فصلنامه علمی - پژوهشی گیاه و زیست بوم
سال ۷ ، شماره ۲۹ ، زمستان ۱۳۹۰

بررسی مقاومت به سرما درلاین‌هایی باکروموزوم جایگزین در گندم (*Triticum aestivum*)

ابوالفضل رشیدی[۱]*، سیروس محفوظی[۲]

چکیده

مقاومت به سرما صفتی کمی است که توسط ژن‌های مختلفی کنترل می‌شود. درک واضح از نحوه‌ی کنترل ژنتیکی مقاومت به سرما و ژن‌های نموی نظیر بهاره‌سازی که انتقال از مرحله‌ی رویشی به زایشی را کنترل می‌کند، می‌تواند در اصلاح ارقام گندم برای کشت در مناطق سرد کمک بزرگی نماید. اگرچه، تحقیقات مختلفی در زمینه‌ی کنترل ژنتیکی مقاومت به سرما انجام شده است. ولی، توافق عمومی در مورد نقش و نحوه‌ی عمل ژن‌های کنترل کننده‌ی مقاومت به سرما وجود ندارد. در بین رقم‌های گندم، رقم‌های بهاره نسبت به زمستانه مقاومت کمتری در برابر تنش سرما دارند. در حالی‌که، اکثر رقم‌های بهاره دمای کمتر از $-10^{\circ}C$ را نمی‌توانند تحمل کنند، رقم‌های زمستانه گندم تا $-32^{\circ}C$ بدون پوشش برف و تا $-40^{\circ}C$ با پوشش برف را بدون آسیب جدی تحمل می‌کنند. این آزمایش شامل ۲۰ ایزو لاین با کروموزوم‌های جایگزین از رقم بزوستایا[۳] به رقم کپل دپره[۴] و نیز دو رقم والدینی بزوستایا و کپل دپره بودند. نتایج به دست آمده حاکی از وجود تفاوت معنی‌دار در سطح ۹۹٪ بین لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده (لاین‌های دارای کروموزوم‌های جانشینی از رقم بزوستایا) از نظر صفت مقاومت به سرما (LT_{50}) بود ($F = ۲/۷۶^{**}$). انتقال کروموزوم 5A از بزوستایا به رقم کپل دپره باعث افزایش مقاومت آن از $-10^{\circ}C$ به حدود $-13^{\circ}C$ شد . انتقال کروموزوم 5D تأثیری در افزایش مقاومت به سرما در لاین کپل دپره نداشت .

کلمه‌های کلیدی: مقاومت به سرما، ایزوکروموزوم لاین، LT_{50}، گندم

۱- دانشگاه آزاد اسلامی، واحد شهرری، گروه کشاورزی، تهران، ایران
۲- مؤسسه‌ی اصلاح و تهیه‌ی نهال و بذر، کرج، ایران
*مسئول مکاتبه: (ab.rashidi@gmail.com)

تاریخ دریافت:پاییز ۱۳۸۸ تاریخ پذیرش: زمستان ۱۳۸۸

3- Bezostaya
4 - Capple Despre

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

تنش سرما سطح زیر کشت و میزان تولیدات گیاهی به‌ویژه تولید گندم را در اکثر نقاط جهان محدود نموده است (Limin and Fowler, 1993). در کشور ایران نیز تنش سرما یکی از عوامل محیطی است که سبب از بین رفتن بخشی از زراعت گندم در مناطق سرد و سرد معتدل می‌شود (بی‌نام، ۱۳۸۴). سالیانه هزاران هکتار از اراضی زیر کشت گندم در مناطق سرد و سرد معتدل دچار آسیب جدی از تنش سرما می شوند. آمار منتشره از سوی وزارت جهاد کشاورزی بیان‌گر آن است که کاهش ناگهانی دمای هوا در مناطق سرد و نیز سرد معتدل باعث خسارت جدی به زراعت گندم می‌شود (بی‌نام، ۱۳۸۴). در سال زراعی ۸۴ – ۱۳۸۳ حدود ۷٪ کل تولید گندم استان خراسان بر اثر تنش سرمای اواخر زمستان و اوایل بهار از بین رفت (محفوظی و همکاران، ۱۳۸۴). لذا، آگاهی از فرآیندهای مقاومت به سرما یکی از پیش شرط‌های اصلی برای ایجاد و معرفی ارقام سازگار و مقاوم به تنش سرما می‌باشد.

