

Genome-Wide Association Study and Genomic Estimated Breeding Values of Grain Yield in Bread Wheat Cultivars Under Normal and Rainfed Irrigation Conditions

Hanieh Azimzadeh  | Hadi Alipour*  | Reza Darvishzadeh  | Hanieh Amani  |
Sima Fatanatvash 

Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran

*Corresponding author ✉: ha.alipour@urmia.ac.ir

Article Info

Article type:
Research Article

Article history:

Received: January 4, 2026;
Received in revised form: May 20, 2026;
Accepted: May 23, 2026;
Available online: June 30, 2026

Keywords:

Breeding values,
Drought stress,
Grain yield,
SNP markers,
Association mapping

ABSTRACT

Genomic selection represents one of the most significant advances in the early 21st century plant and animal breeding. To estimate breeding values and identify desirable genotypes, 81 commercial bread wheat cultivars were evaluated during the 2018–2019 growing season under well-watered (normal irrigation) and rainfed conditions. The experiment was conducted using a simple lattice design at the research fields of the Dryland Agricultural Research Institute, Maragheh, Iran. After SNP calling and the removal of markers with more than 10% missing data and a minor allele frequency below 10%, a total of 37,990 SNPs were retained for genomic selection analyses in both environmental conditions. Results indicated that Bayesian methods exhibited higher accuracy and performance. Based on cluster and principal component analyses, under normal irrigation, the cultivars Gahar, Arta, Adl, Pishtaz, Chamran 2, Tajan, and Atrak were identified as desirable in terms of breeding values and grain yield. Under rainfed conditions, the cultivars Maroon, Hamoon, Reyhani, Azadi, Atrak, Inia, Golestan, Naz, and Frontana were selected as superior genotypes. A genome-wide association study (GWAS) using the mixed linear model (MLM) identified 503 and 394 marker–trait associations under normal irrigation and rainfed conditions, respectively. Key markers consistently associated with grain yield and related traits across both conditions included rs63088, rs58821, rs16655, rs20678, rs23370, and rs51942. Gene ontology analysis of significant SNPs identified four key pathways associated with drought adaptation and tolerance in wheat: phenylalanine ammonia-lyase (PAL) on chromosome 2B, arginine and proline metabolism on chromosome 5A, lipid peroxidation such as sphingolipids on chromosome 3D, and lipoic acid metabolism on chromosome 5B.



Cite this article: Azimzadeh, H., Alipour, H., Darvishzadeh, R., Amani, H. and Fatanatvash, S. (2026). Genome-wide association study and genomic estimated breeding values of grain yield in bread wheat cultivars under normal and rainfed irrigation conditions. *Plant Genetic Research*, 13(1): 15–42 (In Persian).

DOI: <https://doi.org/10.22034/pgr.2026.2083043.1029>

Introduction

Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the world's most important cereal crops, underpinning global food security. Despite productivity gains achieved during the Green Revolution, escalating population growth and climate pressures require a 70% expansion in production by 2050. Environmental stresses, particularly drought, act as major limiting factors for yield, causing significant reductions in the genetic potential of wheat. Genomic Selection (GS) has emerged as a powerful modern breeding tool that uses genome-wide markers to accurately predict genomic estimated breeding values (GEBVs) without prior identification of quantitative trait loci (QTLs). Compared to conventional methods such as Marker-Assisted Selection (MAS), GS offers higher efficiency in improving complex quantitative traits, including grain yield, drought tolerance, and disease resistance. The present study aims to evaluate the application of Genomic Selection for estimating breeding values in bread wheat genotypes under both irrigated and rainfed conditions and to identify superior genotypes with optimal performance.

Materials and Methods

Eighty-one bread wheat genotypes were grown across normal irrigation and rainfed environments in a simple lattice design during the 2018–2019 growing season at the research fields of the Dryland Agricultural Research Institute, Maragheh, Iran. Multiple phenotypic traits, including growth stages, yield components, and physiological indices, were measured. Genotypic evaluation was performed using SNP marker data obtained from genotyping-by-sequencing (GBS), comprising 37,990 markers. Genomic selection for grain yield was conducted using various statistical models, including Bayesian and nonparametric shrinkage methods, implemented in R and iPat software. The prediction accuracy of genomic estimated breeding values (GEBVs) was assessed using these models. Additionally, statistical analyses, including trait correlations, principal component analysis (PCA), and clustering, were carried out. A genome-wide association study (GWAS) using a mixed linear model (MLM) in TASSEL5 software identified significant SNPs associated with grain yield. Candidate genes flanking significant SNPs were extracted from the Ensembl Plants database, and gene ontology (GO) enrichment analysis was performed using DAVID. These findings elucidate the genetic architecture of wheat grain yield under varying irrigation regimes, offering valuable targets for marker-assisted selection and breeding programs.

Results and Discussion

Significant phenotypic variation ($p < 0.01$) was observed among bread wheat genotypes across both normal irrigation and rainfed conditions for key agronomic traits, including days to emergence, days to maturity, grain filling period, plant height, peduncle length, grain yield, thousand-kernel weight, spike weight, spike length, straw weight, and canopy temperature. However, traits such as days to flowering, spike emergence, and chlorophyll content showed no significant differences under either condition. Correlation analysis among traits under both irrigation regimes revealed significant relationships. For instance, under normal irrigation, a significant positive correlation was observed between grain yield and spike weight. Similarly, under drought conditions, grain yield showed a strong positive correlation with spike weight. Furthermore, in both environments, high correlations were identified among phenological traits, including days to flowering, spike emergence, and maturity. In the genomic selection analysis, cultivars such as Gahar, Arta, Chamran, and Adl were identified as superior genotypes in terms of performance and breeding value under normal irrigation, while Alvand and Golestan were top performers under drought conditions. A comparison of various statistical methods indicated that Bayesian approaches provided higher accuracy in predicting breeding values. Cluster

analysis and principal component analysis effectively grouped the genotypes based on yield and associated traits under both irrigation conditions. Association mapping led to the identification of significant quantitative trait loci (QTLs) for grain yield, primarily located on the A and B genomes. The markers rs63088, rs58821, rs23370, rs51942, rs16655, and rs20678 were identified as common markers associated with grain yield under both normal and drought conditions. Gene ontology analysis highlighted four key pathways involved in wheat adaptation and drought tolerance: phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity on chromosome 2B, arginine and proline metabolism on chromosome 5A, lipid peroxidation such as sphingolipid metabolism on chromosome 3D, and lipoic acid metabolism on chromosome 5B.

Conclusion

Overall, this study demonstrates substantial genetic diversity among bread wheat cultivars for critical agronomic traits across normal and drought stress environments. Furthermore, Bayesian approaches yielded robust breeding value estimations, whereas multivariate analyses and association mapping uncovered essential genomic regions and candidate genes governing drought tolerance, providing valuable resources for climate-resilient breeding programs.

Author Contributions

H. Azimzadeh performed the laboratory experiments. The study was conceptualized and supervised by H. Alipour and R.D. Data analysis and interpretation were carried out by H. Alipour and R. Darvishzadeh. The first draft of the manuscript was written by S. Fatanatvash, and H. Amani, and all authors contributed to the final revision and approved the final version for publication.

Data Availability Statement

Data available on request from the authors.

Acknowledgements

The authors express their gratitude to Urmia University for providing the necessary financial and technical support. We also extend our sincere thanks to the anonymous reviewers for their insightful comments, which greatly helped improve the quality of this manuscript.

Ethical Considerations

The authors declare that the research adheres to strict ethical principles, ensuring data integrity and full compliance with academic honesty standards, with no instances of fabrication, falsification, or plagiarism.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest.

مطالعه ارتباط گسترده ژنومی و ارزش‌های اصلاحی ژنومی عملکرد دانه در ارقام گندم نان تحت شرایط آبیاری نرمال و دیم

هانیه عظیم‌زاده ^{ID} | هادی علیپور* ^{ID} | رضا درویش‌زاده ^{ID} | حانیه امانی ^{ID} | سیما فطانت‌وش ^{ID}

گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

اطلاعات مقاله

چکیده

نوع مقاله:

مقاله پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۰/۱۴

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۵/۰۲/۳۰

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۳/۰۲

تاریخ انتشار: ۱۴۰۵/۰۴/۰۹

واژگان کلیدی:

ارزش‌های اصلاحی،

تنش خشکی،

عملکرد دانه،

نشانه‌های SNP،

نقشه‌یابی ارتباطی

گزینش ژنومی یکی از بزرگ‌ترین پیشرفت‌های حوزه به‌نژادی گیاهان و حیوانات در اوایل قرن بیست و یکم میلادی محسوب می‌شود. به‌منظور ارزیابی فنوتیپی عملکرد دانه و صفات زراعی برای اجرای گزینش ژنومی و مطالعات ارتباط گسترده ژنومی، ۸۱ رقم تجاری گندم نان در سال زراعی ۱۳۹۸-۱۳۹۷ در مزارع تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات دیم کشور در مراغه، واقع در ۳۰ کیلومتری شرق مراغه، در قالب طرح لاتیس ساده و در دو شرایط آبیاری نرمال و دیم کشت شدند. پس از فراخوانی SNPs و حذف نشانگرهایی با بیش از ۱۰ درصد داده گمشده و فراوانی آلل جزئی (MAF) کمتر از ۱۰ درصد، در مجموع ۳۷۹۹۰ نشانگر SNP برای اجرای گزینش ژنومی و نقشه‌یابی ارتباطی گسترده ژنوم در شرایط آبیاری نرمال و دیم مورد استفاده قرار گرفتند. نتایج گزینش ژنومی نشان داد که مدل‌های بیزی بر اساس معیارهای ضریب تبیین (R^2) و میانگین مربعات خطا (MSE)، عملکرد بهتری در برآورد ارزش‌های اصلاحی ژنومی داشتند. با توجه به نتایج تجزیه خوشه‌ای و تجزیه به مؤلفه‌های اصلی، در شرایط آبیاری نرمال ارقام گهر، آرتا، عدل، پشتاز، چمران ۲، تاج و اترک و در شرایط دیم ارقام مارون، هامون، ریحانی، آزادی، اترک، اینیا، گلستان، ناز و فروتنان از نظر ارزش‌های اصلاحی و عملکرد دانه به‌عنوان ارقام مطلوب شناسایی شدند. بر اساس مطالعه ارتباطی گسترده ژنومی (GWAS) ارزش‌های اصلاحی با استفاده از مدل MLM، در شرایط آبیاری نرمال و دیم به‌ترتیب ۵۰۳ و ۳۹۴ ارتباط نشانگر-صفت شناسایی شد. نشانگرهای rs63088، rs58821، rs23370، rs51942، rs16655 و rs20678 نشانگرهای مهم و مشترک در هر دو شرایط برای صفت عملکرد دانه و شاخص‌های مورد بررسی بودند. سپس برای SNPهای معنی‌دار، هستی‌شناسی ژن انجام شد که چهار حوزه مهم شامل فنیل‌آلانین آمونیاک لیاز (PAL) روی کروموزوم 2B، متابولیسم آرژنین و پرولین روی کروموزوم 5A، پراکسیداسیون لیپیدی مانند اسفنگولیپیدها روی کروموزوم 3D و اسید لیپوئیک روی کروموزوم 5B در سازگاری و تحمل به تنش خشکی در گندم شناسایی شد. ارقام برتر و نشانگرهای ژنومی شناسایی شده در این پژوهش می‌توانند به‌عنوان منابع مناسب در برنامه‌های اصلاحی گندم برای گزینش ژنوتیپ‌های دارای عملکرد و سازگاری بیشتر در شرایط آبیاری نرمال و دیم مورد استفاده قرار گیرند.

مقدمه

گندم نان (*Triticum aestivum* L.) یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی جهان و عضوی از خانواده Poaceae است که به دلیل سازگاری گسترده با شرایط اقلیمی مختلف، در طیف وسیعی از مناطق جغرافیایی کشت می‌شود (Johansson *et al.*, 2024; Yarnia *et al.*, 2011). این محصول یکی از اصلی‌ترین منابع انرژی و پروتئین مورد نیاز جمعیت جهان است و سهم قابل توجهی در امنیت غذایی دارد (FAO, 2022). با توجه به رشد سریع جمعیت و تشدید تغییرات اقلیمی، تأمین نیاز روزافزون به گندم یکی از چالش‌های اساسی پیش‌روی به‌زادگران و کشاورزان است. به‌طوری‌که برای تأمین نیاز غذایی جهان تا سال ۲۰۵۰، افزایش حدود ۷۰ درصدی تولید گندم و رشد سالانه حدود ۴/۲ درصدی عملکرد مورد نیاز است (Ray *et al.*, 2013; Marcussen *et al.*, 2014).

تنش‌های غیرزیستی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید محصولات زراعی در سراسر جهان هستند و موجب کاهش عملکرد واقعی نسبت به ظرفیت ژنتیکی ارقام می‌شوند. در میان این تنش‌ها، کمبود آب یکی از اصلی‌ترین عوامل محدودکننده تولید گندم، به‌ویژه در مناطق خشک و نیمه‌خشک، محسوب می‌شود که پایداری تولید گندم را با چالش مواجه کرده است (Rezaei *et al.*, 2023; Zhao *et al.*, 2023). پاسخ گیاه به کمبود آب تحت کنترل شبکه‌ای از ژن‌ها و نواحی ژنومی متعدد با اثرات کوچک است؛ از این‌رو، شناسایی تنوع ژنتیکی مرتبط با تحمل خشکی و عملکرد دانه از اهداف مهم برنامه‌های اصلاحی گندم به شمار می‌رود (Nyaupane *et al.*, 2024).

گزینش ژنومی (Genomic Selection: GS) که نخستین‌بار توسط مویسن و همکاران (Meuwissen *et al.*, 2001) معرفی شد، یک رویکرد نوین اصلاحی است که با استفاده همزمان از تعداد زیادی نشانگرهای ژنومی، ارزش‌اصلاحی افراد را بدون نیاز به شناسایی جایگاه‌های ژنومی کنترل‌کننده صفات کمی (Quantitative trait loci; QTL) با اثر بزرگ پیش‌بینی می‌کند. اساس GS بر این فرض استوار است که نشانگرهای ژنومی با تراکم کافی در سطح مناسبی از عدم تعادل پیوستگی (Linkage disequilibrium; LD) با جایگاه‌های ژنومی مؤثر بر صفت قرار داشته باشند. در نتیجه، با استفاده از داده‌های فنوتیپی و ژنوتیپی جمعیت آموزش و برازش مدل‌های آماری، می‌توان اثر

نشانگرها را برآورد و ارزش‌اصلاحی ژنومی (Genomic estimated breeding value: GEV) افراد جدید را پیش‌بینی کرد (Haghi Asl *et al.*, 2025; Alemu *et al.*, 2024). کاربرد گزینش ژنومی برای صفات کمی پیچیده‌ای مانند عملکرد دانه که تحت کنترل تعداد زیادی جایگاه ژنومی با اثرات کوچک قرار دارند، اهمیت زیادی یافته است. این روش با پیش‌بینی ارزش‌اصلاحی ژنومی افراد می‌تواند فاصله نسل‌های اصلاحی را کاهش داده و سرعت پیشرفت ژنتیکی را افزایش دهد (Tessema *et al.*, 2020; Ficht *et al.*, 2023). این حال، دقت پیش‌بینی GS تحت تأثیر عواملی مانند ساختار جمعیت آموزش، ارتباط ژنتیکی جمعیت‌های آموزش و آزمون، تراکم نشانگرها، معماری ژنتیکی صفت و مدل آماری مورد استفاده قرار می‌گیرد (Plavšin *et al.*, 2021).

