"نشریه علوم زراعی ایران"
جلد بیست و ششم، شماره ۴، زمستان ۱۴۰۳

مقاله پژوهشی

DOR: 20.1001.1.23223243.2021.19.1.29.0

گزینش ژنومی برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت (*Zea mays* L.) در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر

Genomic selection for grain yield in maize (*Zea mays* L.) genotypes under non-stress and phosphorous deficiency stress conditions

مینا غلامی اصل[۱]، رضا درویش‌زاده[۲]، امیر فیاض مقدم[۳] و هادی علی‌پور[۴]

چکیده

غلامی اصل، م.، ر. درویش‌زاده، ا. فیاض مقدم و ه. علی‌پور. ۱۴۰۳. گزینش ژنومی برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت (*Zea mays* L.) در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر. **نشریه علوم زراعی ایران. ۲۶ (۳): ۳۸۹ -۳۶۹.**

در این تحقیق ۹۳ ژنوتیپ ذرت با هدف ارزیابی عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در قالب طرح کاملا تصادفی با سه تکرار در شرایط گلدانی و در فضای باز در بهار سال ۱۴۰۱ در دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه ارزیابی شدند. پروفیل مولکولی لاین‌های ذرت با نشانگرهای SNP تهیه شد. ارزش‌های اصلاحی ژنومی با روش‌های آماری GBLUP، rrBLUP، روش‌های بیزین شامل رگرسیون ریج بیزی (Bayesian ridge regression)، بیز A (Bayes A)، بیز B (Bayes B) و بیز C (Bayes C) برای صفت عملکرد دانه در هر یک از شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر برآورد شدند. برای انتخاب بهترین مدل از معیار همبستگی استفاده شد. نتایج نشان داد که بین ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با رگرسیون ریج (rrBLUP) و ژنومیک بلاپ (GBLUP) و عملکرد دانه در هر دو شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر همبستگی بالایی وجود داشت. بر این اساس، این دو روش بهترین روش برای برآورد ارزش اصلاحی ژنومی (Estimated genomic breeding value; EGBV) در هر دو شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر شناخته شدند. بر اساس بهترین روش‌ها، ژنوتیپ Ma064 در شرایط بدون تنش و ژنوتیپ Ma022 در شرایط تنش کمبود فسفر، بالاترین ارزش اصلاحی ژنومی را داشتند. بر اساس نتایج تجزیه به عامل‌ها، در شرایط بدون تنش، شاخص‌های آماری برآوردکننده ارزش‌های اصلاحی ژنومی در چهار مؤلفه اصلی و در شرایط تنش کمبود فسفر در سه مؤلفه اصلی گروه‌بندی شدند. بر اساس نتایج تجزیه خوشه‌ای ارزش‌های اصلاحی، ژنوتیپ‌های ذرت به سه گروه تقسیم شدند. گروه اول در هر دو شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر ارزش اصلاحی و عملکرد بالایی داشتند. در تحلیل ارتباط در گستره ژنوم برای عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر به ترتیب چهار و پنج نشانگر SNP با روش MLM شناسایی شدند. هستی‌شناسی ژن برای توالی‌های ژنی مرتبط باSNPهای شناسایی شده انجام شد و ارتباط ژن‌ها در پایگاه داده KEGG بررسی شد. مسیرهای Proteasome، Steroid biosynthesis، Ribosome، Porphyrin metabolism و ABC transporters مرتبط با SNPهای معنی‌دار شناسایی شدند که به‌طور بالقوه در کنترل عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط تنش کمبود فسفر نقش دارند. نتایج نشان داد که ژن‌های قرار گرفته در این مسیرها روی کروموزوم‌های ۱، ۲، ۶ و ۸ ذرت قرار دارند.

واژه‌های کلیدی: ارزش اصلاحی ژنومی، چندشکلی تک نوکلئوتیدی، ذرت، کمبود فسفر و هستی‌شناسی ژن

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۱/۱۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۲/۱۹ این مقاله مستخرج از پایان‌نامه کارشناسی ارشد نگارنده اول می‌باشد

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران
۲- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران (مکاتبه کننده، r.darvishzadeh@urmia.ac.ir ✉)
۳- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران
۴- دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

Genomic selection for grain yield in maize (*Zea mays* L.) genotypes under non-stress and phosphorous deficiency stress conditions

Gholamiasl, M.[1], Darvishzadeh, R.[2], Fayaz Moghaddam, A.[3] and Alipour, H.[3]

ABSTRACT

Gholamiasl, M., Darvishzadeh, R., Fayaz Moghaddam, A. and Alipour, H. 2025. Genomic selection for grain yield im maize (*Zea mays* L.) genotypes under non-stress and phosphorous deficiency stress conditions. **Iranian Journal of Crop Sciences. 26(1): 369-389. (In Persian).**

Introduction: Maize is the third most important grain crop in the world for food and feed and high grain and biomass production is of importance to ensure food supply and security. Phosphorus deficiency stress in the soil reduces the root access to phosphorus, resulting in disrupttion of photosynthesis and reduction in plant performance. Due to the lack of availablity of adequate phosphorus for plants, the production and development of crop cultivars tolerant to phosphorus deficiency is very important objective in crop breeding programs. Since phenotypic selections are time-consuming with low efficiency, genotypic selections have been proposed as an alternative approach. In genomic selection, with the help of genome wide markers, the breeding value is estimated and selections are facilitated (Robertsen *et al.,* 2019).

Materials and Methods: In this experiment, 93 maize genotypes were evaluated for grain yield using completely randomized design with three replications under non-stress and phosphorus deficiency treatments in potted conditions in an open area in Urmua University, Iran during the spring of 2022. The molecular profile of maize lines was prepared with SNP markers. The genomic breeding value for the yield was estimated with different statistical methods such as Genomic Best Linear Unbiased Prediction (GBLUP), Ridge Regression Best Linear Unbiased Prediction (rrBLUP), Bayesian Rigde regression, bayes A, bayes B, and bayes C. Correlation criteria was used to select the best model. According to the results, a high correlation was observed between the estimated breeding values obtained from rrBLUP and GBLUP and seed yield under both non-stress and phosphorus deficit stress conditions. Therefore, these methods were the best for predicting genomic breeding value (Estimated Genomic Breeding Values; EGBVs) in both conditions.

Results: Analysis of variance showed significant differences among maize genotypes for grain yield under both non-stress and low phosphorus stress conditions, indicating genetic variation in the studied maize genotypes for grain yield. Genetic variation in maize genotypes plays vital role in enhancing phosphorus use efficiency and grain yield under phosphorus deficit conditions. In predicting genomic breeding values for grain yield by using various statistical models under both non-stress and phosphorus deficiency stress conditions, high correlation coefficient was observed between the estimated breeding values by using Ridge Regression Best Linear Unbiased Prediction (rrBLUP) and Genomic Best Linear Unbiased Prediction (GBLUP) with grain yield in both conditions. Therefore, these methods are the best approaches for predicting genomic breeding values (EGBV) in both conditions. Based on the best methods, Ma064 had the highest genomic breeding value under non-stress conditions, while Ma022 had the highest genomic breeding value under phosphorus deficit conditions. Based on the results of factor analysis on genomic breeding values estimated by using statistical models, under non-stress conditions, the models were grouped into four main components, and under phosphorus deficiency stress conditions, they were grouped into three main components. Cluster analysis divided maize genotypes into three groups. The first group showed high breeding values and grain yield under both non-stress and phosphorus deficiency stress conditions. In the genome-wide association analysis for grain yield under non-stress and phosphorus deficiency stress conditions, four and five SNP markers were identified using the MLM method, respectively. Gene ontology analysis was performed for the gene associated with the identified SNPs, and the relationships of the genes were examined in the KEGG database. The pathways of Proteasome, Steroid biosynthesis, Ribosome, Porphyrin metabolism, and ABC transporters were identified to be associated with significant SNPs that potentially play a role in controlling grain yield under stress conditions. The genes located in these pathways were found on chromosomes 1, 2, 6, and 8.

Conclusion: In phosphorus deficiency stress conditions, the plant's roots have less access to phosphorus, consequently, photosynthesis and transpiration processes are affected, and ultimately leading to a significant decrease in plant performance. This issue was confirmed by comparing maize genotypes performance under non-stress and phosphorus deficiency conditions. Based on the coefficient of variation (CV), high variation was observed among the maize genotypes, and the genotypes under stress conditions exhibited different responses and showed high variability. Based on the results of genomic selection study, the Ridge Regression Best Linear Unbiased Prediction (rrBLUP) and Genomic Best Linear Unbiased Prediction (GBLUP) were the best methods for predicting genomic breeding values under both non-stress and phosphorus deficiency stress conditions. To identify the genes involved in controlling grain yield, the sequences of significant SNP were aligned againest the maize genome. Based on the gene ontology studies for potential genes, Proteasome, Steroid biosynthesis, Ribosome, Porphyrin metabolism, and ABC transporters pathways were identified to controlling the trait. The results of this experiment can be useful in selecting parental lines as well as effective genes for manipulation in maize breeding programs.

Key words: Gene ontology, Genomic breeding value, Maize, Phosphorus deficiency and Single nucleotide polymorphism

Received: January, 2025 **Accepted**: **May, 2025**

1. MSc. Graduate, Urmia University, Urmia, Iran
2. Professor, Urmia University, Urmia, Iran (Corresponding author, ✉ r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)
3. Associate Prof., Urmia University, Urmia, Iran
4. Associate Prof., Urmia University, Urmia, Iran

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

مقدمه

ذرت (*Zea mays* L.) پس از گندم و برنج از مهم‌ترین محصولات غذایی دنیا بوده و در بین غلات بیشترین تنوع مصرف را دارا می‌باشد. در سال ۲۰۲۳ سطح زیر کشت ذرت دانه‌ای در جهان ۲۰۸۲۳۴۱۴۰ هکتار و در ایران ۵۴۲۲۵ هکتار بوده است (FAO, 2023).

فسفر از عناصراصلی مورد نیاز برای رشد و نموگیاهان است. فسفر از اجزای ساختمانی مولکول‌های حیاتی مانند نوکلئیک اسیدها، فسفولیپیدها و ATP بوده و در کنترل واکنش‌های آنزیمی و تنظیم مسیرهای متابولیکی نقش اساسی دارد. فسفر پس از نیتروژن یک عامل کلیدی برای افزایش عملکرد است و در بین غلات ذرت به آن نیاز بیشتری دارد (Kettering and Czymmek, 2020). حد بحرانی فسفر خاک ۱۵ میلی‌گرم بر کیلوگرم خاک بوده و محتوای فسفر ۷۱/۸ درصد از خاک‌های کشور کمتر از حد بحرانی است (Shahbazi and Besharati, 2013). در گیاهان فسفرکارا در مواجهه با تنش کمبود فسفر، برخی از تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی صورت می‌گیرد تا بتوانند فسفر کافی جذب نمایند (Vance *et al.*, 2003).

