

بررسی لوکوس تنظیم کننده عطر در برخی ارقام معطر برنج*
Investigation of Fragrance Locus in some Aromatic Rice Cultivars

محمد رهنمایان، قربانعلی نعمت زاده و سید کمال کاظمی تبار

دانشکده کشاورزی دانشگاه مازندران

تاریخ دریافت: ۱۳۸۴/۵/۲

چکیده

رهنمایان، م.، نعمت زاده، ق.، و کاظمی تبار، س. ک. ۱۳۸۵. بررسی لوکوس تنظیم کننده عطر در برخی ارقام معطر برنج. تهال و بذر ۲۲: ۴۴۳-۴۵۳.

عطر و طعم اهمیتی قابل ملاحظه در تجارت برنج دارد، از این رو منطقی است که جوانب مختلف این صفت به دقت مطالعه شود. بر این اساس، تحقیقی جهت بررسی وضعیت آللی لوکوس تنظیم کننده عطر، در ارقام معطر سنگ طارم، باسماتی 370 و دلا انجام شد. در این مطالعه نتایج نسل دوم سه تلاقی بین ارقام فوق با نشانگر مولکولی ریپید OPAG-08 که پیوستگی قابل ملاحظه‌ای با ژن تنظیم کننده عطر در برنج دارد و در پی سی آر ارقام معطر یک قطعه 800 جفت بازی تولید می‌کند، مورد آزمون مولکولی قرار گرفتند تا چگونگی توارث عطر در نتاج حاصل از تلاقی‌ها بررسی گردد. بر اساس نتایج مولکولی، قطعه 800 جفت بازی در 75 درصد از نتاج مورد نظر تولید شد که بیانگر وجود حداقل یک آلل مشترک در والدین است. از سویی دیگر، این قطعه در دیگر نتاج تولید نشد که می‌تواند دال بر وجود آلل (های) متفاوت در لوکوس مورد نظر در ارقام والدینی باشد. بنابراین، با توجه به تفرق در نتاج F_2 ، به نظر می‌رسد لوکوس تنظیم کننده عطر در این ارقام توسط آلل‌های متفاوتی تنظیم می‌شود که نتیجه آن ایجاد چندشکلی در افراد F_2 تلاقی‌های آن‌ها است.

واژه‌های کلیدی: برنج، ارقام، چند آللی، جمعیت در حال تفرق، RAPD.

جهت مطالعه وراثت آن در برنج توسعه یافته‌اند. از جمله این روش‌ها، گرما دادن بافت برگگی در آب و توجه به عطر (Nagaraju et al., 1975)، عطر متصاعد شده از بافت برگگی توسط هیدروکسید پتاسیم (Sood and Siddiq, 1978)، جویدن تعداد

مقدمه

برنج (*Oryza sativa* L.) معطر، از مقبولیت خاصی در جوامع مختلف برخوردار است و تلاش‌های در حال انجام برای اصلاح برنج، با نگاهی به کیفیت آن، صورت می‌پذیرد. روش‌های متعددی برای ارزیابی و ردیابی عطر

*بخشی از پایان‌نامه کارشناسی ارشد نگارنده اول در گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی.