در سال‌های اخیر، مطالعات متعددی با هدف بهبود کارایی گزینش ژنومی و شناسایی نشانگرهای ژنومی مرتبط با صفات پیچیده در گندم انجام شده است. برای مثال، تائده و همکاران (Tadesse *et al.*, 2023) با هدف ارزیابی قابلیت پیش‌بینی ژنومی عملکرد دانه و صفات مرتبط با غلظت عناصر غذایی در شرایط خشکی، ۲۵۲ ژنوتیپ گندم نان را با استفاده از ۱۰۱۷۳ نشانگر چندشکلی تک‌نوکلئوتیدی (Single nucleotide polymorphism: SNP) مورد بررسی قرار دادند. نتایج نشان داد که مدل پیش‌بینی چندصفتی مانند GBLUP می‌تواند در مقایسه با مدل‌های تک‌صفتی قابلیت پیش‌بینی را بهبود دهند و استفاده همزمان از مطالعات تجزیه ارتباطی (Genome-wide association study: GWAS) و GS می‌تواند به شناسایی نشانگرهای مرتبط و افزایش کارایی برنامه‌های اصلاحی کمک کند. همچنین، زمانی و همکاران (Zamani *et al.*, 2023) با هدف شناسایی نشانگرهای مرتبط با صفات زراعی و ارزیابی قابلیت پیش‌بینی ژنومی در گندم نان تحت شرایط آبیاری نرمال و دیم، جمعیتی شامل ۲۹۸ ژنوتیپ گندم را با استفاده از داده‌های ژنوتیپ‌سنجی به روش توالی‌یابی و ۲۱۷۴۹۷۵ نشانگر SNP بررسی کردند. در این مطالعه، پیش‌بینی ژنومی با استفاده از مدل‌های رگرسیون ريج بیزی (Bayesian ridge regression: BRR)، بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی ژنومی (Genomic best linear unbiased prediction: GBLUP) و بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی مبتنی بر رگرسیون ريج

منطقه به‌ترتیب ۵/۱۸- و ۳۸ درجه سانتی‌گراد و میانگین بارندگی سالانه ۴۳۳/۲ میلی‌متر بود. آزمایش در دو شرایط آبیاری نرمال و دیم در قالب طرح لاتیس ساده با دو تکرار اجرا شد. زمین آزمایش در سال قبل از اجرای پژوهش به‌صورت آیش بود. کشت بذور و کنترل علف‌های هرز به‌صورت دستی انجام شد. هر واحد آزمایشی شامل پنج خط کشت به طول ۲/۱ متر بود که با فاصله ۲۰ سانتی‌متر از یکدیگر کشت شدند. فاصله بذور روی هر خط ۵ سانتی‌متر در نظر گرفته شد؛ بنابراین، تراکم کشت معادل ۱۰۰ بذور در مترمربع بود. کود نیتروژنه با توجه به نیاز خاک، در دو نوبت شامل زمان کاشت و مرحله پنجه‌زنی مصرف شد. صفات فنولوژیک و زراعی شامل تعداد روز تا سبز شدن (Emergence)، روز تا ظهور سنبله (Heading)، روز تا گرده‌افشانی (Anthesis)، روز تا رسیدگی (Maturity)، طول دوره پرشدن دانه (Grain-filling period)، ارتفاع بوته (Plant height)، طول پدانکل (Peduncle length)، وزن سنبله (Spike weight)، طول سنبله (Spike length)، عملکرد دانه (Grain yield)، تعداد دانه (Grain number)، وزن هزاردانه (Thousand-grain weight)، وزن کاه و کلش (Straw weight)، دمای کانوپی (Canopy temperature) و میزان کلروفیل برگ (SPAD) اندازه‌گیری شدند. میزان کلروفیل برگ با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر SPAD اندازه‌گیری شد.

ارزیابی ژنوتیپی: در بخش ارزیابی ژنوتیپی، از داده‌های نشانگرهای چندشکلی تک‌نوکلئوتیدی (SNP) گزارش شده در مطالعه علی‌پور و همکاران (Alipour et al., 2017) استفاده شد. این نشانگرها با روش ژنوتیپ‌سنجی از طریق توالی‌یابی (Genotyping-by-sequencing: GBS) و با استفاده از سامانه توالی‌یابی Ion Torrent در دانشگاه ایالتی کانزاس، آمریکا، تولید شده بودند. به‌منظور کنترل کیفیت داده‌های ژنوتیپی، نشانگرهای دارای بیش از ۱۰ درصد داده گم‌شده و نشانگرهایی با فراوانی آلل جزئی کمتر از ۱۰ درصد (MAF < 0.10: Minor allele frequency) از مجموعه داده حذف شدند. پس از اعمال این پالایش، در مجموع ۳۷۹۹۰ نشانگر SNP باقی ماندند که برای تحلیل‌های گزینش ژنومی در دو شرایط آبیاری نرمال و دیم مورد استفاده قرار گرفتند.

(Ridge regression-best linear unbiased prediction: rrBLUP) انجام شد. نتایج نشان داد که مدل GBLUP در هر دو شرایط محیطی عملکرد مناسبی در پیش‌بینی ارزش‌اصلاحی ژنومی داشت و توانست الگوهای ژنتیکی مرتبط با صفات عملکردی را بهتر آشکار کند. همچنین، ترکیب اطلاعات حاصل از GWAS و گزینش ژنومی می‌تواند به شناسایی جایگاه‌های ژنومی مرتبط با تحمل خشکی، شناسایی مسیرهای متابولیکی و بهبود انتخاب ژنوتیپ‌های برتر در برنامه‌های اصلاحی گندم کمک کند.

با وجود پیشرفت‌های حاصل از مطالعات مبتنی بر گزینش ژنومی و تجزیه ارتباطی، پیش‌بینی عملکرد دانه گندم، به‌ویژه تحت شرایط محدودیت آب، همچنان با چالش‌هایی مانند اثر متقابل ژنوتیپ × محیط و پیچیدگی معماری ژنتیکی صفت مواجه است. از این‌رو، ارزیابی همزمان قابلیت پیش‌بینی مدل‌های GS و شناسایی نشانگرهای ژنومی مرتبط با عملکرد دانه در شرایط محیطی متفاوت، برای بهبود برنامه‌های اصلاحی گندم ضروری است. هدف این مطالعه، بررسی ارتباط گسترده ژنومی عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی آن در گندم نان تحت شرایط آبیاری نرمال و دیم، شناسایی مسیرهای زیستی مرتبط با نشانگرهای ژنومی شناسایی‌شده و شناسایی ژنوتیپ‌های برتر بر اساس ارزش‌های اصلاحی بود.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش، تعداد ۸۱ رقم گندم نان (*Triticum aestivum* L.) مورد ارزیابی قرار گرفتند. بذور ژنوتیپ‌ها از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج، ایران تهیه شد. تمامی ۸۱ رقم به‌طور یکسان در دو شرایط آبیاری نرمال و دیم کشت و ارزیابی شدند. اطلاعات ارقام مورد مطالعه در جدول ۱ اشاره شده است (این ارقام پیش‌تر نیز از نظر واکنش به تنش‌های شوری و کمبود فسفر و روی مورد ارزیابی قرار گرفته بودند).

ارزیابی فنوتیپی: این پژوهش در سال زراعی ۱۳۹۸-۱۳۹۷ در مزارع تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، واقع در ۳۰ کیلومتری شرق مراغه، اجرا شد. محل اجرای آزمایش در طول جغرافیایی ۴۶ درجه و ۱۵ دقیقه شرقی، عرض جغرافیایی ۳۷ درجه و ۱۵ دقیقه شمالی و ارتفاع ۱۶۵۰ متر از سطح دریا قرار داشت. حرداقل و حداکثر دمای

جدول ۱- فهرست ارقام گندم نان همراه شجره نامه مورد ارزیابی در این تحقیق

Table 1. Summary of bread wheat cultivars with pedigree details included in this study

سال شماره	نام رقم	شجره نامه
No. Year	Variety name	Pedigree
1 1951	4820	
2 1976	ADL	TK/SHAHPASSAND
3 2010	AFLAK	HD160/5/Tob/Cno/23854/3/Nai60//Tit/Son64/4/LR/Son64
4 2006	AKBARI	1-63-31/3/12300/TOB//CNO67/SX
5 2006	ARTA	HD2206/Hork//Bul/6/CMH80A.253/2/M2A/CML//Ald*4/5/BH1146/H56.71//BH1146/3/CMH78.390/4/Seri 82/7/Hel/3*Cno79/7/2*Seri 82
6 1979	AZADI	4820/1.32.15409//8156
7 1957	AZAR	AZAR.LV
8 1976	BAYAT	PUNJAB-76/CHENAB-70
9 1997	CHAMRAN	ND/VG9144//KAL/BB/3/YACO/4/VEE#5
10 2013	CHAMRAN2	Attila 50Y//Attila/Bacanora
11 1980	DARYAB1	RSH/IRN 149(60-61)//C271
12 1995	DARYAB2	MAYA'S/NAC
13 1968	DATHIM	DIADEM/ITALIAI
14	DN11	
15	FRONTANA	
16 1996	GAHAR	ND/VG9144//KAL/BB/3/YACO'S/4/VEE#5
17 1988	GHODS	RHS/5/WT/4/NOR10/K54*2//FN/3/PTR/6/OMID//KAL/BB
18 1986	GOLESTAN	D6301/NAI60//WRM/3/CNO*2/CHR
19 2009	HOMA	A pure Line of Sardari
20 1974	KARAJ1	200H/VFN/RSH
21 1974	KARAJ2	FA//TH/MTA/3/OMI or FA//TH/MT/3/OMID
22 1974	KARAJ3	DRC/MXP//ISWRN-297/3/NAI60
23 2011	KARIM	Triticum aestivum/Sprw "s" //CA8055/3/Baconora88
24 1994	Gascogne	
25 1980	KAVEH	FTA/PL
26 1974	KHAZARI	P4160//SN64/LR64
27 2002	KOOHDASHT	BB/RON//CNO67/TOTA/3/JAR
28 1995	MAHDAVI	TI/PCH/5/MT48/3/WTE*3/NAR59/TOTA63/4/MUS
29 1991	MARON	AVD/PCHU/5/N10/BR21.1C//KT54B/3/NAR59/1093/4/7C
30 2010	MIHAN	Barkat/90Zhong87
31 1974	MOGHAN1	LR/N10B//3*ANE
32 2006	MOGHAN3	Luan/3/V763.23/V879.c8//Pvn/4/Picus/5/Opata
33 2009	MORVARID	MILAN/SHANGHAI-7
34 1993	MV17	
35 1990	NAVID1990	HYS/7C
36 1978	NAZ	II12300/LR64A/8156/3/NOR
37 2006	NEISHABOUR	1-63-31/3/12300/TOB//CNO67/SX
38 1995	NIKNEJAD	F134-71/CROW'S
39 2010	OHADI	Selection in landraces
40 1968	PANJAMO62	
41 2008	PISHGAM	Bkt/90Zhong87
42 2014	QABOOS	Dryland Agricultural Research Institute
43 1942	RAYHANI	RAYHANI
44 2011	RIJAW	PATO/CAL/3/7C//BB/CNO/5/CAL//CNO/SN64/4/CNO//BAD/CHR/3/KL../6/SABALAN
45 1994	SISSON	
46 1967	SHAHI	SHAHI
47 2012	SIRVAN	PRL/2*PASTOR
48 2006	SISTAN	Bank"s"/Veery"s"
49 2013	TAKAB	Manning/Sdv1//Dogu88
50 1969	TOBARI66	
51 2009	UROUM	Alvand//Ns732/Her
52 1997	VEENAC	Veery/Nacozari or Veery#5/NacozariF76
53 2010	ZARE	130L1.11//F35.70/MO73/4/YMH/TOB//MCD/3/LIRA
54 1995	ZARRIN	NAI60/HVII//BUC/3/F59.71/GHK
55	SHANGHAI7	
56 1969	INIA66	LR64/SN64
57 1974	ARVAND1	RSH/3/MTA//KY/MAYO58
58 1960	ROSHAN	Landrace
59 1968	RASHID	N.P.7881/AZAR 2/588
60 1980	SABALAN	(908//FN/A12)1-32-4382
61 2006	DARYA	Sha4/Chil
62 1995	ATRAK	JUP/BJY'S//URES
63 2007	BAHAR	HD2172/3/BB/2*7C//Y50E/3*KAL
64 2006	SEPAHAN	AZADI/5/L2453/1347/4/KAL//BB/KAL/3/Y50E/3*KAL
65 2006	BAM	VEE#5/NAC//1-66-22 or VEERY/NACUZARI-76//1-66-22
66 2002	SHIRAZ	GV/D6301//ALD/3/AZADI or GAVILAN, MEX/D-630//SIB)ALONDRA/3/AZADI or
67 2002	PISHTAZ	ALVAND//ALDAN/IAS-58
68 2002	HAMOON	ALVAND//ALDAN/IAS 58
69 2002	DEZ	FALAT/RSH
70 1997	SHIROODI	KAUZ*2/OPATA//KAUZ
71 1999	MARVDASHT	ND/VG9144//KAL/BB/3/YACO/4/VEE#5
72 1996	ZAGROS	HD2172/BLOUDAN//AZADI
73 1997	CHAMRAN	TAN'S/VEE'S//OPATA
74 1995	TAJAN	ND/VG9144//KAL/BB/3/YACO/4/VEE#5
75 1995	ALVAND	BOW/NKT
76 1997	KAVIR	1-27-6275/CF 1770 or CF17170 1-22-11
77 2009	PARSI	Stm/3/Kal//V543/Jit716 or SHORTIM/3/KALYANSONA//V-534/JIT-716
78 2009	SIVAND	Dove"S"/Buc"S"//2*Darab1 or DOVE(SIB)/(SIB)BUCKBUCK(M-84-17)//2*DARAB
79 1969	BEZOSTAYA	Kauz"S"/Azd or KAUZ(SIB)/(AZD)AZADI
80 1958	AKOVA	LUTESCENS17/SKOROSPELKA2
81 1997	AZAR2	KVZ/TI//MAYA/26591-1T-7M-OY-115Y-OM/3/SEFID

گزینش ژنومی: گزینش ژنومی برای صفت عملکرد دانه با استفاده از روش‌ها و مدل‌های آماری مختلف به‌منظور پیش‌بینی ارزش‌اصلاحی ژنومی برآورد (Genomic estimated breeding value: GEBV) شده انجام شد. تحلیل‌های مربوط به مدل‌های گزینش ژنومی با استفاده از نرم‌افزارهای R نسخه ۴/۴/۱ و iPat انجام گرفت. برای ارزیابی توانایی پیش‌بینی مدل‌ها، ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به دو مجموعه شامل ۳۰ درصد جمعیت آزمون و ۷۰ درصد جمعیت آموزش تقسیم شدند.

