترده ای برای مطالعه الگوهای ژنومی تنوع و استنتاج روابط خویشوندی و شناسایی روابط نشانگر-صفت در ژرم پلاسم استفاده می‌شوند (Wang et al. 2014).

با وجود مطالعاتی که به بررسی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت با استفاده از نشانگرهای مولکولی صورت گرفته است، اما تاکنون درباره تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت ژنوتیپ های گندم دوروم به‌ویژه ژنوتیپ‌های بومی ایران با استفاده از نشانگرهای اس. ان. پی گزارشی ارائه نشده‌است. بنابراین استفاده از نتایج این تحقیق می‌تواند در برنامه‌های به‌نژادی گندم‌های دوروم بسیار مورد استفاده قرار گیرد. مهم‌ترین اهداف تحقیق حاضر بررسی تنوع

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

ژنتیکی، ارزیابی ساختار جمعیت و الگوی عدم تعادل لینکاژی درژنوتیپ‌های گندم دوروم با استفاده از نشانگرهای اس. ان. پی بود.

مواد و روش‌ها

در این مطالعه ۱٤٤ ژنوتیپ گندم دوروم که از بانک ژن دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام، تهیه شده بودند، مورد استفاده قرار گرفت. عمده این ژنوتیپ‌ها به مناطق مختلفی از ایران تعلق داشتند و منشاء بقیه از کشورهای ایتالیا، بلغارستان، آرژانتین، کرووواسی، استرالیا، پرتغال، افغانستان و عراق بود. اطلاعات جغرافیایی تعدادی از ژنوتیپ‌ها نیز در دسترس نبود و منشاء آن‌ها به‌عنوان نامعلوم نامگذاری شد. (جدول ۱). ژنوتیپ‌های ایرانی خود شامل ۳۷ جمعیت از جنوب غرب، ۲۷ جمعیت از شمال شرق، ۱٤ جمعیت از غرب، هشت جمعیت از شمال غرب، یک جمعیت از مرکز و یک جمعیت از جنوب شرق بود.

جدول ۱. لیست ژنوتیپ‌های گندم دوروم مورد مطالعه در این تحقیق

منشاء	شماره بانک ژن	شماره	منشاء	شماره بانک ژن	شماره
بلغارستان	IUGB-00687	38	اردبیل (مغان)	IUGB-00650	1
آرژانتین	IUGB-00688	39	گلستان (گرگان)	IUGB-00651	2
استرالیا	IUGB-00689	40	آذربایجان شرقی (میانه)	IUGB-00652	3
بلغارستان	IUGB-00690	41	خراسان شمالی (شیروان)	IUGB-00653	4
لرستان	IUGB-00691	42	ایران، نامعلوم	IUGB-00654	5
خوزستان (دزفول)	IUGB-00692	43	ایران، نامعلوم	IUGB-00655	6
خوزستان (دزفول)	IUGB-00693	44	ایران، رقم زردک	IUGB-00656	7
لرستان	IUGB-00694	45	مشهد	IUGB-00657	8
لرستان	IUGB-00695	46	مشهد	IUGB-00658	9
لرستان	IUGB-00696	47	مشهد	IUGB-00659	10
لرستان	IUGB-00697	48	مشهد	IUGB-00660	11
لرستان	IUGB-00698	49	مشهد	IUGB-00661	12
لرستان	IUGB-00699	50	مشهد	IUGB-00662	13
لرستان	IUGB-00700	51	مشهد	IUGB-00663	14
لرستان	IUGB-00701	52	مشهد	IUGB-00664	15
لرستان	IUGB-00702	53	مشهد	IUGB-00665	16
لرستان	IUGB-00703	54	مشهد	IUGB-00666	17
کرمانشاه	IUGB-00704	55	لرستان (گلوران)	IUGB-00667	18
کرمانشاه	IUGB-00705	56	لرستان (گلوران)	IUGB-00668	19
لرستان	IUGB-00706	57	لرستان(کاوکالی فلاوندی)	IUGB-00669	20
لرستان	IUGB-00707	58	لرستان(فلاوندی)	IUGB-00670	21
لرستان	IUGB-00708	59	لرستان(زیق آباد)	IUGB-00671	22
لرستان	IUGB-00709	60	میتسوتا	IUGB-00672	23
لرستان	IUGB-00710	61	نامعلوم	IUGB-00673	24
ایران، نامعلوم	IUGB-00711	62	نامعلوم	IUGB-00674	25
لرستان	IUGB-00712	63	نامعلوم	IUGB-00675	26
ایران، نامعلوم	IUGB-00713	64	نامعلوم	IUGB-00676	27
ایران، نامعلوم	IUGB-00714	65	نامعلوم	IUGB-00677	28
ایران، نامعلوم	IUGB-00715	66	ایران، نامعلوم	IUGB-00678	29
ایران، نامعلوم	IUGB-00716	67	ایران، نامعلوم	IUGB-00679	30
لرستان	IUGB-00717	68	ایران، نامعلوم	IUGB-00680	31
ایران، نامعلوم	IUGB-00718	69	کرووواسی	IUGB-00681	32