مقاومت به سرما در غلات اولاً به سطح بیان ژنهای مقاومت به سرما (level)، و در ثانی به‌مدت زمان بیان ژن‌های مرتبط با مقاومت به سرما بستگی دارد. لذا، این‌گونه بیان می‌گردد که صرف‌نظر از برخی عوامل ژنتیکی، مقاومت به سرما در غلات از طریق ژن‌های نموی نظیر بهاره‌سازی، فتوپریود و هر عاملی که باعث تأخیر در انتقال از مرحله‌ی رویشی به زایشی می‌شود کنترل می‌شود (Mahfoozi *et al*., 2001b; Limin *et al*., 2006; Fowler *et al*., 2001,2004; Danyluk, 2003,2005)

گندم در دامنهٔ وسیعی از شرایط جوی رشد کرده و به نظر می‌رسد وسیع‌ترین سازگاری را در بین گونه‌های زراعی غلات داشته باشد (Briggle and Curtis, 1987) . این سازگاری وسیع گندم تا حد زیادی به مقاومت سرما مربوط می‌شود. یعنی، تحمل دماهایی پایین‌تر از ۴- ۱ درجه سانتیگراد، یعنی حداقل دمایی که برای رشد لازم است (Sãulescu and Braun, 2000) .

سرما به دو شیوه‌ی مستقیم و غیرمستقیم بر زندگی گیاه تأثیر می‌گذارد. در سرمازدگی مستقیم، سرما مستقیماً اندام‌های گیاه را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد، چنانچه این نوع سرمازدگی در بهار و پیش از تلقیح گل‌ها روی دهد حساس‌ترین اندام گیاه که سنبله‌ها می‌باشند در معرض سرما قرار گرفته، اندام‌های تولید مثلی یعنی پرچم‌ها و مادگی خشک شده و از بین می‌روند، در نتیجه تلقیحی صورت نگرفته و دانه‌ها پوک می‌شوند. مقاومت گندم به سرما در تمام مراحل زندگی یکسان نیست. بذر گندم تا هنگامی که آب جذب نکرده و فعالیت حیاتی آن آغاز نشده، نسبت به سرما بسیار مقاوم است. ولی، به محض جذب رطوبت نسبت به سرما حساس می‌شود و چنانچه بذر گندم در مراحل اولیه‌ی جوانه‌زنی دچار یخزدگی شود از بین می‌رود. گندم پس از جوانه‌زنی و استقرار بوته در خاک و تولید ریشه و پنجه نسبت به سرما مقاوم می‌شود، که میزان این مقاومت بسته به رقم گندم مرحله‌ی رشد و نمو گیاه ، روند عادت دهی به سرما و چگونگی رویداد سرمازدگی متفاوت خواهد بود (Fowler *et al*., 1999; Mahfoozi *et al*., 2001; Prasil, 2004) .

مواد و روش‌ها

این آزمایش با هدف تعیین نقش هر یک از کروموزوم‌های گندم در بیان مقاومت به سرما طراحی و اجرا گردید .

در ابتدا لازم بود بذور مورد نیاز تهیه و آماده کشت شوند. این بذور شامل ۲۰ ایزو لاین با

Archive of SID

www.SID.ir

کروموزوم‌های جایگزین از رقم بزوستایا[1] به رقم کپل دپره[2] و نیز دو رقم والدینی بزوستایا و کپل دپره بودند. از آنجایی‌که، در یکی از لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده مورد استفاده به طور هم‌زمان کروموزوم‌های 5Bs و نیز 7Bs جایگزین شده بودند، لذا تعداد لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده به ۲۰ عدد کاهش یافته است.