در جمعیت آموزش، مدل‌های مختلف آماری برای برآورد GEBV و ارزیابی دقت پیش‌بینی مورد استفاده قرار گرفتند. این مدل‌ها شامل روش‌های انقباضی فراوانی‌گرا، از جمله رگرسیون ریج (RR)، رگرسیون لاسو (LASSO) و رگرسیون الاستیک‌نت (Elastic Net)، و روش‌های انقباضی بیزی، شامل رگرسیون ریج بیزی (Bayesian ridge)، لاسو بیزی (Bayesian LASSO)، بیز A (Bayes A)، بیز B (Bayes B)، بیز C (Bayes C) و بیز D (Bayes D) بودند. همچنین، روش‌های ناپارامتری شامل روش فضای هیلبرت با هسته بازتولیدکننده (Reproducing kernel hilbert space: RKHS) و ماشین بردار پشتیبان برای رگرسیون (Support vector regression: SVR) نیز برای پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی صفات مورد بررسی به کار گرفته شدند.

مطالعه ارتباط ژنومی گسترده (GWAS): به‌منظور شناسایی نشانگرهای ژنومی مرتبط با عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآوردشده بر اساس عملکرد دانه، مطالعه ارتباط گسترده ژنومی (GWAS) با استفاده از مدل خطی مختلط (Mixed Linear Model: MLM) در نرم‌افزار TASSEL نسخه ۵ انجام شد. در این تحلیل، مؤلفه‌های اصلی (Principal Component Analysis: PCA) و ماتریس خویشاوندی (Kinship) به‌ترتیب به‌منظور کنترل ساختار جمعیت و خویشاوندی ژنتیکی در مدل به‌عنوان کوواریت مورد استفاده قرار گرفتند. ماتریس خویشاوندی با استفاده از داده‌های ژنوتیپی در قالب HapMap و در نرم‌افزار TASSEL نسخه ۵ تهیه شدند. برای شناسایی نشانگرهای SNP مرتبط با ارزش‌های اصلاحی ژنومی و عملکرد دانه، آستانه معنی‌داری بر اساس $-\log_{10}(P) > 3$ در نظر گرفته

شد. پس از شناسایی SNP‌های معنی‌دار، توالی نواحی اطراف SNP‌های منتخب در پایگاه داده Ensembl Plants (http://plants.ensembl.org/Triticum_aestivum/Tools/Blast) با رفرنس ژنوم مرجع گندم نان (IWGSC RefSeq v1.0) هم‌ردیف و ژن‌های هم‌پوشان با توالی‌های اطراف SNP‌های معنی‌دار شناسایی شدند. در ادامه، به‌منظور بررسی عملکرد احتمالی ژن‌های شناسایی‌شده، تجزیه هستی‌شناسی ژن (Gene ontology: GO) از جنبه‌های عملکرد مولکولی، فرایندهای زیستی و اجزای سلولی انجام شد. همچنین، مسیرهای زیستی مرتبط با ژن‌های شناسایی‌شده با استفاده از پایگاه بیوانفورماتیکی DAVID (<https://davidbioinformatics.nih.gov/>) مورد بررسی قرار گرفت.

تجزیه‌های آماری: به‌منظور مقایسه صفات بین شرایط آبیاری نرمال و دیم، از آزمون t زوجی استفاده شد. سطح معنی‌داری بر اساس مقدار احتمال آزمون تعیین شد و مقادیر کمتر از ۰/۰۱ به‌عنوان اختلاف بسیار معنی‌دار در نظر گرفته شدند. نمودارهای جعبه‌ای و آزمون‌های آماری با استفاده از بسته‌های ggpubr و ggplot2 در محیط نرم‌افزاری R نسخه ۴/۴/۱ ترسیم و اجرا شدند. همبستگی بین صفات با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۴ محاسبه شد. همچنین، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) با استفاده از بسته factoextra انجام و نمودارهای بای‌پلات ترسیم شدند. به‌منظور بررسی روابط ژنتیکی و گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها، تجزیه خوشه‌ای با استفاده از روش Ward بر اساس مربع فاصله اقلیدسی انجام شد. در نهایت، نمودار دندروگرام حاصل از تجزیه خوشه‌ای با استفاده از بسته plots در نرم‌افزار R نسخه ۴/۴/۱ ترسیم شد.

نتایج و بحث

توصیف پراکنش ژنوتیپ‌ها در شرایط آبیاری نرمال و دیم: بر اساس نتایج نمودارهای جعبه‌ای (شکل ۱)، توزیع فنوتیپی بسیاری از صفات مورد بررسی بین دو شرایط آبیاری نرمال و دیم تفاوت معنی‌داری نشان داد. به‌طوری که صفات تعداد روز تا سبز شدن، رسیدگی، طول دوره پر شدن دانه، ارتفاع بوته، طول پدانکل، عملکرد دانه و وزن هزاردانه در سطح احتمال یک درصد بین دو شرایط تفاوت معنی‌دار داشتند. در مقابل، برای صفات ظهور سنبله،

در سنبله، وزن هزار دانه، وزن کاه و کلش و دمای کانویی به‌ترتیب حدود ۵۸/۲۶، ۵۳/۴۲، ۱/۵۳ و ۲۵/۸ بود (جدول ۲).

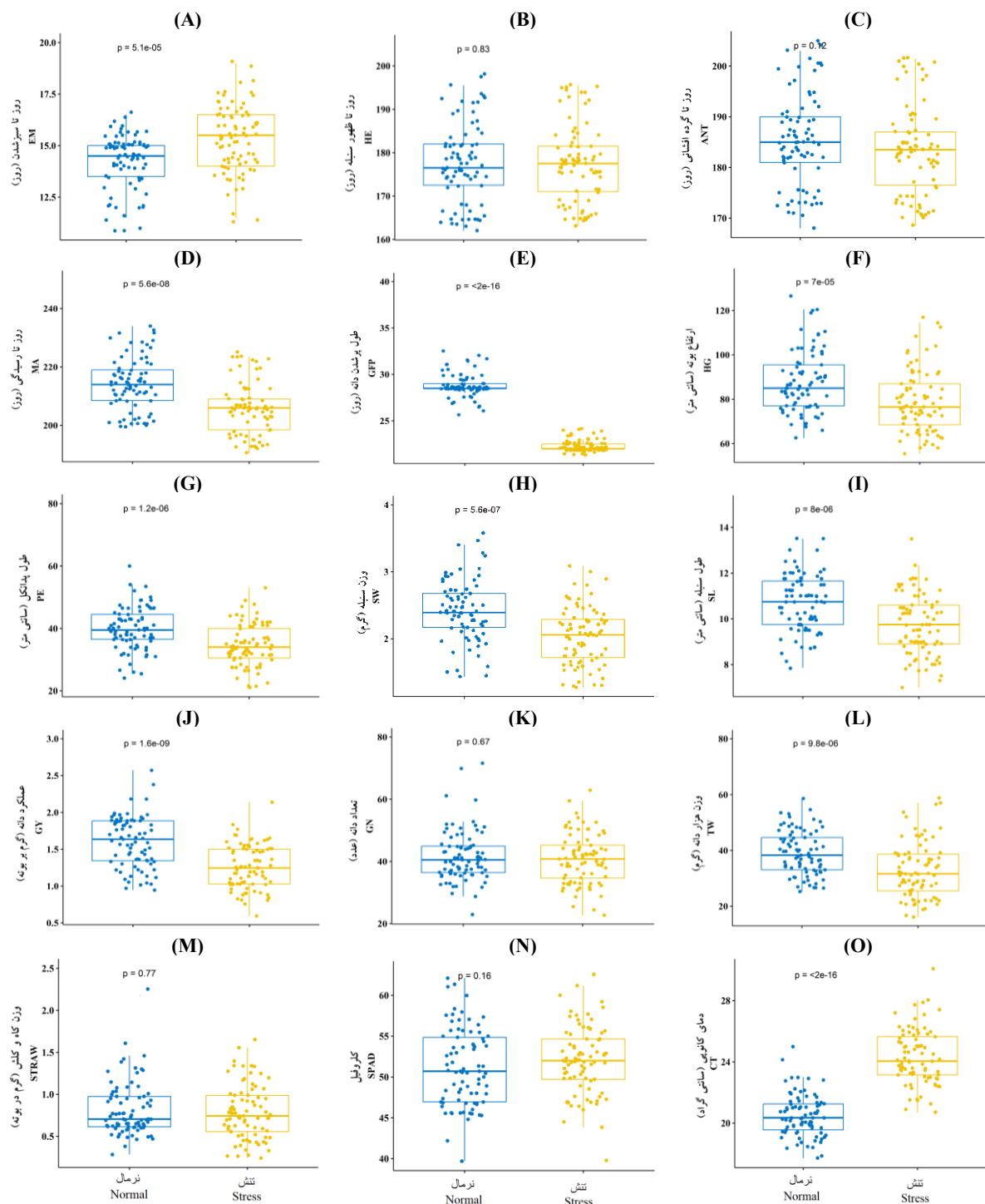
در شرایط دیم نیز دامنه ارزش‌های اصلاحی ژنومی بین مدل‌های مختلف متفاوت بود. برای تعداد روز تا سبز شدن، مقادیر برآوردشده در مدل‌های بیزی در دامنه ۱۳/۱۳ تا ۱۷/۰۶ قرار داشت. بیشترین مقادیر ارزش‌اصلاحی ژنومی برای تعداد روز تا گرده‌افشانی، تعداد روز تا رسیدگی، تعداد دانه در سنبله، وزن هزاردانه و دمای کانویی به‌ترتیب حدود ۱۹۴/۱۶، ۲۲۵/۷۲، ۵۸/۰۵، ۷۲/۵۰ و ۲۷/۴۹ بود (جدول ۳). در مجموع، مقایسه دو محیط بیانگر آن است که مقایسه مدل‌های مختلف و انتخاب مدل مناسب می‌تواند در شناسایی ژنوتیپ‌های دارای ارزش‌اصلاحی مطلوب و افزایش کارایی گزینش ژنومی در برنامه‌های اصلاحی گندم نان مؤثر باشد. بررسی ارزش‌های اصلاحی ژنومی (GEBV) برای ۱۰ درصد از ژنوتیپ‌های برتر عملکرد دانه، حاکی از تنوع قابل‌توجه در پاسخ ژنوتیپ‌ها به شرایط محیطی متفاوت است. در شرایط آبیاری نرمال، رقم گهر با میانگین عملکرد دانه مشاهده‌شده برابر با ۲/۵۷۲ گرم بر بوته، بیشترین عملکرد دانه را نشان داد. همچنین، بر اساس ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآوردشده (GEBV) با مدل‌های مختلف، رقم گهر در مدل‌های BA-i و BB-i به‌ترتیب با مقادیر ۲/۱۴۹ و ۲/۰۱۶، بالاترین مقادیر ارزش‌های اصلاحی ژنومی را به خود اختصاص داد. در رتبه بعد، رقم آرتا با میانگین عملکرد دانه ۲/۳۷۸ گرم بر بوته قرار گرفت. این رقم نیز بالاترین ارزش‌اصلاحی ژنومی را به‌ترتیب در مدل‌های BA-i با ۲/۱۷۶، BB-i با ۲/۰۵۰ و SVR با ۱/۸۸۸ نشان داد (جدول ۴).

در شرایط دیم، رقم الوند با عملکرد دانه ۲/۱۳۹ گرم بر بوته بالاترین مقدار را در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی نشان داد. پس از آن، ارقام گلستان و شیراز به‌ترتیب با مقادیر ۱/۸۳۵ و ۱/۷۷۲ گرم بر بوته قرار گرفتند. همچنین، رقم آلود در بیشتر مدل‌های مورد بررسی از مقادیر بالای ارزش‌اصلاحی ژنومی برخوردار بود؛ به‌طوری‌که مقدار GEBV آن در مدل‌های ENR، RR، LR و BA-i به‌ترتیب ۲/۱۳۲، ۲/۰۹۲، ۱/۶۹۵ و ۱/۵۶۸ بود (جدول ۵).

گرده‌افشانی و تعداد دانه در سنبله تفاوت معنی‌داری بین دو شرایط مشاهده نشد. به‌طور کلی، پراکنش داده‌ها در هر دو محیط نشان‌دهنده وجود تنوع فنوتیپی قابل‌توجه در میان ارقام گندم نان مورد مطالعه بود. وجود این تنوع فنوتیپی، زمینه مناسبی برای ارزیابی تفاوت‌های ژنتیکی و اجرای تحلیل‌های گزینش ژنومی در جمعیت مورد مطالعه فراهم کرد (Fradgley et al., 2023).

تجزیه همبستگی: نتایج حاصل از تجزیه همبستگی ساده (شکل ۲) نشان داد که در هر دو شرایط محیطی (نرمال و دیم)، بین صفات فنولوژیک شامل روز تا ظهور سنبله، روز تا گرده‌افشانی و روز تا رسیدگی، همبستگی مثبت، بسیار قوی و معنی‌داری برقرار بود ($r \geq 0.99$ و $P < 0.01$). عملکرد دانه در هر دو محیط با وزن سنبله همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد؛ به‌طوری‌که ضریب همبستگی در شرایط آبیاری نرمال و دیم به‌ترتیب برابر با $r = 0.71$ و $r = 0.66$ بود ($P < 0.01$). بنابراین، وزن سنبله می‌تواند به‌عنوان یکی از صفات مؤثر در تشکیل عملکرد دانه، به‌ویژه در جمعیت مورد مطالعه، مورد توجه قرار گیرد. نکته قابل‌توجه در شرایط تنش، همبستگی منفی و معنی‌دار دمای کانویی با طول دوره پر شدن دانه ($r = -0.19$) و صفات فنولوژیک بود که نشان‌دهنده اهمیت خنک بودن کانویی در تداوم فعالیت‌های فیزیولوژیک تحت شرایط محدودیت رطوبتی است. سایر ضرایب همبستگی بین صفات در شکل ۲ ارائه شده است.