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

ایران، نامعلوم	IUGB-00719	70	افغانستان	IUGB-00682	33
ایران، نامعلوم	IUGB-00720	71	ایران، نامعلوم	IUGB-00683	34
ایران، نامعلوم	IUGB-00721	72	ایران، نامعلوم	IUGB-00684	35
ایران، نامعلوم	IUGB-00722	73	پرتغال	IUGB-00685	36
ایران، نامعلوم	IUGB-00723	74	افغانستان	IUGB-00686	37
منشاء	شماره بانک ژن	شماره	منشاء	شماره بانک ژن	شماره
کرمانشاه	IUGB-00763	114	ایران، نامعلوم	IUGB-00724	75
ایران، نامعلوم	IUGB-00764	115	ایران، نامعلوم	IUGB-00725	76
کرمانشاه	IUGB-00765	116	ایران، نامعلوم	IUGB-00726	77
کرمانشاه	IUGB-00766	117	ایران(محل نامعلوم)	IUGB-00727	78
کرمانشاه	IUGB-00767	118	کرمان (بم)	IUGB-00728	79
کرمانشاه	IUGB-00768	119	عراق	IUGB-00729	80
کرمانشاه	IUGB-00769	120	خوزستان(شوشتر)	IUGB-00730	81
کهکیلویه و بویر احمد (گچساران)	IUGB-00770	121	کرمانشاه	IUGB-00731	82
کرمانشاه	IUGB-00771	122	کرمانشاه	IUGB-00732	83
همدان	IUGB-00772	123	اصفهان(گلپایگان)	IUGB-00733	84
خوزستان (ایزه)	IUGB-00773	124	ایران، نامعلوم	IUGB-00734	85
خوزستان (ایزه)	IUGB-00774	125	ایران، نامعلوم	IUGB-00735	86
خوزستان (دزفول)	IUGB-00775	126	ایران، نامعلوم	IUGB-00736	87
خوزستان (دزفول)	IUGB-00776	127	ایران، نامعلوم	IUGB-00737	88
اردبیل	IUGB-00777	128	ایران، نامعلوم	IUGB-00738	89
اردبیل	IUGB-00778	129	ایران، نامعلوم	IUGB-00739	90
اردبیل	IUGB-00779	130	مشهد	IUGB-00740	91
آذربایجان شرقی (اهر)	IUGB-00780	131	مشهد	IUGB-00741	92
آذربایجان شرقی (اهر)	IUGB-00781	132	مشهد	IUGB-00742	93
لرستان	IUGB-00782	133	مشهد	IUGB-00743	94
لرستان	IUGB-00783	134	مشهد	IUGB-00744	95
آذربایجان شرقی	IUGB-00784	135	مشهد	IUGB-00745	96
لرستان	IUGB-00785	136	مشهد	IUGB-00746	97
ایتالیا	IUGB-00786	137	مشهد	IUGB-00747	98
ایتالیا	IUGB-00787	138	مشهد	IUGB-00748	99
ایتالیا	IUGB-00788	139	مشهد	IUGB-00749	100
ایلام (دره شهر)	IUGB-00945	140	مشهد	IUGB-00750	101
ایتالیا	IUGB-00790	141	مشهد	IUGB-00751	102
ایتالیا	IUGB-00791	142	مشهد	IUGB-00752	103
ایتالیا	IUGB-00792	143	مشهد	IUGB-00753	104
ایتالیا	IUGB-00793	144	مشهد	IUGB-00754	105
			ایران، نامعلوم	IUGB-00755	106
			ایران، نامعلوم	IUGB-00756	107
			ایران، نامعلوم	IUGB-00757	108
			ایران، نامعلوم	IUGB-00758	109
			لرستان	IUGB-00759	110
			لرستان	IUGB-00760	111
			ایران، نامعلوم	IUGB-00761	112
			کرمانشاه (پاوه)	IUGB-00762	113

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

آزمایش‌های مولکولی و تعیین ژنوتیپ نمونه‌ها، در موسسه تحقیقات ژنتیک گیاهان زراعی آلمان (IPK[1]) انجام شد. بدین منظور از هر ژنوتیپ سه بذر در گلخانه کشت شد و استخراج DNA از نمونه‌های سه برگی به‌صورت بالک به روش CTAB[2] با اندکی تغییرات انجام شد (Doyle and Doyle 1990). برای بررسی کیفیت DNA های استخراج شده از ژل آگارز استفاده شد. هر ژنوتیپ با استفاده از آرایه ۱۵K گندم که مجموعه‌ای از ۱۳۰۰۶ اس. ان. پی بود، تعیین ژنوتیپ شد. نمونه‌ها روی چیپ‌های ultra HDIllumina infinium که هر یک دارای ۲۴ نمونه بودند، آنالیز شدند. سپس نشانگرهایی با داده گم شده بیشتر از ده درصد و فراوانی آلل مینور کمتر از ۵ درصد حذف شدند و مجموعه جدیدی متشکل از ۶۲۸۰ اس. ان. پی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت مورد استفاده قرار گرفت. مکان ژنومی نشانگرهای مورد استفاده در این پژوهش، از اطلاعات نقشه‌یابی لینکاژی ITMI[3] اس. ان. پی مشخص شده بود، در اختیار این تحقیق قرار گرفت.

آماره ژنتیکی محتوای اطلاعات چندشکلی (PIC[4]) برای هر نشانگر، به‌وسیله نرم‌افزار PowerMarker با استفاده از رابطه زیر محاسبه شد (Powel et al. 1996).

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^{n} Pi^{2}$$

در این رابطه Pi فراوانی آلل i ام و n تعداد آلل هر نشانگر اس. ان. پی است. این شاخص می‌تواند بین صفر (برای آلل‌های یک شکل در جمعیت) و یک (برای آلل‌هایی که فراوانی آن‌ها در جمعیت برابر است) تغییر کند. به‌منظور تعیین ساختار ژنتیکی جمعیت و تعیین زیرجمعیت‌های احتمالی از دو روش گروه‌بندی بیز با استفاده از نرم‌افزار STRUCTURE ۲.۳.۴ و تجزیه به مختصات اصلی (PCoA) استفاده شد (Pritchard et al. 2000). در این روش با استفاده از داده‌های ژنوتیپی چندین جایگاه ژنی، افراد موجود در جمعیت را به زیر گروه‌های مشخصی منتسب می‌کند، به‌طوری که زیرجمعیت‌ها از تعادل هاردی–واینبرگ برخوردار باشند. نرم‌افزار فوق با ۶۲۸۰ اس. ان. پی برای برآورد تعداد زیرجمعیت‌ها اجرا شد. تعداد بهینه K (یعنی تعداد زیرجمعیت‌های مورد مطالعه در جمعیت مورد نظر) از طریق شبیه‌سازی با طول دوره Burnin ۵۰۰۰ و تعداد تکرار ۵۰۰۰ MCMC در این نرم‌افزار تعیین شد. در این آزمایش مقادیر اولیه K از ۱ تا ۹ در نظر گرفته شد. جهت مطابقت دادن نتایج با یکدیگر و اطمینان از برآورد صحیح پارامترها ۳ تکرار مستقل برای هر یک از زیرجمعیت‌ها لحاظ شد. مدل خطی مخلوط با فراوانی آللی همبسته برای تعیین زیرجمعیت‌ها مورد استفاده قرار گرفت. برای تعیین مطلوب‌ترین تعداد زیرجمعیت از آماره‌های Ln P(D) و ΔK استفاده شد. Ln P(D) لگاریتم طبیعی درست نمایی توزیع ژنوتیپ‌ها در K زیرجمعیت است. میانگین حسابی این مقادیر بر روی تکرارها (جمع این مقادیر در تکرارهای مختلف و تقسیم آن بر تعداد تکرارها) به‌همراه انحراف معیار مربوطه با L(K) نشان داده می‌شود که عبارت است از:

$$L(K) = \text{Mean LnP(D)} \pm \text{SD}$$

با ترسیم مقادیر L(K) بر روی تعداد زیر جمعیت‌ها (K) نموداری به‌دست می‌آید که بهترین زیرجمعیت بر روی این نمودار نقطه‌ای است که نمودار مسطح می‌شود. هم‌چنین در روش دیگری، بیشینه مقدار ΔK، بهترین تعداد زیرجمعیت‌ها را نشان می‌دهد (Evanno et al. 2005). برای تعیین روابط ژنتیکی ژنوتیپ‌ها از تجزیه به مولفه‌های اصلی بر اساس فاصله ژنتیکی به کمک نرم‌افزار NTSYS استفاده شد (Rohlf 2000; Nei 1972). هم‌چنین برای محاسبه ماتریس ضرایب خویشاوندی بین جفت ژنوتیپ‌ها (Kinship) از نرم‌افزار SPAGEDi استفاده شد (Hardy and Vekemans 2002).