رقم بزوستایا از ارقام زمستانه، دارای نیاز طولانی بهاره‌سازی است، که برای سال‌های به‌طور نسبی زیادی در مناطق مختلف اتحاد جماهیر شوروی سابق به‌عنوان یک رقم پر محصول و متحمل به تنش سرما کشت شده است. رقم کپل دپره نیز از ارقام زمستانه اروپای غربی است که دارای نیاز طولانی به بهاره‌سازی است و دارای مقاومت قابل قبولی در برابر تنش سرما است که در سال‌های گذشته در کشورهای اروپای غربی کشت و کار شده است. مقاومت این رقم به سرما کمتر از رقم بزوستایا گزارش شده است(Fowler *et al*., 1996) .

زمین مورد نظر که بدین منظور پیش بینی شده بود در اوایل فصل پاییز (بیستم مهر ماه) برای کشت آماده شد. محل اجرای این طرح مزرعه دانشگاه آزاد اسلامی واحد شهرری درکیلومتر۱۲ اتوبان تهران - قم انتخاب گردید. مزرعه درارتفاع حدود۱۲۰۰ متر از سطح دریا قرار دارد. میانگین بارندگی ۱۰ ساله منطقه حدود ۲۲۰ میلیمتر است. در تاریخ پانزدهم آبان‌ماه سال ۱۳۸۷ کشت بذور آغاز شد. در این مرحله بذر هریک از ایزو لاین‌ها و نیز ارقام والدینی در دو طرف پشته‌ها کشت گردید. طول خط کشت ۳ متر بوده و بذر هر ایزو لاین بر روی سه پشته کشت گردید. در حد فاصل دو ایزو لاین دو خط نکاشته در نظر گرفته شد. اولین آبیاری در همان روز انجام شد. پس از کاشت بذور مورد نظر و آبیاری آن‌ها عملیات داشت طبق روال معمول انجام گرفت، و از زمانی که گیاهان به حدود ۳ تا ۴ برگی رسیدند به مدت چهار هفته دوره عادت‌دهی به سرما [3] در شرایط مزرعه در نظر گرفته شد. بدین ترتیب، در تاریخ ۱۵ دی‌ماه گیاهان با سپری نمودن شرایط سرد به نقطه تکمیل بهاره‌سازی[4] خود رسیدند. از این تاریخ، امکان ارزیابی مقاومت به سرما برای آن‌ها فراهم شد.

در این زمان با نمونه‌گیری از ایزولاین‌های مختلف و انتقال آن‌ها به محل اندازه‌گیری LT_{50} آزمایش تعیین میزان مقاومت به سرما در مواد گیاهی انجام گرفت. بدین‌ترتیب، که پس از انتقال گیاهان به همراه خاک اطراف آن‌ها به اتاقک سرد در روز بعد نسبت به انجام آزمون انجماد طبق روشی که توضیح داده خواهد شد اقدام گردید.

تعیین میزان مقاومت به سرما در مواد گیاهی مورد آزمایش با روش LT_{50} [5] بوده و در انجام آن از طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار استفاده خواهد شد. LT_{50} عبارت است از نقطه دمایی زیر صفر که باعث می‌شود۰ ۵٪ از گیاهان تحت آزمایش در آن دمای کشنده از بین بروند (Storlie *et al*., 1998; Fowler *et al*., 1981). این روش به عنوان شاخص مقاومت جهت ارزیابی مقاومت به سرما در آزمایشگاه و مزرعه مورد استفاده می باشد (Limin and Fowler, 1988, Fowler , Mahfoozi *et al*., 2000, 2006) ,1999 .