مقایسه ارزش‌های اصلاحی ژنومی حاصل از مدل‌های مختلف گزینش ژنومی: نتایج حاصل از برازش مدل‌های آماری گزینش ژنومی برای ۸۱ رقم گندم نان در شرایط آبیاری نرمال و دیم در جداول ۲ و ۳ ارائه شده است. دامنه ارزش‌های اصلاحی ژنومی صفات مورد بررسی (صفات فنولوژیک، مورفولوژیک و عملکردی) بسته به نوع صفت، مدل آماری و شرایط محیطی متفاوت بود. در شرایط آبیاری نرمال، برای تعداد روز تا سبز شدن، دامنه مقادیر برآوردشده در مدل‌های بیزی حدود ۱۲/۰۷ تا ۳۴/۱۵ بود. برای تعداد روز تا گرده‌افشانی و تعداد روز تا رسیدگی، بیشترین مقادیر ارزش‌اصلاحی ژنومی به‌ترتیب ۳۵/۱۹۷ و ۲۲۵/۷۲ گزارش شد. همچنین، بیشترین مقادیر برآوردشده برای تعداد دانه



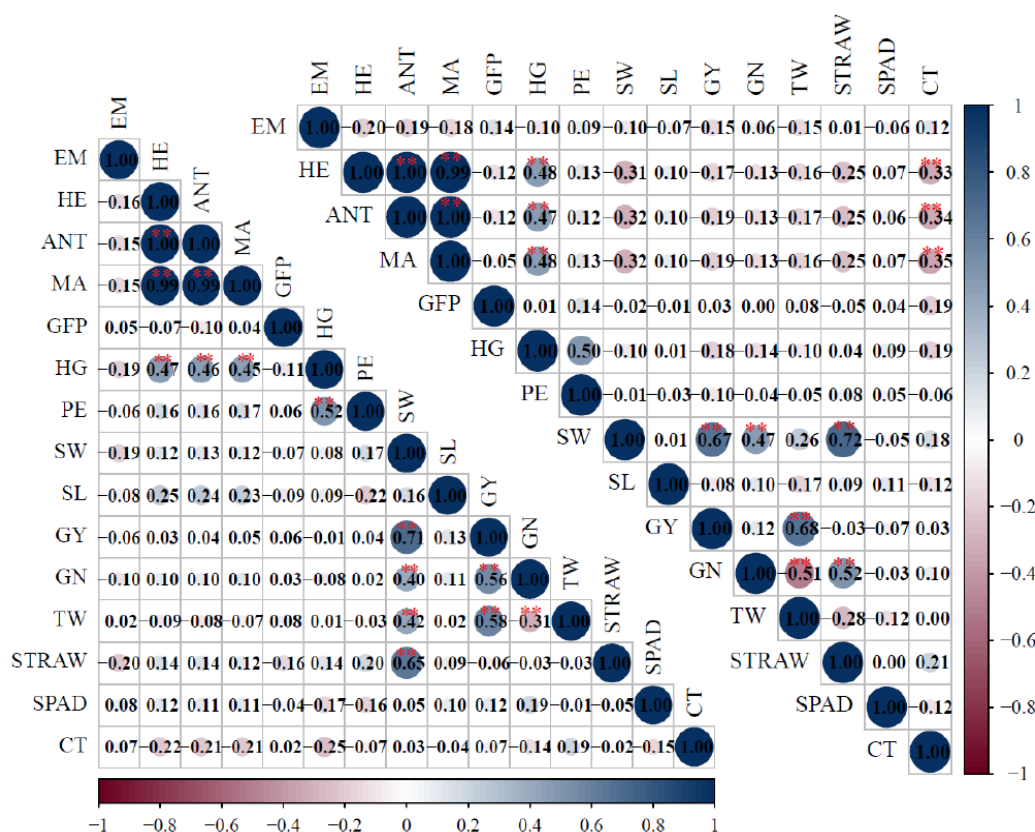
شکل ۱- توصیف پراکنش و نمودارهای جعبه‌ای ژنوتیپ‌های ارقام گندم نان برای صفات مهم زراعی در

شرایط آبیاری نرمال و دیم

EM: تعداد روز تا سبز شدن (A); HE: ظهور سنبله (B); ANT: گرده‌افشانی (C); MA: رسیدگی (D); GFP: طول پر شدن دانه (E); HG: ارتفاع بوته (F); PE: پدانکل (G); SW: وزن سنبله (H); SL: طول سنبله (I); GY: عملکرد دانه (J); GN: تعداد دانه (K); TW: وزن هزاردانه (L); STRAW: وزن کاه و کلش (M); SPAD: کلروفیل (N); CT: دمای کانوپی (O)

Figure 1. Description of distribution and box plots of genotype traits in bread wheat cultivars for key agronomic characteristics under normal irrigation and rainfed (dryland) conditions.

EM: Emergence (A), HE: Heading (B), ANT: Anthesis (C), MA: Maturity (D), GFP: Grain filling period (E), HG: Height (F), PE: Peduncle (G), SW: Spike weight, SL: Spike length, GY: Grain yield, GN: Grain number, TW: Thousand weight, STRAW: Straw weight, SPAD, CT: Canopy temperature



شکل ۲- هیت‌مپ ضرایب همبستگی بین صفات مورد بررسی گندم نان در شرایط آبیاری نرمال و دیم (سمت راست قطر اصلی شرایط دیم و سمت چپ قطر اصلی شرایط آبیاری نرمال).
 EM: تعداد روز تا سبز شدن؛ HE: ظهور سنبله؛ ANT: گرده‌افشانی؛ MA: رسیدگی؛ GFP: طول پر شدن دانه؛ HG: ارتفاع بوته؛ PE: پدانکل؛ SW: وزن سنبله؛ SL: طول سنبله؛ GY: عملکرد دانه؛ GN: تعداد دانه؛ TW: وزن هزار دانه؛ STRAW: وزن کاه و کلش؛ SPAD: کلروفیل؛ CT: دمای کانوپی

Figure 2. Heatmap of correlation coefficients between the studied traits of bread wheat under normal irrigation and rainfed conditions (rainfed coefficients on the right side of the main diagonal and normal irrigation coefficients on the left side).

EM: Emergence, HE: Heading, ANT: Anthesis, MA: Maturity, GFP: Grain filling period, HG: Height, PE: Peduncle, SW: Spike weight, SL: Spike length, GY: Grain yield, GN: Grain number, TW: Thousand weight, STRAW: Straw weight, SPAD, CT: Canopy temperature

مقایسه شاخص‌های گزینش ژنومی با استفاده از همبستگی پیرسون و میانگین مربعات خطا: بررسی عملکرد مدل‌های انتخاب ژنومی بر اساس شاخص‌های همبستگی پیرسون و میانگین مربعات خطا (MSE) در شرایط آبیاری نرمال (جدول ۶) نشان داد که در میان روش‌های انقباضی فراوانی‌گرا (Frequentist shrinkage)، مدل‌های RR و LR (به‌ترتیب با همبستگی‌های ۰/۷۸ و ۰/۷۵) عملکرد بهتری نسبت به GBLUP (۰/۶۷) و ENR (۰/۶۹) داشتند.

بررسی مقادیر GEBV نشان داد که روش‌های بیزی برآورد شده با نرم‌افزار iPat (مانند BA-i و BB-i) در هر دو شرایط محیطی، دامنه تفکیک گسترده‌تری نسبت به روش‌های سنتی مانند G-BLUP یا RR ارائه دادند. این عملکرد برتر روش‌های بیزی احتمالاً ناشی از فرض توزیع نامتوازن اثر نشانگرها (Prior distribution) است که اجازه می‌دهد به جای اثرات کوچک و یکسان برای همه نشانگرها (مانند مدل‌های Ridge)، به برخی نشانگرهای با اثر بزرگ (QTLها) وزن بیشتری داده شود (Heffner *et al.*, 2011).

جدول ۲- دامنه‌ی صحت ارزش‌های اصلاحی ژنومی صفات با استفاده از شاخص‌های گزینش ژنومی در شرایط آبیاری نرمال

Table 2. Range of accuracy of genomic breeding values of traits using genomic selection indices under normal irrigation conditions

صفات Traits	مدل آماری Statistical model						rrBLUP
	بیز A Bayes A	بیز B Bayes B	بیز C Bayes C	بیز لاسو Bayes lasso	بیز رگرسیون ستیغی Bayes ridge regression	gBLUP	
EM	15.29 - 12.75	15.13 - 13.01	15.34 - 12.7	15.3 - 12.75	14.83 - 13.39	14.25	14.26
HE	189.26 - 168.51	187.22 - 171.27	186.57 - 171.69	190.79 - 167.32	186.37 - 172.17	184.08 - 174.61	184.23 - 174.15
ANT	197.35 - 176.29	197.23 - 176.68	196.62 - 177.14	197.3 - 176.51	195.87 - 178.25	192.4 - 182.04	192.5 - 181.58
MA	224.54 - 206.73	225.3 - 205.91	223.67 - 207.76	225.72 - 205.3	224.09 - 207.48	220.96 - 210.82	221.13 - 210.12
GFP	30.89 - 26.9	30.7 - 27.08	30.31 - 27.32	29.81 - 27.71	30.59 - 27.11	28.8	28.81
HG	105.01 - 68.76	103.57 - 77.97	100.12 - 80.65	109.31 - 73.22	99.53 - 81.14	90.94 - 86.22	89.08 - 87.05
PE	51.24 - 29.44	48.14 - 31.53	46.76 - 32.7	47.58 - 31.72	48.18 - 31.53	41.97 - 37.21	41.4 - 37.82
SW	3.04 - 1.84	2.92 - 1.94	3.01 - 1.88	2.9 - 1.94	2.76 - 2.06	2.41	2.42
SL	12.05 - 9.7	11.88 - 9.84	11.75 - 9.91	11.8 - 9.92	11.74 - 9.93	10.7	10.71
GN	57.69 - 31.61	52.64 - 23.8	54.28 - 34.04	58.26 - 31.15	51.25 - 34.95	47.28 - 36.8	47.1 - 36.72
TW	53.42 - 28.87	50.64 - 30.92	48.97 - 32.66	50.31 - 31.28	46.34 - 34.94	43.34 - 37.1	44.6 - 36.12
STRAW	1.53 - 0.59	1.33 - 0.65	1.42 - 0.63	1.35 - 0.64	1.3 - 0.65	0.81	0.82
SPAD	59.12 - 44.79	57.97 - 45.48	46.76 - 32.7	57.94 - 45.4	57.71 - 45.52	54.67 - 47.86	55.1 - 47.36
CT	23.39 - 18.57	23.24 - 18.73	22.74 - 19.01	25.8 - 23.16	22.55 - 19.12	20.49	20.51

EM: تعداد روز تا سبز شدن؛ HE: ظهور سنبله؛ ANT: گرده‌افشانی؛ MA: رسیدگی؛ GFP: طول پر شدن دانه؛ HG: ارتفاع بوته؛ PE: پدانکل؛ SW: وزن سنبله؛ SL: طول سنبله؛ GY: عملکرد

دانه؛ GN: تعداد دانه؛ TW: وزن هزار دانه؛ STRAW: وزن کاه و کلش؛ SPAD: کلروفیل؛ CT: دمای کانوپی

EM: Emergence, HE: Heading, ANT: Anthesis, MA: Maturity, GFP: Grainfilling period, HG: Height, PE: Peduncle, SW: Spike weight, SL: Spike length, GN: Grain number, TW: Thousand weight, , STRAW: Straw weight, SPAD, CT: Canopy temperature

جدول ۳- دامنه صحت ارزش‌های اصلاحی ژنومی صفات با استفاده از شاخص‌های گزینش ژنومی در شرایط دیم

Table 3. Range of accuracy of genomic breeding values of traits using genomic selection indices under dryland conditions

صفات traits	مدل آماری Statistical model						gBLUP _{max}	rrBLUP _{max}
	بیز A	بیز B	بیز C	بیز لاسو	بیز رگرسیون ستیغی			
	Bayes A	Bayes B	Bayes C	Bayes lasso	Bayes ridge regression			
EM	17.06 – 13.13	16.57 - 13.62	16.79 -13.39	16.39 -13.85	16.78 -13.46		15.32	15.33
HE	188.32 – 169.47	188.23 - 169.85	185.41 - 172.01	188.13 -169.93	183.08 -173.76		177.67	177.68
ANT	194.16 - 174.98	192.02 -176.89	189.04 -179.12	192.68 -176.18	188.59 -179.6		183.45	183.46
MA	215.78 – 197.59	225.3 - 205.91	223.67 - 207.76	225.72 - 205.3	212.52 - 200.1		205.75	205.76
GFP	23.36 - 21.7	23.35 - 21.79	23.17 - 21.86	22.87 - 22.01	23.03 - 21.93		22.31	22.31
HG	98.61 - 67.3	93.51 -70.18	91.05 - 71.5	99.69 - 67.36	96.23 - 68.79		80.8 -78.13	79.18 -78.82
PE	42.68 - 26.7	39.37 -29.65	39.07 - 29.94	42.32 - 27.19	39.03 - 30.08		34.52	34.53
SW	2.73 - 1.54	2.6 -1.65	2.65 -1.61	2.53 -1.7	2.4 -1.8		2.04	2.05
SL	11.05 - 8.53	10.82 -8.87	10.48 -9.07	10.94 -8.75	10.79 -8.88		9.72	9.73
GN	58.05 - 29.07	56.2 -30.5	53.03 -33.2	55.88 - 30.6	53.24 - 32.96		52.7 - 33.21	51.15 - 34.52
TW	44.91 - 22.5	40.98 -24.74	38.5 -26.71	50.72 - 19.44	41.23 - 24.29		32.86	32.87
STRAW	1.3 - 0.47	1.35 -0.44	1.31 -0.48	1.03 -0.61	1.16 - 0.55		0.78	0.79
SPAD	56.32 - 47.01	56.97 - 46.14	56.09 -47.28	57.22 -45.76	56.06 - 47.19		56.46 - 46.43	55.06 - 48.84
CT	27.31 - 22.31	27.49 - 22.21	25.7 -23.19	25.8 -23.16	26.39 - 22.78		24.33	24.34

EM: تعداد روز تا سبز شدن؛ HE: ظهور سنبله؛ ANT: گرده‌افشانی؛ MA: رسیدگی؛ GFP: طول پر شدن دانه؛ HG: ارتفاع بوته؛ PE: پدانکل؛ SW: وزن سنبله؛ SL: طول سنبله؛ GY: عملکرد

دانه؛ GN: تعداد دانه؛ TW: وزن هزار دانه؛ STRAW: وزن کاه و کلش؛ SPAD: کلروفیل؛ CT: دمای کانوپی

EM: Emergence, HE: Heading, ANT: Anthesis, MA: Maturity, GFP: Grainfiling period, HG: Height, PE: Peduncle, SW: Spike weight, SL: Spike length, GN: Grain number, TW: Thousand weight, , STRAW: Stra weight, SPAD, CT: Canopy temperature

جدول ۴- ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده ۱۰ درصد از ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط آبیاری نرمال

Table 4. Estimated genomic breeding values of 10% of high-yielding genotypes under normal irrigation conditions

ژنوتیپ Genotype	عملکرد GY	مدل آماری Statistical model																
		RR	LR	ENR	BRR	BL	BA	BB	BC	BD	RKH	SVR	GBLUP	BRR-i	BL-i	BA-i	BB-i	BC-i
گهر GAHAR	2.572	1.674	1.715	1.740	0.308	0.296	0.460	0.463	0.363	0.494	0.395	1.703	1.622	1.847	1.854	2.149	2.016	1.943
آرتا ARTA	2.378	1.678	1.692	1.745	0.342	0.332	0.504	0.500	0.380	0.529	0.371	1.888	1.619	1.862	1.887	2.176	2.050	1.797
چمران ۲ CHAMRAN2	2.182	1.654	1.683	1.704	0.202	0.213	0.293	0.319	0.251	0.318	0.251	1.792	1.618	1.755	1.767	1.938	1.862	1.813
عدل ADL	2.181	1.663	1.654	1.692	0.269	0.259	0.382	0.376	0.321	0.394	0.277	1.857	1.616	1.804	1.817	2.021	1.932	1.881
فرانتانا FRONTANA	1.988	1.622	1.635	1.665	0.147	0.145	0.231	0.236	0.173	0.241	0.154	1.823	1.607	1.704	1.702	1.841	1.773	1.749
سیوند SIVAND	1.982	1.633	1.612	1.593	0.171	0.172	0.249	0.266	0.216	0.243	0.177	1.851	1.605	1.721	1.734	1.878	1.812	1.772
پیشتاز PISHTAZ	1.969	1.650	1.705	1.751	0.205	0.201	0.295	0.257	0.244	0.306	0.178	1.889	1.613	1.761	1.770	1.892	1.838	1.801
نیک‌نژاد NICKNEJAD	1.968	1.609	1.596	1.600	0.070	0.080	0.134	0.121	0.117	0.138	0.129	1.734	1.605	1.638	1.627	1.760	1.692	1.675