عدم تعادل لینکاژی با استفاده از تخمین مربع همبستگی فراوانی آللی بین جفت نشانگرها با استفاده از نرم‌افزار PowerMarker محاسبه شد (Liu and Muse 2005).

نتایج و بحث

آماره ژنتیکی محتوای اطلاعات چندشکلی معیاری معمول برای نشان دادن کارایی یک لوکوس یا سیستم نشانگر است. میانگین این آماره در کل جمعیت ۰/۲۶ بود. هم‌چنین حداقل و حداکثر آن به‌ترتیب ۰/۰۸ و ۰/۳۷ برآورد شد. از آنجایی‌که محتوای اطلاعات

[1] Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research
[2] Cetyl trimethylammonium bromide
[3] *International* Triticeae Mapping *Initiative*
[4] *Polymorphism* Information Content

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

چندشکلی نشانگرهای اس. ان. پی نمی‌تواند هیچ‌گاه از ۰/۵ تجاوز کند، در نتیجه تنوع ژنتیکی نسبتاً پایین این نشانگرها مورد انتظار بود، درحالی‌که برای نشانگرهای چندآللی مانند اس.اس.آر مقدار PIC می‌تواند تا یک به‌دست آید (Ren et al. 2013). در تحقیقی از ۱۳۹۵ اس. ان. پی با کیفیت بالا برای ارزیابی تنوع ژنتیکی ۱۷۲ گندم نان استفاده شد که بر اساس نتایج حاصل، میانگین محتوای اطلاعات چندشکلی ۰/۳۳ گزارش شد (Würschum et al. 2013). در مطالعه دیگر تنوع ژنتیکی ۱۵۰ گندم دوروم را با استفاده از ۹٤٦ نشانگر اس. ان. پی چند شکل، ارزیابی شد. بر اساس نتایج حداقل، حداکثر و میانگین محتوای اطلاعات چندشکلی به‌ترتیب ۰/۱٦، ۰/۲ و ۰/۱۸ گزارش شد (Ren et al. 2013). هم‌چنین ارزیابی ٤۷۸ لاین گندم نان پاییزه و بهاره با استفاده از ۱۲۹۹ اس. ان. پی با کیفیت بالا، میانگین محتوای اطلاعات چندشکلی در جمعیت ۰/۱٦ گزارش شد (Chao et al. 2010). تفاوت در نتایج گزارش شده به‌وسیله مطالعات مختلف، ممکن است به‌دلیل تفاوت‌ها در تعداد ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، تعداد نشانگرهای مورد استفاده و روش به‌کار رفته برای آشکار کردن چندشکلی باشد (Zarei Abbasabad et al. 2016).

ضرایب خویشاوندی نسبی بین جفت ژنوتیپ‌ها نشان داد که ۵۸/۸۵ درصد از ضرایب خویشاوندی بین جفت ژنوتیپ‌ها صفر بود و حدود ۱۸/۷۱ درصد از مقادیر بین صفر (به‌جز صفر) تا ۰/۱ بودند. هم‌چنین درجات متفاوتی از خویشاوندی از ۰/۱ (به‌جز ۰/۱) تا ۰/۵ بین جفت ژنوتیپ‌ها مشاهده شد که حدود ۲۰/٦٦ درصد از جفت ژنوتیپ‌ها را شامل می‌شد. تنها حدود یک درصد از ضرایب دارای مقادیر بیش از ۰/۵ بودند. بنابراین نتایج این تجزیه بیانگر این است که خویشاوندی بسیار کمی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه وجود دارد. از دلایلی که برخی از ژنوتیپ‌ها ضریب خویشاوندی بالایی داشته‌اند، شجره مشترک آن‌هاست، به‌عبارت دیگر والدین مشترکی در ایجاد آن‌ها نقش داشته‌اند (Saura et al. 2013).

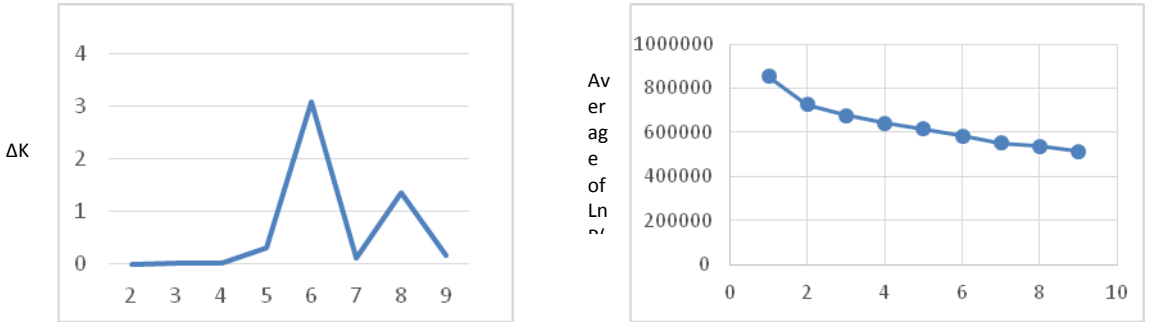
در مطالعات ژنتیکی، ساختار جمعیت برای توضیح روابط افراد در درون و بین جمعیت‌ها استفاده می‌شود و چشم‌اندازی از روابط تکاملی افراد در یک جمعیت را ارائه می‌نماید. از طرفی در مطالعات تجزیه ارتباط، وجود ساختار در جمعیت مورد مطالعه، می‌تواند عامل بازدارنده در جهت دست‌یابی به نتایج قابل اعتماد باشد و در صورتی که اثر عوامل ساختار جمعیت و روابط خویشاوندی در تجزیه ارتباط در نظر گرفته نشوند، نتایج مثبت کاذب به‌وجود خواهد آمد (Breseghello and Sorrells 2006). طبق نتایج حاصل از نرم‌افزار STRUCURE، آماره‌های K و ΔK استخراج و نمودار دو بعدی آن‌ها ترسیم شد (شکل ۱). با توجه به اینکه تنها تغییر بسیار جزئی در منحنی LnP(D) وجود داشت، بنابراین تعیین زیرجمعیت‌های احتمالی در ژرم پلاسم امکان‌پذیر نبود (شکل ۱- الف). در مقابل نمودار ΔK به‌صورت کاملاً واضح یک مقدار بیشینه را در K=٦ نشان می‌دهد که در آن شکستگی کاملاً روشن است (شکل۱- ب). بنابراین بر اساس نتایج به‌دست آمده شش زیر جمعیت احتمالی (K=٦) در ژرم پلاسم مورد مطالعه شناسایی شد (شکل ۲). با در نظر گرفتن مقدار آستانه احتمال عضویت ۰/٦، از کل ۱٤٤ ژنوتیپ گندم دوروم، ۳۰ ژنوتیپ به ساختار اول (۲۰/۹ درصد)، ۱۱ ژنوتیپ به ساختار دوم (۷/٦ درصد)، ۱۳ ژنوتیپ به ساختار سوم (۹ درصد)، ٤ ژنوتیپ به ساختار چهارم (۲/۸ درصد)، ۳٤ ژنوتیپ به ساختار پنجم (۲۳/٦ درصد) و ۱۲ ژنوتیپ به ساختار ششم (۸/۳ درصد) تعلق داشتند. ٤۰ ژنوتیپ باقی‌مانده هم به گروه ژنوتیپ‌های مخلوط متعلق بودند (۲۷/۸ درصد). از آنجاکه تعداد زیادی از ژنوتیپ‌ها به گروه ژنوتیپ‌های مخلوط منتسب شده‌اند، نشان‌دهنده وجود اختلاط[1] در جمعیت است. اختلاط در جمعیت‌های گندم دوروم می‌تواند ناشی از تلفیق در نمونه‌های بومی از آلل‌هایی از بیش از یک خزانه ژنی منفرد باشد که این امر به‌دلیل پراکنش گندم از بیش از یک جمعیت اجدادی تکی است (Oliveira et al. 2012). دلیل دیگر می‌تواند این باشد که جریان ژنی بین ارقام مختلف ممکن است در گذشته از طریق معرفی ژنوتیپ‌های جدید به مزارع اتفاق افتاده باشد. هم‌چنین تبادل ژرم‌پلاسم بین نواحی مختلف مدیترانه‌ای به‌دلیل توسعه امپراطوری‌های قدیم به‌عنوان دلیل محتمل دیگر اختلاط مطرح می‌شود (Moragues et al. 2007). با توجه به گروه‌بندی به‌دست آمده از نرم‌افزار STRUCTURE، اغلب ژنوتیپ‌ها به‌وسیله منشاء جغرافیایی‌شان

