

## اصلاح نباتات تکمیلی

اعضای شورای انتشارات دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

---

دکتر سعید حسینی

دکتر بهروز دستار (دبیر شورا)

دکتر ابوالقاسم خزاعیان (رئیس شورا)

دکتر علی شعبانی

دکتر بهنام کامکار

دکتر محراب مدهوشی

دکتر ابوالفضل مساعدی

دکتر علی نجفی نژاد

بی‌گمان گسترش مرزهای دانش از رسالت‌های مهم جامعه دانشگاهی است و نشر دستاوردهای ارزنده، در پروراندن درخت تنومند دانش جایگاه ویژه‌ای دارد. شورای انتشارات دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان بر این باور است که چاپ آثار استادان و پژوهشگران می‌تواند افزون بر گسترش یافته‌های علم، بستری فرهنگی برای شکوفایی اندیشه و خودباوری فراهم کند. امید است این کتاب که پنجاه و نهمین اثر این مجموعه است، بتواند همگام با آثار سایر مراکز علمی کشور گامی مؤثر در اعتلای فرهیختگان ایران زمین بردارد.

|                     |                                                   |
|---------------------|---------------------------------------------------|
| سرشناسه             | : احمدی خواه، اسدالله، ۱۳۵۲ -                     |
| عنوان و نام پدیدآور | : اصلاح نباتات تکمیلی / تألیف اسدالله احمدی خواه. |
| مشخصات نشر          | : گرگان: اسدالله احمدی خواه، ۱۳۸۹.                |
| مشخصات ظاهری        | : ۲۲۷ ص.: مصور، جدول.                             |
| شابک                | : 978-964-04-5292-9                               |
| وضعیت فهرست نویسی   | : فیا                                             |
| موضوع               | : فراورده های زراعی -- اصلاح                      |
| موضوع               | : گیاهان -- پرورش                                 |
| رده بندی کنگره      | : ۱۳۸۹ ۶الف ۳۱۸۵/۷ SF                             |
| رده بندی دیویی      | : ۶۳۱/۵۲۳                                         |
| شماره کتابشناسی ملی | : ۸۱.۱۷۲۵۲                                        |

## اصلاح نباتات تکمیلی

تألیف:

دکتر اسدالله احمدی خواه

ناشر: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

آماده سازی و چاپ: شرکت انتشارات علمی و فرهنگی

شمارگان: ۱۰۰۰ نسخه

چاپ نخست: ۱۳۸۹

حق چاپ محفوظ است.

نشانی: گرگان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، مرکز نشر دانشگاه،

کد پستی ۱۵۷۳۹ - ۴۹۱۳۸۰ تلفن و نمابر: ۲۲۲۲۹۲۹ - ۱۷۱۰

## فهرست عناوین

| صفحه | عنوان                                               |
|------|-----------------------------------------------------|
| X    | پیش گفتار                                           |
|      | فصل اول: مهندسی کروموزوم در اصلاح نباتات            |
| ۱    | مقدمه                                               |
| ۲    | یوپلوئیدها                                          |
| ۳    | گیاهان پلی پلوئید                                   |
| ۶    | کاربرد پلی پلوئیدی در اصلاح نباتات                  |
| ۷    | گیاهان اتوپلوئید                                    |
| ۷    | منشأ اتوپلی پلوئیدها                                |
| ۹    | ژنتیک اتوپلوئیدها                                   |
| ۱۴   | گیاهان آلپلوئید                                     |
| ۱۷   | کاربرد آلپلوئیدی در اصلاح نباتات                    |
| ۲۳   | آنیوپلوئیدی                                         |
| ۲۷   | سیئوزنتیک آنیوپلوئیدها                              |
| ۲۸   | منشأ آنیوپلوئیدها                                   |
| ۲۹   | تشخیص و شناسایی ژن‌ها به کمک آنیوپلوئیدها           |
| ۳۴   | منابع                                               |
|      | فصل دوم: بهره‌برداری از هتروزیس و تولید بذور هیبرید |
| ۳۵   | مقدمه                                               |
| ۳۶   | انتخاب والدین                                       |
| ۳۶   | تولید لاین‌های اینبرد                               |
| ۳۷   | ارزیابی ترکیب‌پذیری لاین‌های اینبرد                 |
| ۴۱   | تولید هیبریدهای برتر                                |
| ۴۳   | استفاده از نر عقیمی برای تولید بذور هیبرید          |
| ۴۵   | اصلاح لاین‌های اینبرد                               |
| ۴۷   | روش‌های انتخاب دوره‌ای                              |