،(Bradbury *et al.*, 2005؛ Jin *et al.*, 2003 سه ژن مکمل غالب (Nagaraju *et al.*, 1975) دو ژن غالب مکمل (Dhulappanavar, 1976)، یک ژن غالب (Ghose and Botany, 1952)، یک ژن مغلوب و تعدادی ژن تغییردهنده (نعمت‌زاده و همکاران، ۱۳۸۱) و دو ژن مغلوب (توسلی، ۱۳۸۱) گزارش‌هایی است که در این مورد وجود دارند. از پینسون (Pinson, 1994) نیز گزارشی موجود است که عطر برنج در رقم جاسمین 85 و لاین PI467917 توسط یک ژن مغلوب و در سایر رقم‌های معطر مثل دراگون‌آی‌بال 100 توسط دو ژن کنترل می‌شوند. آن و همکاران (Ahn *et al.*, 1992) با تکنیک RFLP، نشان دادند که ژن عطر در برنج، با نشانگر RG28 واقع بر کروموزوم شماره ۸ برنج، پیوستگی در حد ۴/۵ سانتی مورگان دارد. نعمت‌زاده و همکاران (Nematzadeh *et al.*, 2004) در بررسی ۵۵۰ آغازگر تصادفی ریپید جهت نشانمند کردن ژن(های) مسئول ایجاد عطر در برنج، با مطالعه جمعیت‌های F₂ و F₃ تلاقی رقم معطر باساماتی در رقم غیرمعطر IR36، دو آغازگر AG-08 (با فاصله ۶/۹ سانتی مورگان از ژن عطر) و AN-01 را بین ارقام معطر و غیرمعطر، عامل ایجاد چندشکلی معرفی کردند. لوریکس و همکاران (Lorieux *et al.*, 1996) نیز پیوستگی را در حد ۵/۸ سانتی مورگان، بین RG28 و ژن عطر (*fgr*) اعلام نمودند. جین و همکاران (Jin *et al.*, 1996) در بررسی ۳۰۰ آغازگر

کمی بذر (Dhulappanavar, 1976) از گیاهان تک بوته و جوییدن نصف بذر (Berner and Hoff, 1986) هستند. وراثت عطر نیز مورد مطالعه فراوانی قرار گرفته است. نسبت‌های تفرق 3:1، غیرمعطر: معطر (Kadam and Patankar, 1938؛ Ghose and Botany, 1952)، (Jordon, 1944) 1:3؛ Berner and Hoff, 1986؛ Sood and Siddiq, 1978؛ Reddy and Reddy, 1987؛ Pinson, 1994؛ Dong *et al.*, 2001) 9:7، (Tripathy and Rao, 1979) 15:1، (Dhulappanavar, 1976) 1:15، (توسلی، ۱۳۸۱) و (Nagaraju *et al.*, 1975) 27:37. همگی در جمعیت‌های F₂ حاصل از تلاقی ارقام معطر در غیرمعطر، گزارش شده‌اند. وجود ۲-استیل-۱-پیرولین (2-acetyl-1-pyrroline) در بسیاری از ارقام معطر برنج همچون باساماتی، دلا، جاسمین و عنبربو، دلیل عطر دانسته شده است (Buttery *et al.*, 1982؛ Buttery *et al.*, 1985؛ Buttery *et al.*, 1988؛ Buttery *et al.*, 1986؛ Lin *et al.*, 1989؛ Paule and Powers, 1989؛ نعمت‌زاده و همکاران، ۱۳۸۱). در مورد اساس ژنتیکی عطر نیز قضاوت‌های مختلفی صورت گرفته است. یک ژن مغلوب هسته‌ای (Reddy and Reddy, 1987؛ Jodon, 1944)؛ (Lorieux *et al.*, 1996؛ Ahn *et al.*, 1992؛ Dong *et al.*, 2001؛ Garland *et al.*, 2000

مواد و روش‌ها

در این تحقیق، از ارقام معطر دلا و باسماتی 370 به عنوان ژرم پلاسما غیربومی و سنگ طارم به عنوان ژرم پلاسما بومی ایران، جهت انجام تلاقی‌ها استفاده شد. تلاقی‌ها به صورت باسماتی 370/سنگ طارم، دلا/سنگ طارم و باسماتی 370/دلا انجام شد و کاشت بذرها را هیبرید برای تولید جمعیت در حال تفرق به روش خزانه، نشاء و مراقبت‌های مربوط به داشت نیز، طبق دستورالعمل‌های فنی مؤسسه تحقیقات برنج کشور، انجام شد. نمونه برداری از برگ ارقام والدینی و تک بوته‌های جوامع در حال تفرق F₂ مربوط به سه تلاقی (مجموعاً ۱۹۰ نمونه)، با دقت کافی جهت احتراز از اختلاط فیزیکی و نیز از بین رفتن دی ان ای (DNA) آن‌ها در اثر فعالیت نوکلنازهای برشی، با قرار دادن نمونه‌های برگ در نیتروژن مایع و انتقال به فریزر 20- درجه سانتی گراد انجام شد. دی ان ای به روش تغییر یافته دلا پورتا و همکاران (Dellaporta *et al.*, 1983) استخراج و در فریزر 20- درجه سانتی گراد نگهداری شد. برای تعیین کمیت و کیفیت دی ان ای استخراج شده، از الکتروفورز ژل آگارز ۰/۸٪ استفاده شد و در صورت مشاهده کیفیت نامناسب یا کمیت کم، استخراج مجدداً انجام شد. نشانگر مولکولی به کار رفته، OPAG-08 بود که یک توالی ۱۰ نوکلئوتیدی (5'-AAGAGCCCTC-3') ریپید است و در ارقام معطر، یک قطعه ۸۰۰ جفت نوکلئوتیدی