[1] Admixture

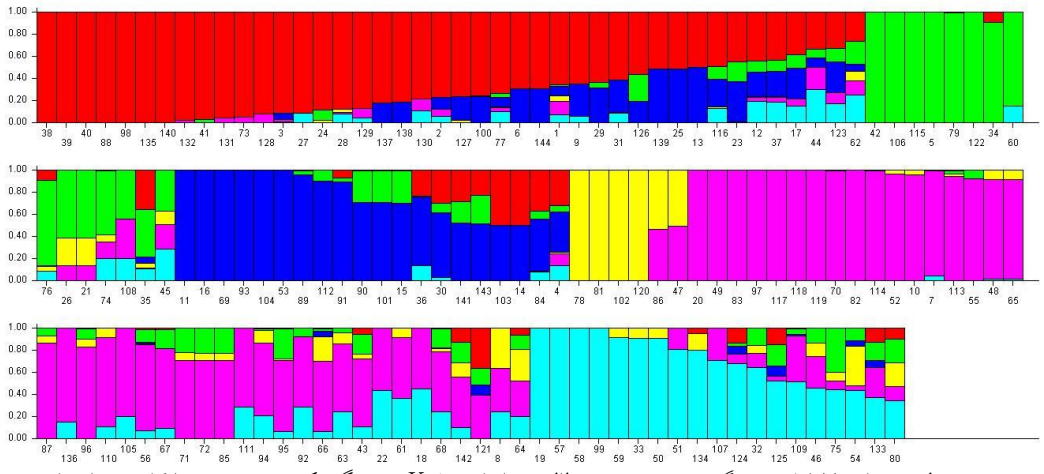
[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

از هم تفکیک نشدند و بنابراین هیچ سندی مبنی بر تفکیک جغرافیایی ژنوتیپ‌ها در گروه‌بندی یافت نشد. این نتایج نشان می‌دهد که روابط بین ژنوتیپ‌ها به‌شدت به‌وسیله تنوع درونی هر منطقه جغرافیایی متاثر می‌شود. در نتیجه کشورها یا مناطقی که تنوع نسبتاً زیادی دارند، به آسانی گروه‌بندی نمی‌شوند، چون فاصله ژنتیکی‌شان زیاد است. نتایج این تحقیق با نتایج مطالعه اخیر مطابقت داشت (Ren et al. 2013). وجود زیرگروه‌ها در داخل یک جمعیت بزرگ می‌تواند به‌دلایلی از جمله منشاء جغرافیایی مختلف ژنوتیپ‌ها، انتخاب طبیعی یا انسانی یا رانش ژنتیکی باشد (Flint-Garcia et al. 2003; Buckler and Thornsberry 2002). به‌منظور بررسی بیش‌تر ساختار جمعیت و هم‌چنین مطالعه روابط ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های گندم دوروم، از روش تجزیه به مختصات اصلی استفاده شد. در تجزیه به مختصات اصلی بر اساس داده های ژنوتیپی، پلات دو بعدی گروه بندی بسیار مشخصی از ژنوتیپ‌ها را نشان نداد (شکل ۳). یک دلیل برای این موضوع می‌تواند بخاطر تعداد نابرابر ژنوتیپ‌ها از هر منطقه در ژرم پلاسم مورد بررسی باشد. نتایج نشان داد که نسبت واریانس ژنوتیپی تبیین شده به‌وسیله اولین دو مختصات اصلی به‌ترتیب ۱۶/۳۵ و ۷/۵۲ درصد است.