|     |                                                               |
|-----|---------------------------------------------------------------|
| ۴۸  | انتخاب دوره‌ای فنوتیپی                                        |
| ۴۸  | انتخاب دوره‌ای برای ترکیب‌پذیری عمومی                         |
| ۵۰  | انتخاب دوره‌ای برای ترکیب‌پذیری خصوصی                         |
| ۵۱  | انتخاب دوره‌ای متقابل                                         |
| ۵۴  | پیشرفت ژنتیکی بعد از انتخاب                                   |
| ۵۵  | تثبیت هتروزیس                                                 |
| ۵۷  | منابع                                                         |
|     | فصل سوم: اصلاح برای مقاومت به پاتوژن‌ها                       |
| ۵۹  | مقدمه                                                         |
| ۶۰  | مقایسه مزایا و معایب مقاومت و کاربرد مواد شیمیایی             |
| ۶۱  | مکانیزم‌های دفاعی در گیاهان                                   |
| ۶۴  | مکانیزم‌های دفاعی فعال و غیر فعال                             |
| ۶۷  | پیشدها و پروتئین‌های گیاهی دخیل در مقاومت به پاتوژن‌های قارچی |
| ۷۱  | پروتئین‌های PR                                                |
| ۷۵  | محرك‌ها و گیرنده‌های آن‌ها                                    |
| ۷۹  | نحوه توارث مقاومت                                             |
| ۸۰  | عکس‌العمل میزبان در برابر نژادهای پاتوژن                      |
| ۸۲  | اثر متقابل ژن در برابر ژن                                     |
| ۸۴  | مقاومت مختص نژاد                                              |
| ۸۵  | مقاومت عمودی و افقی                                           |
| ۸۸  | دوام مقاومت                                                   |
| ۹۱  | منابع مقاومت                                                  |
| ۹۷  | ارزیابی مقاومت                                                |
| ۹۹  | گزینش برای مقاومت                                             |
| ۹۹  | روش‌های اصلاح دوام مقاومت                                     |
| ۱۰۱ | خلاصه و نتیجه‌گیری                                            |

|      |                                                            |
|------|------------------------------------------------------------|
| ۱۰۳۰ | منابع                                                      |
|      | فصل چهارم: اصلاح برای مقاومت به حشرات                      |
| ۱۰۵  | مقدمه                                                      |
| ۱۰۷  | مقاومت گیاهان در برابر حشرات                               |
| ۱۰۸  | مکانیزم‌های فیزیکی                                         |
| ۱۰۸  | مکانیزم‌های شیمیایی                                        |
| ۱۱۴  | اصلاح برای مقاومت به حشرات                                 |
| ۱۱۵  | منبع ژن‌های مقاومت                                         |
| ۱۱۶  | آزمون زیست‌سنجی حشرات                                      |
| ۱۱۷  | محدودیت‌های روش‌های اصلاح سنتی                             |
| ۱۱۷  | روش‌های نوین در اصلاح نباتات                               |
| ۱۲۰  | منابع                                                      |
|      | فصل پنجم: اثر متقابل ژنوتیپ × محیط و سازگاری و ثبات عملکرد |
| ۱۲۳  | مقدمه                                                      |
| ۱۲۴  | اثر متقابل ژنوتیپ × محیط                                   |
| ۱۲۶  | مدل‌های ارزیابی پایداری                                    |
| ۱۲۷  | تجزیه واریانس                                              |
| ۱۲۸  | تجزیه رگرسیون                                              |
| ۱۳۶  | تفسیر نتایج تجزیه رگرسیون                                  |
| ۱۳۹  | روش ریک                                                    |
| ۱۴۲  | روش‌های غیر پارامتری                                       |
| ۱۴۴  | منابع                                                      |
|      | فصل ششم: ارتباط تنش و عملکرد                               |
| ۱۴۵  | مقدمه                                                      |
| ۱۴۶  | پتانسیل عملکرد                                             |
| ۱۴۷  | چشم‌انداز افزایش پتانسیل عملکرد                            |
| ۱۵۰  | بهبود سازگاری با محیط‌های تنش‌زا                           |