پایه و اساس به‌نژادی متداول، گزینش فنوتیپی است. به‌نژادگران با تکیه بر مهارت و تجربه و بر اساس فنوتیپ بهترین افراد را از نسل در حال تفرق گزینش می‌کنند. در دهه ۱۹۷۰ هندرسون بهترین پیش‌بینی نااریب خطی (Best Linear Unbiased Prediction; BLUP) را پیشنهاد کرد که به پُرکاربردترین روش ارزیابی ژنتیکی تبدیل شد. از دهه ۱۹۹۰ با پیشرفت در روش‌های مولکولی، تنوع ژنتیکی گسترده‌ای در ژنوم گیاهان آشکار شد. تعداد زیادی نشانگر مولکولی وجود دارند که به به‌نژادگران این امکان را می‌دهند تا از نشانگرها برای به‌نژادی گیاهان استفاده نمایند. تجزیه ارتباط بر اساس پویش کل ژنوم ابزار قدرتمندی برای شناسایی نشانگرهای مرتبط با صفات زراعی است. ذرت با گستردگی کشت، تنوع ژنتیکی بالا و افت سریع عدم تعادل پیوستگی (Linkage disequilibrium dacay)، گیاه مناسبی برای تحلیل ارتباط در گستره ژنوم (Genome wide association studies; GWAS) است و ژن‌های متعددی با استفاده از GWAS در ذرت با موفقیت شناسایی شده‌اند (Xie *et al.*, 2019). گزینش به کمک نشانگر (Marker assisted selection; MAS) به یک روش رایج در به‌نژادی مولکولی تبدیل شده است، اما این روش برای صفاتی که توسط تعداد کمی ژن بزرگ‌اثر کنترل می‌شوند، مناسب است، اما اکثر صفات اقتصادی ماهیت پیچیده‌ای داشته و توسط تعداد زیادی ژن با اثرات کوچک کنترل می‌شوند. تنها راه برای غلبه بر این محدودیت و استفاده از نشانگرهای مولکولی برای گزینش این گونه صفات، پیش‌بینی ارزش اصلاحی افراد جمعیت بر اساس پتانسیل کل ژنوم و راه‌اندازی گزینش ژنومی (Genomic selection) است که با توسعه نشانگرهای مبتنی بر توالی‌یابی از قبیل SNP، بیش از پیش رایج شده است (Meuwissen *et al.*, 2001). گزینش ژنومی با تسریع چرخه‌های به‌نژادی، باعث افزایش نرخ سود ژنتیکی سالانه در واحد زمان و هزینه می‌شود. گزینش ژنومی روش مناسبی برای پیش‌بینی ارزش ژنتیکی ژنوتیپ‌های آزمایش نشده براساس داده‌های نشانگر در سطح ژنوم محسوب می‌شود (Robertsen *et al.*, 2019). گزینش ژنومی با فراهم آوردن اطلاعات کافی و مورد نیاز از کل ژنوم، به به‌نژادگران کمک می‌کند تا قبل از ارزیابی‌های فنوتیپی، گزینش دقیقی انجام دهند. وجود هزاران نشانگر مولکولی که در سراسر ژنوم گسترده هستند، استفاده از گزینش ژنومی برای پیش‌بینی ارزش‌های ژنتیکی در گیاهان را امکان‌پذیر می‌سازد (Jannink *et al.*, 2010). از جمله مطالعاتی که در ذرت در زمینه گزینش ژنومی انجام شده، می‌توان به گزینش

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

برای عملکرد دانه و مقاومت به بیماری پوسیدگی فوزاریومی اشاره کرد (Holland *et al.*, 2020).

در این تحقیق گزینش ژنومی (برآورد ارزش اصلاحی ژنومی) برای عملکرد دانه در ذرت با استفاده از نشانگرهای SNP در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر انجام شده است. نتایج این تحقیق می‌تواند در گزینش والدین تلاقی برای به‌نژادی تحمل به تنش کمبود فسفر مورد استفاده قرار گیرد.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق ۹۳ ژنوتیپ ذرت با هدف ارزیابی عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در شرایط گلدانی و در فضای باز در بهار سال ۱۴۰۱ در محوطه تحقیقاتی گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه ارزیابی شدند. بذر ژنوتیپ‌های ذرت از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، دانشگاه رازی کرمانشاه و مرکز تحقیقات کشاورزی خراسان رضوی تهیه شدند. ژنوتیپ‌های ذرت تهیه شده از دانشگاه رازی کرمانشاه عمدتا از خودگشنی هیبریدهای تجاری اروپایی و یوگسلاوی سابق تولید شده بودند (جدول ۱). ژنوتیپ‌های ذرت به‌صورت لاین خالص بودند که از شجره آن‌ها اطلاعاتی در دسترس نیست. این ژنوتیپ‌ها در بانک ژن گیاهی دانشگاه ارومیه هر ساله تکثیر و نگهداری می‌شوند. اطلاعات آب و هوایی محل اجرای آزمایش در جدول ۳ ارائه شده است. مقدار بارندگی در سال اجرای آزمایش ۳۹۳/۱ میلی‌متر بود.

خاک‌های مناطق مختلف نمونه‌برداری و در آزمایشگاه علوم خاک دانشگاه ارومیه تجزیه شدند و خاک منطقه خان ارخی دانشگاه ارومیه با مختصات طول جغرافیایی ۴۵/۵ دقیقه‌شرقی و عرض جغرافیایی ۳۷/۳ دقیقه شمالی با ارتفاع ۱۳۲۰ متر از سطح دریا که دارای کمبود فسفر بومی بود (۷/۲۴۰ میلی‌گرم بر کیلوگرم خاک) (Shahbazi and Besharti, 2014) برای آزمایش انتخاب شد (جدول ۲). تعداد ۶۰۰ گلدان ۱۵ کیلوگرمی تهیه و به دو دسته ۳۰۰ تایی تقسیم شدند. در هر دو دسته، گلدان‌ها با خاک محل جمع‌آوری و ماسه، به نسبت دو به یک پر شدند. کودهای نیتروژن (از منبع اوره) به مقدار ۰/۶، سولفات پتاسیم (سولو پتاس) به مقدار ۰/۹، سکوسترین آهن به مقدار ۰/۱، سولفات منگنز به مقدار ۰/۰۱۵، سولفات روی به مقدار ۰/۰۶۶، سولفات مس به مقدار ۰/۰۲و اسیدبوریک به مقدار ۰/۰۱۴ گرم بر کیلوگرم به خاک افزوده شدند (Malakouti and Gheibi, 2000). کود نیتروژن در سه مرحله در طول دوره‌رشد گیاه استفاده شد. در دسته اول (۳۰۰ گلدان اول) علاوه بر کودهای یاد شده کود فسفر از منبع سوپرفسفات تریپل به مقدار ۰/۴ گرم بر کیلوگرم نیز به خاک اضافه شد و در دسته دوم (۳۰۰ گلدان دوم) کود فسفر مصرف نشد. مقدار کود فسفر با در نظر گرفتن سطح بحرانی فسفر (۱۰ تا ۲۰ میلی‌گرم فسفر در کیلوگرم خاک) به خاک داده شد. فاصله ردیف‌های گلدان‌ها ۵۰ سانتی‌متر و فاصله گلدان‌ها در روی ردیف ۳۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در هر گلدان چهار عدد بذر ذرت کاشته شد. در ابتدای آزمایش، آبیاری گلدان‌ها با استفاده از آب‌پاش هر سه روز یک بار و بعد از سبز شدن گیاهچه‌ها آبیاری به‌صورت روزانه با سامانه آبیاری قطره‌ای انجام شد. در مرحله چهار برگی، گیاهچه‌های اضافی حذف دو بوته در هر گلدان باقی گذاشته شدند. مبارزه با علف‌های هرز به‌صورت دستی انجام شد.

در طول آزمایش روی گرده‌افشانی ژنوتیپ‌های ذرت هیچ‌گونه کنترلی انجام نشد و تلاقی در جمعیت مورد مطالعه به‌صورت آزاد گرده‌افشان بود. در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک، بلال‌های دو بوته هر

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

جدول ۱- مشخصات ژنوتیپ‌های ذرت مورد استفاده در آزمایش

Table 1. Characteristics of maize genotypes used in the experiment

کد Code	ژنوتیپ‌های ذرت Maize genotypes	محل دریافت بذر Reference		کد Code	ژنوتیپ‌های ذرت Maize genotypes	محل دریافت بذر Reference	
Ma001	P3L2	Kermanshah	کرمانشاه	Ma051	9/K19/1	Mashhad	مشهد
Ma002	P11L2	Kermanshah	کرمانشاه	Ma052	3/K19/1 & (K19/1*/1392)	Mashhad	مشهد
Ma003	P15L16Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma053	25*/89	Mashhad	مشهد
Ma004	P9L3Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma054	2/ K19/1 & (K19/1)	Mashhad	مشهد
Ma005	P13L2	Kermanshah	کرمانشاه	Ma055	K3640/S /55-N	Mashhad	مشهد
Ma006	P19L7Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma057	20*/1389	Mashhad	مشهد
Ma007	P6L1	Kermanshah	کرمانشاه	Ma060	S2/ QPM/ SUKMA اندونزی	Mashhad	مشهد
Ma008	P19 L3Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma062	6*/88	Mashhad	مشهد
Ma009	P14L1Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma064	4/ K19/1	Mashhad	مشهد
Ma010	P11L7	Kermanshah	کرمانشاه	Ma065	66*/1388	Mashhad	مشهد
Ma011	P14L2	Kermanshah	کرمانشاه	Ma066	48*/1390	Mashhad	مشهد
Ma012	P10L5	Kermanshah	کرمانشاه	Ma072	K166 B/89 & (14* K166 B/1390)	Mashhad	مشهد
Ma013	P1L4 دی‌آل کرج	Kermanshah	کرمانشاه	Ma073	K18-B/1392 ایزوله	Mashhad	مشهد
Ma014	P11L6	Kermanshah	کرمانشاه	Ma074	7/K19/1	Mashhad	مشهد
Ma015	P13L3	Kermanshah	کرمانشاه	Ma075	23*/89	Mashhad	مشهد
Ma016	P16L4Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma076	70*/1388	Mashhad	مشهد
Ma017	P3 L4Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma077	10/K19/1	Mashhad	مشهد
Ma018	P1 L5Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma079	138*/89	Mashhad	مشهد
Ma019	P19L5Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma080	K19 */1392 ایزوله	Mashhad	مشهد
Ma020	P15L14	Kermanshah	کرمانشاه	Ma083	1*/89 چوب قرمز	Mashhad	مشهد
Ma021	P16L6Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma085	1390/Popcorn- 53 or 54	Mashhad	مشهد
Ma022	P15L4	Kermanshah	کرمانشاه	Ma089	172*/89	Mashhad	مشهد
Ma023	P11 L9	Kermanshah	کرمانشاه	Ma091	8/K19/1	Mashhad	مشهد
Ma024	P9L6	Kermanshah	کرمانشاه	Ma096	67*/88	Mashhad	مشهد
Ma025	P13L1	Kermanshah	کرمانشاه	Ma098	1387/193/ chase*/S2	Mashhad	مشهد
Ma026	P10L7	Kermanshah	کرمانشاه	Ma100	36-N/88-K3653/2	Mashhad	مشهد
Ma027	P16L12Kahriz	Kermanshah	کرمانشاه	Ma104	Line1		-
Ma028	P10L9	Kermanshah	کرمانشاه	Ma105	Line2		-
Ma030	MO17	Karaj	کرج	Ma106	Line3		-
Ma031	OH43/1- 42	Karaj	کرج	Ma107	Line4		-
Ma032	K1264/ 5-1	Karaj	کرج	Ma108	Line5		-
Ma033	R59 مادری	Karaj	کرج	Ma109	Line6		-
Ma034	K615/1	Karaj	کرج	Ma110	Line7		-
Ma035	B73	Karaj	کرج	Ma111	Line8		-
Ma036	OH43/1-42 پدری	Karaj	کرج	Ma112	Line9		-
Ma037	R59 پدری	Karaj	کرج	Ma113	Line10		-
Ma038	W37A	Karaj	کرج	Ma114	Line11		-
Ma039	R319	Karaj	کرج	Ma115	Line12		-
Ma040	R59	Karaj	کرج	Ma116	Line13		-
Ma042	W153R	Karaj	کرج	Ma117	Line14		-
Ma043	K1533 Popcorn	Karaj	کرج	Ma118	Line15		-
Ma044	R59×R319 مادری دابل کراس ۳۷۰ (سینگل کراس)	Karaj	کرج	Ma119	Line16		-
Ma045	B73(RFC OR CMS)	Karaj	کرج	Ma120	Line17		-
Ma046	1264/1	Karaj	کرج	Ma121	Line18		-
Ma048	ZK472221	Karaj	کرج	Ma122	Line19		-
Ma049	K1263/1/1388	Mashhad	مشهد	Ma123	Line20		-
Ma050	4*/89	Mashhad	مشهد				