[1] Bezostaya
[2] Capple Desprez

[3] acclimation
[4] Acclimation saturation
[5] Lethal temperature

Archive of SID
www.SID.ir

میزان مقاومت به سرما طبق روش پیشنهادی لایمین و فولر (۱۹۸۸) انجام شد. در انتهای دوره‌ی بهاره‌سازی برای تعیین میزان مقاومت (LT_{50}) از هر تکرار برای پنج دمای انجماد انتخابی تعداد ۲۵ عدد بوته از هر آزمایش در هر رقم در هر تکرار در مزرعه جمع‌آوری و با قیچی قسمت‌های اضافی ریشه و ساقه حذف شده و طوقه گیاه برای آزمون انجماد آماده شد. پنج درجه انجماد منظور و برای هر درجه انجماد تعداد ۲۵ بوته در نظر گرفته شد. نمونه‌ها (طوقه‌ها) در داخل ظروف آلومینیومی حاوی ماسه مرطوب در دمای $-3^{\circ}C$ به مدت ۱۲ ساعت نگهداری شده و روز بعد دمای فریزر قابل برنامه‌ریزی با رایانه به ازای هر یک ساعت $2^{\circ}C$ کاهش یافت. هر بار که فریزر به دمای انجماد مورد نظر رسید نمونه‌ها از فریزر خارج و در دمای $4^{\circ}C$ در طول شب نگهداری شدند، و روز بعد در گلخانه در دمای $20^{\circ}C$ کشت، و پس از سه هفته تعداد بوته‌های مرده و زنده ثبت و میزان LT_{50} تعیین شدند . استفاده از این روش در مطالعات ژنتیکی، اصلاحی و مولکولی مربوط به تنش سرما در گیاهان زراعی توسط بسیاری از محققین گزارش شده است (Fowler, 1981; Danyluk *et al*., 1998; Sarhan *et al*., 1997; Fowler *et al*., 1999; Mahfoozi *et al*., 2000, 2001a, 2006)

نتایج

این آزمایش با بهره‌گیری از ۲۰ لاین با کروموزوم‌های جایگزین به همراه والدین (بزوستایا و کپل دپره) برای اندازه‌گیری میزان مقاومت به سرما (LT_{50}) انجام گرفت. نتایج به دست آمده حاکی از وجود تفاوت معنی‌دار در سطح ۱٪ بین لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده (لاین‌های دارای کروموزوم‌های جانشینی از رقم بزوستایا) از نظر صفت مقاومت به سرما (LT_{50}) بود ($F = ۵/۰۲^{**}$). در این آزمایش تفاوت معنی‌داری بین بلوک‌های مختلف آزمایش مشاهده نگردید (جدول ۱).

جدول ۱ : نتایج تجزیه واریانس مربوط به صفت مقاومت به سرما (LT_{50}) در لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده با کروموزوم‌های جانشینی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات
بلوک	۲	۲/۷۶ n.s
لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده	۲۱	۵/۰۲ **
خطا	۴۲	
c.v		۱۲/۹۵