GY: عملکرد؛ RR: رگرسیون ستیغی؛ LR: لاسورگرسیون؛ ENR: الاستیک نت رگرسیون؛ BRR: بیزرگرسیون ستیغی؛ BL: بیزلاسو؛ BA: بیز A؛ BB: بیز B؛ BC: بیز C؛ BD: بیز D؛ RKH: فضای هیلبرت با هسته بازآفرین؛ SVR:

ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی؛ G-BLUP: بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی ژنومی؛ i: برآورد شده بر اساس نرم‌افزار iPat (مقادیر ارزش‌اصلاحی ژنومی برآورد شده برای عملکرد دانه بر حسب گرم بر بوته هستند)

GY: performance, RR: Ridge regression, LR: Lasso regression, ENR: Elastic net regression, BRR: Bayes ridge regression, BL: Bayes lasso, BA: Bayes A, BB: Bayes B, BC: Bayes C, BD: Bayes D, RKH: Reproducing kernel Hilbert space Regression, SVR: Support vector regression, G-BLUP: best linear unbiased prediction, i: Estimated based on iPat software

جدول ۵- ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده ۱۰ درصد از ژنوتیپ‌های با عملکرد بالا در شرایط دیم

Table 5. Estimated genomic breeding values of 10% of high-yielding genotypes under rainfed conditions

ژنوتیپ Genotype	مدل آماری Statistical model																	
	عملکرد GY	RR	LR	ENR	BRR	BL	BA	BB	BC	BD	RKH	SVR	GBLUP	BRR-i	BL-i	BA-i	BB-i	BC-i
الوند ALVAND	2.139	2.132	1.695	2.092	0.150	0.138	0.269	0.241	0.226	0.272	0.281	1.246	6.84×10^{-6}	1.347	1.319	1.568	1.370	1.469
گلستان GOLESTAN	1.835	1.832	1.579	1.809	0.301	0.302	0.442	0.364	0.337	0.406	0.284	1.556	3.62×10^{-5}	1.502	1.455	1.686	1.530	1.613
شیراز SHIRAZ	1.772	1.768	1.452	1.737	0.255	0.258	0.361	0.324	0.297	0.335	0.245	1.525	3.08×10^{-5}	1.452	1.420	1.617	1.478	1.549
بیات BAYAT	1.696	1.693	1.506	1.675	0.184	0.185	0.275	0.213	0.214	0.270	0.206	1.454	2.25×10^{-5}	1.393	1.363	1.536	1.410	1.478
مرودشت MARVDASHT	1.691	1.688	1.488	1.677	0.200	0.203	0.270	0.251	0.237	0.261	0.218	1.530	2.71×10^{-5}	1.415	1.386	1.541	1.429	1.491
هامون HAMOON	1.652	1.648	1.369	1.634	0.127	0.131	0.184	0.157	0.155	0.163	0.149	1.367	2.13×10^{-5}	1.361	1.338	1.444	1.368	1.411
کریم KARIM	1.642	1.639	1.440	1.616	0.179	0.171	0.248	0.171	0.232	0.237	0.183	1.474	2.05×10^{-5}	1.387	1.359	1.517	1.395	1.457
اروند ARVAND1	1.632	1.628	1.365	1.605	0.084	0.081	0.152	0.095	0.138	0.143	0.131	1.338	6.58×10^{-6}	1.299	1.284	1.418	1.312	1.365

GY: عملکرد؛ RR: رگرسیون ستیغی؛ LR: لاسورگرسیون؛ ENR: الاستیک نت رگرسیون؛ BRR: بیزرگرسیون ستیغی؛ BL: بیزلاسو؛ BA: بیز A؛ BB: بیز B؛ BC: بیز C؛ BD: بیز D؛ RKH: فضای هیلبرت با هسته بازآفرین؛ SVR:

ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی؛ G-BLUP: بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی ژنومی؛ i: برآورد شده بر اساس نرم‌افزار iPat (مقادیر ارزش اصلاحی ژنومی برآورد شده برای عملکرد دانه بر حسب گرم بر بوته هستند)

GY: performance, RR: Ridge regression, LR: Lasso regression, ENR: Elastic net regression, BRR: Bayes ridge regression, BL: Bayes lasso, BA: Bayes A, BB: Bayes B, BC: Bayes C, BD: Bayes D, RKH: Reproducing kernel Hilbert space Regression, SVR: Support vector regression, G-BLUP: best linear unbiased prediction, i: Estimated based on iPat software

جدول ۶- نتایج حاصل از مدل‌های آماری گزینش ژنومی در شرایط آبیاری نرمال

Table 6. Results from statistical models of genomic selection under normal irrigation conditions

مدل Model	همبستگی پیرسون Pearson correlation	ماکزیمم Maximum	مینیمم Minimum	میانگین مربعات خطا Mean squared error	میانگین Mean	انحراف معیار Standard deviation	ضریب تشخیص Detection coefficient
رگرسیون ستیغی Ridge regression (RR)	0.78	1.6787	1.5325	2.6	1.6024	0.3439	0.6144
لاسورگرسیون Lasso regression (LR)	0.75	1.7153	1.5371	2.62	1.6024	0.0405	0.5643
الاستیک نت Elastic net regression (ENR)	0.69	1.7510	1.5332	2.57	1.6024	0.0528	0.4696
بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی ژنومی Genomic best linear unbiased prediction (G-BLUP)	0.67	3.94×10^{-5}	-1.12×10^{-5}	2.68	-1.20×10^{-5}	-1.3×10^{-5}	0.4546
بیزرگرسیون ستیغی Bayes ridge regression (BRR)	0.91	0.3426	-0.2428	2.54	0.0265	0.1316	0.8194
بیزلاسو Bayes lasso (BL)	0.89	0.3320	-0.2098	2.5	0.0387	0.1220	0.8006
بیز A Bayes A (BA)	0.94	0.5048	-0.3342	2.45	0.0472	0.1806	0.891
بیز B Bayes B (BB)	0.94	0.5005	-0.3664	2.51	0.02769	0.1949	0.8926
بیز C Bayes C (BC)	0.92	0.3808	-0.2778	2.5	0.03696	0.1504	0.8548
بیز D Bayes D (BD)	0.94	0.5293	-0.3139	2.43	0.0541	0.1846	0.8888
فضای هیلبرت با هسته بازآفرین Reproducing kernel Hilbert space Regression (RKH)	0.97	0.3950	-0.3223	2.63	-0.00656	0.1548	0.95
ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی Support vector regression (SVR)	0.87	1.8895	1.3354	0.05	1.6224	0.1691	0.7639

ENR با مدیریت بهتر ضرایب همبسته، همبستگی پیرسون بالاتر و خطای کمتری را به ثبت رساند.

در میان روش‌های انقباضی بیزی، مدل‌های Bayes، Bayes A و B و Bayes D بالاترین همبستگی پیرسون (۰/۹۴) را داشتند؛ در این بین، Bayes A و Bayes D با کمترین میزان میانگین مربعات خطا (به ترتیب ۲/۴۵، ۲/۴۳)، پایداری بیشتری از خود نشان دادند. در تحلیل روش‌های ناپارامتری، روش RKH با

برتری روش RR را می‌توان به ساختار تابع جریمه (Penalty function) آن نسبت داد که با استفاده از توان دوم ضرایب رگرسیونی، مانع از صفر شدن آن‌ها شده و اجازه می‌دهد تمام نشانگرها (با اثرات مختلف) در مدل حفظ شوند. در مقابل، روش LR با گزینش نشانگرهای مؤثر، مدل را ساده‌تر کرده و منجر به دقت پیش‌بینی بالاتری می‌شود. در مقایسه میان روش‌های ENR و GBLUP، مدل

اختصاص داد. در بین روش‌های بیزی نیز مدل Bayes A عملکرد مطلوبی داشت (جدول ۷). نتایج کلی نشان داد که روش‌های بیزی به دلیل ترکیب دو قابلیت جریمه کردن (Shrinkage) و گزینش متغیر (Variable selection)، در مقایسه با روش‌هایی مانند rrBLUP، در پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی (GEBVs) کارآمدتر عمل می‌کنند.

همبستگی پیرسون ۰/۹۷، بالاترین دقت را در میان تمامی مدل‌ها داشت، در حالی که SVR اگرچه همبستگی پایین‌تری (۰/۸۷) نسبت به روش‌های بیزی داشت، اما با خطای پیش‌بینی بسیار کم (۰/۰۵)، عملکرد قابل توجهی ارائه کرد. در شرایط دیم، روش ENR در میان مدل‌های انقباضی فراوانی‌گرا، بالاترین همبستگی و کمترین خطا را به خود

جدول ۷- نتایج حاصل از مدل‌های آماری گزینش ژنومی در شرایط دیم

Table 7. Results from statistical models of genomic selection under dryland conditions

مدل Model	همبستگی پیرسون Pearson correlation	ماکزیمم maximum	مینیمم minimum	میانگین مربعات خطا mean squared error	میانگین Mean	انحراف معیار standard deviation	ضریب تشخیص Detection coefficient
رگرسیون ستیغی Ridge regression (RR)	1	2.132	0.600	1.6	1.2543	0.2947	1
لاسورگرسیون Lasso regression (LR)	0.93	1.695	0.944	1.58	1.2543	0.1407	0.8637
الاستیک نت Elastic net regression (ENR)	1	2.092	0.636	1.51	1.2543	0.2795	0.9987
بهترین پیش‌بینی بی طرفانه خطی ژنومی Genomic best linear unbiased prediction (G-BLUP)	0.69	1.2543	-1.371*10 ⁻⁵	1.66	7.827*10 ⁻⁶	1.035*10 ⁻⁵	0.4704
بیزرگرسیون ستیغی Bayes ridge regression (BRR)	0.9	0.301	-0.204	1.6	0.007	0.104	0.8036
بیزلاسو Bayes lasso (BL)	0.88	0.302	-0.188	1.58	0.016	0.1	0.783
بیز A Bayes A (BA)	0.94	0.442	-0.323	1.59	0.005	0.157	0.8789
بیز B Bayes B (BB)	0.93	0.3645	-0.3237	1.63	-0.012	0.1439	0.8674
بیز C Bayes C (BC)	0.92	0.337	-0.248	1.58	0.009	0.132	0.8528
بیز D Bayes D (BD)	0.94	0.406	-0.305	1.6	-0.001	0.151	0.8928
فضای هیلبرت با هسته بازآفرین Reproducing kernel Hilbert space Regression (RKH)	0.97	0.284	-0.298	1.62	-0.007	0.130	0.942
ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی Support vector regression (SVR)	0.86	1.635	1.010	0.04	1.254	0.146	0.7351

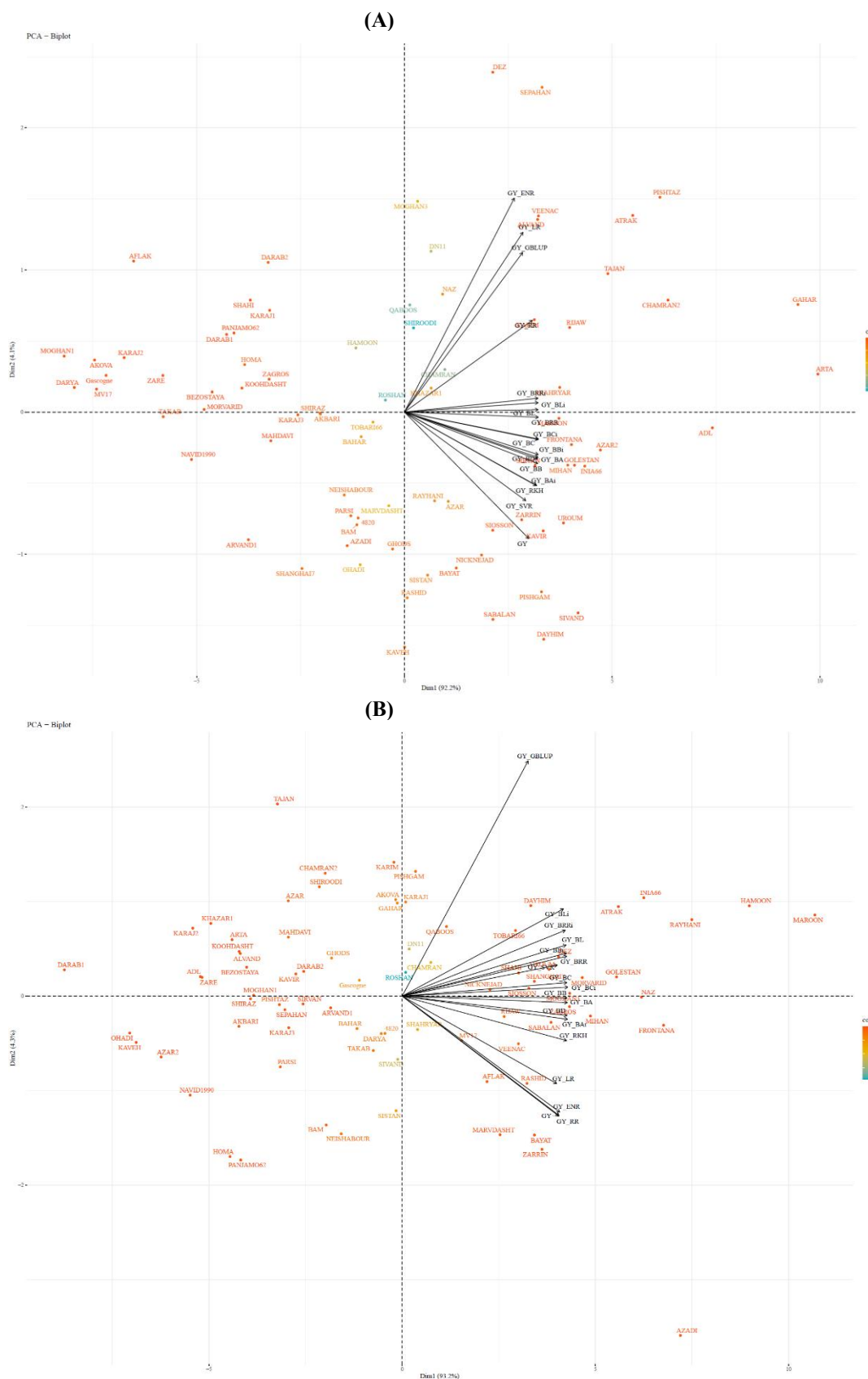
این یافته با نتایج برخی مطالعات پیشین در زمینه تفاوت عملکرد مدل‌های گزینش ژنومی همخوانی دارد. جولیان و همکاران (Juliana et al., 2021) نشان دادند که مدل Bayes B در برخی جمعیت‌های گندم، دقت پیش‌بینی بالاتری نسبت به GBLUP برای مقاومت به بلاست گندم داشتند. با این حال، عملکرد مدل‌های گزینش ژنومی به معماری ژنتیکی صفت، ساختار جمعیت و شرایط محیطی وابسته است. در همین راستا، لانگ و همکاران (Long et al., 2011) در پیش‌بینی عملکرد دانه گندم، با مقایسه مدل ϵ -SVR و مدل‌های بیزی، افزایش ۵/۱۷ درصدی همبستگی پیرسون را در مدل ϵ -SVR گزارش کردند. این نتایج نشان می‌دهد که هیچ مدل واحدی را نمی‌توان برای همه صفات و جمعیت‌ها به عنوان مدل برتر در نظر گرفت و انتخاب مدل مناسب باید با توجه به ویژگی‌های ژنتیکی و محیطی صفت انجام شود.