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

جدول ۲- ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در آزمایش

Table 2. Physical and chemical properties of the soil used in the experiment

هدایت الکتریکی EC ($dS.m^{-1}$)	pH	آهک Lime	سیلت Silt	شن Sand	رس Clay	کربن آلی Organic carbon	ماده آلی Organic matter
		(%)					
0.78	7.92	31.5	30	30	40	0.74	1.28

پتاسیم K	فسفر P	مس Cu	منگنز Mn	آهن Fe	روی Zn	بافت خاک Soil texture
		($mg.kg^{-1}$)				رسی لومی Clay loam
102	7.24	1.3	10.3	11	0.11	

جدول ۳- اطلاعات هواشناسی محل اجرای آزمایش

Table 3. Meteorological information of the experiment site

Month	ماه	دمای هوا Air temperature (°C)	دمای خاک Soil temperature (°C) حداقل Min.	دمای خاک Soil temperature (°C) حداکثر Max.	بارندگی Rainfall (mm)	ساعات آفتابی Sunny hours	رطوبت نسبی RH (%)
Sep.	شهریور	16.0	5.7	19.5	2.1	9.2	52
Oct.	مهر	12.3	3.4	18.8	28.9	5.8	58.3
Nov.	آبان	2.6	-4.7	7.4	23.7	6.7	66.7
Dec.	آذر	4.5	-4.6	9.4	11.1	5.6	59.5
Jan.	دی	3.1	-5.3	7.4	80.9	5.8	63.4
Feb.	بهمن	9.4	-0.3	13.	29.1	5.8	56.9
Mar.	اسفند	13.6	2.6	20.3	56.7	7.9	49.9
Apr.	فروردین	14.7	5.2	21.3	133	6.2	61.2
May	اردیبهشت	21.5	9.1	30.4	27.2	10.2	50.7
Jun.	خرداد	28.6	13.9	37.9	0	12.0	31.9
Jul.	تیر	27.7	13.5	36.4	0	11.3	39.8
Aug.	مرداد	23.8	10.5	33.8	0.8	11.0	38.2
Mean	متوسط	14.8	4.1	21.4	393.1	8.1	52.4

گلدان (تکرار) برداشت و دانه‌ها از بلال‌ها جدا و توزین شده و عملکرد دانه (گرم در بوته) در هر تکرار از میانگین دو بوته هر گلدان بدست آمد. ژنوتیپ‌سنجی ژنوتیپ‌های ذرت با استفاده از نشانگرهای SNP انجام شد. برای این منظور از تعداد ۹۳ ژنوتیپ ذرت در مرحله چهار برگی استخراج DNA به روش CTAB (Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide) انجام شد. برای اطمینان از مناسب بودن کمیت و کیفیت DNAهای استخراج شده الکتروفورز روی ژل آگارز یک درصد انجام و با عدم مشاهده کشیدگی روی ژل و انجام اسپکتروفتومتری و ارزیابی نسبت میزان جذب نور با طول موج ۲۶۰ نانومتر به ۲۸۰ نانومتر و ۲۶۰ به ۲۳۰ نانومتر روی نمونه DNA و رویت مقادیر (به‌ترتیب ۱/۸-۲/۰ و ۲/۲-۲/۰)، نمونه‌های DNA برای توالی‌یابی به شرکت TraitGenetics آلمان ارسال شدند و کتابخانه ژنومی نمونه‌ها ساخته شده و توالی‌یابی با استفاده از Affymetrix® Maize 600K genotyping array انجام شد. توالی‌یابی DNA ژنوتیپ‌های ذرت، وجود ۶۰۰ هزار نشانگر SNP را نشان داد که تنوع ژنوتیپی آنها با استفاده از نشانگرهای SNP توسط ارژنگ و همکاران (Arzhang *et al.*, 2024) ارزیابی و گزارش شده است. در این تحقیق نشانگرهای SNP با داده گم شده بیشتر از ده درصد و فراوانی آلل مینور کمتر از ده درصد حذف شدند و در نهایت تعداد ۲۳۰۰۰۰ نشانگر SNP

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

باقی‌مانده برای گزینش ژنومی در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر استفاده شد. در رابطه با هر نشانگر SNP فراوانی آلل‌ها (دو آلل؛ تیپ وحشی و حاصل از جهش) محاسبه شد. نشانگرهای SNP نگه داشته شدند که فراوانی آلل حاصل از جهش بیشتر از ۱۰ درصد باشد. در گزینش ژنومی، ژنوتیپ‌های ذرت به‌طور تصادفی به دو قسمت ۷۰ و ۳۰ درصد به‌ترتیب به‌نام "جمعیت مرجع" و "جمعیت آزمون" تقسیم شده و با استفاده از داده‌های فنوتیپی (عملکرد دانه) و نشانگرهای SNP، اثرات نشانگرها در جمعیت مرجع برآورد شد.

برای برآورد ارزش‌های اصلاحی ژنومی در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر از روش‌های آماری GBLUP، rrBLUP، روش‌های بیزین شامل رگرسیون ریج بیزی (Bayesian ridge regression)، بیز A (Bayes A)، بیز B (Bayes B) و بیز C (Bayes C) استفاده شد (Caballero, 2020; Meher *et al.*, 2022; Broushan and Darvishzadeh, 2022). به عنوان نمونه مدل آماری در روش بهترین پیش‌بینی خطی نااریب ژنومی (GBLUP) برای تخمین ارزش اصلاحی ژنومی به‌صورت زیر است (رابطه ۱) (Caballero, 2020):

$$Y = X\beta + Zu + e \quad \text{(رابطه ۱)}$$

Y بردار مشاهدات فنوتیپی صفت مورد مطالعه، β بردار اثرات ثابت (در اینجا میانگین کل (μ))، u بردار اثرات نشانگر، e بردار باقی‌مانده، Z ماتریس تلاقی و X بردار واحد می‌باشند. رابطه برآورد اثرات نشانگر به‌صورت زیر است (رابطه ۲) (Caballero, 2020):

$$\hat{a} = [Z'Z + G^{-1}\lambda/n]^{-1} Z'y \quad \text{(رابطه ۲)}$$

$\hat{a}$ بردار برآورد اثرات نشانگر، Z ماتریس تلاقی (Incidence matrix)، n تعداد نشانگرها، G ماتریس ژنومی مولکولی ($G = MM'/n$) و $\lambda = n(1-h^2)/h^2$ (h^2 وراثت‌پذیری صفت مورد مطالعه) می‌باشند.

معادله برآورد ارزش‌های اصلاحی ژنومی به‌صورت زیر است (رابطه ۳):

$$\hat{b} = M'(G \times n)^{-1}\hat{a} \quad \text{(رابطه ۳)}$$

$\hat{b}$ بردار ارزش های اصلاحی ژنومی، M´ برگردان ماتریسی که تعداد آلل‌ها را برای هر نشانگر و فرد نشان می‌دهد، n تعداد نشانگرها، G ماتریس ژنومی مولکولی و $\hat{a}$ بردار برآورد اثرات نشانگرها می‌باشند.

برآورد ارزش‌های اصلاحی ژنومی با هر یک از روش‌های ذکر شده در نرم‌افزار iPat انجام شد. برای درک بهتر روابط بین شاخص‌های آماری از تجزیه به عامل‌ها روی عملکرد و ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده با روش‌های مختلف آماری استفاده شد. گروه‌بندی ژنوتیپ‌های ذرت بر اساس ارزش‌های اصلاحی برآورد شده در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر، با روش وارد (Ward) انجام شد. تجزیه‌های چند متغیره شامل تجزیه به عامل‌ها و خوشه‌ای در نرم‌افزار R studio انجام شد.

به‌منظور شناسایی ژن‌های دخیل در کنترل عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر، ابتدا شناسایی نشانگرهای دارای ارتباط معنی‌دار با عملکرد دانه با استفاده از مدل خطی مخلوط (MLM) در نرم‌افزار iPat انجام شد. در تحلیل ارتباط در گستره ژنوم GWAS از ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با روش‌های مختلف و همچنین داده‌های فنوتیپی عملکرد استفاده شد. برای شناسایی ژن‌های کاندید، BLAST توالی SNPهای معنی‌دار روی ژنوم ذرت انجام شد. توصیف هستی‌شناسی ژن (Gene ontology) شامل شناسایی عملکردهای مولکولی و شناسایی فرآیندهای بیولوژیکی که ژن‌های احتمالی در آن درگیر هستند، با استفاده از پایگاه داده ژنوم Ensembl Plants (http://Plants.ensembl.org) انجام شد. توالی ژن‌های هومولوگ در ذرت با استفاده از Gene IDهای بدست آمده از BLAST از سایت Ensembl Plants, BioMart استخراج شد. از نرم‌افزار KOBASS برای تعیین مسیرهای توسعه یافته با

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

استفاده از پایگاه داده کیوتو؛ دانشنامه ژن و ژنوم‌ها (KEGG)، استفاده شد.