و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح ۱ درصد

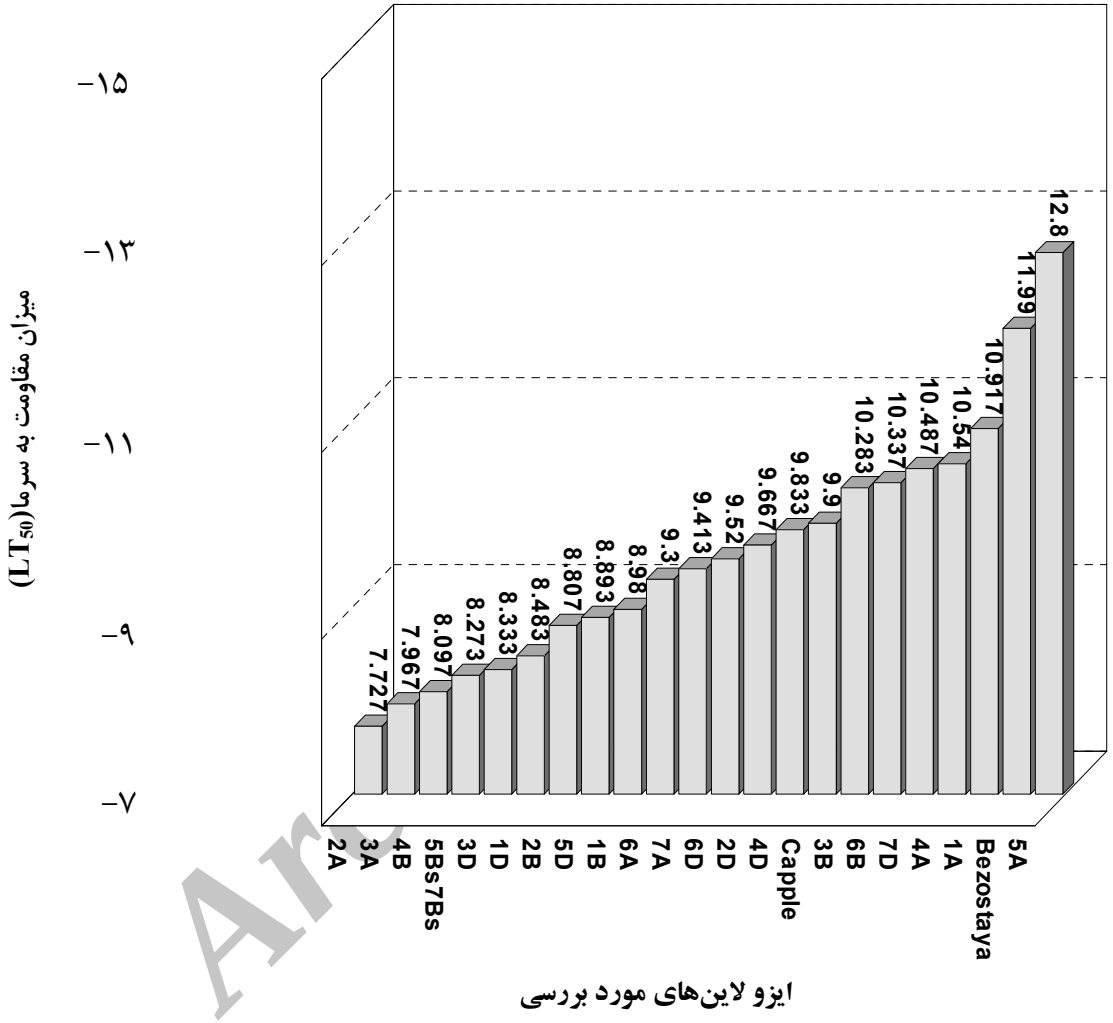
طبق گزارش‌های موجود میزان LT_{50} ارقام کپل دپره و بزوستایا، به ترتیب حدود $-10^{\circ}C$ و $-12^{\circ}C$ بودند. انتقال کروموزوم 5A از بزوستایا به رقم کپل دپره باعث افزایش مقاومت آن از $-10^{\circ}C$ به حدود $-13^{\circ}C$ شد. انتقال کروموزوم 5D تأثیری در افزایش مقاومت به سرما در لاین کپل دپره نداشت.

Archive of SID

www.SID.ir

ارقام کپل دپره و بزوستایا هر دو دارای نیاز طولانی به بهاره‌سازی هستند (Fowler *et al.*,1996).

در این تحقیق کروموزوم‌های جانشینی 5A، 1A،4A، 7D ، 6B و 3D باعث افزایش میزان مقاومت به سرما در کپل دپره شدند که در بین آن‌ها کروموزوم 5A باعث افزایش معنی‌دار مقاومت شد(نمودار ۱).



نمودار ۱ – تغییرات مقاومت به سرما در بین لاین‌های با کروموزوم جایگزین شده دارای کروموزوم‌های جانشینی از رقم بزوستایا به رقم کپل دپره و لاین‌های والدینی

در گروه‌بندی میانگین‌ها که به روش دانکن انجام گرفت نیز مشاهده گردید، که ایزو لاین حامل کروموزوم 5A در گروهی مجزا طبقه‌بندی شد. نتایج گروه‌بندی میانگین‌ها به شکل زیر می باشد .