تجزیه به مؤلفه‌های اصلی یکی از مهم‌ترین، ساده‌ترین و پرکاربردترین ابزارهای چندمتغیره می‌باشد که هدف آن کاهش پیچیدگی داده‌ها در تعدادی مؤلفه اصلی است (Abdi et al., 2023). در مطالعه حاضر، به منظور شناسایی ساختار جمعیتی و گروه‌بندی ارقام گندم نان مورد بررسی بر اساس عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورده شده توسط مدل‌های مختلف، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) و تجزیه خوشه‌ای (Cluster Analysis) در هر دو شرایط آبیاری نرمال و دیم انجام شد (شکل ۳).

تجزیه به مؤلفه‌های اصلی: در شرایط آبیاری نرمال، با توجه به زاویه بین بردارها همبستگی بالایی بین شاخص‌ها مشاهده شد. مؤلفه اول با تبیین ۹۲/۲ درصد از واریانس کل، بیشترین سهم را در توضیح تغییرات ارزش‌های اصلاحی عملکرد دانه داشت. شاخص‌های مربوط به روش‌های مختلف برآورد ارزش‌های اصلاحی که با استفاده از نرم‌افزارهای R و iPat به دست آمدند، در این مؤلفه قرار گرفتند. با توجه به الگوی پراکنش ژنوتیپ‌ها و شاخص‌های ارزش‌اصلاحی در بای‌پلات (شکل ۳A)، ژنوتیپ‌های آرتا، عدل، گلستان، آذر۲، شهریار، فرنثانا، سیوند، پیشگام، زرین، سیروند، کویر و اوروم، مقادیر بالاتری از شاخص‌های ارزش‌اصلاحی را در مؤلفه اول نشان دادند، در حالی که ژنوتیپ‌های آکوا، افلاک، کرج۲، دریا، مغان۱، MV17، گاسکوژن، بزوستایا، مروارید، زارع، زاگرس، شاهی، کرج۱،

کوهدشت، پنجامو۶۲ و داراب۱ در این مؤلفه، ارزش‌های اصلاحی پایین‌تری داشتند. مؤلفه دوم ۴/۱ درصد از واریانس کل را تبیین کرد و عمدتاً با شاخص‌های ارزش‌اصلاحی برآورده شده با استفاده از نرم‌افزار iPat ارتباط داشت. ژنوتیپ‌های گهر، چمران، تجن، اترک، دز، سپاهان، الوند، ویناک، اینیا۶۶، میهن، ریجاول، کریم و مارون در این مؤلفه مقادیر بالاتری از ارزش‌های اصلاحی را نشان دادند، در حالی که ژنوتیپ‌های نوید۱۹۹۰، تک‌آب، هما، اروند۱ و مهدوی دارای مقادیر پایین‌تری بودند (شکل ۳A).

در شرایط دیم، مؤلفه اول با تبیین ۹۳/۲ درصد از واریانس کل، بیشترین نقش را در توضیح تغییرات شاخص‌های ارزش‌اصلاحی برآورده شده ایفا کرد. با توجه به الگوی پراکنش در بای‌پلات، ژنوتیپ‌های مارون، هامون، ریحانی، اترک، اینیا۶۶، گلستان، دیهیم، مروارید، ناز و آزادی در سمت مثبت مؤلفه اول و در راستای بردارهای شاخص‌های ارزش‌اصلاحی قرار گرفتند. در مقابل، ژنوتیپ‌های داراب۱، آذر۲، نوید۱۹۹۰، عدل، زرع و کوهدشت در سمت منفی این مؤلفه واقع شدند. مؤلفه دوم در شرایط دیم ۴/۳ درصد از واریانس کل را تبیین کرد و عمدتاً تفاوت‌های جزئی میان الگوی برآورد مدل‌های انتخاب ژنومی را نشان داد. در این راستا، بردار مدل GBLUP و برخی از مدل‌های بیزی در جهت مثبت مؤلفه دوم قرار گرفتند، در حالی که بردار مدل‌های انقباضی، به‌ویژه RR و ENR به سمت منفی این محور متمایل بودند. بر این اساس، ژنوتیپ‌های تجن، چمران۲، کریم، پیشگام و شهریار در ناحیه مثبت مؤلفه دوم قرار گرفتند، در حالی که ژنوتیپ‌های زرین، بیات، مروودشت، رشید، افلاک و MV17 در سمت منفی مؤلفه دوم مشاهده شدند (شکل ۳B). در مطالعه‌ای ربیعان و همکاران (Rabieyan et al., 2023) با استفاده از بای‌پلات PCA در مجموعه‌ای از ژنوتیپ‌های گندم نان، گزارش کردند که مؤلفه‌های اول و دوم به ترتیب ۵۶/۲ و ۳۴ درصد از واریانس کل را تبیین کرده و ارقام بام، عدل، کریم، آذر۲، چمران۲، پیشگام و فلات در گروه ژنوتیپ‌های دارای عملکرد بالا در هر دو شرایط آبیاری نرمال و دیم قرار گرفتند.



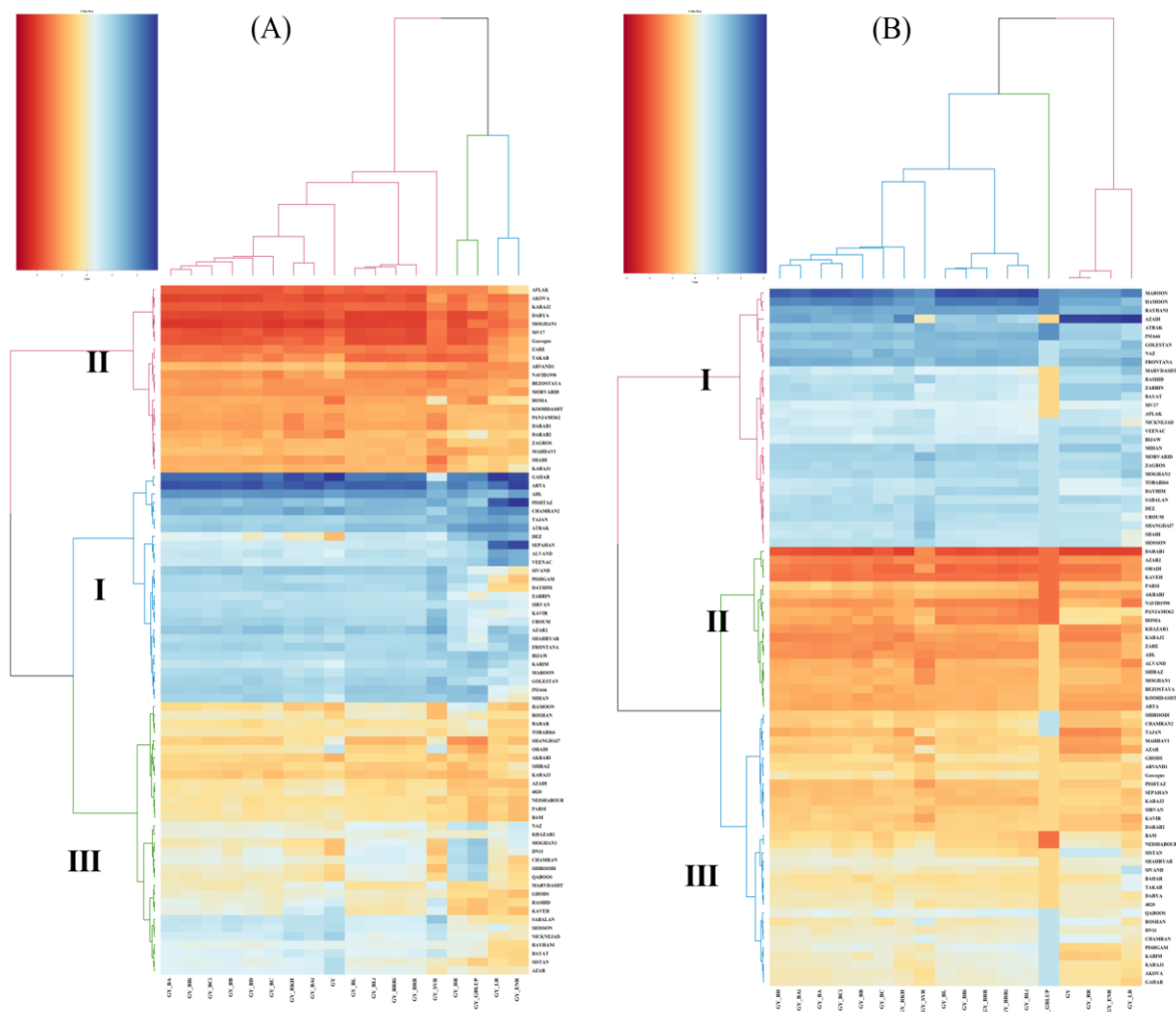
شکل ۳- بای پلات تجزیه به مؤلفه‌های اصلی بر اساس شاخص‌های گزینش ژنومی مورد مطالعه در ارقام گندم. (A) در شرایط آبیاری نرمال؛ (B) در شرایط دیم

Figure 3. Biplot of principal component analysis based on genomic selection indices studied in wheat cultivars. (A) Under normal irrigation conditions; (B) Under rain-fed conditions.

ویناک، اینیا ۶۶، میهن، ریجاو، کریم، مارون، گلستان، آذر ۲، شهریار، فرانتانا، سیوند، پیشگام، دیهیم، زرین، کویر و اوروم بود که از میانگین ارزش‌اصلاحی ژنومی بالا و مطلوبی برخوردار بودند. خوشه دوم شامل ارقام افلاک، آکوا، کرج ۲، دریا، مغان ۱، MV17، گاسکوژن، بزوستایا، مروارید، نوید ۱۹۹۰ بود که ارزش‌های اصلاحی ژنومی پایین‌تری نشان دادند. مابقی ارقام که در خوشه سوم قرار گرفتند، از نظر ارزش‌اصلاحی ژنومی در حد متوسط قرار داشتند (شکل ۴A).

تجزیه خوشه‌ای: دندوگرام حاصل از تجزیه خوشه‌ای ارقام گندم نان بر اساس ارزش‌های اصلاحی ژنومی، در شکل ۴ برای شرایط آبیاری نرمال و دیم ارائه شده است. در این تجزیه، ارقام در هر دو محیط در سه خوشه اصلی قرار گرفتند که بر اساس میانگین ارزش‌اصلاحی ژنومی عملکرد دانه، به سه گروه مطلوب، متوسط و نامطلوب تفکیک شدند.

در شرایط آبیاری نرمال، خوشه اول شامل ارقام گهر، آرتا، عدل، پیشتا، چمران ۲، تجن، اترک، دز، سپاهان، الوند،



شکل ۴- دندروگرام تجزیه خوشه‌ای برای ارقام گندم. (A) در محیط آبیاری نرمال؛ (B) در محیط دیم

Figure 4. Dendrograms representing the cluster analysis of wheat cultivars grown in (A) normal irrigation and (B) rainfed environments.

اصلاحی حاصل از مدل‌های Bayes C, Bayes B, Bayes A, BRR و Bayes D به‌ترتیب ۳۸، ۴۴، ۴۲، ۴۶ و ۲۱ بود. همچنین، برای مدل‌های BL، ENR، GBLUP، LR، RKHS، RR و rrBLUP به‌ترتیب ۴۶، ۸۴، ۳۶، ۸۳، ۱۷، ۲۳، ۳۴ و ۱۵ MTA شناسایی شد.

در شرایط دیم براساس مدل MLM در مجموع ۳۹۴ ارتباط نشانگر به‌ترتیب تعداد ۹۵، ۲۷۹ و ۲۰ نشانگر بر روی ژنوم‌های A، B و D شناسایی شدند. ژنوم B به‌طور چشمگیری تعداد ارتباط نشانگر-صفت بیشتری در مقایسه با سایر ژنوم‌ها نشان داد و کروموزوم 6B با ۱۶۴ ارتباط نشانگر-صفت بالاترین تعداد نشانگرهای معنی‌دار را داشت.

از میان نشانگرهای شناسایی‌شده در شرایط آبیاری نرمال، چهار نشانگر شامل rs63088، rs58821، rs16655 و rs20678 به‌صورت مشترک با عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی مرتبط بودند. این نشانگرها به‌ترتیب در جایگاه‌های ۱۷/۰۸، ۶۹/۴۱، ۹/۲۸ و ۲/۲۷ سانتی‌مورگان روی کروموزوم‌های 3B، 2B، 7A و 7B قرار داشتند. در شرایط دیم نیز دو نشانگر rs23370 و rs51942 به‌صورت مشترک بین عملکرد دانه و ارزش‌های اصلاحی ژنومی شناسایی شدند. این نشانگرها به‌ترتیب در جایگاه‌های ۸۵/۴۵ و ۴۷/۸۳ سانتی‌مورگان روی کروموزوم‌های 1A و 6B قرار داشتند (جدول ۸).

مکان‌های کروموزومی مشترک در مطالعات پیشین نیز گزارش شده است. در یک مطالعه تجزیه ارتباطی با استفاده از ۴۳۲ ژنوتیپ گندم و آرایه SNP 660K، تعداد ۴۰ ناحیه مرتبط با پایداری عملکرد در شرایط خشکی شناسایی شد. چهار ناحیه روی کروموزوم‌های 1A، 2B، 3A و 7B با بیش از دو شاخص عملکردی مرتبط بودند و یک QTL جدید برای پایداری عملکرد در خشکی گزارش شد (Ed- Zhao et al., 2024). ژائو و همکاران (Daoudy et al., 2023) نیز با بررسی ۵۰۲ ژنوتیپ گندم در شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی، هشت SNP پایدار مرتبط با پایداری صفات عملکردی را شناسایی کردند که روی کروموزوم‌های 2A، 2D، 3B، 4A، 5B، 5D و 7D قرار داشتند. این یافته‌ها بر وجود نواحی ژنومی نسبتاً پایدار در کنترل صفات مرتبط با عملکرد گندم تحت شرایط متفاوت رطوبتی تأکید می‌کند.