نتایج و بحث

بر اساس نتایج تجزیه واریانس، بین ژنوتیپ‌های ذرت برای عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر تفاوت معنی‌داری وجود داشت که این موضوع نشان دهنده تنوع ژنتیکی در ژرم‌پلاسم ذرت مورد مطالعه برای عملکرد دانه می‌باشد. برهمکنش ژنوتیپ و محیط نیز معنی‌دار بود که نشان دهنده عکس‌العمل متفاوت ژنوتیپ‌ها از محیطی به محیط دیگر است. تنوع ژنتیکی در ذرت نقش مهمی در بهبود کارایی استفاده از فسفر و عملکرد دانه در شرایط کمبود فسفر ایفا می‌کند. نتایج سایر تحقیقات نشان داده است که بین ژنوتیپ‌های ذرت از نظر ویژگی‌های کارایی مصرف فسفر، از جمله ساختار ریشه، تولید زیست توده و عملکرد دانه، تنوع قابل توجهی وجود دارد (Schuster *et al.*, 2024; Machado *et al.*, 1999). گزارش شده است که در ذرت هر دو نژاد بومی و ارقام اصلاح شده در رابطه با کارایی فسفر مطلوب بودند و حتی برخی از نژادهای بومی در شرایط کمبود فسفر، نسبت به ارقام اصلاح شده برتری داشتند (Machado *et al.*, 1999). تنوع ژنتیکی مشاهده شده در لاین‌های خالص ذرت، پتانسیل توسعه هیبریدها و جمعیت‌های فسفرکارا (P-efficient) را برای شرایط کمبود فسفر، فراهم می‌کند (Schuster *et al.*, 2024). استفاده از این تنوع ژنتیکی از طریق برنامه‌های به‌نژادی می‌تواند به حل چالش‌های کمبود فسفر در مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری کمک کند (Machado *et al.*, 1999).

نتایج حاصل از پیشگویی ارزش‌های اصلاحی ژنومی (Estimated genomic breeding value; EGBV) برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت با مدل‌های آماری در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در جدول‌های ۴ و ۵ ارائه شده است. ضرایب تغییرات نشان دهنده تنوع بین ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده ژنوتیپ‌های ذرت است. بیشتر بودن مقدار عددی ضرایب نشان دهنده اختلاف بین ارزش اصلاحی ژنومی ژنوتیپ‌ها و برتری برخی از ژنوتیپ‌ها از نظر ارزش اصلاحی ژنومی است. بین ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با استفاده از رگرسیون ریج (rrBLUP) و ژنومیک بلاپ (GBLUP) و عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر، همبستگی بالایی مشاهده شد. بر این اساس می‌توان اظهار کرد که این روش‌ها برای

جدول ۴- نتایج ارزش اصلاحی ژنومی برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت با استفاده از مدل‌های آماری در شرایط بدون تنش

Table 4. The results of estimating the genomic breeding value for grain yield of maize genotypes using statistical models under non-stress conditions

Methods	روش‌ها	حداقل Minimum	حداکثر Maximum	میانگین Mean	انحراف معیار SD	ضریب تغییرات CV	همبستگی ارزش اصلاحی ژنومی برآورد شده با عملکرد دانه Correlation
Ridge regression	رگرسیون ریج	57.5	175.4	113.6	33.3	29.3	0.93
GBLUP	جی‌بلاپ	56.6	176.5	113.6	33.4	29.4	0.93
Bayesian ridge regression	رگرسیون‌ریج بیزی	537.8	1365.7	874.1	178.4	20.4	0.06
Bayes A	بیز A	377.2	1363.3	747.7	194.2	25.9	-0.09
Bayes B	بیز B	313.9	1446.5	693.0	183.1	26.4	0.11
Bayes C	بیز C	313.7	1313.3	680.5	196.1	28.8	-0.07
Grain yield	عملکرد دانه	34.7	239.0	113.6	47.1	41.5	1.00

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

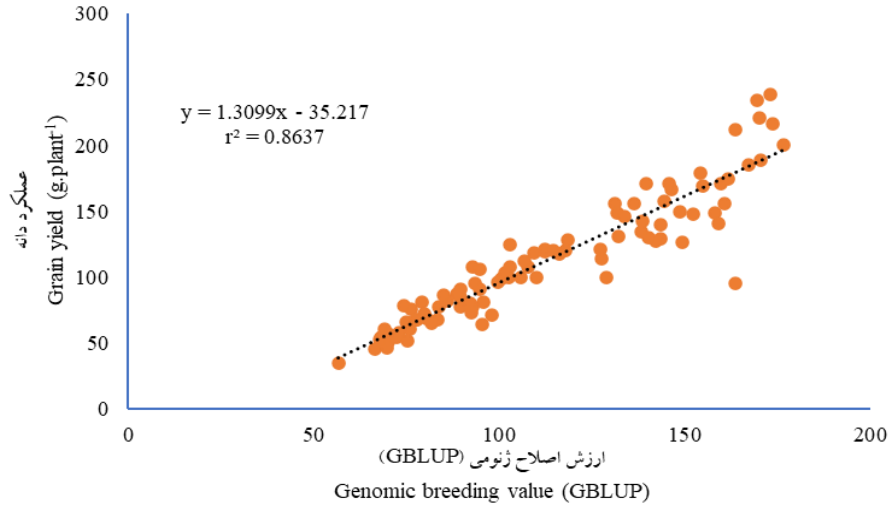
جدول ۵- نتایج ارزش اصلاحی ژنومی برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت با استفاده از مدل‌های آماری در شرایط تنش کمبود فسفر

Table 5. The results of estimating the genomic breeding value for grain yield of maize genotypes using statistical models under phosphorous deficiency stress conditions

Methods	روش‌ها	حداقل Minimum	حداکثر Maximum	میانگین Mean	انحراف معیار SD	ضریب تغییرات CV	همبستگی ارزش اصلاحی ژنومی برآورد شده با عملکرد دانه Corelation
Ridge regression	رگرسیون ریج	38.6	118.3	76.3	23.6	30.9	0.93
GBLUP	جی‌بلاپ	37.8	118.3	76.3	23.7	31.1	0.93
Bayesian ridge regression	رگرسیون‌ریج بیزی	225.1	617.1	381.0	80.8	21.2	0.03
Bayes A	بیز A	213.1	606.4	389.7	81.8	21.0	0.12
Bayes B	بیز B	201.3	535.7	334.0	78.5	23.5	-0.15
Bayes C	بیز C	128.1	669.7	299.4	95.7	31.9	-0.02
Grain yield	عملکرد دانه	23.9	144.9	76.3	32.6	42.7	1.00

پیشگویی ارزش اصلاحی ژنومی در هر دو شرایط مناسب‌تر هستند. بر اساس بهترین روش‌ها، ژنوتیپ Ma064 در شرایط بدون تنش و ژنوتیپ Ma022 در شرایط تنش کمبود فسفر از بالاترین ارزش اصلاحی ژنومی برخوردار بودند. ارتباط بین مقدار عملکرد دانه و ارزش های اصلاحی برآورد شده با روش ژنومیک بلاپ (GBLUP)، در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در شکل‌های ۱ و ۲ ارائه شده است. نتایج نشان داد که رابطه مطلوبی بین عملکرد دانه و ارزش اصلاحی ژنومی برآورد شده (به‌خصوص در شرایط کمبود فسفر) وجود داشت.

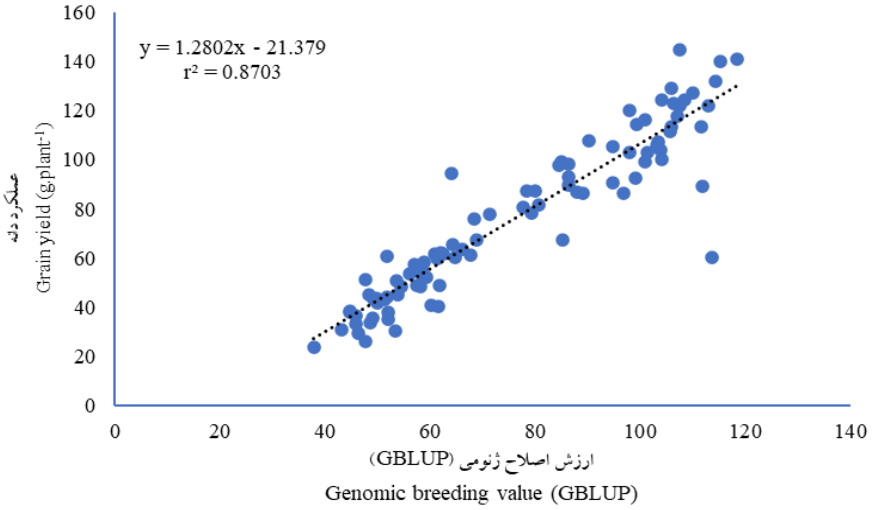
نتایج همبستگی بین ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده برای عملکرد دانه با مدل‌های آماری در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در شکل ۳ ارائه شده است.



شکل ۱- تطابق برازش ارزش‌های اصلاحی ژنومی در مقابل عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش

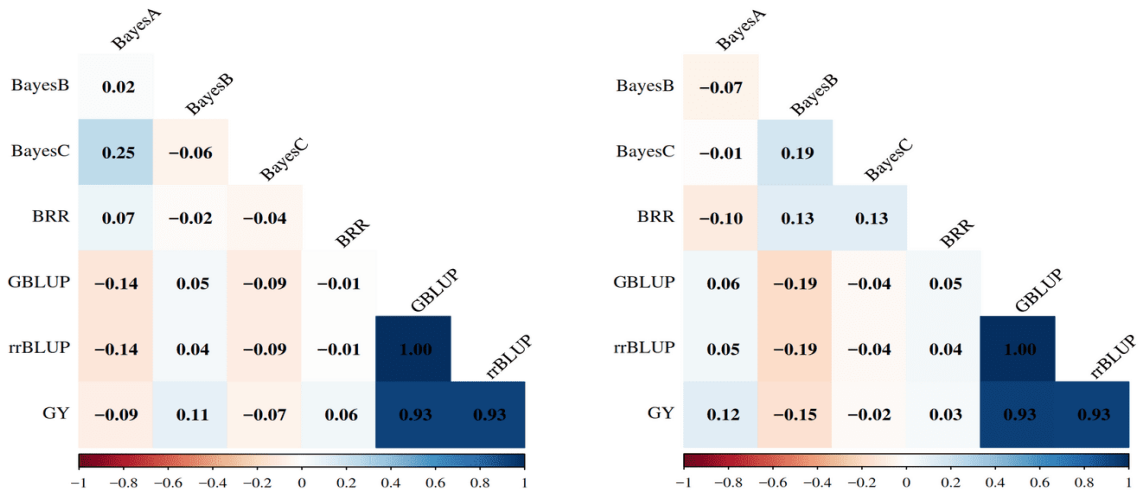
Fig. 1. Correspondence of genomic breeding values against grain yield of maize genotypes under non-stress conditions

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]



شکل ۲- تطابق برازش ارزش‌های اصلاحی ژنومی در مقابل عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط تنش کمبود فسفر

Fig. 2. Correspondence of genomic breeding values against grain yield of maize genotypes under phosphorous deficiency stress conditions



شکل ۳ - نمودار همبستگی بین شاخص‌های آماری برآورد ارزش‌های اصلاحی ژنومی برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش (راست) و تنش کمبود فسفر (چپ)

Fig. 3. Correlation diagram between the statistical indices for estimating genomic breeding values for grain yield of maize genotypes under non stress (right) and phosphorous deficiency stress (left) conditions