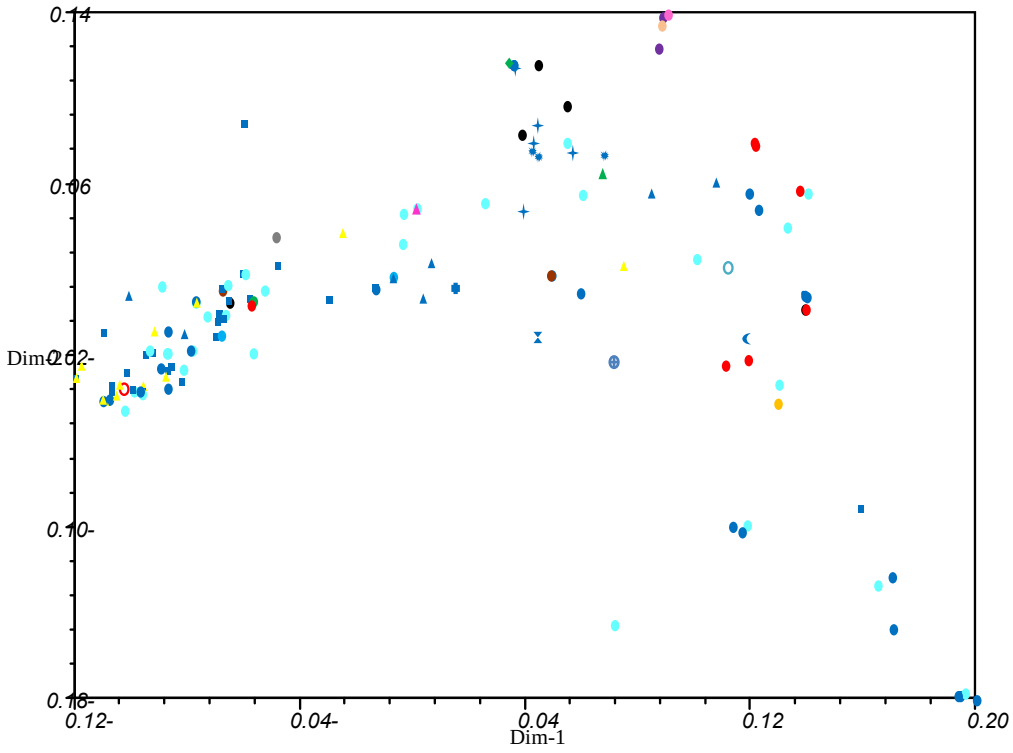


شکل ۱- نمودارهای دوطرفه برای تعیین تعداد مناسب زیرجمعیت در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه بر اساس (الف) Ln P(D) و (ب)ΔK



شکل ۲- تجزیه کلاستر مبتنی بر مدل بیز برای ۱٤٤ ژنوتیپ گندم دوروم مورد مطالعه بر اساس K=٦. هر رنگ یک زیر جمعیت یا کلاستر را نشان می‌دهد. محور عمودی ضریب تعلق هر فرد به هر کلاستر را نشان می‌دهد.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]



شکل ۳- نمودار بای پلات حاصل از تجزیه به مختصات اصلی ۱٤٤ ژنوتیپ گندم دوروم

اگرچه نمودار نشان داد ژنوتیپ‌های مربوط به مناطق غربی و جنوب‌غربی ایران، استان‌های کرمانشاه و لرستان، به یک گروه منتسب می‌شوند که در سمت چپ نمودار مشخص هستند. این نشان می‌دهد که این ژنوتیپ‌ها از لحاظ ژنتیکی بیش‌تر به هم نزدیکند که در توافق با مطالعه گذشته است (Omidbakhsh Fard et al. 2009). فاصله ژنتیکی کم بین این جمعیت‌ها می‌تواند به دلیل قرابت جغرافیایی آن‌ها باشد. بررسی تنوع ژنتیکی نمونه‌های گندم دوروم با استفاده از نشانگرهای ریزماهواره نشان داد که شباهت ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های کرمانشاه و لرستان وجود دارد (Omidbakhsh Fard et al. 2009). ژنوتیپ‌های متعلق به شمال‌غرب ایران، از دیگر ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تفکیک شدند. پراکنش گسترده ژنوتیپ‌های متعلق به نواحی شمال‌شرق ایران، استان خراسان رضوی، در سطح نمودار بای پلات نشان می‌دهد که این جمعیت‌ها از تنوع ژنتیکی بیش‌تری نسبت به دیگر جمعیت‌ها برخوردار هستند و بنابراین نمی‌توانند با همدیگر به یک گروه منتسب شوند. ژنوتیپ‌هایی از مناطق شمال‌غربی ایران، استان‌های آذربایجان شرقی و اردبیل، یک گروه کوچک در بالای نمودار تشکیل می‌دهند. ژنوتیپ‌هایی از ایتالیا، بجز یک مورد، با همدیگر یک گروه تشکیل دادند که نشان‌دهنده تکامل متمایز آن‌ها از ژنوتیپ‌های ایرانی است. هم‌چنین ژنوتیپ‌هایی با منشاء ناشناخته به‌طور تصادفی در همه جای نمودار پراکنده بودند و الگوی خاصی را نشان ندادند. در مجموع نتایج حاصل از تجزیه به مختصات اصلی نشان داد که تنوع ژنتیکی بالایی در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به‌خصوص جمعیت‌های ایرانی وجود دارد. مطالعات ژنتیکی گذشته روی ژنوتیپ‌های ایرانی گندم دوروم در مقایسه با نمونه‌های خارجی، با استفاده از نشانگرهای

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

مولکولی مختلف بیانگر سطوح بالایی از تنوع ژنتیکی در میان آن‌هاست که بیش‌تر گزارش شده‌است (Mardi 2011; Sabouri Robat 2012; Etminan et al. 2016). به‌طور کلی تنوع ژنتیکی زیاد می‌بایست در مرکز منشا و مرکز اهلی‌شدن وجود داشته باشد (Ren et al. 2013). Vavilov (1951) نشان داد که مناطق خاورمیانه، خاور نزدیک و شمال آفریقا، نواحی پیدایش و تنوع گندم دوروم می‌باشند.