ریپید در نتاج تلاقی رقم معطر کائودا کمالی ۱۰۵ (Khao Dawkmali 105) و رقم غیر معطر GT9993، آغازگر OPC-06 را یافتند که در نتاج تلاقی رقم غیر معطر برنج، قطعه‌ای به اندازه ۱۵۰۰ جفت باز، تولید می‌کند. دونگ و همکاران (Dong *et al.*, 2001) در تحقیقی جهت مشخص نمودن تعداد، آللیسم و مکان ژن(های) عطر در سه رقم معطر بومی ژاپن، چنین استنباط کردند که عطر، طبیعتی مغلوب دارد و در هر سه رقم یک ژن روی کروموزوم شماره ۸ برای عطر موجود است. کوردیرو و همکاران (Cordiero *et al.*, 2002) بیان داشتند که نشانگر ریز ماهوارک SCU015RM از ژن عطر در فاصله ژنتیکی تقریبی ۲ سانتی مورگان واقع است و کارایی بالایی برای ایجاد چندشکلی بین ارقام مختلف برنج از نظر عطر دارد. جین و همکاران (Jin *et al.*, 2003) هم در تلاشی به بررسی تنوع ریز ماهوارکی کروموزوم شماره ۸ در برنج باسماتی و محاسبه تعداد آلل‌ها پرداختند. به رغم مطالعات متعدد انجام شده در خصوص چگونگی تنظیم عطر یا طعم، هنوز ابهاماتی در این میان وجود دارد. از جمله این ابهامات، وجود شدت و ضعف در میزان عطر در ارقام مختلف برنج معطر، با وجود تأیید تک ژنی بودن این صفت توسط تمامی مطالعات مولکولی انجام شده است. بر این اساس، در این مطالعه، امکان چند آلی بودن لوکوس تنظیم کننده عطر در ارقام مختلف برنج، بررسی شده است.

پیوستگی قابل ملاحظه‌ای با این نشانگرها دارد (Nematzadeh et al., 2004). از میان ۸۰ گیاه مربوط به نسل در حال تفرق حاصل از تلاقی دلا/سنگ طارم، تعداد ۶۱ بوته قطعه ۸۰۰ جفت بازی را تولید کردند (شکل ۱). این تعداد در مورد گیاهان حاصل از تلاقی باسماتی 370/ سنگ طارم، ۳۸ از مجموع ۵۰ بوته و در مورد گیاهان حاصل از تلاقی باسماتی 370/ دلا، ۴۰ از مجموع ۶۰ بوته بود (شکل‌های ۲ و ۳). بدین ترتیب قطعه مورد نظر در آزمون ژنتیکی ۲۵٪ از افراد نسل دوم حاصل از تلاقی‌های ارقام معطر تولید نگردید. بر اساس کارکرد نشانگرهای ریید، تولید یا عدم تولید یک قطعه را به ترتیب، حضور یا غیاب یک آلل خاص، معین می‌سازد. آنچه به نظر می‌رسد، تولید قطعه ۸۰۰ جفت بازی در ارقام والدینی و تقریباً ۷۵٪ از نتایج آن‌ها، حاکی از این است که حداقل یک آلل مشترک در تمامی این گیاهان وجود دارد و بر همین اساس، نشانگر می‌تواند با پیدا کردن آن آلل در جمعیت، قطعه مورد نظر را تکثیر کند، اما گیاهانی هم وجود دارند که در عین این که والدین‌شان حامل این آلل بوده‌اند، خودشان فاقد آن هستند و نشانگر نمی‌تواند در آن‌ها، قطعه مورد نظر را تکثیر کند. آنچه می‌توان در تحلیل این پدیده بیان داشت این است که باید بیش از یک نوع آلل برای این لوکوس و به صورت سری آلی وجود داشته باشد. بدین ترتیب چون ارقام والدینی دارای آلل دوم متفاوت هستند و این آلل‌ها در جمعیت در حال