در شرایط دیم نیز ارقام در سه خوشه قرار گرفتند. خوشه اول شامل ارقامی مانند مارون، هامون، ریحانی، آزادی، اترک، اینیا۶۶، گلستان، ناز، فرانتانا، رشید، مرودشت، زرین، بیات بود که از نظر ارزش‌های اصلاحی ژنومی برآورد شده بر اساس عملکرد دانه در سطح بالا و مطلوبی قرار داشتند. در خوشه دوم ارقامی مانند داراب ۱، آذر ۲، اوحدی، کاوه، خزر ۱، کرج ۲، زارع، عدل، الوند، بزوستایا قرار گرفتند که مقادیر پایین‌تری از ارزش‌اصلاحی ژنومی را نشان دادند. سایر ارقام نیز در خوشه سوم قرار گرفتند که از نظر ارزش‌اصلاحی ژنومی در حد متوسط بودند (شکل ۴B). نتایج نشان داد که گروه‌بندی ارقام بر پایه ارزش‌های اصلاحی ژنومی تا حدودی تحت تأثیر شرایط محیطی قرار دارد؛ به‌طوری که برخی ارقام در دو محیط در خوشه‌های متفاوتی قرار گرفتند. این موضوع می‌تواند بیانگر تفاوت واکنش ژنوتیپ‌ها و نیز تغییر در توان پیش‌بینی ارزش‌اصلاحی آن‌ها در شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی باشد. این نتایج با گزارش کاکایی و همکاران (Kakaei et al., 2024) هم‌خوانی داشت. آنان در مطالعه‌ای بر روی ارقام گندم نان در شرایط تنش خشکی نشان دادند که ژنوتیپ‌های بزوستایا، سیسون، طوس و الوند در یک خوشه مجزا قرار گرفتند، در حالی که ارقام شاه‌پسند، امید، نوید و شهریار و نیز ارقام متحمل‌تر شامل پیشگام، میهن و زارع در خوشه‌های دیگر تفکیک شدند.

مطالعات ارتباط ژنومی برای صفت عملکرد دانه براساس شاخص‌های ارزش‌های اصلاحی ژنومی در شرایط نرمال و تنش خشکی: نقشه‌برداری ارتباطی برای صفت عملکرد دانه در هر دو شرایط آبیاری نرمال و دیم، به‌صورت جداگانه و با استفاده از مدل خطی مخلوط (MLM) انجام شد. در شرایط آبیاری نرمال، براساس مدل MLM در مجموع ۵۰۳ ارتباط نشانگر-صفت (Marker-trait associations; MTAs) شناسایی شد که از این میان ۲۸۱، ۲۰۸ و ۷ نشانگر به‌ترتیب بر روی ژنوم‌های A، B و D قرار داشتند و موقعیت ۷ نشانگر روی کروموزوم‌ها مشخص نبودند؛ بنابراین، ژنوم A بیشترین تعداد نشانگرهای معنی‌دار را نشان داد. بر اساس نتایج حاصل از مدل MLM برای صفت عملکرد دانه، ۴۵ ارتباط نشانگر-صفت بر روی کروموزوم‌های 3B، 2B، 7A، 6B، 4A، 1B، 2D، 5A و 7D به‌دست آمد. تعداد MTAهای شناسایی‌شده برای ارزش‌های

هستی‌شناسی (GO) و شناسایی مسیرهای متابولیکی (KEGG Pathways): پس از هم‌ردیف‌سازی توالی‌های اطراف نشانگرهای SNP مشترک و دارای بالاترین سطح معنی‌داری با ژنوم مرجع گندم نان، ژن‌های واقع در مجاورت این نشانگرها شناسایی شدند سپس نقش آن‌ها در فرآیندهای بیولوژیکی و مولکولی مهم مورد مطالعه قرار گرفتند. نتایج نشان داد که در شرایط آبیاری نرمال، ژن‌های مرتبط با عملکرد دانه بیشتر در اجزای غشایی و در عملکردهایی نظیر اتصال ATP، اتصال پروتئین و فعالیت متیل‌ترانسفراز نقش داشتند. در مقابل، تحت شرایط دیم، مکان‌های سلولی نظیر واکوئل و میتوکندری و عملکردهای مرتبط با پروتئولیز، یوبی‌کویتیناسیون، فعالیت کیناز و پاسخ به تنش بیشتر شناسایی شدند که بیانگر تغییرات در شبکه‌های متابولیک و پیام‌رسانی گیاه در پاسخ به کمبود آب است. (جدول ۹ و ۱۰).

همچنین بر اساس نتایج بررسی‌های بیوانفورماتیک در پایگاه DAVID، مسیرهای زیستی فنیل‌آلانین آمونیاک‌لیاز (PAL)،

متابولیسم آرژنین و پرولین، پراکسیداسیون لیپیدی مانند اسفنگولیپیدها و اسید لیپوئیک مرتبط با صفت عملکرد و ارزش‌های اصلاحی مرتبط در شرایط نرمال و تنش خشکی در گندم شناسایی شدند که در ادامه تفسیر هر کدام از مسیرهای ژنی شناسایی شده آورده شده است (جدول ۱۱).

متابولیسم فنیل‌آلانین (Phenylalanine metabolism): نشانگر rs49926 با محدوده ژن *TraesCS2B02G398200* کدکننده آنزیم فنیل‌آلانین آمونیاک‌لیاز (PAL)، هم‌پوشانی داشت. PAL به‌عنوان آنزیم آغازگر مسیر فنیل‌پروپانویید، تبدیل فنیل‌آلانین به اسید سینامیک را کاتالیز کرده و در بیوسنتز ترکیبات فنلی، فلاونوئیدها و لیگنین نقش دارد (Olsen et al., 2008; Wu et al., 2016; Raza et al., 2021). این ترکیبات در رشد، نمو و پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی و زیستی نقش مهمی دارند (Yadav et al., 2020). بنابراین، ژن *TraesCS2B02G398200* می‌تواند به‌عنوان یک ژن کاندید بالقوه مرتبط با عملکرد و سازگاری گندم در شرایط مورد مطالعه مطرح باشد (شکل ۶A).

جدول ۸- نشانگرهای مشترک شناسایی شده برای صفت عملکرد دانه در شرایط آبیاری نرمال و دیم

Table 8. Common markers identified for grain yield trait under normal irrigation and rainfed conditions

نشانگر Markers	صفات trait
rs63088	GY , BRR
rs23370	GY , BA _i , RKH , RR , SVR
rs58821	GY , LR
rs16655	GY , BA , ENR
rs20678	GY , BC _i
rs51942	GY , GBLUP , trBLUP

GY: عملکرد، BRR: رگرسیون ستیغی، RKH: فضای هیلبرت با هسته بازآفرین، RR: رگرسیون ستیغی، SVR: ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی، LR: لاسورگرسیون،

BA: بیز، ENR: الاستیک نت رگرسیون، BC_i: بیز C، GBLUP: بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی ژنومی، i: برآورد شده بر اساس نرم‌افزار iPat

GY: performance, BRR: Bayesian Ridge Regression, RKH: Reproducing kernel Hilbert space Regression, RR: Ridge Regression, SVR: Support Vector Regression, LR: Lasso regression, BA: Bayes A, ENR: Elastic Net Regression, BC_i: Bayes C, Gblup: best linear unbiased prediction, i: Estimated based on iPat software

جدول ۹- نشانگر، GENE ID و مسیرهای معنی دار شناسایی شده

Table 11. Marker, GENE ID and significant pathways identified

شناسه ژن GENE ID	ژن‌های مرتبط Related Genes	مسیر KEGG KEGG pathway
TraesCS2B02G398200	Phenylalanine ammonia-lyase-like (LOC123046106)	Phenylalanine metabolism
TraesCS5A02G375000	Ornithine aminotransferase, mitochondrial-like (LOC123104911)	Arginine and proline metabolism
TraesCS3D02G304600	Lipoyl synthase 1, chloroplastic (LOC123079298)	Lipoic acid metabolism
TraesCS7B02G092300	Sphinganine C4-monooxygenase1-like (LOC123160900)	Sphingolipid metabolism

متابولیسم اسید لیوئیک و اسفنگولیپیدها (Lipoic acid and sphingolipid metabolism): نشانگر rs4806 با محدوده ژن *TraesCS3D02G304600* هم‌پوشانی داشت که با مسیر متابولیسم اسید لیوئیک مرتبط بود. همچنین، نشانگر rs63548 با ژن *TraesCS7B02G092300* هم‌پوشانی نشان داد که با مسیر متابولیسم اسفنگولیپیدها مرتبط است (شکل ۶B). اسفنگولیپیدها از اجزای مهم غشای سلولی بوده و در حفظ ساختار و عملکرد غشا و پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی نقش دارند (Ahmad et al., 2014; Gaber et al., 2021).

متابولیسم آرژنین و پرولین (Arginine and proline metabolism): نشانگر rs5877 با محدوده ژن *TraesCS5A02G375000* هم‌پوشانی داشت که در متابولیسم آرژنین و پرولین نقش دارد. پرولین در گیاهان از مسیرهای مختلفی سنتز می‌شود و یکی از مسیرهای جایگزین تولید آن، توسط آرژیناز (ARG) به اورنیتین تبدیل شده و سپس اورنیتین به وسیله آنزیم اورنیتین- δ -آمینوترانسفراز (OAT) به P5C/GSA تبدیل و در ادامه توسط P5CR به پرولین تبدیل می‌شود (Funck et al., 2008; Furlan et al., 2020). با توجه به نقش پرولین در پاسخ گیاه به تنش‌های محیطی، ژن *TraesCS5A02G375000* می‌تواند به‌عنوان یک ژن کاندید بالقوه مرتبط با سازگاری گندم با شرایط تنش خشکی مطرح شود (شکل ۶C).

شکل ۶- مسیرهای متابولیکی شناسایی شده در تحلیل KEGG شامل متابولیسم فیل آلانین (A)، متابولیسم اسفنگولیپیدها (B) و متابولیسم آرژنین و پرولین (C)

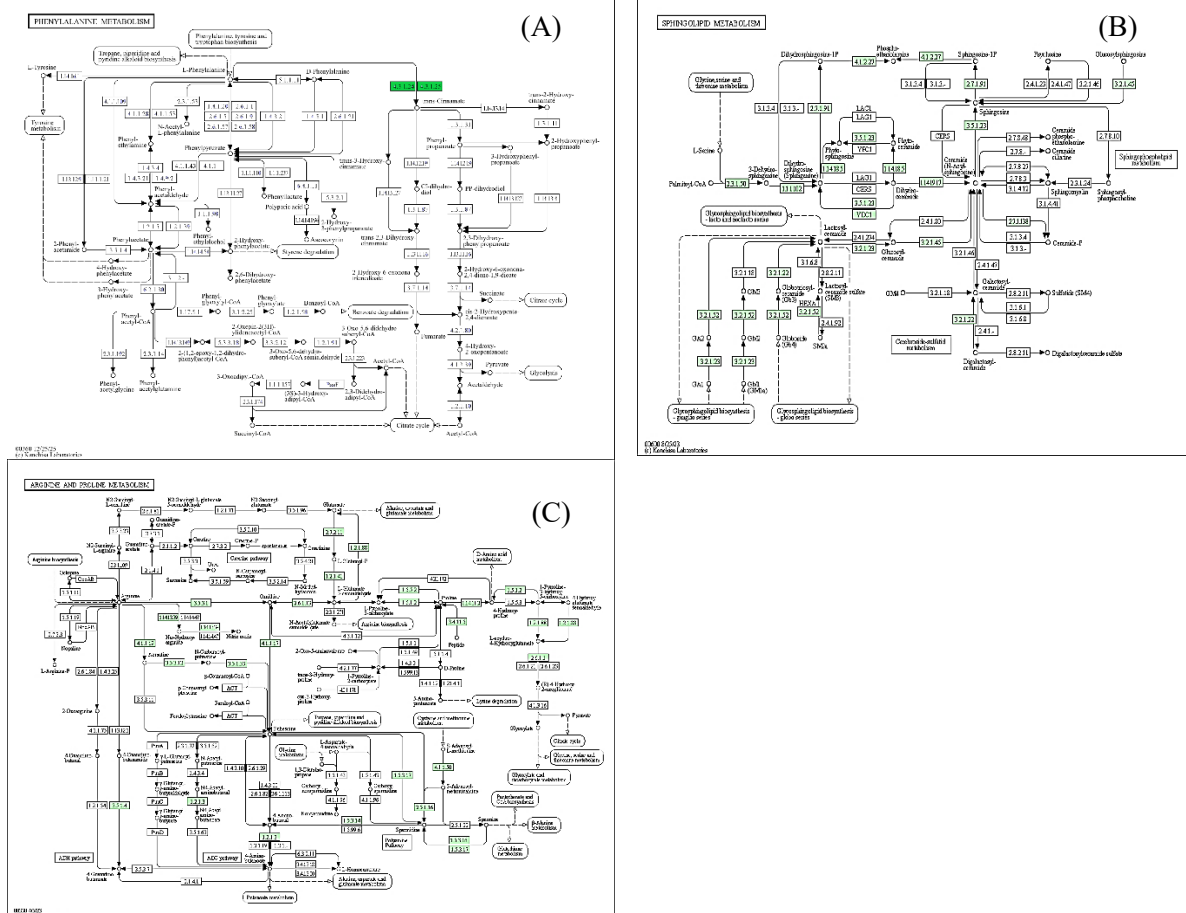


Figure 6. Metabolic pathways identified through KEGG analysis, including phenylalanine metabolism (A), sphingolipid metabolism (B), and arginine and proline metabolism (C).

جدول ۱۰- توصیف ژن‌های هم‌پوشان با نشانگرهای متناسب در صفت عملکرد دانه گندم در شرایط آبیاری نرمال

Table 10. Description of overlapping genes with associated markers in wheat grain yield trait under normal irrigation conditions

SNP	کروموزوم Chromosome	جایگاه Position (cM)	صفات Trait	اجزا سلولی Cellular Component	عملکرد مولکولی Molecular Function	فرآیند بیولوژیکی Biological Process
rs49666	4A	112.315	BLUP	Integral component of membrane	ATP hydrolysis activity	
rs6588	4B	77.668	BLUP	tRNA (m1A) methyltransferase complex	Monooxygenase activity; iron ion binding; heme binding	
rs7939	4D	66.138	BB	Integral component of membrane	Oxidoreductase activity	
rs23052	7A	1.137	BL-i	Integral component of membrane	Protein binding	
rs61000	2B	0	ENR	tRNA (m1A) methyltransferase complex	ATP hydrolysis activity	
rs1682	7A	15.03	ENR	Integral component of membrane	Monooxygenase activity	
rs16545	7A	10.479	ENR	Integral component of membrane	Heme binding	Defense response
rs8585	7A	10.479	ENR	Integral component of membrane	Iron ion binding	Defense response
rs28765	2B	0	ENR	tRNA (m1A) methyltransferase complex	Oxidoreductase activity	tRNA methylation
rs61092	3D	54.81	GY,BLUP		Carbohydrate binding	
rs30128	2B	6.832	GY,ENR		Protein kinase activity; ATP binding	Protein phosphorylation
rs7684	2B	69.414	BL		ADP binding	Defense response
rs12136	7A	10.479	BA			Defense response
rs45142	3A	90.077	GY,SVR		Protein binding	
rs55056	3B	7.98	GY,BA		protein kinase activity.ATP binding.polysaccharide binding	Carbohydrate metabolic process
rs58885	3A	142.465	GY,SVR		polygalacturonase activity	Carbohydrate metabolic process
rs46969	3A	17.079	GY,BLUP		hydrolase activity, hydrolyzing O-glycosyl	Carbohydrate metabolic process
rs10993	7B	50.057	SVR			
rs52187	1A	117.878	RR			
rs2763	6A	98.254	LR		Protein binding	
rs25238	2B	91.03	LR			
rs39852	7D	12.51	gBLUP		ADP binding	Defense response
rs2742	5B	64.992	GY,ENR		protein kinase activity,protein serine/threonine kinase activity	Protein phosphorylation
rs43768	2A	59.228	BRR		DNA binding,zinc ion binding	Defense response
rs48284	3B	78.498	BRR	Nascent polypeptide-associated complex		
rs464	2A	75.455	GY,BLUP		Protein binding	