|     |                                            |
|-----|--------------------------------------------|
| ۱۵۱ | ارتباط بین عملکرد و مقاومت به تنش          |
| ۱۵۳ | آزمون‌های غربالگری                         |
| ۱۵۴ | استفاده از مدل‌های شبیه‌سازی               |
| ۱۵۵ | گزینش برای مقاومت به خشکی                  |
| ۱۵۶ | گزینش برای مقاومت به گرما                  |
| ۱۵۹ | منابع                                      |
|     | فصل هفتم: اصلاح مقاومت به تنش شوری         |
| ۱۶۱ | مقدمه                                      |
| ۱۶۳ | اثرات شوری بر گیاهان                       |
| ۱۶۵ | درک تنش شوری توسط گیاهان                   |
| ۱۶۹ | تحمل و اجتناب                              |
| ۱۷۰ | معیارهای ارزیابی تحمل شوری                 |
| ۱۷۸ | منابع                                      |
|     | فصل هشتم: اصلاح مقاومت به تنش خشکی         |
| ۱۸۳ | مقدمه                                      |
| ۱۸۷ | روش‌های اصلاح عملکرد تحت تنش خشکی          |
| ۱۸۹ | روش‌های ارزیابی مقاومت به خشکی             |
| ۱۹۱ | مکانیزم‌های مولکولی مقاومت به خشکی         |
| ۱۹۳ | نقش آپسیزیک اسید (ABA) در تحمل به تنش خشکی |
| ۱۹۳ | نحوه احساس تنش آبی                         |
| ۱۹۴ | هیستدین کینازها                            |
| ۱۹۵ | نقش کینازها و فسفاتازها در واکنش به کم آبی |
| ۱۹۷ | مسیر پیام‌دهی کلسیم                        |
| ۱۹۸ | پیام‌دهی فسفولیپیدی                        |
| ۱۹۹ | کنترل تنش از طریق رونوشت‌برداری            |
| ۲۰۱ | پروتئین‌های فعال شونده بر اثر کم آبی       |
| ۲۰۷ | منابع                                      |

|     |                                                  |
|-----|--------------------------------------------------|
|     | فصل نهم: مقاومت به تنش‌های دمایی                 |
| ۲۱۱ | تنش دمای پایین                                   |
| ۲۱۱ | مقدمه                                            |
| ۲۱۲ | نحوه احساس سرما                                  |
| ۲۱۴ | نقش $Ca^{2+}$ در سازگاری با سرما                 |
| ۲۱۵ | فسفوریلاسیون پروتئین‌ها                          |
| ۲۱۷ | بیان ژن‌ها در واکنش به سرما                      |
| ۲۱۷ | تنظیم بیان ژن‌ها                                 |
| ۲۲۰ | تنش گرمایی                                       |
| ۲۲۰ | مقدمه                                            |
| ۲۲۱ | پروتئین‌های شوک گرمایی                           |
| ۲۲۵ | نقش $Ca^{2+}$ در واکنش به شوک گرمایی             |
| ۲۲۶ | نقش هورمون‌ها در واکنش به تنش گرمایی             |
| ۲۲۹ | منابع                                            |
|     | فصل دهم: مقاومت به تنش‌های اکسیداتیو و ژنوتوکسیک |
| ۲۳۷ | مقدمه                                            |
| ۲۳۸ | آسیب‌های تنش اکسیداتیو                           |
| ۲۴۰ | سیستم‌های آنتی اکسیدانت                          |
| ۲۴۰ | مسیر غیر آنزیمی در تنش اکسیداتیو                 |
| ۲۴۲ | مسیر آنزیمی در تنش اکسیداتیو                     |
| ۲۴۴ | معیارهای ارزیابی تنش اکسیداتیو                   |
| ۲۴۵ | تنش ژنوتوکسیک                                    |
| ۲۴۶ | عوامل آسیب DNA                                   |
| ۲۴۷ | واکنش به تنش ژنوتوکسیک در سطح رونوشت‌برداری      |
| ۲۴۸ | انتقال سیگنال اشعه UV-B                          |
| ۲۵۱ | منابع                                            |
|     | فصل یازدهم: آشنایی با نشانگرهای ژنتیکی و مولکولی |