www.SID.ir

گروه بندی دانکن	میانگین	تیمار
A	-۷/۷۲۷	2A
A-B	-۷/۹۶۷	3A
A-C	-۸/۰۹۷	4B
A-C	-۸/۲۷۳	5Bs-7Bs
A-C	-۸/۳۳۳	3D
A-D	-۸/۴۸۳	1D
A-D	-۸/۸۰۷	2B
A-D	-۸/۸۹۳	5D
A-D	-۸/۹۸۰	1B
A-D	-۹/۳	6A
A-D	-۹/۴۱۳	7A
A-D	-۹/۵۲	6D
A-E	-۹/۶۶۷	2D
A-E	-۹/۸۳۳	4D
A-E	-۹/۹	Capple
B-E	-۱۰/۲۸۳	3B
B-E	-۱۰/۳۳۷	6B
C-E	-۱۰/۴۸۷	7D
C-E	-۱۰/۵۴	4A
D-F	-۱۰/۹۱۷	1A
E-F	-۱۱/۹۹	Bezostaya
F	-۱۲/۸	5A

در این آزمایش، مشاهده شد کـه کرومـوزوم 5A نقش مهمی در بیان مقاومـت بـه سـرما داشـت و بـا انتقـال برخـی از کرومـوزوم‌هـای جانـشینی از رقـم بزوستایا به رقم کپل دپره کاهشی در میزان مقاومـت به سرما پیش آمده است که احتمالاً ناشـی از اثـرات متقابل کروموزوم‌ها و ژن‌ها است. چنـین نتـایجی در انتقال کروموزوم‌های جانشینی از رقم شایان [1] به رقم بهـاره‌چینـی نیـز مـشاهده شـده اسـت (لایمـین و همکاران ۱۹۹۷). در ایـن تحقیـق انتقـال کرومـوزوم 5A از رقم بزوستایا بطور معنی داری باعـث افـزایش مقاومت به سرما شد.

بحث و نتیجه‌گیری

طبق گزارش‌های موجود کروموزوم‌هـای گـروه ۵ گندم حامل ژن‌های مسئول بهـاره‌سـازی و ژن‌هـای مقاومـــت بـــه ســـرما مـــی باشـــند (Limin *et al*., 1997, Koemel *et al*., 2004). طبق گزارش شوتکا ۱۹۸۱ کروموزوم 5A و پـس از آن کروموزوم 5B نقش مهمی در مقاومت بـه سـرما دارند. این در حالی است کـه ایـن لایـن‌هـا از نظـر میزان مقاومت به سرما تفاوت معنـی داری را نـشان داده‌اند. دلیل این امر شاید مربـوط بـه ایـن مـسئله

[1] Cheyenne

Archive of SID

www.SID.ir

باشد که کروموزوم‌های جایگزین شده در این لاین‌ها ممکن است بر روی میزان مقاومت به سرمای گیاه تأثیرگذار باشند.

عوامل ژنتیکی مقاومت به سرما با استفاده از سری‌های مونوسوم [1] و لاین‌های جانشینی [2] مورد بررسی قرار گرفته‌اند. طبق برخی گزارشات از ۲۱ کروموزوم گندم تعداد ۱۵ کروموزوم در مقاومت به سرما نقش داشته‌اند (Sutka, 1981)، که در این بین کروموزومهای ۵A (Sutka and Kovacs , 1985) ، و کروموزومهای ۷A ، ۴D و ۵D (Law and Jenkins , 1970) بیش‌تر مورد اشاره قرار گرفته اند .

انتقال کروموزوم ۵A از رقم بزوستایا که باعث افزایش مقاومت رقم کپل دپره شده می‌تواند احتمالاً بیان‌گر آن باشد که علاوه‌بر ژن‌های بهاره‌سازی عوامل ژنتیکی دیگری نیز در روی کروموزوم ۵A بر روی میزان بیان مقاومت به سرما تأثیر می‌گذارند. در تحقیقات باگا و همکاران (Baga *et al.*, 2007)، یک مکان ژنی اصلی [3] روی کروموزوم ۵A و یک مکان ضعیف QTL بر روی کروموزوم D ۱ گندم گزارش شده است. QTL مربوط به کروموزوم ۵A با فاصله‌ی $^{cM}۴۶$ از مکان ژنی مرتبط با بهاره‌سازی (*Vrn*-A1) حدود ۴۰٪ از تغییرات مربوط به مقاومت به سرما را توجیه کرد. طبق گزارش اخیر لایمین و فولر (Limin and Fowler, 2006)، وجود آلل *vrn* در گندم زمستانه به بیان ژن‌های مقاومت به سرما منجر می‌شود . انتقال ژن *vrn-A1* از رقم زمستانه نورستار به گندم بهاره مانیتو [4] باعث افزایش مقاومت به سرما در حدود ۱۱ درجه سانتیگراد در رقم جدید مانیتوی دارای ژن بهاره سازی (زمستانه) شد. لایمین و فولر (Limin and Fowler, 2006)، اثرات پلیوتروپیک ژن‌های بهاره‌سازی بر روی مقاومت به سرما و تیپ رشد گندم را گزارش نمودند.