تولید می‌کند. در هر واکنش، غلظت نهایی مواد به صورت بافر PCR: IX، کلرید منیزیم: ۰/۳ میلی‌مولار، دی‌ان‌تی‌پی‌ها: ۰/۲ میلی‌مولار، آغازگر: ۰/۵ میکرومولار، آنزیم دی‌ان‌ای پلی‌مراز تک: ۱ واحد و دی‌ان‌ای الگو در حد ۲۵ نانوگرم بود. واکنش‌های زنجیره‌ای پلی‌مراز با ۲۴۰ ثانیه در ۹۵ درجه برای پیش‌وا سرشته‌سازی شروع و ۳۵ دور مراحل واسرشته‌سازی در ۹۴ درجه، اتصال آغازگر در ۳۷ درجه و گسترش رشته در ۷۲ درجه، هر کدام به مدت ۴۵ ثانیه انجام شد و نهایتاً برای تکمیل گسترش رشته‌ها، به مدت ۳۰۰ ثانیه، دمای ۷۲ درجه فراهم گردید. محصولات PCR روی ژل آگارز ۱/۲ درصد، جداسازی شدند.

نتایج و بحث

در آزمون ژنتیکی ارقام والدینی (سنگ طارم، باسماتی 370 و دلا) با نشانگر OPAG-08، قطعه ۸۰۰ جفت بازی تکثیر شد که با آن چه نعمت‌زاده و همکاران (۱۳۸۱)، توسلی و همکاران (۱۳۸۱) و خدارحم‌پور (۱۳۸۲) و نعمت‌زاده و همکاران (۲۰۰۴) گزارش کرده‌اند، مطابقت دارد. این نشانگر در ارقام معطر به طور اختصاصی یک قطعه ۸۰۰ جفت بازی ایجاد می‌کند. با استفاده از نشانگر RFLP، معلوم شده که نشانگر OPAG-08، روی کروموزوم شماره ۸ برنج و با فاصله‌های ۱/۷ و ۲/۱ سانتی‌مورگان به ترتیب از نشانگرهای RG978 و RZ617 واقع است و

۱۵ نشانگر SSR تعداد ۴۷ آلل ردیابی شد که در هر لوکوس به طور متوسط ۳/۱۳ آلل قرار می گرفت. نشانگرهای SSR قرار گرفته در میان RG1 و RG28، درجه بالایی از چندشکلی را بین ارقام باسماتی و غیرباسماتی نشان داده اند، به عبارت دیگر آلل های مختلفی با SSR های قرار گرفته در بین دو نشانگر RFLP مذکور، در ارقام مختلف برنج های معطر ردیابی شده اند. در مقایسه با باسماتی 370، رقم IR36، در هر پنج لوکوس SSR و آزوسنا در چهار لوکوس آلل های متفاوتی داشتند. بنابراین در کنار این که معمولاً حداقل یک آلل مشترک در ارقام مختلف برنج معطر وجود دارد، آلل های دیگری نیز وجود دارند که در ارقام مختلف از هم متفاوت هستند و بر اساس این که چه تغییری در محصول ژن عطر ایجاد می کنند بر میزان تولید عطر تأثیر مثبت و منفی دارند. بدین ترتیب می توان به تفسیر نتایج نعمت زاده و همکاران (۱۳۸۱) و خدا رحم پور (۱۳۸۲) در بررسی میزان ترکیب ۲- استیل - ۱- پیرو لین که ماده اصلی در ایجاد عطر در برنج می باشد پرداخت. بر اساس گزارش نعمت زاده و همکاران (۱۳۸۱) میزان این ماده در افراد حاصل از تلاقی میان ارقام دلا و باسماتی 370 که از طریق گاز کروماتوگرافی و بر پایه تجزیه تک دانه در نسل دوم اندازه گیری شد، در دامنه ای از شدت و ضعف بوده است. خدا رحم پور (۱۳۸۲) نیز در تجزیه کلاسیک به روش پیشنهادی سود و صدیق (Sood and Siddiq, 1978) در نتایج