|     |                                                                                  |
|-----|----------------------------------------------------------------------------------|
| ۲۵۵ | مقدمه                                                                            |
| ۲۵۶ | نشانگرهای مورفولوژیکی یا فنوتیپی                                                 |
| ۲۵۶ | نشانگرهای بیوشیمیایی                                                             |
| ۲۵۷ | نشانگرهای مولکولی                                                                |
| ۲۵۹ | منشأ چندشکلی نشانگرهای DNA                                                       |
| ۲۵۹ | انواع نشانگرهای مولکولی                                                          |
| ۲۶۲ | واکنش زنجیرهای پلیمراز (PCR)                                                     |
| ۲۶۷ | نشانگرهای مبتنی بر DNA                                                           |
| ۲۹۳ | منابع                                                                            |
|     | فصل دوازدهم: مطالعه بیوشیمیایی گیاهان با استفاده از الکتروفورز                   |
| ۲۹۵ | مقدمه                                                                            |
| ۲۹۶ | روش‌های بیوشیمیایی                                                               |
| ۲۹۶ | نشانگرهای با وزن مولکولی پایین                                                   |
| ۲۹۸ | الکتروفورز پروتئین‌ها                                                            |
| ۳۰۴ | الکتروفورز ایزوزایم‌ها                                                           |
| ۳۰۸ | الکتروفورز پروتئین‌های ذخیره‌ای                                                  |
| ۳۱۰ | الکتروفورز اسیدهای نوکلئیک                                                       |
| ۳۱۴ | منابع                                                                            |
|     | فصل سیزدهم: جمعیت‌های گیاهی مورد استفاده در برنامه‌های اصلاحی و نقشه‌یابی ژنتیکی |
| ۳۱۵ | مقدمه                                                                            |
| ۳۲۰ | جمعیت‌های $F_2$                                                                  |
| ۳۲۲ | لاین‌های اینبرد نو ترکیب                                                         |
| ۳۲۴ | جمعیت تلاقی برگشتی                                                               |
| ۳۲۵ | لاین‌های اینتر و گرسیونی                                                         |
| ۳۲۷ | لاین‌های دابل هاپلوئید                                                           |