SNP: تک‌نوکلئوتید چندشکلی؛ BLUP: بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی؛ BB: بی‌بی؛ BL-i: بی‌لاسو؛ ENR: الاستیک نت رگرسیون؛ GY: عملکرد؛ BL: بی‌لاسو؛ BA: بی‌لاسو؛

بی‌بی؛ SVR: ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی؛ RR: رگرسیون ستیغی؛ LR: لاسو رگرسیون؛ BRR: بی‌زرگرسیون ستیغی؛ i: برآورد شده بر اساس نرم‌افزار iPat

SNP: Single nucleotide polymorphism, BLUP: best linear unbiased prediction, BB: BayesB, BL-i: Bayes-lasso iPat, ENR: Elastic Net Regression, GY: Performance, BL: Bayes-lasso, BA: BayesA, SVR: Support vector regression, RR: Ridge regression, LR: Lasso regression, BRR: Bayes ridge regression, i: Estimated based on iPat software

جدول ۱۰- توصیف ژن‌های هم‌پوشانی با نشانگرهای متناسب در صفت عملکرد دانه گندم در شرایط دیم

Table 10. Description of overlapping genes with associated markers in wheat grain yield trait under dryland condition

SNP	جایگاه کروموزوم Chromosome	Position (cM)	صفات Trait	اجزا سلولی Cellular Component	عملکرد مولکولی Molecular Function	فرآیند بیولوژیکی Biological Process
rs52083	4B	35.0175	BB		Ubiquitin-protein transferase activity	Protein polyubiquitination
rs6005	3B	26.175	BB			
rs6722	7A	135.625	GY, gBLUP		ATP binding; PIP kinase activity; PI4P5K activity	Phosphatidylinositol metabolic process
rs37517	6D	116.526	BA			
rs21485	5A	5.684	BLUP		rRNA (uridine-N3)-methyltransferase activity	rRNA base methylation
rs3599	7B	52.33	BLUP		Catalytic activity	
rs16869	3B	1.137	BLUP			
rs8765	6A	25.146	GY, BLUP	vacuole	Serine-type carboxypeptidase activity	Proteolysis
rs32540	5B	58.161	BB-i	endoplasmic reticulum, integral component of membrane	ER retention sequence binding	protein retention in ER lumen
rs38185	5A	12.504	rrBLUP		GTPase activity; GTP binding	
rs37260	6D	116.526	GY, BA-i		Protein binding	
rs165	1B	27.3	BL-i	Nucleus; integral component of membrane	DNA binding, NAD ⁺ ADP-ribosyltransferase ac	DNA repair; protein ADP-ribosylation; oxidative stress response
rs14355	2B	71.688	BA		Protein binding	Protein ubiquitination
rs9700	5B	58.161	GY, BB-i		Hydrolase activity (O-glycosyl compounds)	carbohydrate metabolic process
rs6722	7A	135.625	GY, gBLUP		ATP binding, phosphatidylinositol phosphate kinase activity, 1-phosphatidylinositol	Phosphatidylinositol metabolic process
rs58777	5A	40.028	GY, BL	Mitochondrion	catalytic activity, ornithine-oxo-acid transaminase activity, zinc ion binding, transamin	ornithine catabolic process, response to oxidative stress, response to heat, response to flooding, response

SNP: تک‌نوکلئوتید چندشکلی؛ BLUP: بهترین پیش‌بینی بی‌طرفانه خطی؛ BB: بی‌بی؛ BL-i: بی‌لاسو؛ ENR: الاستیک نت رگرسیون؛ GY: عملکرد؛ BL: بی‌لاسو؛ BA: بی‌آ؛ SVR: ماشین بردار پشتیبان رگرسیونی؛ RR: رگرسیون ستیغی؛ LR: لاسو رگرسیون؛ BRR: بی‌رگرسیون ستیغی؛ i: برآورد شده بر اساس نرم‌افزار iPat
 SNP: Single nucleotide polymorphism, BLUP: best linear unbiased prediction, BB: BayesB, BL-i: Bayes-lasso iPat, ENR: Elastic Net Regression, GY: Performance, BL: Bayes-lasso, BA: BayesA, SVR: Support vector regression, RR: Ridge regression, LR: Lasso regression, BRR: Bayes ridge regression, i: Estimated based on iPat software

را در سازگاری گندم با تنش خشکی تایید کرد. بر اساس این یافته‌ها، پیشنهاد می‌شود در مطالعات آتی، از نشانگرهای مهم شناسایی‌شده پس از طی مراحل اعتبارسنجی (Validation) در جمعیت‌های مستقل، برای گزینش کمک‌شده با نشانگر (Marker-Assisted Selection) در جمعیت‌های گسترده‌تر استفاده شود. همچنین، بررسی تعامل میان ژن و محیط ($G \times E$) بر روی ژن‌های کاندید شناسایی‌شده در شرایط تنش‌های مختلف، می‌تواند به درک دقیق‌تر مکانیسم‌های تحمل به خشکی و توسعه ارقام مقاوم‌تر کمک کند.

به‌طور کلی نتایج مطالعه حاضر نشان داد که گزینش ژنومی با استفاده از مدل‌های بی‌بی، در برآورد ارزش‌های اصلاحی برای عملکرد دانه و صفات زراعی در هر دو شرایط آبیاری نرمال و دیم، دقت بالایی دارد. شناسایی ارقام برتر مانند گهر و آرتا در شرایط آبیاری و مارون و هامون در شرایط دیم، امکان انتخاب سریع‌تر ژنوتیپ‌های مطلوب را در برنامه‌های به‌نژادی فراهم می‌کند. همچنین، یافته‌های حاصل از مطالعات GWAS و تحلیل هستی‌شناسی ژن، نقش حیاتی ژن‌های مرتبط با متابولیسم اسیدهای آمینه (مانند PAL و آرژنین) و مسیرهای پراکسیداسیون لیپیدی

References

- Abdi, H., Alipour, H., Bernousi, I. and Jafarzadeh, J. (2023). Evaluation of population structure in some bread and durum wheat genotypes using SNP markers and PCA and DAPC methods. *Plant Genetic Research*, 10(1): 95-110 (In Persian).
<https://doi.org/10.22034/pgr.10.1.6>
- Ahmad, P., Jamsheed, S., Hameed, A., Rasool, S., Sharma, I., Azooz, M.M. and Hasanuzzaman, M. (2014). Drought stress induced oxidative damage and antioxidants in plants. In *Oxidative damage to plants* (pp. 345-367). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00011-3>
- Alemu, A., Åstrand, J., Montesinos-López, O.A., Sánchez, J.I.Y., Fernández-González, J., Tadesse, W., Vetukuri, R.R., Carlsson, A.S., Ceplitis, A., Crossa, J., Ortiz, R. and Chawade, A. (2024). Genomic selection in plant breeding: Key factors shaping two decades of progress. *Molecular Plant*, 17(4): 552-578.
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2024.03.007>
- Alipour, H., Bihamta, M.R., Mohammadi, V., Peyghambari, S.A., Bai, G. and Zhang, G. (2017). Genotyping-by-sequencing (GBS) revealed molecular genetic diversity of Iranian wheat landraces and cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1293.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01293>
- Ed-Daoudy, L., El Gataa, Z., Sbabou, L. and Tadesse, W. (2024). Genome-wide association and genomic prediction study of elite spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought conditions across different locations. *Plant Gene*, 39: 100461.
<https://doi.org/10.1016/j.plgene.2024.100461>
- FAO. (2022). Crop prospects and food situation. Quarterly global report. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.
- Ficht, A., Konkin, D.J., Cram, D., Sidebottom, C., Tan, Y., Pozniak, C. and Rajcan, I. (2023). Genomic selection for agronomic traits in a winter wheat breeding program. *Theoretical and Applied Genetics*, 136: 38.
<https://doi.org/10.1007/s00122-023-04294-1>
- Fradgley, N., Gardner, K.A., Bentley, A.R., Howell, P., Mackay, I.J., Scott, M.F. and Cockram, J. (2023). Multi-trait ensemble genomic prediction and simulations of recurrent selection highlight importance of complex trait genetic architecture for long-term genetic gains in wheat. *in silico Plants*, 5(1): diad002.
<https://doi.org/10.1093/insilicoplants/diad002>
- Funck, D., Stadelhofer, B. and Koch, W. (2008). Ornithine- δ -aminotransferase is essential for arginine catabolism but not for proline biosynthesis. *BMC Plant Biology*, 8(1): 40.
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-40>
- Furlan, A.L., Bianucci, E., Giordano, W., Castro, S. and Becker, D.F. (2020). Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 151: 566-578.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.010>
- Gaber, A., Refat, M.S., Belal, A.A., El-Deen, I.M., Hassan, N., Zakaria, R. and Saied, E.M. (2021). New mononuclear and binuclear Cu (II), Co (II), Ni (II), and Zn (II) thiosemicarbazone complexes with potential biological activity: antimicrobial and molecular docking study. *Molecules*, 26(8): 2288.
<https://doi.org/10.3390/molecules26082288>
- Haghi Asl, N., Darvishzadeh, R., Alipour, H., Fatanatvash, S., & Arzhang, S. (2025). Genomic selection for grain yield in maize (*Zea mays* L.) under normal and salinity stress conditions. *Plant Genetic Research*, 12(1):1-20 (In Persian).
<https://doi.org/10.22034/pgr.2025.2062236.1000>
- Heffner, E.L., Jannink, J.L., Iwata, H., Souza, E. and Sorrells, M.E. (2011). Genomic selection accuracy for grain quality traits in biparental wheat populations. *Crop Science*, 51(6): 2597-2606.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2011.05.0253>
- Johansson, E., Lan, Y., Olalekan, O., Kuktaite, R., Chawade, A. and Rahmatov, M. (2024). Alien introgression to wheat for food security: Functional and nutritional quality for novel products under climate change. *Frontiers in Nutrition*, 11: 1393357.
<https://doi.org/10.3389/fnut.2024.1393357>
- Juliana, P., He, X., Marza, F., Islam, R., Anwar, B., Poland, J. and Singh, P.K. (2022). Genomic selection for wheat blast in a diversity panel, breeding panel and full-sibs panel. *Frontiers in Plant Science*, 12: 745379.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.745379>

- Kakaei, M. and Mirmazloun, S.I. (2024). Evaluation of the genetic diversity and agro-morphophysiological traits of bread wheat varieties under postflowering drought stress using different statistical methods. *Journal of Genetic Resources*, 10(1): 46-56.
- Long, N., Gianola, D., Rosa, G.J. and Weigel, K.A. (2011). Application of support vector regression to genome-assisted prediction of quantitative traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 123: 1065-1074.
<https://doi.org/10.1007/s00122-011-1648-y>
- Marcussen, T., Sandve, S.R., Heier, L., Spannagl, M., Pfeifer, M., International Wheat Genome Sequencing Consortium. and Praud, S. (2014). Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 345(6194): 1250092.
- Meuwissen, T.H., Hayes, B.J. and Goddard, M. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4): 1819-1829.
<https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>
- Nyaupane, S., Poudel, M.R., Panthi, B., Dhakal, A., Paudel, H. and Bhandari, R. (2024). Drought stress effect, tolerance, and management in wheat - a review. *Cogent Food and Agriculture*, 10(1): 2296094.
<https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2296094>
- Olsen, K.M., Lea, U.S., Slimestad, R., Verheul, M. and Lillo, C. (2008). Differential expression of four Arabidopsis PAL genes; PAL1 and PAL2 have functional specialization in abiotic environmental-triggered flavonoid synthesis. *Journal of Plant Physiology*, 165(14): 1491-1499.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.11.005>
- Plavšin, I., Gunjača, J., Šatović, Z., Šarčević, H., Ivić, M., Dvojković, K. and Novoselović, D. (2021). An overview of key factors affecting genomic selection for wheat quality traits. *Plants*, 10(4): 745.
<https://doi.org/10.3390/plants10040745>
- Rabieyan, E., Bihamta, M.R., Moghaddam, M.E., Alipour, H., Mohammadi, V., Azizyan, K. and Javid, S. (2023). Analysis of genetic diversity and genome-wide association study for drought tolerance related traits in Iranian bread wheat. *BMC Plant Biology*, 23(1): 431.
<https://doi.org/10.1186/s12870-023-04416-3>
- Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C. and Foley, J.A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PloS One*, 8(6): e66428.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
- Raza, A., Su, W., Hussain, M.A., Mehmood, S.S., Zhang, X., Cheng, Y. and Lv, Y. (2021). Integrated analysis of metabolome and transcriptome reveals insights for cold tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 12: 721681.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.721681>
- Rezaei, E.E., Webber, H., Asseng, S., Boote, K., Durand, J.L., Ewert, F., Martre, P. and MacCarthy, D.S. (2023). Climate change impacts on crop yields. *Nature Reviews Earth and Environment*, 4(12): 831-846.
<https://doi.org/10.1038/s43017-023-00491-0>
- Tadesse, W., El Gataa, Z., Rachdad, F.E., El-Baouchi, A., Kehel, Z. and Alemu, A. (2023). Single- and multi-trait genomic prediction and genome-wide association analysis of grain yield and micronutrient-related traits in ICARDA wheat under drought environment. *Molecular Genetics and Genomics*, 298: 1515-1526.
<https://doi.org/10.1007/s00438-023-02074-6>
- Tessema, B.B., Liu, H., Sørensen, A.C. and Jensen, J. (2020). Strategies using genomic selection to increase genetic gain in breeding programs for wheat. *Frontiers in Genetics*, 11: 578123.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2020.578123>
- Wu, P., Guo, Q.Q. and Qin, Z.W. (2016). The fungicide propamocarb increases lignin by activating the phenylpropanoid pathway in *Cucumis sativus* L. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 57: 511-518.
<https://doi.org/10.1007/s13580-016-0049-1>
- Yadav, V., Wang, Z., Wei, C., Amo, A., Ahmed, B., Yang, X. and Zhang, X. (2020). Phenylpropanoid pathway engineering: An emerging approach towards plant defense. *Pathogens*, 9(4): 312.
<https://doi.org/10.3390/pathogens9040312>
- Yarnia, M., Arabifard, N., Khoei, F.R. and Zandi, P. (2011). Evaluation of drought tolerance indices among some winter rapeseed cultivars. *African Journal of Biotechnology*, 10(53): 10914-10922.
<https://doi.org/10.5897/AJB11.1748>

Zamani, P., Soltanloo, H., Ramezanpour, S.S., Bihamta, M.R., Alipour, H. and Poczai, P. (2022). Genome-wide association mapping and genomic prediction of agronomical traits and breeding values in Iranian wheat under rain-fed and well-watered conditions. BMC Genomics, 23: 486.

<https://doi.org/10.1186/s12864-022-08968-w>

Zhao, J., Sun, L., Gao, H., Hu, M., Mu, L., Cheng, X., Wang, J., Zhao, Y., Li, Q., Wang, P., Li, H. and Zhang, Y. (2023). Genome-wide association study of yield-related traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) under normal and drought treatment conditions. Frontiers in Plant Science, 13: 1098560.

<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1098560>