تفرق از هم تفکیک می شوند، در تقریباً ۲۵ درصد افراد F₂، آن آلل مشترک به ارث نمی رسد و به همین دلیل، نشانگر نمی تواند به تکثیر آن پردازد و در نتیجه قطعه ای تولید نمی شود. در معرفی سه نشانگر ریزماهورک (SCU-Rice-SSR-1, RM223, RM42) به عنوان نشانگرهای مفید برای شناسایی تمامی منابع عطر در گستره وسیعی از ارقام معطر و غیر معطر (Carland *et al.*, 2000)، دلا رقمی بوده که از لاین های غیر معطر، به جز در برخی موارد خاص، تمایز کمی نشان داده است، به عبارت دیگر تمایز نشانگرهای عطر در رقم معطر دلا از آلل های لاین های غیر معطر، وابسته به نوع آلل هایی است که برای نشانگر در گیاه مورد نظر حضور دارد. از آنجائی که در رقم دلا دگرگشتی نیز دیده می شود، هتروژن بودن آن دور از ذهن نیست، بنابراین با توجه به مشاهده هتروژنی، بهتر است در نمونه ها و مجموعه های مختلف غربال هایی برای تعیین جامع ویژگی های آللی صورت پذیرد. جین و همکاران (Jin *et al.*, 2003) نیز در بررسی آللی لوکوس عطر در ۱۲ ژنوتیپ برنج معطر شامل پنج رقم سنتی برنج باسماتی، پنج رقم تلاقی یافته باسماتی و ارقام آزوسنا و IR50، توسط ۱۵ نشانگر ریزماهورکی، به آلل های مختلفی دست یافتند. مکان قرار گرفتن ژن اصلی عطر در برنج بین دو نشانگر RG1 و RG28 است (Lorieux *et al.*, 1996). در بررسی جین و همکاران (۲۰۰۳) در مجموع، با

معطر تولید می‌شود وجود ندارند. BAD پذیرنده دامنه وسیعی از سوبستراها مانند اسیدهای آمینه و برخی ترکیبات خاص است (Livingstone *et al.*, 2003). بسیاری از این ترکیبات از نظر ساختمانی مشابه ۲-استیل-۱-پیرولین هستند که نشان می‌دهد احتمالاً این ترکیب یا پیش ماده‌های آن، سوبسترای BAD هستند. اگرچه مسیر بیوشیمیایی منتهی به تولید عطر در برنج مشخص نیست، اما نشان داده شده که L-پیرولین در برنج پیش ماده عطر است (Yoshihashi *et al.*, 2002). ژن عطر احتمالاً کدکننده پروتئینی است که مسئول تشکیل یا حذف ۲-استیل-۱-پیرولین است. عطر صفتی مغلوب است، بنابراین یک نقصان در کارکرد باید باعث انباشت ۲-استیل-۱-پیرولین شود. این امکان نیز وجود دارد که عطر نتیجه یک اختلال در روند واکنش‌ها در یک مسیر بیوشیمیایی باشد، مثلاً عدم فعالیت یک آنزیم که باید پیش ماده ۲-استیل-۱-پیرولین را مصرف نماید، می‌تواند بالا رفتن سطح این ماده معطره در ارقام معطر برنج را توضیح دهد.