|     |                                                       |
|-----|-------------------------------------------------------|
| ۳۲۸ | مراحل دوگانه نقشه‌یابی ژن‌های موتانت                  |
| ۳۳۰ | نقشه‌یابی در جمعیت‌های طبیعی توده‌های اصلاحی          |
| ۳۳۱ | نقشه‌یابی فیزیکی ژن‌ها و موتانت‌ها                    |
| ۳۳۳ | منابع                                                 |
|     | فصل چهاردهم: نقشه‌یابی ژن‌ها                          |
| ۳۳۵ | مقدمه                                                 |
| ۳۳۵ | نقشه‌یابی ژن‌های عامل صفات کیفی                       |
| ۳۳۸ | عدم تعادل پیوستگی                                     |
| ۳۴۰ | توابع نقشه‌یابی ژن‌ها                                 |
| ۳۴۲ | نقشه‌یابی نشانگرهای ژنتیکی                            |
| ۳۴۳ | آزمون پیوستگی و روش‌های برآورد درصد نوترکیبی          |
| ۳۴۳ | آزمون پیوستگی                                         |
| ۳۴۷ | برآورد درصد نوترکیبی                                  |
| ۳۴۸ | روش حداکثر درست‌نمایی                                 |
| ۳۵۴ | منابع                                                 |
|     | فصل پانزدهم: نقشه‌یابی لوکوس‌های صفات کمی (QTL)       |
| ۳۵۶ | مقدمه                                                 |
| ۳۵۶ | مدل‌های ژنتیکی                                        |
| ۳۵۷ | مدل تک نشانگری                                        |
| ۳۶۰ | نشانگرهای احاطه‌کننده                                 |
| ۳۶۲ | روش‌های تجزیه QTL                                     |
| ۳۶۲ | روش‌های رگرسیونی                                      |
| ۳۶۴ | روش حداکثر درست‌نمایی                                 |
| ۳۶۶ | منابع                                                 |
|     | فصل شانزدهم: کاربرد نشانگرهای مولکولی در اصلاح نباتات |
| ۳۶۷ | مقدمه                                                 |
| ۳۶۹ | بررسی تنوع ژنتیکی و روابط فیلوژنتیکی                  |

|     |                                        |
|-----|----------------------------------------|
| ۳۷۱ | محاسبه فاصله ژنتیکی                    |
| ۳۷۴ | گزینش به کمک نشانگرها (MAS)            |
| ۳۷۶ | نقشه یابی QTLها                        |
| ۳۷۷ | روش تجزیه جمعیت‌های در حال تفکیک (BSA) |
| ۳۸۱ | سایر کاربردها                          |
| ۳۸۱ | تسهیل تولید لاین‌های اینبرد            |
| ۳۸۳ | تخمین عملکرد هیبریدها                  |
| ۳۸۳ | تلاقی برگشتی به کمک نشانگرها (MAB)     |
| ۳۸۵ | مبانی و پیش‌نیازهای MAB                |
| ۳۸۹ | گزینش پیش‌زمینه به کمک نشانگرها        |
| ۳۹۳ | گزینش پس‌زمینه به کمک نشانگرها         |
| ۳۹۶ | کاربردهای روش MAB                      |
| ۴۰۱ | نمونه‌های عملی کاربرد MAB              |
| ۴۰۳ | منابع                                  |
|     | فصل هفدهم: اصلاح کیفیت محصولات زراعی   |
| ۴۰۷ | اصلاح کیفیت نانواپی گندم               |
| ۴۰۹ | استفاده از جهش در اصلاح کیفیت گندم     |
| ۴۱۱ | اصلاح کیفیت در برنج                    |
| ۴۱۱ | اصلاح ارزش غذایی دانه برنج             |
| ۴۱۲ | اصلاح خصوصیات فیزیکی دانه برنج         |
| ۴۱۴ | اصلاح خصوصیات شیمیایی دانه برنج        |
| ۴۲۲ | اصلاح کیفیت در ذرت                     |
| ۴۲۲ | اصلاح کیفیت ساقه                       |
| ۴۲۲ | اصلاح کیفیت دانه                       |
| ۴۲۳ | اصلاح میزان و کیفیت پروتئین دانه       |
| ۴۲۴ | ارقام QPM                              |
| ۴۲۵ | اصلاح کیفیت در یونجه                   |