گزینش ژنومی یک رویکرد امیدوارکننده برای بهبود تحمل به تنش‌های غیرزیستی در ذرت است (Shikha *et al.*, 2017). گزارش شده است که گزینش ژنومی در ذرت در مقایسه با گزینش مبتنی بر شجره کلاسیک، باعث سود ژنتیکی بالاتر در عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی می‌شود. نتایج یک آزمایش نشان داد که میانگین افزایش سود ژنتیکی در عملکرد دانه با گزینش ژنومی در هشت جمعیت ذرت، ۰/۰۸۶ تن در

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

هکتار در هر چرخه بود و هیبریدهای حاصل از چرخه سوم گزینش ژنومی (C_3) عملکرد دانه بالاتری نسبت به هیبریدهای چرخه اولیه (C_0) داشتند. هیبریدهای حاصل از چرخه سوم ۷/۳ درصد (۰/۱۷۶ تن در هکتار)، عملکرد دانه بالاتری نسبت به هیبریدهایی که از طریق روش اصلاح شجره‌ای کلاسیک تولید شده بودند، داشتند (Beyene *et al.*, 2015). بر اساس نتایج یک آزمایش روی ذرت در شرایط تنش خشکی، از بین مدل‌های گزینش ژنومی استفاده شده، مدل بیز B دقت پیشگویی بالاتری داشت (Shikha *et al.*, 2017). مدل بیز B بالاترین دقت پیش‌بینی را برای شش صفت از هفت صفت زراعی مرتبط با تحمل به خشکی در ذرت را داشت. محققان تعداد ۷۷ نشانگر SNP معنی‌دار شناسایی کردند که با ۱۰ فاکتور رونویسی پاسخ‌دهنده به تنش خشکی که در کارکردهای مختلف فیزیولوژیکی و مولکولی دخیل هستند، مرتبط بودند. تعداد ۱۰ نشانگر SNP بزرگ‌اثر بر اساس مدل گزینش ژنومی بیز B، همان نشانگرهایی بودند که قبلا در مطالعات تحلیل ارتباط در گستره ژنوم (GWAS) به عنوان نشانگرهای آگاهی بخش، شناسایی شده بودند (Shikha *et al.*, 2017). کارایی گزینش ژنومی به عواملی مانند اندازه جمعیت، چگالی نشانگر و وراثت‌پذیری صفات بستگی دارد (Zhang *et al.*, 2015). در حالی‌که SNPهای با چگالی پایین برای ارزیابی صفات ساده با وراثت‌پذیری متوسط تا بالا کافی هستند، آرایه ژنوتیپ‌سنجی و ژنوتیپ‌سنجی از طریق توالی‌یابی (GBS) به‌دلیل توانایی توسعه نشانگر بیشتر، برای صفات پیچیده و شرایط تنش، نتیجه بهتری دارند. در یک آزمایش در ذرت (Zhang *et al.*, 2015) گزارش شد که دقت پیش‌بینی ارزش اصلاحی ژنومی در شرایط تنش خشکی در مقایسه با شرایط آبیاری کامل برای صفات پیچیده‌ای مانند عملکرد دانه نسبت به صفات ساده‌تر مانند تاریخ گل‌دهی و ارتفاع بوته کمتر است. بر این اساس پیشنهاد شد که در نظر گرفتن برهمکنش ژنوتیپ و محیط در مدل‌های پیش‌بینی، باعث افزایش دقت برای صفات پیچیده‌تر می‌شود. بر اساس نتایج یک آزمایش (Ananda Kumar *et al.*, 2022) دقت پیش‌بینی‌های ژنومی برای صفات پیچیده‌ای مانند عملکرد دانه نسبت به صفات ساده‌ای مانند تاریخ گل‌دهی پایین‌تر بود و حتی در شرایط تنش به دلیل وراثت‌پذیری پایین، میزان دقت کمتر هم بود. بالاترین دقت پیش‌بینی برای عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی در مرحله گلدهی ۰/۴۷ بود. در مطالعه (Ananda Kumar *et al.*, 2022) دقت پیش‌بینی برای صفات ثانویه مانند فاصله ظهور گل‌آذین نر (تاسل) تا ابریشم‌دهی (۰/۵۲) و تعداد بلال در بوته (۰/۴۸) در شرایط تنش خشکی در مرحله گلدهی بالا بود. فاصله ظهور گل‌آذین نر تا ابریشم‌دهی و ارتفاع بوته در مقایسه با عملکرد دانه در هر دو شرایط آبیاری کامل و تنش خشکی، دقت پیش‌بینی بالاتری را داشت.

برای درک بهتر روابط بین شاخص‌های آماری از روش تجزیه به عامل‌ها روی عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده با روش‌های آماری استفاده شد. برای هر دو شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر از روش چرخش وریماکس استفاده شد (جدول ۶) و عامل‌های با مقادیر ویژه بزرگتر از یک انتخاب شدند. در شرایط بدون تنش، شاخص‌های آماری در چهار مؤلفه اصلی و در شرایط تنش کمبود فسفر در سه مؤلفه اصلی گروه‌بندی شدند. در شرایط بدون تنش چهار مؤلفه اول ۸۵/۵۹ درصد از تغییرات کل داده های مربوط به ارزش اصلاحی عملکرد را توجیه کردند که از این مقدار ۴۲/۱۲ درصد توسط مؤلفه اول؛ ۱۷/۴۰ درصد توسط مؤلفه دوم و ۱۴/۶۴ درصد توسط مؤلفه سوم توجیه شدند. در مؤلفه اول، روش‌های برآورد ارزش‌های اصلاحی با شاخص‌های آماری GBLUP و rrBLUP و عملکرد دانه، بالاترین ضرایب را داشتند. در مؤلفه دوم، روش‌های برآورد ارزش‌های اصلاحی با BayesA و

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

BayesC بالاترین ضرایب را داشتند. در مؤلفه سوم روش‌های برآورد ارزش اصلاحی با رگرسیون ریج بیز بالاترین ضرایب را داشتند. در شرایط تنش کمبود فسفر، چهار مؤلفه اول ۷۵/۵۰ درصد از تغییرات کل داده‌ها را توجیه کردند که از این مقدار ۴۲/۴۴ درصد توسط مؤلفه اول؛ ۱۸/۵۹ درصد توسط مؤلفه دوم و ۱۴/۴۷ درصد توسط مؤلفه سوم توجیه شدند. در مؤلفه اول، روش‌های برآورد ارزش‌های اصلاحی با شاخص‌های آماری GBLUP و rrBLUP و عملکرد دانه بالاترین ضرایب را داشتند. در مؤلفه دوم BayesB، رگرسیون ریج بیز و BayesC و در مؤلفه سوم روش‌های ارزش اصلاحی برآورد شده با BayesA بالاترین ضرایب را داشتند.

بر اساس نمودارهای بای‌پلات (شکل ۴) در شرایط بدون تنش، بردار عملکرد با بردارهای روش‌های GBLUP و rrBLUP در سمت چپ نمودار بای‌پلات در کنار هم قرار گرفتند که نشان دهنده همبستگی بالای این شاخص‌ها با عملکرد است. با توجه به طول این بردارها نیز می‌توان نتیجه گرفت که این روش‌ها همراه با عملکرد دانه برای تفکیک و تمایز ژنوتیپ‌های ذرت مناسب‌تر هستند (شکل 4A). ژنوتیپ‌های Ma007، Ma025، Ma028، Ma064، Ma027، Ma009، Ma004 و Ma009 در سمت چپ نمودار بای‌پلات و در کنار بردارهای عملکرد و شاخص‌های GBLUP و rrBLUP قرار گرفتند که نشان دهنده برتری این ژنوتیپ‌ها از نظر عملکرد دانه و شاخص‌های مذکور می‌باشند (شکل 4B). در شرایط تنش کمبود فسفر نیز بردار عملکرد با بردارهای روش‌های GBLUP و rrBLUP در سمت چپ نمودار بای‌پلات در کنار هم قرار گرفتند (شکل 4C) و در این شرایط ژنوتیپ‌های Ma022، Ma024، Ma025، Ma005، Ma004، Ma009، Ma026 و Ma010 در سمت چپ نمودار بای‌پلات در کنار بردارهای عملکرد، GBLUP و rrBLUP قرار گرفتند که نشان دهنده برتری این ژنوتیپ‌ها از نظر عملکرد دانه و شاخص‌های مربوطه می‌باشند (شکل 4D).

نقشه‌های حرارتی ژنوتیپ‌های ذرت بر اساس ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورده شده (GEBVs) در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در شکل ۵ ارائه شده است. این GEBVs با استفاده از روش‌های پیش‌بینی ژنومی مانند BayesA، BayesB، GBLUP به‌دست آمده‌اند که نشان دهنده پتانسیل ژنتیکی ژنوتیپ‌های ذرت برای صفاتی مانند عملکرد دانه هستند. براساس نتایج تجزیه خوشه‌ای، ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر در سه گروه دسته‌بندی شدند. گروه اول (قرمز) در هر دو شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر ارزش اصلاحی و عملکرد دانه بالایی داشتند. ژنوتیپ‌های گروه دوم و سوم (سبز و آبی) ارزش اصلاحی و عملکرد دانه پایین داشتند. تفاوت در خوشه‌بندی و الگوهای رنگی نشان می‌دهد که ژنوتیپ‌های ذرت چگونه به تنش کمبود فسفر پاسخ می‌دهند. رنگ‌های نقشه حرارتی نشان دهنده بزرگی GEBVها هستند. رنگ‌های گرم‌تر (نارنجی/قرمز) نشان‌دهنده GEBVهای بالاتر هستند و رنگ‌های خنک‌تر (آبی/سبز) نشان‌دهنده مقادیر پایین‌تر هستند. در شرایط بدون تنش (چپ)، خطوط بر اساس ویژگی‌هایی که کمتر تحت تأثیر محدودیت فسفر قرار داشتند، گروه‌بندی شدند که احتمالاً نشان دهنده پتانسیل ژنتیکی پایه است. در شرایط کمبود فسفر (راست)، گروه‌بندی‌ها احتمالاً تحت تأثیر ویژگی‌ها یا نواحی ژنومی مرتبط با تحمل تنش یا کارایی در استفاده از فسفر قرار دارند. این ژنوتیپ‌ها ممکن است سازوکارهای مقاومتی نسبت به تنش کمبود فسفر داشته باشند (مانند کارایی استفاده از فسفر). تعدادی از ژنوتیپ‌هایی که در شرایط بدون تنش در یک خوشه قرار داشتند، در شرایط تنش از هم جدا شدند. این موضوع نشان می‌دهد که کمبود فسفر بر بیان ویژگی‌های مرتبط با عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد.