به طور خلاصه می‌توان گفت از آن جا که افراد نسل دوم (در حال تفرق) حاصل از تلاقی بین ارقام معطر باسماتی 370، دلا و سنگ طارم، در آزمون ژنتیکی با نشانگر رپید OPAG-08، که در گیاهان معطر قطعه‌ای ۸۰۰ جفت بازی تولید می‌کنند به صورت تولید و عدم تولید قطعه مذکور تفرق نشان داده‌اند، می‌توان چنین نتیجه گرفت که احتمالاً به دلیل

نسل دوم حاصل از تلاقی ارقام معطر دلا و باسماتی 370، به تعریف دامنه‌ای از عطر (عدم وجود عطر، عطر ضعیف، عطر متوسط و عطر قوی) پرداخته است. می‌توان گفت با توجه به نوع آلل‌های موجود در ارقام از یک سو و چگونگی ارتباط آن‌ها در تأثیرگذاری و تأثیرپذیری از هم از سویی دیگر، افراد مختلف در بروز و تظاهر این عوامل تنظیم‌کننده عطر به طور متفاوت عمل می‌کنند، بنابراین هر یک از افراد بسته به نوع آلل‌ها و میزان نفوذ آن‌ها و نیز اثر آن‌ها بر یکدیگر و بروز و تظاهر نهایی آن‌ها، میزان مشخصی از عطر را ظاهر می‌سازند.

در توالی نوکلئوتیدی مناطق اطراف ژن عطر در ارقام معطر و غیرمعطر برنج اختلافاتی دیده شده است، بدین صورت که یک سری تغییرات تک نوکلئوتیدی و حذف در مناطق مورد نظر در ارقام معطر رخ داده و به دلیل ورود یک کدون پایان، یک همولوگ بتائین آلدهید دهیدروژناز (Betaine Aldehyde Dehydrogenase: BAD) که کوتاه‌تر از پروتئین طبیعی است، در این ارقام تولید می‌شود که به احتمال زیاد کارکرد خود را از دست داده است (Bradbury *et al.*, 2005) در آلدهید دهیدروژنازها، یک توالی پپتیدی و یک سیستئین مازاد، بخش‌های بسیار حفاظت شده‌ای هستند (Li *et al.*, 2003). در پروتئین‌های تولید شده در ارقام غیرمعطر برنج نیز این بخش‌ها وجود دارند اما این عناصر در پروتئین کوتاه‌تری که توسط ژن عطر در ارقام

شکل ۱- نتایج آزمون رقم دلا و برخی نتاج حاصل از تلاقی سنگ طارم در دلا با نشانگر ریپید OPAG-08
ستون سمت راست: نشانگر وزنی، ستون سمت چپ: دلا، بقیه ستون‌ها: گیاهان نسل دوم

Fig. 1. RAPD analysis of F₂ individuals in a cross between Sang-tarom and Della using the OPAG-08 marker

Right column: marker ladder; Left column: Della; Other columns: F₂ individuals

شکل ۲- نتایج آزمون رقم دلا و برخی نتاج حاصل از تلاقی سنگ طارم در باسماتی 370
با نشانگر ریپید OPAG-08

ستون سمت چپ: نشانگر وزنی، بقیه ستون‌ها: گیاهان نسل دوم

Fig. 2. RAPD analysis of F₂ individuals in a cross between Sang-tarom and Basmati 370 using the DPAG-80 marker

Left column: marker ladder; Other columns: F₂ individuals

شکل ۳- نتایج آزمون رقم باسماتی 370 و برخی نتاج حاصل از تلاقی دلا در باسماتی 370
با نشانگر ریپید OPAG-08

دو ستون کناری: نشانگر وزنی، دومین ستون از سمت چپ: باسماتی 370، بقیه ستون‌ها: افراد نسل دوم

Fig. 3. RAPD analysis of F₂ individuals in a cross between Della and Basmati 370 using the OPAG-08 marker

Two side columns: marker ladder; Second column from left: Basmati 370; Other columns: F₂ individuals

آل‌های مختلف بر میزان عطر از طریق اندازه‌گیری کمی مقدار ۲- استیل - ۱- پیرولین با استفاده از روش‌های ردیابی و اندازه‌گیری شیمیایی چون GC-MS و HPLC، مطالعه تغییرات تک نوکلئوتیدی ایجاد شده در لوکوس مورد نظر در گیاهان مورد بررسی با استفاده از مطالعه چندشکلی آرایش فضایی دی‌ان‌ای تک‌رشته‌ای (SSCP) و تبدیل این نشانگر به نشانگر تخصصی، تلاش‌هایی هستند که در ادامه مسیر، مفید به نظر می‌رسند.