|     |                                                |
|-----|------------------------------------------------|
| ۴۲۵ | اصلاح برای تحمل به زودچینی                     |
| ۴۲۶ | اصلاح مورفولوژی ساقه                           |
| ۴۲۷ | اصلاح برای رشد رویشی زیاد و تأخیر در فاز زایشی |
| ۴۲۸ | اصلاح کیفیت در کلزا                            |
| ۴۲۸ | اصلاح برای اروسیک اسید پایین                   |
| ۴۲۹ | اصلاح مقدار گلوکوزینولات‌ها                    |
| ۴۳۰ | اصلاح ترکیب اسیدهای چرب                        |
| ۴۳۰ | اصلاح زودرسی، پاکوتاهی و عملکرد بالا           |
| ۴۳۰ | اصلاح کیفیت در بنه                             |
| ۴۳۰ | اصلاح کیفیت دانه                               |
| ۴۳۱ | اصلاح کیفیت الیاف                              |
| ۴۳۱ | اصلاح طول الیاف                                |
| ۴۳۲ | اصلاح استحکام الیاف                            |
| ۴۳۲ | اصلاح ظرافت الیاف                              |
| ۴۳۳ | اصلاح کیفیت در چغندر قند                       |
| ۴۳۳ | اصلاح مقدار و کیفیت قند                        |
| ۴۳۷ | اصلاح مقاومت به بولیتینگ                       |
| ۴۳۸ | اصلاح منورمی                                   |
| ۴۳۹ | اصلاح کیفیت در لوبیا                           |
| ۴۴۰ | منابع                                          |
| ۴۴۷ | واژه‌نامه                                      |

## پیش‌گفتار

سپاس خدای عالم قادر را که به ما توفیق داد تا گام کوچک دیگری در راه خدمت به پویندگان راه علم و دانش این مرز و بوم برداشته و کتاب اصلاح نباتات تکمیلی را به عموم علاقمندان، محققان و دانشجویان محترم تقدیم نماییم.

بهره‌گیری از اصول ژنتیک مندلی در اوایل نیمه دوم قرن بیستم به انقلاب سبزی انجامید که توانست برای مدت مدیدی به دغدغه‌های بشر در زمینه تولید غذا پاسخ دهد و توجه بسیاری از دانشمندان حوزه بیولوژی را به علم اصلاح نباتات جلب نمود. اصلاح واریته‌های زراعی با خصوصیات ویژه همواره از مهم‌ترین مسایل پیش روی به‌نژادگران بوده و می‌باشد. تنش‌های زنده شامل قارچ‌ها، باکتری‌ها و حشرات آفت و همچنین تنش‌های غیرزنده شامل خشکی، شوری، سرما، گرما و ... از مهم‌ترین تنگناهای محیطی محسوب می‌شوند که به دلیل تغییرپذیری و اهمیت آن‌ها از نقطه نظر تأثیر سوء بر عملکرد گیاهان زراعی، بایستی مورد توجه متخصصان علم اصلاح نباتات قرار گیرند. امروزه با پیشرفت‌های به عمل آمده در حوزه ژنتیک مولکولی و بیوتکنولوژی، ابزار قدرتمندی در اختیار محققان فعال در عرصه اصلاح نباتات قرار گرفته تا با بهره‌گیری از فنون بیوتکنولوژی و مهندسی ژنتیک، در زمینه باب جدیدی از دانش و فن، موسوم به اصلاح نباتات مولکولی به فعالیت بپردازند. به همین سبب، انتظار می‌رود پیشرفت در جهت انتقال خصوصیات جدید و تولید واریته‌های برتر بیش از پیش به حرکت خود ادامه دهد.

با توجه به احساس کمبود کتابی که در برگیرنده مباحث تکمیلی و پیشرفته اصلاح نباتات کلاسیک و مدرن باشد، اینجانب بر آن شدم کتاب اصلاح نباتات تکمیلی را برای عموم علاقمندان، محققان و دانشجویان مقاطع تحصیلات تکمیلی رشته‌های علوم زیستی به رشته تحریر درآورم. اما از جایی که این کتاب خالی از ایراد نمی‌تواند باشد، از همه خوانندگان محترم تقاضا دارم بنده را در رفع ایرادات احتمالی یاری فرمایند و نظرات ارشمند خود را برای اینجانب به آدرس پست الکترونیکی [ahmadikhah\\_a@gau.ac.ir](mailto:ahmadikhah_a@gau.ac.ir) ارسال نمایند تا ان‌شاءالله در چاپ‌های بعدی مورد استفاده قرار گیرد.

استادالله احمدی‌خواه

بهمن ۱۳۸۸