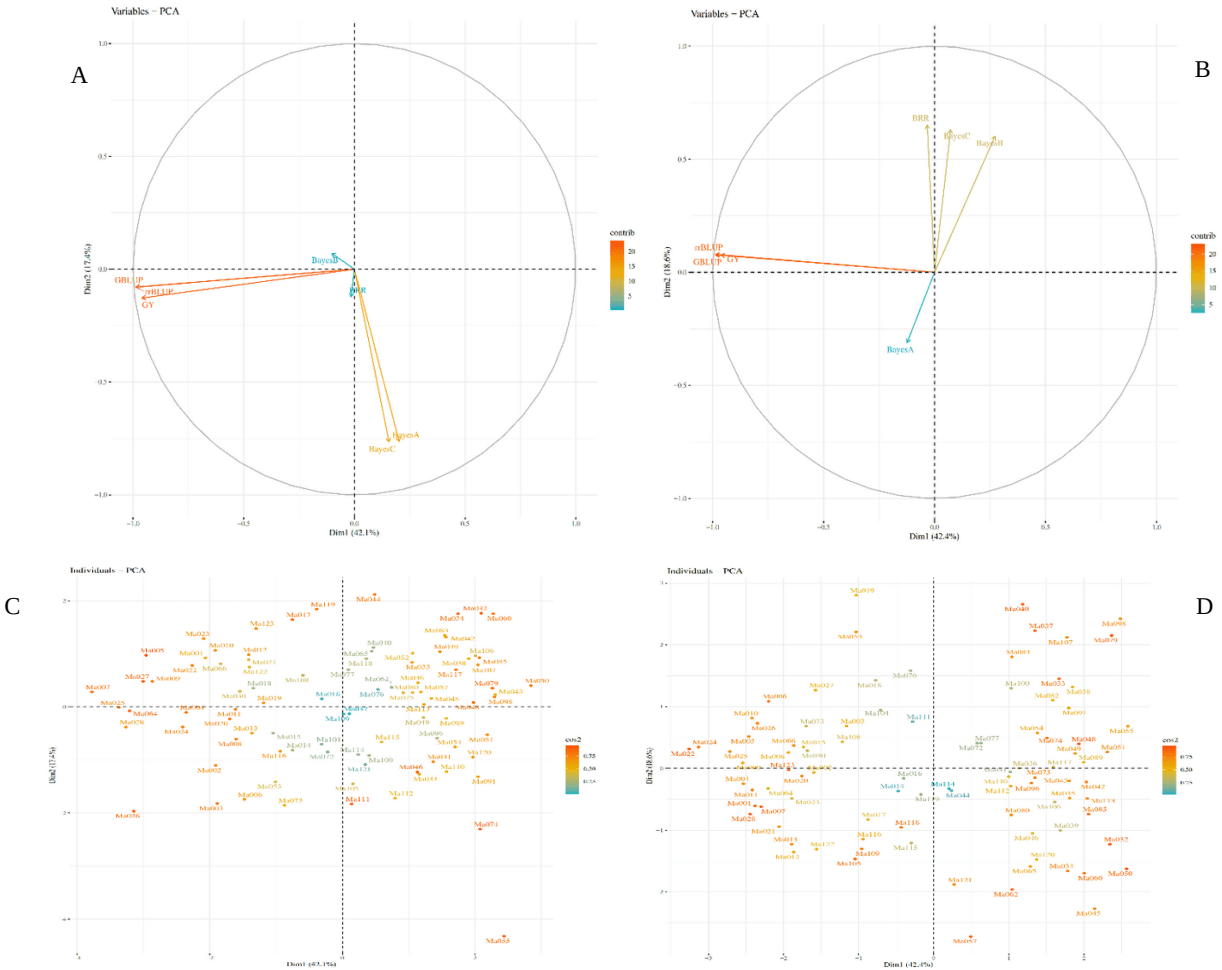
[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

جدول ۶- نتایج تجزیه به عامل‌ها برای ارزش‌های اصلاحی برآورد شده عملکرد دانه با شاخص‌های آماری در ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر

Table 6. Factor analysis for estimated breeding values for grain yield with statistical indices in maize genotypes under non stress and phosphorous deficiency stress conditions

شاخص‌های آماری Statistical indices		بدون تنش Non-stress				واریانس مشترک Commnuality	تنش کمبود فسفر Phosphorous deficiency stress			واریانس مشترک Commnuality
		عامل اول Factor 1	عامل دوم Factor 2	عامل سوم Factor 3	عامل چهارم Factor 4		عامل اول Factor 1	عامل دوم Factor 2	عامل سوم Factor 3	
Grain yield	عملکرد دانه	0.96	0.128	0.037	0.018	0.941	0.963	0.076	0.051	0.935
BayesA		-0.203	0.764	0.152	0.172	0.677	0.124	-0.312	0.835	0.809
BayesB		0.102	-0.070	0.133	0.968	0.971	-0.273	0.602	0.215	0.483
BayesC		-0.157	0.766	-0.290	-0.047	0.697	-0.072	0.632	0.456	0.612
Bayesian ridge regression		0.015	0.123	0.947	-0.182	0.945	0.033	0.652	-0.241	0.484
GBLUP		0.988	0.079	-0.038	-0.042	0.986	0.988	0.077	-0.026	0.982
rrBLUP		0.987	0.080	-0.041	-0.046	0.985	0.986	0.079	-0.028	0.979
Eigen value	بردار ویژه	2.950	1.218	1.025	1.007		2.971	1.301	1.013	
Cumulative percentage of variance	درصد واریانس تجمعی	42.14	59.55	74.20	88.58		42.44	61.03	75.50	

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]



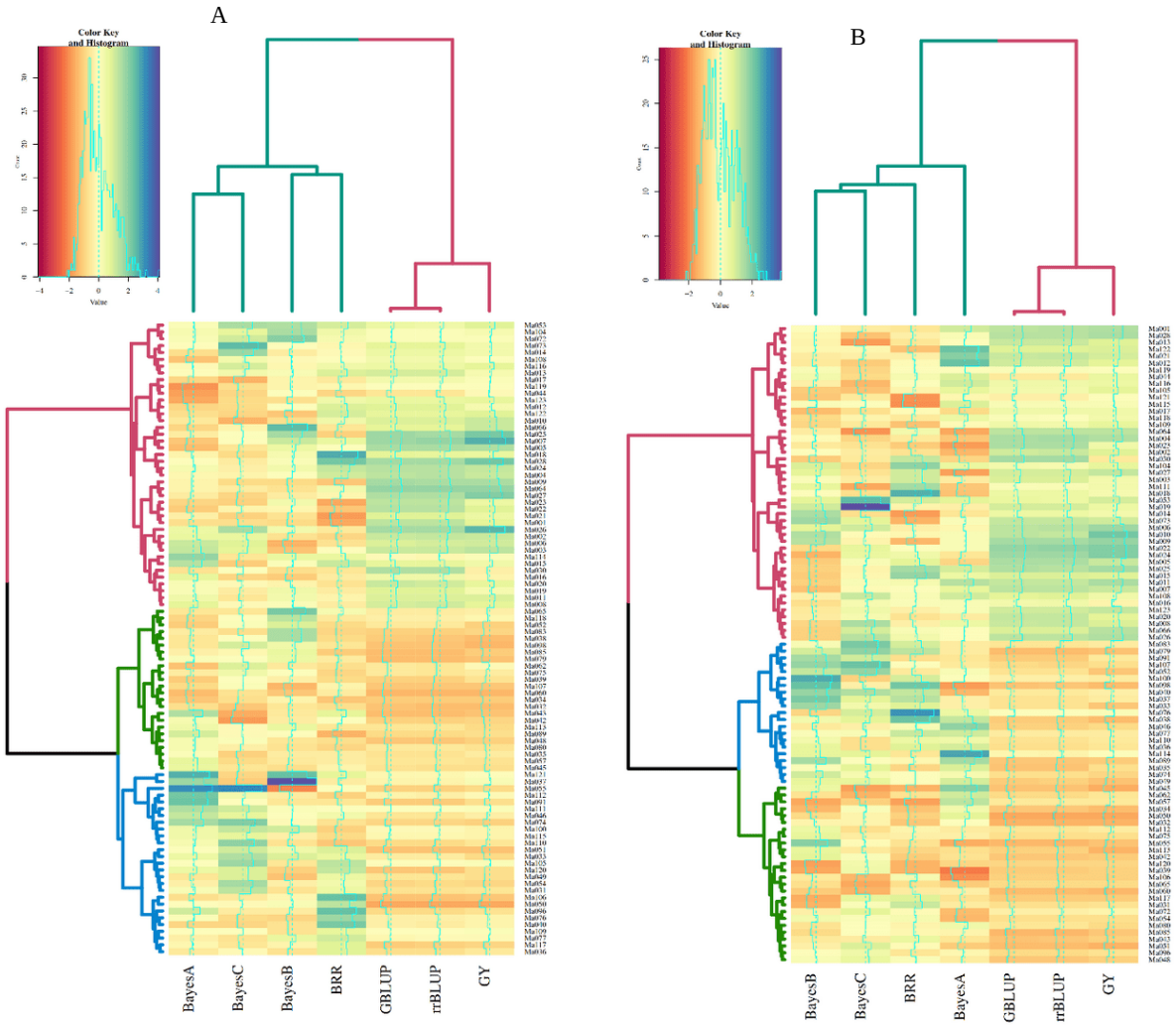
شکل ۴- پلات دو بُعدی صفات گیاهی و ژنوتیپ‌های ذرت براساس مؤلفه‌های اصلی اول و دوم

Fig. 4. Biplot of plant traits and maize genotypes based on the first and second principal components

A and B: non-stress, C and D: phosphorous deficiency stress A و C: بدون تنش، B و D: تنش کمبود فسفر

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

خوشه‌بندی متفاوت لاین‌های ذرت در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر نشان می‌دهد که ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده (GEBVs) برای همان ژنوتیپ‌ها، تحت تأثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرد که نشان دهنده برهمکنش ژنوتیپ و محیط بوده و لازم است این موضوع در زمان گزینش در نظر گرفته شود. تفاوت در مدل‌های پیش‌بینی می‌تواند بر نحوه گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها تأثیر بگذارد. با مقایسه خوشه‌ها در مدل‌های مختلف، به‌نژادگران می‌توانند ژنوتیپ‌هایی را شناسایی کنند که GEBVهای بالای آن‌ها در کلیه روش‌ها پایدار بوده و بنابراین کاندیداهای قابل اعتمادی برای گزینش محسوب می‌شوند.