چند آللی بودن لوکوس تنظیم‌کننده عطر در این ارقام، در برخی افراد نسل دوم حاصل از تلاقی‌ها چون آلل مربوط به این نشانگر وجود ندارد، قطعه مورد نظر تولید نمی‌شود. به هر رو، بررسی نتایج به دست آمده با استفاده از جمعیت‌های بزرگ‌تر در حال تفرق حاصل از تلاقی‌های ارقام معطر، آزمون این گیاهان با نشانگرهای هم بارز پیوسته با لوکوس عطر برای تعیین نوع و تعداد آلل‌ها و نیز با نشانگرهای RFLP پیوسته با لوکوس عطر، بررسی تأثیر

References

منابع مورد استفاده

- توسلی، ا. ۱۳۸۱. بررسی کارایی نشانگر مولکولی ریپید (OPAG-08) در نسل‌های در حال تفرق برنج، پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه مازندران. ۴۴ صفحه.
- خدارحم‌پور، ز. ۱۳۸۲. مطالعه تست آللی ژن (های) عطر و طعم در برنج با استفاده از نشانگر ریپید، پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه مازندران. ۶۷ صفحه.
- نعمت‌زاده، ق.، علی‌اکبر، ع.، توسلی، ا.، فرحزاد، ف.، و احمدی‌خواه، ا. ۱۳۸۱. تست آللی برای تعیین رفتار اصلاحی عطر و طعم برنج از طریق گاز کروماتوگرافی و صفات مورفولوژیکی. چکیده مقالات هفتمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. کرج، صفحه ۴۵۳-۴۵۲.

- Ahn, S. N., Bollinch, C. N., and Tanksley, S. D. 1992. RFLP tagging of a gene for aroma in rice. *Theoretical and Applied Genetics* 84: 825-828.
- Berner, D. K., and Hoff, B. J. 1986. Inheritance of scent in American Long Grain Rice. *Crop Science* 26: 876-878.
- Bradbury, L. M. T. Fitzgerald, T. L., Henry, R. J., Jin, Q., and Waters, D. L. E. 2005. The gene for fragrance in rice. *Plant Biotechnology Journal* 2005: 263-370.
- Buttery, R. G., Juliano, B. O., and Ling, L. C. 1985. Identification of rice aroma compound 2- acetylc- 1- pyrroline in pandan leaves. *Chem. Ind. (London)*. P. 478.

- Buttery, R. G., Ling, L. C., and Juliano, B. O. 1982.** 2- acetylc- 1- pyrroline: An important aroma component of cooked rice. Chem. Ind. (London), p. 958.
- Buttery, R. G., Ling, L. C., Juliano, B. O., and Turnbergh, J. C. 1983.** Cooked rice aroma and 2- acetylc- 1- pyrroline. Journal of Agricultural Food Chemistry 31: 823.
- Buttery, R. G., Ling, L. C., and Mon, T. R. 1986.** Quantitative analysis of 2- acetylc- 1- pyrroline in rice. Journal of Agricultural Food Chemistry 36: 112-114.
- Buttery, R. G., Turnbergh, J. G., and Ling, L. C. 1988.** Contribution of volatiles to rice aroma. Journal of Agricultural Food Chemistry 36: 1006-1009.
- Cordiero, G. M., Christopher, M. J., Henry, R. J., and Reinke, R. F. 2002.** Identification of microsatellite markers for fragrance in rice by analysis of the rice genome sequence. Molecular Breeding 9: 245-250.
- Dellaporta, S. L., Woods, J., and Hicks, J. 1983.** A plant DNA Minipreparation. Plant Molecular Biology Reporter 4: 19-21.
- Dhulappanavar, C. V. 1976.** Inheritance of scent in rice. Euphytica 25: 659-662.
- Dong, Y., Tsusuki, E., and Terao, H. 2001.** Trisomic genetic analysis of aroma in three Japanese native rice varieties. Euphytica 117 (3): 191-196.
- Garland, S., Lewin, L., Blakeney, A., Reinke, R., and Henry, R. 2000.** PCR-based molecular markers for the fragrance gene in rice (*Oryza sativa* L.) Theoretical and Applied Genetics 101: 364-371.
- Ghose, R. L. M., and Botany, W. T. 1952.** Studies on the inheritance of some characters in rice (*Oryza sativa* L.) Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 12: 26-30.
- Jin, Q. S., Vanavichit, A., and Trangoonrung, S. 1996.** Identification and potential use of a RAPD marker for aroma in rice. Journal of Genetics and Breeding 50: 367-370.
- Jin, Q., Waters, D., Cordeiro, G. M., Henry, R. J., and Reinke, R. F. 2003.** A single nucleotide polymorphism (SNP) marker linked to the fragrance gene in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Science 165: 359-364.
- Jodon, N. E. 1944.** The inheritance of flower fragrance and other characters in rice. Journal of American Society of Agronomy 36: 844-848.