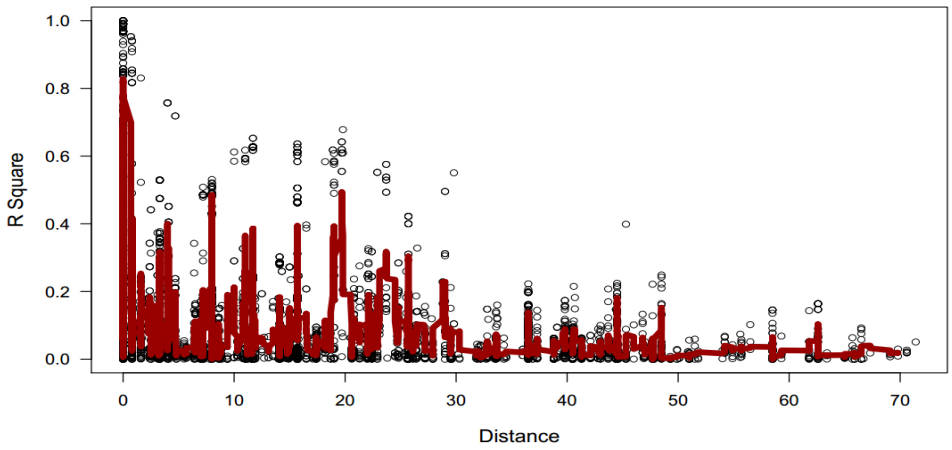
گستره عدم تعادل لینکاژی تعیین‌کننده تعداد نشانگرهای مورد نیاز برای شناسایی ارتباطات نشانگر–صفت و وضوح نقشه‌یابی است (Flint-Garcia et al. 2003). از طرف دیگر، آگاهی از گستره عدم تعادل لینکاژی در ژنوم در نقشه‌یابی ارتباطی که مکان‌یابی کیو.تی.ال‌ها بر اساس این شاخص انجام می‌شود، از اهمیت مهمی برخوردار است (Al-Maskri et al. 2012). شاخص عدم تعادل لینکاژی با استفاده از ۳۳۲۱ نشانگر اس. ان. پی با جایگاه مشخص کروموزومی در طول ١٤ کروموزوم گندم دوروم ارزیابی شد. مقادیر عدم تعادل لینکاژی جفتی با استفاده از مربع همبستگی‌های فراوانی آللی (r^2) بین نشانگرها تخمین زده شد. به‌منظور شناسایی تفاوت‌ها در عدم تعادل لینکاژی درون کروموزومی، مقادیر میانگین r^2 بین جفت نشانگرها به پنج گروه بر اساس فاصله ژنتیکی بین آن‌ها تقسیم‌بندی شدند. نشانگرهایی با پیوستگی بسیار زیاد (با فاصله کم‌تر از ۵ سانتی‌مورگان)، نشانگرهای پیوسته (با فاصله ۱۰–۵ سانتی‌مورگان)، نشانگرهایی با پیوستگی متوسط (با فاصله ۲۰–۱۰ سانتی‌مورگان)، نشانگرهایی با پیوستگی ضعیف (با فاصله ۵۰–۲۰ سانتی‌مورگان) و نشانگرهای مستقل (با فاصله بیشتر از ۵۰ سانتی‌مورگان). میانگین شاخص عدم تعادل لینکاژی (r^2) برای گروه‌های مذکور و برای هر کروموزوم به‌طور جداگانه در جدول ۲ نشان داده شده‌است. ارزیابی عدم تعادل لینکاژی درون کروموزومی نشان داد با افزایش یافتن فاصله ژنتیکی، عدم تعادل لینکاژی کاهش می‌یابد. هم‌چنین نتایج نشان می‌دهد عدم تعادل لینکاژی در طول کروموزوم و از کروموزومی به کروموزوم دیگر متغیر است که با مطالعات پیشین مطابقت دارد (Hao et al. 2011; Chao et al 2010). در این تحقیق بیش‌ترین مقدار عدم تعادل لینکاژی برای نشانگرهایی با فاصله کم‌تر از پنج سانتی‌مورگان روی کروموزوم 6A مشاهده شد که نشان‌دهنده این موضوع است که لینکاژ یکی از موثرترین نیروهای ایجادکننده عدم تعادل در جمعیت است. علاوه بر این، مقادیر بالای عدم تعادل لینکاژی می‌تواند نتیجه گزینش باشد که باعث افزایش همبستگی‌های بین آللی در لوکوس‌های خاصی می‌شود (Schlo¨tterer 2003). جفت نشانگرهایی که در فاصله کم‌تر از ۵ سانتی‌مورگان قرار دارند و پیوستگی زیادی با هم دارند، بیش‌ترین عدم تعادل را در میان همه کروموزوم‌ها، از خود نشان دادند. در این فاصله ژنتیکی بیش‌ترین عدم تعادل لینکاژی مربوط به کروموزوم شماره 6A و کم‌ترین مقدار به کروموزوم‌های شماره 1B و 6B اختصاص داشت. در فاصله ۵ تا ۱۰ سانتی‌مورگان بیش‌ترین مقدار مربوط به کروموزوم شماره 3A و 1A و کم‌ترین مقدار مربوط به کروموزوم شماره 4A بود. در بین نشانگرهای مستقل از هم با فاصله بیش از ۵۰ سانتی‌مورگان، بیش‌ترین عدم تعادل لینکاژی به کروموزوم‌های 5A, 4B, 3A اختصاص داشت. گاهی اوقات دو نشانگر که بسیار بهم نزدیک هستند، ممکن است مقدار عدم تعادل لینکاژی پایینی از خود بروز دهند یا نشانگرهایی با فاصله دورتر از هم، مقدار عدم تعادل لینکاژی بالایی را نشان دهند. برای مثال در این تحقیق، جفت نشانگرهایی با یک فاصله ژنتیکی بیش از ۵۰ سانتی‌مورگان روی کروموزوم‌های 5A، 4B و 3A عدم تعادل لینکاژی بالاتری در مقایسه با بقیه نشان دادند. این تنوع احتمالاً به‌دلیل نرخ‌های متفاوت نوترکیبی بین و درون کروموزوم‌ها، هتروزیگوسیتی، رانش ژنتیکی و اثرات گزینش است (Reich and Lander 2001). تجزیه عدم تعادل لینکاژی هم‌چنین در سطح ژنوم نیز بررسی شد. برای نمایش گستره عدم تعادل در سطح ژنوم، متوسط کاهش عدم تعادل از طریق پلات کردن مقادیر r^2 درون کروموزومی نسبت به‌فاصله ژنتیکی بین نشانگرها حاصل شد (شکل ٤). به‌طور کلی نتایج این تجزیه نشان داد که یک تنوع قابل ملاحظه در مقدار عدم تعادل لینکاژی روی کروموزوم‌های مختلف گندم دوروم وجود دارد. سطح بالای عدم تعادل لینکاژی در بسیاری از نواحی کروموزومی در جمعیت، نشان می‌دهد که نقشه‌یابی ارتباطی می‌تواند روش موثری برای شناسایی کیو.تی.ال‌ها و تایید آن‌ها در این نواحی باشد (Zhang et al. 2010).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

جدول ۲- میانگین شاخص عدم تعادل لینکاژی در فواصل ژنتیکی مختلف بر روی کروموزوم‌های مختلف گندم دوروم