در تحقیقات مشابهی که توسط لایمین و همکاران در سال ۱۹۹۷ بر روی لاین‌های با کروموزوم‌های جانشینی انتقالی از رقم شایان [5] به رقم بهاره‌چینی [6] به منظور مطالعه مقاومت به سرما و بیان ژن‌های خانواده *Wcs 120* در گندم (*T.aestivum* L.) صورت گرفت، مشاهده شد که کروموزوم‌های ۵A ، ۷D ، ۳B ، ۶D ، ۵D ، ۲D و ۳B باعث افزایش میزان مقاومت به سرما در رقم بهاره‌چینی (CS) شدند و مشخص شد که ژن‌های *Wcs120* بر روی کروموزوم گروه ۶ قرار دارند که بیان آن‌ها توسط ژن‌های بهاره‌سازی کنترل می‌شود. در تحقیقات لایمین و همکاران در سال ۱۹۹۷، انباشت پروتئین‌های *Wcs120* در لاین‌های با کروموزوم‌های جانشینی ۱A ، ۳A ، ۵A ، ۶A ، ۷A ، ۳B ، ۵B و ۷D بیش‌تر از بقیه بود.

در گیاه جو نیز گزارش شده است که بزرگ‌ترین مکان QTL برای صفت بقای زمستانه ، LT_{50} ، تیپ رشد، مقدار فروکتان طوقه بر روی بازوی بلند کروموزوم گروه ۷ جو قرار دارد که مطابق با کروموزوم گروه ۵ در گندم است. به نظر می‌رسد شاید کروموزوم ۷ جو نیز شبیه کروموزوم ۵ گندم عمل می کند و در نتیجه بر روی تیپ رشد و مقاومت به سرما و بیان ژن‌های مقاومت به سرما

[1] Monosomic
[2] Substitution lines
[3] Major Quantitative Trait Loci
[4] Manitou
[5] Cheyenne
[6] Chinese spring

Archive of SID
www.SID.ir

نظیر ژن‌های دی هایدرین(*dhns*) که بر روی کروموزوم گروه ۶ قرار دارند، تأثیر می‌گذارد.

افزایش مقاومت به سرما به وسیله‌ی بیش از یک کروموزوم (۵A، ۷D ، ۳B و . . . .) بیان‌گر آن است که این صفت به‌وسیله‌ی تعدادی ژن کنترل می‌شود. قبلاً گزارش شد که کروموزوم گروه ۵ (۵A) بر بیان مقاومت به سرما و بر بیان پروتئین‌های *Wcs120* نقش دارد (Houde *et al.*,1992; Fowler *et al.*,1996) . با استفاده از نتایج حاصل از چنین تحقیقاتی می‌توان در انتقال صفت مقاومت به سرما و معرفی ارقام متحمل به تنش سرما در گندم اقدام نمود.

منابع

بی‌نام . ۱۳۸۴، شصت و ششمین خبرنامه‌ی گندم، هفته‌نامه‌ی خبری، حوزه‌ی مجری طرح گندم وزارت جهاد کشاورزی، شماره‌ی ۱۴ ، سال ۱۳۸۴

Baga M., Chodaparambil S.V., Limin A.E., Pecar M., Fowler D.B., Chibbar R.N. 2007. Identification of quantitative trait loci and assosiated candidate genes for low-temperature tolerance in cold-hardy winter wheat. Funct. Integr. Genomics. 7: 53-68.