- Jodon, N. E., and Sonnior, E.A. 1973.** Registration of Della Rice. *Crop Science* 13: 774.
- Kadam, B. S., and Patankar, V. K. 1938.** Inheritance of aroma in rice. *Chro. Bot.* 4: 496-497.
- Li, Q. L., Gao, X. R., Wang, X. Z., and Jiaan, L. J. 2003.** Molecular cloning and characterization of betaine aldehyde dehydrogenase gene from *Suaeda liaotungensis* and its use in improved tolerance to salinity in transgenic tobacco. *Biotechnology Letter* 25: 1431-1436.
- Lin, C. F., Hsieh, T. C. Y., and Hoff, B. J. 1990.** Identification and quantification of the "Popcorn"- like aroma in Louisiana aromatic Della rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Food Science* 55: 1466-1467.
- Livingstone, J. R., Maruo, T., Yoshida, I., Hirooka, K., Yamamoto, Y., Tsutui, N., and Hirasawa, E. 2003.** Purification and properties of betaine aldehyde dehydrogenase from *Avena sativa*. *Journal of Plant Research* 116: 133-140.
- Lorieux, M., Petrov, M., Huang, N., Guiderdoni, E., and Ghesquiere, A. 1996.** Aroma in rice: genetic analysis of quantitative trait. *Theoretical and Applied Genetics* 93: 1145-1151.
- Nagaraju M., Chaudhary, D., and Balakrishna, Rao, M.J. 1975.** A simple technique to identify scent in rice and inheritance pattern of scent. *Rice Breeding and Genetics Science Monograph* 44: 599.
- Nematzadeh, Gh, A., Huang, N., and Khush, G. S. 2004.** Mapping the gene for aroma in rice (*Oryza sativa* L.) by bulk segregant analysis via RAPD markers. *Journal of Agricultural Science and Technology* 6: 129-137.
- Paule, C. M., and Powers, J. J. 1989.** Sensory and chemical examination of aromatic and nonaromatic rices. *Journal of Food Science* 54: 343.
- Pinson, S. R. M. 1994.** Inheritance of aroma in six rice cultivars. *Crop Science* 34: 1151-1157.
- Reddy, V. D., and Reddy, G. M. 1987.** Genetic and Biochemical basis of scent in rice (*Oryza sativa* L.) *Theoretical and Applied Genetics* 73: 699-700.

- Sood, B. C., and Siddiq, E. A. 1978.** A rapid technique for scent determination in rice. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 38: 268-271.
- Tripathy, R. S., and Rao, M. J. B. K. 1979.** Inheritance and linkage relationship of scent in rice. Euphytica 28: 319-323.
- Yoshihashi, T., Huong, N. T. T., and Inatomi, H. 2002.** Precursors of 2- acetyl- 1- pyrroline, a potent flavour compound of an aromatic rice. Journal of Agricultural Food Chemistry 50: 2001-2004.

آدرس نگارندگان:

محمد رهنمایان - دانشکده کشاورزی دانشگاه شاهد، تهران.
قربانعلی نعمت‌زاده و سیدکمال کاظمی تبار - گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشکده کشاورزی دانشگاه مازندران، صندوق پستی ۵۷۸، ساری.