شکل ۵- گروه‌بندی ژنوتیپ‌های ذرت بر اساس ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با مدل‌های آماری برای عملکرد دانه در شرایط بدون تنش (A) و تنش کمبود فسفر (B)

Fig. 5. Grouping of maize genotypes based on the breeding values estimated with statistical models for the grain yield in non-stress (A) and phosphorous deficiency stress (B) conditions

تحلیل ارتباط در گستره ژنوم (GWAS) با استفاده از ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با روش‌های مختلف و عملکرد دانه به عنوان داده‌های فنوتیپی و نشانگرهای SNP به عنوان داده‌های ژنوتیپی با استفاده از روش

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

MLM در نرم‌افزار iPat انجام شد. مقدار $-\log_{10}(p_value) > 3\ (p < 0.001)$ به عنوان آستانه معنی‌داری برای SNPها در نظر گرفته شد. در تجزیه ارتباطی برای عملکرد با ۲۳۰۰۰۰ نشانگر SNP در شرایط بدون تنش چهار نشانگر و در شرایط تنش کمبود فسفر پنج نشانگر با روش MLM شناسایی شدند (جدول ۷). تحلیل ارتباط در گستره ژنوم (GWAS) ابزار قدرتمندی برای شناسایی مکان‌های ژنتیکی مرتبط با ویژگی‌های پیچیده در ذرت، از جمله تاب‌آوری در برابر تنش محسوب می‌شود (Sahito *et al.*, 2024; Shikha *et al.*, 2021). این روش به‌طور موفقیت‌آمیزی مناطق ژنومی متعددی را که در پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی و زیستی، عملکرد و ویژگی‌های کیفی مرتبط هستند، شناسایی کرده است. ادغام رویکردهای اومیکس باعث افزایش درک ویژگی‌های پیچیده و تحمل به تنش در ذرت شده است (Sahito *et al.*, 2024). گزارش شده است که تحلیل ارتباط در گستره ژنوم، پتانسیل شناسایی واریانت‌های اصلی برای صفات کمی مانند عملکرد در شرایط تنش خشکی را دارد (Farfan *et al.*, 2015). با ترکیب داده‌های چندین جمعیت، قدرت نقشه‌برداری ژن افزایش یافته و ارتباطات واضحی بین نواحی ژنومی شناخته شده و ویژگی‌هایی مانند زمان گلدهی و ارتفاع بوته در شرایط آبیاری کامل و تنش خشکی در ذرت شناسایی شده است (Wallace *et al.*, 2016). این یافته‌ها به بهبود گزینش با کمک نشانگرها و برنامه‌های به‌نژادی مولکولی در ذرت کمک می‌کند (Shikha *et al.*, 2021). در مطالعات تجزیه ارتباطی، تعداد زیادی از ژن‌های کاندیدای مرتبط با ویژگی‌های کارایی استفاده از فسفر شناسایی شده و باعث افزایش اطلاعات درباره پایه ژنتیکی کارایی فسفر در ذرت شده‌اند.

ژن‌های مرتبط با نشانگرهای شناسایی شده با Blast مشخص شده و هستی‌شناسی ژن‌های شناسایی شده، نقش آنها را در فرآیندهای زیستی و مولکولی نشان داد. مسیرهای مرتبط با ژن‌های شناسایی شده که در سازوکارهای تحمل به تنش کمبود فسفر درگیر هستند، با استفاده از نرم‌افزار KOBAS شناسایی شدند که شامل Proteasome، Steroid Biosynthesis، Ribosome، Porphyrin Metabolism و ABC Transporters بودند. در مسیر Proteasome، نشانگر AX-91446915 با ژن *Zm00001eb013840* که روی کروموزوم شماره ۱ قرار گرفته است، همپوشانی دارد. گیاهان معمولاً در پاسخ به تنش از سیستم پروتئازوم Ubiquitin/265 استفاده می‌کنند. بخش مهم این سیستم را E3 یوبی‌کوئیتین لیگاز تشکیل می‌دهد. تنش‌های شوری، خشکی و تیمار با اسید آبسیزیک را می‌توان از طریق سطح رونوشت TaSTP تشخیص داد (Lv *et al.*, 2020). یکی از مهم‌ترین سازوکارهای گیاهی که در کنترل رشد و نمو و پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی دخالت دارد، سیستم پروتئازوم Ubiquitin/265 است. امروزه با توجه به مشکل جهانی کمبود آب و نقش مستقیم آب در میزان عملکرد، مطالعه سازوکار عمل ژن‌های مرتبط با تنش خشکی یک نیاز اساسی محسوب می‌شود (Smalle and Vierstra, 2004). بر اساس نتایج تحقیقات در برنج و آرابیدوپسیس، اندازه بذر، تحت تأثیر مسیر IKU، مسیر پروتئازوم یوبی‌کوئیتین، سیگنال‌دهی G، مسیر سیگنال‌دهی پروتئین کیناز فعال‌شده یا میتوژن، فیتوهورمون‌ها و تنظیم‌کننده رونویسی می‌باشد. بذر شامل زیگوت، سلول‌های مرکزی بارورشده و پوشش‌های مادری بوده و اندازه بذر توسط رشد بافت‌های مادری و زیگوتیک کنترل می‌شود (Li and Li, 2016). در مسیر Steroid biosynthesis نشانگر AX-90607190 با ژن *Zm00001eb285290* که روی کروموزوم شماره ۶ قرار گرفته است، همپوشانی دارد. استروئیدهای گیاهی عمدتا در برنج و آرابیدوپسیس تالیانا مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. استرول‌ها و براسینوستروئیدها در متابولیسم مسیرهای

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

سیگنال‌دهی، طویل‌شدن سلول، تمایز و تقسیم سلولی (Clouse, 2011) و همچنین جوانه‌زنی بذر، زمان گلدهی، عملکرد دانه، زودرسی (پیری) و سازوکارهای تحمل تنش‌های زیستی و غیرزیستی دخالت دارند (Vriet *et al.*, 2012). در مسیر Ribosome نشانگر AX-91376754 با ژن *Zm00001e098510* که روی کروموزوم شماره ۲ قرار گرفته است همپوشانی دارد. کاهش تعداد ریبوزوم‌ها از تنش شدید کمبود فسفر جلوگیری می‌کند، اما در عوض بیوسنتز پروتئین‌ها و رشد گیاه به شدت کاهش پیدا می‌کند (Sulpice *et al.*, 2014). تعادل بین محتوای فسفر گیاه و فراوانی ژنتیکی ریبوزوم‌ها در بافت‌ها و در مراحل مختلف رشدی در گونه‌های گیاهی، باعث کاهش مصرف کود فسفر در خاک‌های کشاورزی می‌شود (Veneklaas *et al.*, 2012). در مسیر Porphyrin metabolism نشانگر AX-90702330 با ژن *Zm00001e038650* که روی کروموزوم شماره ۱ قرار گرفته است، همپوشانی دارد. متابولیت‌های پورفیرین در تحمل گیاهان به تنش نقش مهمی دارند. در آزمایشی که روی گیاه برنج تراریخته انجام شد گزارش شد که در شرایط تنش خشکی بیان بیش از حد PPO (*Myxococcus xanthus protoporphyrinogen oxidase*) باعث حفاظت سلول از خسارت کمبود آب محافظت می‌کند. بنابراین با دستکاری بیوسنتز پورفیرین می‌توان گیاهان متحمل به خشکی را تولید کرد (Phung *et al.*, 2011). در مسیر ABC transporters نشانگر AX-90632470 با ژن *Zm00001e357950* که روی کروموزوم شماره ۸ قرار گرفته است، همپوشانی دارد. خانواده پروتئین‌های کاست اتصال (ABC) در فیزیولوژی گیاهان نقش مهمی دارند. در آزمایش انجام شده روی برنج، گزارش شده است که هر یک از اعضای خانواده ناقل ABC روی افزایش عملکرد و تحمل به تنش خشکی مؤثر هستند (Moon *et al.*, 2014). انتقال دهنده‌های ABC انرژی مورد نیاز خود را مستقیما از ATP تامین کرده و در فرآیندهایی مانند گامتوژنز، رشد بذر، جوانه زنی بذر، تشکیل اندام‌ها و رشد ثانویه گیاه نقش داشته و در انتقال مواد آلی پیچیده در خلاف جهت شیب غلظت، مؤثر می‌باشند (Do *et al.*, 2018).

نتیجه‌گیری

در شرایط تنش کمبود فسفر، ریشه گیاه به فسفر دسترسی کمتری داشته و در نتیجه با کاهش رشد و نهایتا کاهش عملکرد مواجه می‌شود. این موضوع با مقایسه عملکرد ژنوتیپ‌های ذرت در دو وضعیت بدون تنش و تنش کمبود فسفر محرز شد. بین ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با رگرسیون ریج (rrBLUP) و ژنومیک بلاپ (GBLUP) و عملکرد دانه در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر، همبستگی بالایی مشاهده شد، بنابراین این روش‌ها بهترین روش برای تخمین ارزش اصلاحی ژنومی (Estimated genomic breeding value; EGBV) در هر دو وضعیت هستند. بر اساس بهترین روش‌ها، ژنوتیپ Ma064 در شرایط بدون تنش و ژنوتیپ Ma022 در شرایط تنش کمبود فسفر، از بالاترین ارزش اصلاحی ژنومی برخوردار بودند. بر اساس نتایج تجزیه به عامل‌ها، در شرایط بدون تنش، شاخص‌های آماری در چهار مؤلفه اصلی و در شرایط تنش کمبود فسفر در سه مؤلفه اصلی گروه‌بندی شدند. بر اساس نتایج تجزیه خوشه‌ای ارزش‌های اصلاحی، ژنوتیپ‌های ذرت به سه گروه تقسیم شدند. ژنوتیپ‌های گروه اول به‌دلیل عملکرد و ارزش اصلاحی بالاتر، مطلوب بوده و می‌توان از آنها در برنامه‌های به‌نژادی استفاده کرد. برای شناسایی ژن‌های دخیل در کنترل عملکرد، Blast توالی‌های SNPهای معنی‌دار روی ژنوم ژنوتیپ‌های ذرت انجام شده و در ادامه هستی‌شناسی ژن برای توالی‌های ژنی شناسایی شده انجام گرفت. به‌منظور

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

جدول ۷- نشانگرهای SNP شناسایی شده برای عملکرد دانه ژنوتیپ‌های ذرت در شرایط بدون تنش و تنش کمبود فسفر با روش مدل خطی مخلوط

Table 7. SNP markers identified for grain yield of maize genotypes under non stress and phosphorous deficiency stress by Mixed Linear Model (MLM)

فسفر Phosphorous	SNP	شماره کروموزوم No. Chromosome	موقعیت Position	P-value	شناسه ژن Gene-ID	فرایندهای بیولوژیک Biological process	جزء سلولی Cellular component	کارکرد مولکولی Molecular function
بدون تنش Non stress	AX-90563877	1	2.3E+08	0.000479	*Zm00001eb031150*	-	-	Heme Binding, Iron Ion Binding, Monooxygenase Activity, Oxidoreductase Activity, Acting on Paired Donors, with Incorporation or Reduction of Molecular Oxygen
	AX-90591838	3	1.72E+08	0.000163	*Zm00001eb145890*	Phosphorylation, Protein Phosphorylation	Integral Component of Membrane, Membrane, Plasma Membrane	ATP Binding, Kinase Activity, Nucleotide Binding, Protein Binding, Protein Kinase Activity, Transferase Activity
	AX-91450676	6	1.55E+08	0.000626	*Zm00001eb290940*	mRNA Processing	Cytoplasm	mRNA Binding, Protein Binding
	AX-91436013	10	65737195	0.000307	*Zm00001eb413950*	Regulation of DNA-Templated Transcription	Nucleus	Chromatin DNA Binding, Histone Binding, Metal Ion Binding
تنش کمبود فسفر Phosphorus deficiency stress	AX-90650413	1	2691214	0.000128	*Zm00001eb000650*	Protein Ubiquitination, Interstrand Cross-Link Repair	Nucleus	Ubiquitin-Protein Transferase Activity, Protein Binding, Metal Ion Binding
	AX-90644353	2	2.34E+08	0.000577	*Zm00001eb103720*	Ubiquitin-Dependent Protein Catabolic Process, Proteolysis Involved In Protein Catabolic process, Proteasome-Mediated Ubiquitin-Dependent Protein Catabolic Process, Proteasomal Ubiquitin-Independent Protein Catabolic Process, Proteasomal Protein Catabolic Process	Proteasome Core Complex, Alpha-Subunit Complex, Proteasome Core Complex, Proteasome Complex, Nucleus, Cytoplasm	Threonine-Type Endopeptidase Activity, Endopeptidase Activity
	AX-90800603	3	25863014	0.000249	*Zm00001eb125860*	-	Membrane, Integral Component of Membrane	-
	AX-91066125	7	1.68E+08	0.000817	*Zm00001eb328450*	Regulation of Alternative mRNA Splicing, via Spliceosome, mRNA Splicing, via Spliceosome, mRNA Cis Splicing, via Spliceosome	Nucleus, Nuclear Speck, Cytoplasm	RNA Binding, Nucleic Acid Binding
	AX-91105575	8	1.41E+08	0.000243	*Zm00001eb357630*	Metal Ion Transport	-	Metal Ion Binding