Briggle L.W., and Curtis B.C. 1987. Wheat world wide. In wheat and wheat improvement. E.G. Heyne(ed). 2nd edition,ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, USA. pp. 1-32.

Danyluk J., A. Perron, M. Houde, A.E. Limin, D.B. Fowler, N. Benhamou, and F. Sarhan. 1998. Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of the plasma membrane during cold acclimation of wheat. The Plant Cell 10: 623-638.

Danyluk J., Kane N.A., Breton G., Limin A.E., D.B. Fowler and Sarhan F. 2003.*Tav RT-1* a ductative transcription factor associated with vegetative reproductive transition in cereals. Plant Physiol. 132 : 1849 – 1860.

Fowler, D.B., Gusta L.V. and Tyler N.J. 1981. Selection for winter hardiness in wheat.III. Screening methods. Crop Sci. 21: 896-901

Fowler, D.B., Limin, A.E., Ritchie, J.T. 1999. Low-temperature tolerance in cereals: model and genetic interpretation. Crop Sci.39: 626-633.

Fowler, D.B., Breton G., Limin, A.E., Mahfoozi S., Sarhan F. 2001. Photoperiod and temperature interactions regulate low-temperature-induced gene expression in barley. Plant Physiol. 127:1676-1681.

Fowler, D.B., Limin, A.E. 2004. Interactions among factors regulating phenological development and acclimation rate determine low-temperature tolerance in wheat. Ann.Bot. 94:717-724.

Archive of SID

www.SID.ir

Houde, M., R. Dhindsa, and F. Sarhan. 1992. A molecular marker to select for freezing tolerance in Gramineae. Mol. Gen. Genet. 234: 43-48.

Law, C.N., and G. Jenkins. 1970. A genetic study of cold resistance in wheat. Genet. Res. 15: 197-208.

Koemel J.E., Jr. Arron C. Guenzi. Jeffrey A. Anderson. Edward L. Smith. 2004. Cold hardiness of wheat near-isogenic lines differing in vernalization alleles. Theor Appl Genet 109: 839–846.

Limin, A.E., Fowler, D.B. 1988. Cold hardiness expression in interspecific hybrids and amphiploids of the Triticeae.Genome 30, 361-365.

Limin, A.E., Fowler, D.B. 1993. Inheritance of cold hardiness in *T.aestivum* synthetic hexaploid wheat crosses. Plant Breeding. 110: 103-108.

Limin, A.E., Fowler, D.B. 2006. Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod , vernalization , and plant development . Planta . 224: 360 – 366

Mahfoozi, S., Limin, A.E., Hayes, P.M., Hucl,P., and Fowler D.B. 2000. Influence of photoperiod response on the expression of cold hardiness in wheat and barley.Can. J. plant Sci.80, 721-724.

Mahfoozi, S., Limin, A.E., and Fowler, D.B. 2001 .Influence of vernalization and photoperiod response on cold hardiness in winter cereals.Crop Sci.41,1006-1011.

Mahfoozi, S., Limin, A.E., Fowler, D.B. 2001 .Developmental regulation of low-temperature tolerance in winter wheat.Ann.Bot.87,751-757.

Prasil I., Prasilova P., Pankova K. 2004, Relationship among vernalization, shoot apex development and frost tolerance in wheat. Ann. Bot. 94: 413 – 418

Sãulescu N.N., Braun H.J. 2000 .Cold tolerance . Chapter 9

Storlie E.W., Allan R.E., Walker Simmons M.K. 1998. Effect of the vrn1 , Fr1 interval on cold hardiness levels in near isogenic wheat lines. Crop Sci. 38: 483-488.

Sutka, J. 1981. Genetic studies of frost resistance in wheat. Theor. Appl. Genet. 59, 145-152.

Sutka, J., and G. Kovacs. 1985. Reciprocal monosomic analysis of frost resistance on chromosome 5A in wheat. Euphytica 34: 367-370.

Archive of SID

www.SID.ir