کروموزوم	طول نقشه (سانتی‌مورگان)	میانگین شاخص عدم تعادل لینکاژی (r^2) بین جفت نشانگرها				
		D <۵cM	D =۵-۱۰ cM	D=۱۰-۲۰ cM	D = ۲۰-۵۰ cM	D >۵۰cM
1A	۱۰۶	۰/۲۱٤	۰/۰۹٤	۰/۰٦۹	۰/۰٤۸	۰/۰۳۵
1B	۱۰۱/۵	۰/۱۲۷	۰/۰٤٤	۰/۰٤۳	۰/۰۳۹	۰/۰۳٤
2A	۱۱۹/۷	۰/۱٤۷	۰/۰٤۱	۰/۰۹۲	۰/۰۳۷	۰/۰۳۲
2B	۱٤٤/۲	۰/۱٤۹	۰/۰۸۳	۰/۰٦۵	۰/۰٤۳	۰/۰٤۱
3A	۱٦۳/٤	۰/۲٦٤	۰/۰۹۹	۰/۰۵۱	۰/۰۵۲	۰/۰٤۷
3B	۱۳۷	۰/۱۳۹	۰/۰۵۲	۰/۰۵۵	۰/۰۳۸	۰/۰۳۵
4A	۱٦۱/۸	۰/۲۳۸	۰/۰۲۹	۰/۰۳۳	۰/۰۲۳	۰/۰۳۹
4B	۱۰۷	۰/۱٤۷	۰/۰٤٤	۰/۰۳٦	۰/۰٤٤	۰/۰٤۸
5A	۱۰٦/۷	۰/۲۱۷	۰/۰۷۷	۰/۰٤۹	۰/۰۳۷	۰/۰٦۱
5B	۱۷۹/٦	۰/۲۵۰	۰/۰٦۲	۰/۰۳۸	۰/۰۳۳	۰/۰۳۱
6A	۱۲۰/۲	۰/۳۱۷	۰/۰٤۷	۰/۱۵۳	۰/۰٤۰	۰/۰۳٤
6B	۱۱۰/٤	۰/۱۲۷	۰/۰٤٦	۰/۰٤۱	۰/۰۳۸	۰/۰۳۹
7A	۱٦۵/۹	۰/۱٤۹	۰/۰٤۳	۰/۰٤۳	۰/۰۳۱	۰/۰٤۰
7B	۱٤۲	۰/۱٤۵	۰/۰٤۹	۰/۰٤۲	۰/۰٤۱	۰/۰۳۲

D: فاصله ژنتیکی جفت نشانگرها



شکل ٤- کاهش عدم تعادل لینکاژی در سطح ژنوم

نتیجه‌گیری کلی

آگاهی از تنوع ژنتیکی ژرم پلاسم گیاهی که از نقاط جغرافیایی مختلف جمع‌آوری شده‌اند، تاثیر مهمی روی حفظ و استفاده از این منابع ژنتیکی در برنامه‌های به‌نژادی دارد. علاوه بر این، ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت پیش نیازهای ضروری برای اجرای موفقیت‌آمیز روش‌های نقشه‌یابی ارتباطی هستند. تحقیق حاضر با هدف ارزیابی تنوع ژنتیکی، ساختار جمعیت و الگوی عدم تعادل لینکاژی ۱٤٤ ژنوتیپ گندم با استفاده از آرایه 15K اس. ان. پی انجام شد. نتایج حاصل از آنالیزهای متعدد نشان داد که تنوع ژنتیکی قابل توجهی در بین ژنوتیپ‌های گندم دوروم مورد مطالعه به‌خصوص جمعیت‌های ایرانی وجود دارد که می‌توانند در انتخاب ژنوتیپ‌ها به‌عنوان والد تلاقی در برنامه‌های به‌نژادی مورد استفاده قرار گیرند. تجزیه عدم تعادل لینکاژی تنوع قابل ملاحظه‌ای را در مقدار عدم تعادل روی کروموزوم‌های مختلف گندم دوروم نشان داد که می‌تواند در نقشه‌یابی ارتباطی نشانگرهای مولکولی مرتبط با صفات زراعی ارزشمند باشد. هم‌چنین اطلاعات حاصل از این تحقیق نشان داد که نشانگرهای اس. ان. پی ابزار بسیار توانمندی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و ساختار جمعیت ژنوتیپ‌های گندم هستند که می‌توانند در

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

روش‌هایی اصلاحی مانند انتخاب به کمک نشانگر در برنامه‌های به‌نژادی مورد استفاده قرار گیرند.

سپاسگزاری

از دولت جمهوری اسلامی ایران و وزارت علوم، تحقیقات و فناوری به‌دلیل فراهم نمودن امکان استفاده اینجانب از فرصت تحقیقاتی و هم‌چنین موسسه تحقیقات ژنتیک گیاهی IPK آلمان صمیمانه تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع

Al-Maskri AY, Sajjad M, and Khan SH (2012) Association mapping: a step forward to discovering new alleles for crop improvement. International Journal of Agriculture and Biology 14:153-160

Autrique E, Nachit M, Monneveux P, Tanksley SD, Sorrells ME (1996) Genetic diversity in durum wheat based on RFLP, morphophysiological traits and coefficient of parentage. Crop Science 36:735-742.

Breseghello F, Sorrells ME (2006) Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Genetics 172:1165-1177.

Brookes AJ (1999) The essence of SNPs. Gene 234:177-186.

Buckler ES, Thornsberry JM (2002) Plant molecular diversity and applications to genomics. Current Opinion in Plant Biology 5:107-111.

Chao S, Dubcovsky J, Dvorak J, et al (2010) Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). BMC Genomics 11:727-744.

De Vita P, Nicosia OLD, Nigro F, Platani C, Riefolo C, Di Fonzo N, Cattivelli L (2007) Breeding progress in morphophysiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. European Journal of Agronomy 26:39-53

Doyle JJ, Doyle JL (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. Focus 12:13-15

Edwards D, Batley J, Snowdon RJ (2012) Accessing complex crop genomes with next-generation sequencing. Theoretical and Applied Genetics 126:1-11.

Elouafi I, Nachit MM (2004) A genetic linkage map of the Durum × Triticum dicoccoides backcross population based on SSRs and AFLP markers, and QTL analysis for milling traits. Theoretical and Applied Genetics 108:401-413

Etminan A, Pour-Aboughadareh A, Mohammadi R, Ahmadi-Rad A, Noori A, Mahdavian R, and Moradi Z (2016) Applicability of start codon targeted (SCoT) and inter-simple sequence repeat (ISSR) markers for genetic diversity analysis in durum wheat genotypes. Biotechnology and Biotechnological Equipment 30:1075-1081.

Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology 14:2611-2620.

Flint-Garcia SA, Thornsberry JM, Buckler ES (2003) Structure of linkage disequilibrium in plants. Annual Review of Plant Biology 54:357-374.

Hao C, Wang L, Ge H, Dong Y, and Zhang X (2011) Genetic diversity and linkage disequilibrium in chinese bread wheat (*Triticum aestivum* L.) Revealed by SSR Markers. PLoS One. 6:e17279

Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. Molecular Ecology Notes 2:618-620.

IPO International Pasta Organization (2013) The World Pasta Industry Status Report. www.internationalpasta.org p. 44.

Kalinowski ST (2002) How many alleles per locus should be used to estimate genetic distances? Heredity 88:62-65

Laidò G, Mangini G, Taranto F, Gadaleta A, Blanco A, Cattivelli L, et al (2013) Genetic diversity and population structure of tetraploid wheats (*Triticum turgidum* L.) estimated by SSR, DArT and pedigree data. PLOS One 8:e67280.