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

بررسی ارتباط ژن‌ها و رسم شبکه، از پایگاه داده KEGG استفاده شد و مسیرهای Proteasome، Steroid biosynthesis، Ribosome، Porphyrin metabolism و ABC transporters شناسایی شدند. نتایج نشان داد که ژن‌های واقع در این مسیرها روی کروموزوم‌های شماره ۱، ۲، ۶ و ۸ ذرت قرار دارند. نتایج این تحقیق می‌تواند در گزینش لاین‌های والدی برای برنامه‌های به‌نژادی برای تحمل تنش کمبود فسفر و همچنین ژن‌های مؤثر برای دستکاری (انتقال ژن و ویرایش ژنوم) مفید باشد.

منابع مورد استفاده

References

Ananda Kumar, B.V., Venkatachalam, S.R., Ravikesavan, R., Narasimhulu, R., Kathirvelan, P., Venkatesh Selvarangam, Anand Pandravada, Ashish Srivastava, Balasundara, D.C., Raman Babu, and Sayan Das. 2022. Genomic prediction in doubled haploid maize (*Zea mays*) populations under water stress at flowering and well-watered conditions using high-density single-nucleotide polymorphisms. *Plant Breeding*, 141(4), pp. 566-573. https://doi.org/10.1111/pbr.13027

Arzhang, S., Darvishzadeh, R., Alipour, H., Maleki, H.H., and Dezhsetan, S. 2024. Genetic variability of maize (*Zea mays*) germplasm from Iran: genotyping with a maize 600K SNP array and genome-wide scanning for selection signatures. *Crop and Pasture Science*, 75(3). https://doi.org/10.1071/cp23288

Beyene, Y., Semagn, K., Mugo, S., Tarekegne, A., Babu, R., Meisel, B., Sehabiague, P., and Crossa, J. 2015. Genetic gains in grain yield through genomic selection in eight bi-parental maize populations under drought stress. *Crop Science*, 55(1), pp.154-163. https://doi.org/10.2135/cropsci2014.07.0460

Broushan, H. and Darvishzadeh, R. 2022. Estimation the breeding value of morphophysiological traits in maize (*Zea mays* L.) genotypes by BLUP method. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 24(3): pp.302-318. [In Persian]. doi: 20.1001.1.15625540.1401.24.4.3.0

Caballero, A. 2020. *Quantitative Genetics*. Cambridge University Press.

Clouse, S.D. 2011. Brassinosteroid signal transduction: from receptor kinase activation to transcriptional networks regulating plant development. *The Plant Cell*, 23(4), pp.1219-1230. https://doi.org/10.1105/tpc.111.084475

Do, T.H.T., Martinoia, E., and Lee, Y. 2018. Functions of ABC transporters in plant growth and development. *Current Opinion in Plant Biology*, 41, pp.32-38. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.08.003

FAO. 2020. http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC. [Accessed on 2 December 2019]

Farfan I.D., De La Fuente, G.N., Murray, S.C., Isakeit, T., Huang, P.C., Warburton, M., Williams, P., Windham, G.L., and Kolomiets, M. 2015. Genome wide association study for drought, aflatoxin resistance, and important agronomic traits of maize hybrids in the sub-tropics. *PLoS One*, 10(2), pp.e0117737. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117737

Holland, J.B., Marino, T.P., Manching, H.C., and Wisser, R.J. 2020. Genomic prediction for resistance to fusarium ear rot and fumonisin contamination in maize. *Crop Science*, 60(4), pp.1863-1875.

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

https://doi.org/10.1002/csc2.20163

Jannink, J.L., Lorenz, A.J., and Iwata, H. 2010. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics*, 9(2), pp.166-177. https://doi.org/10.1093/bfgp/elq001

Ketterings, Q., and Czymmek, K. 2020. Removal of Phosphorus by Field Crops; Agronomy Fact Sheet Series; Fact Sheet #28; Nutrient Management Spear Program, Cornell University: Ithaca, NY, USA; Available online: https://nmsp.cals.cornell.edu/publications/factsheets/factsheet28.pdf (accessed on 25 July 2020).

Li, N., and Li, Y. 2016. Signaling pathways of seed size control in plants. *Current Opinion in Plant Biology,* 33, pp.23-32. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.05.008

Lv, Q., Zhang, L., Zan, T., Li, L., and Li, X. 2020. Wheat RING E3 ubiquitin ligase TaDIS1 degrade TaSTP via the 26S proteasome pathway. *Plant Science*, 296, 110494. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110494

Machado, C.T.T., Guerra, J.G.M., Almeida, D.L., and Machado, A.T. 1999. Variabilidade entre genótipos de milho para eficiência no uso de fósforo. *Bragantia*, 58, pp.109-124. https://doi.org/10.1590/S0006-87051999000100012

Malakouti, M.J., and Gheibi, M.N. 2000. Determination of Critical Levels of Nutrients in Soil, Plant and Fruit for the Quality and Yield Improvements of Iran's Strategic Crops. Agricultural Education Publication, Tehran, Iran. [In Persian].

Meher, P.K., Rustgi, S., and Kumar, A. 2022. Performance of Bayesian and BLUP alphabets for genomic prediction: analysis, comparison and results. *Heredity,* 128(6), pp.519-530. https://doi.org/10.1038/s41437-022-00539-9

Meuwissen, T.H., Hayes, B.J., and Goddard, M. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), pp.1819-1829. https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819

Moon, S., and Jung, K.H. 2014. Genome-wide expression analysis of rice ABC transporter family across spatio-temporal samples and in response to abiotic stresses. *Journal of Plant Physiology,* 171(14), pp.1276-1288. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.05.006

Phung, T.H., Jung, H.I., Park, J.H., Kim, J.G., Back, K., and Jung, S. 2011. Porphyrin biosynthesis control under water stress: sustained porphyrin status correlates with drought tolerance in transgenic rice. *Plant Physiology,* 157(4), pp.1746-1764. https://doi.org/10.1104/pp.111.188276

Robertsen, C.D., Hjortshøj, R.L., and Janss, L.L. 2019. Genomic selection in cereal breeding. *Agronomy*, 9(2), 95. https://doi.org/10.3390/agronomy9020095

Sahito, J.H., Zhang, H., Gishkori, Z.G.N., Ma, C., Wang, Z., Ding, D., Zhang, X., and Tang, J. 2024. Advancements and prospects of genome-wide association studies (GWAS) in maize. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(3), 1918. https://doi.org/10.3390/ijms25031918

Schuster, A., Santana, A.S., Uberti, A., Dias, F.D.S., Dos Reis, H.M., Destro, V., and DeLima, R.O. 2024. Genetic diversity, relationships among traits and selection of tropical maize inbred lines for low-P tolerance

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]

based on root and shoot traits at seedling stage. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1429901. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1429901

Shahbazi K., and Besharati H. 2013. Overview of agricultural soils fertility status. *Journal of Land Management*, 1(1), pp.1-15 [In Persian]. doi: 10.22092/lmj.2013.100072

Shikha, M., Kanika, A., Rao, A.R., Mallikarjuna, M.G., Gupta, H.S., and Nepolean, T. 2017. Genomic selection for drought tolerance using genome-wide SNPs in maize. *Frontiers in Plant Science*, 8, 550. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00550

Shikha, K., Shahi, J.P., Vinayan, M.T., Zaidi, P.H., and Singh, A.K. 2021. Genome-wide association mapping in maize: status and prospects. *3 Biotech*, 11, 244. https://doi.org/10.1007/s13205-021-02799-4

Smalle, J., and Vierstra, R.D. 2004. The ubiquitin 26S proteasome proteolytic pathway. *Annual Review of Plant Biology*, 55, pp.555-590. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141801

Sulpice, R., Ishihara, H., Schlereth, A., Cawthray, G.R., Encke, B., Giavalisco, P., ... and Lambers, H. 2014. Low levels of ribosomal RNA partly account for the very high photosynthetic phosphorus-use efficiency of P roteaceae species. *Plant, Cell & Environment*, 37(6), pp.1276-1298. https://doi.org/10.1111/pce.12240

Vance, C.P., Uhde-Stone, C., and Allan, D.L. 2003. Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157(3), pp. 423–447.

Veneklaas, E.J., Lambers, H., Bragg, J., Finnegan, P.M., Lovelock, C.E., Plaxton, W.C., ... and Raven, J.A. 2012. Opportunities for improving phosphorus use efficiency in crop plants. *New Phytologist*, 195(2), pp.306-320. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04190.x

Vriet, C., Russinova, E., and Reuzeau, C. 2012. Boosting crop yields with plant steroids. *The Plant Cell*, 24(3), pp.842-857. https://doi.org/10.1105/tpc.111.094912

Wallace, J.G., Zhang, X., Beyene, Y., Semagn, K., Olsen, M., Prasanna, B.M., and Buckler, E.S. 2016. Genome-wide association for plant height and flowering time across 15 tropical maize populations under managed drought stress and well-watered conditions in Sub-Saharan Africa. *Crop Science*, 56, pp.2365-2378. https://doi.org/10.2135/cropsci2015.10.0632

Xie, Y., Feng, Y., Chen, Q., Zhao, F., Zhou, S., Ding, Y., and Wang, B. 2019. Genome-wide association analysis of salt tolerance QTLs with SNP markers in maize (*Zea mays* L.). *Genes & Genomics*, 41, pp.1135-1145.https://doi.org/10.1007/s13258-019-00842-6

Zhang, X., Pérez-Rodríguez, P., Semagn, K., Beyene, Y., Babu, R., López-Cruz, M.A., San Vicente, F., Olsen, M., Buckler, E., Jannink, J.L., and Prasanna, B.M. 2015. Genomic prediction in biparental tropical maize populations in water-stressed and well-watered environments using low-density and GBS SNPs. *Heredity*, 114(3), pp.291-299. https://doi.org/10.1038/hdy.2014.99

[Downloaded from agrobreedjournal.ir on 2026-11-12]