Liu K, and Muse SV (2005) PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis, Bioinformatics 21:2128-2129.

Maccaferri M, Sanguineti MC, Donini P, Tuberosa R (2003) Microsatellite analysis reveals a progressive widening of the genetic basis in the elite durum wheat germplasm. Theoretical and Applied Genetics 107:783-797.

Mantzavinou A, Bebeli PJ, Kaltsikes PJ (2005) Estimating genetic diversity in Greek durum wheat landraces with RAPD markers. Australian Journal of Agricultural Research 56:1355-1364.

Mardi M, Naghavi MR, Pirseyedi SM, Kazemi Alamooti M, Rashidi Monfared S, Ahkami AH, Omidbakhsh MA, Alavi NS, Salehi Shanjani P, and Katsiotis A (2011) Comparative assessment of SSAP, AFLP and SSR markers for evaluation of genetic diversity of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum). Journal of Agricultural Science and Technology 13:905-920.

Medini M, Hamza S, Rebai A, Baum M (2005) Analysis of genetic diversity in Tunisian durum wheat cultivars and related wild species by SSR and AFLP markers. Genetic Resources and Crop Evolution 52:21-31.

Mohammadi SA, Prasanna BM (2003) Analysis of genetic diversity in crop plants- Salient statistical tools and considerations. Crop Science 43:1235-1248.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]

Moragues M, Moralejo MA, Sorrells ME, Royo C (2007) Dispersal of durum wheat landraces across the Mediterranean basin assessed by AFLPs and microsatellites. Genetic Resource Crop Evolution 54:1133-1144.

Nei M (1972) Genetic distance between Populations. The American Naturalist 106:283-292.

Nielsen NH, Backes G, Stougaard J, Andersen SU, Jahoor A (2014) Genetic diversity and population structure analysis of european hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) Varieties. PloS One 9:4:e94000.

Oliveira HR, Campana MG, Jones H, Hunt HV, Leigh F, Redhouse DI, Lister DL, and Jones MK (2012). Tetraploid wheat landraces in the Mediterranean basin: taxonomy, evolution and genetic diversity. PLos One 7:e37063.

OmidBakhsh Fard MA, Naghavi MR, Mardi M, Bihamta MR, Kazemi M, Pirseyedi SM (2009). A Study of Genetic Diversity in Durum Wheat (*Triticum turgidum*) using Microsatellite Markers. Iranian Journal of Field Crop Science 40:75-83. (In Farsi).

Peng J, Sun D, Nevo E (2011) Wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, occupies a pivotal position in wheat domestication process. Australian Journal of Crop Science 5:1127-1143.

Powell W, Morgante M, Andre C, Hanafey M, Vogel J, Tingey S, Rafalski A (1996) The comparison of RFLP, RAPD, AFLP and SSR (microsatellite) markers for germplasm analysis. Molecular Breeding 2:225-238.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:945-59.

Rafalski A (2002) Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. Current Opinion in Plant Biology 5:94-100.

Reich DE, Lander ES (2001) On the allelic spectrum of human disease. Trends Genetics. 17:502-10.

Ren J, Sun D, Chen L, You FM, Wang J, Peng Y, Nevo E, Sun D, Luo MC Peng J (2013) Genetic diversity revealed by single nucleotide polymorphism markers in a Worldwide Germplasm Collection of durum wheat. International Journal of Molecular Sciences. 14:7061-7088.

Rohlf FJ (2000) NTSYS-pc numerical taxanomy and multivariate analysis system. Applied Biostatistics, Exerter Publishing Ltd., New York, Software, ISBN 0-925031-18-6.

Sabouri Robat E (2012) Evaluation of genetic variation of durum wheat cultivars based on glutenin gene by using STS molecular marker. Dissertation, University of Zabol, Iran. (In Farsi).

Salamini F, Özkan H, Brandolini A, Schäfer-Pregl R, Martin W (2002) Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. Nature Reviews Genetics 3:429-441.

Saura M, Fernández A, Rodríguez MC, Toro MA, Barragán C, Fernández AL, Villanueva B (2013) Genome-Wide estimates of coancestry and inbreeding in a closed herd of ancient iberian Pigs. PLOS One 8:e78314.

Schlötterer C (2003) Hitchhiking mapping-functional genomics from the population genetics perspective. Trends Genetics 19:32-38.

Sciacca F, Fichera C, Di Silvestro S, Conte E Palumbo M (2010) Genetic diversity of durum wheat as determined by AFLP in fluorescence. Biologia Plantarum 54:198-200.

Smith CT, Antonovich A, Templin WD, Elfstrom CM, Narum SR, Seeb LW (2007) Impacts of marker class bias relative to locus-specific variability on population Inferences in chinook salmon: A Comparison of Single-Nucleotide Polymorphisms with Short Tandem Repeats and Allozymes. Transactions of the American Fisheries Society 136:1674-1687.

Szücs P, Juhasz A, Karsai I, Láng L, Veisz O, Bedo, Z (2000) Use of molecular markers for studying genetic diversity in durum wheat (Triticum durum Desf.). Journal of Genetics and Breeding 54:25-33.

Varshney RK, Chabane K, Hendre PS, Aggarwal RK, Graner A (2007) Comparative assessment of EST-SSR, EST-SNP and AFLP markers for evaluation of genetic diversity and conservation of genetic resources using wild, cultivated and elite barleys. Plant Science 173:638-649.

Vavilov, NI (1951) Phytogeographic basis of plant breeding: The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica 13:1-366.

Wang S, Wong D, Forrest K, et al (2014) Characterization of polyploidy wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array. Plant Biotechnology Journal 12:787-796.

Würschum T, Langer S, Longin C, Korzun V, Akhunov E, Ebmeyer E, Schachschneider R, Schacht J, Kazman E, Reif J (2013) Population structure, genetic diversity and linkage disequilibrium in elite winter wheat assessed with SNP and SSR markers. Theoretical and Applied Genetics 126:1477-1486.

Zarei Abbasabad E, Mohammadi S, Moghaddam M, and Jalal Kamali M (2017) Analysis of genetic diversity, population structure and linkage disequilibrium in Iranian wheat landraces using SSR markers. Plant Genetic Resources 15:327-334.

Zhang D, Bai G, Zhu C, Yu J, and Carver BF (2010) Genetic Diversity, Population Structure, and Linkage Disequilibrium in U.S. Elite Winter Wheat. The Plant Genome 3:117-127.

Zoric´ M, Dodig D, Kobiljski B, Quarrie S, and Barnes J (2012) Population structure in a wheat core collection and genomic loci associated with yield under contrasting environments. Genetica 140:259-275.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-21]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1397.13.1.14.1]