

**ORIGINAL ARTICLE**

# The Effect of Thermopriming on Transcriptional Response of Heat Stress Memory in Rapeseed

Navid Taherifar<sup>1</sup>, Hengameh Taheri<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, Mollasani, Iran.

**Correspondence**

Hengameh Taheri

Email: [taheri@asnrukh.ac.ir](mailto:taheri@asnrukh.ac.ir)

## ABSTRACT

Heat stress has detrimental effects on the growth and performance of plants through biochemical, physiological, morphological, and molecular changes. Plants have developed complex mechanisms to balance growth and tolerance to stress, allowing them to effectively defend against more severe stresses by remembering mild stress and forming heat stress memory, known as thermopriming. To investigate the role of thermopriming in inducing the transcription response of *HSFA2*, *HSFA1b* and *MIPS2* genes, the changes in the transcriptional level of the genes were studied at different times after priming and return stress in canola seedlings using the qRT-PCR technique. The results showed that the expression of these genes was not stable during the recovery period after the initial mild stress (memory phase), while their transcription level immediately after facing the second severe stress was induced at a much higher level in primed plants (P+T treatment) compared to non-primed plants (T treatment) which continued until 48 hours after return stress. Also, morphological analysis of seedlings at 7 and 14 days after release from the second stress showed that thermopriming increase the growth indices and heat tolerance in these plants through strengthening the expression of stress memory genes. Since the *HSFA1b*, *HSFA2* and *MIPS2* genes have maintained their expression level until days after the return stress, these genes can be the key components of the transcriptional memory of heat stress and be used in breeding programs and the development of heat tolerant varieties.

## KEYWORDS

Acquired heat tolerance, Thermopriming, Recurring stress, Heat stress memory genes, Rapeseed.

**How to cite**

Taherifar, N., & Taheri, H. (2024). The Effect of Thermopriming on Transcriptional Response of Heat Stress Memory in Rapeseed. *Crop Biotechnology*, 13(45), 1-14.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله پژوهشی»

# اثر پرایمینگ دمائی در پاسخ به رونویسی ژن‌های حافظه‌ای تنش گرما در گیاهچه‌های کلزا

نوید طاهری فر<sup>۱</sup>، هنگامه طاهری<sup>۱\*</sup>

### چکیده

تنش گرمایی از طریق تغییرات بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و مولکولی اثرات مضر بر رشد و عملکرد گیاهان دارد. گیاهان مکانیسم‌های پیچیده‌ای را برای متعادل کردن رشد و تحمل به تنش ایجاد کرده‌اند که به آن‌ها این امکان را می‌دهد که با به خاطر سپردن تنش‌های ملایم و شکل‌گیری حافظه‌ی تنش گرمایی که تحت عنوان پرایمینگ دمایی نامیده می‌شود، دفاع مؤثرتری در برابر تنش‌های شدیدتر داشته باشند. جهت بررسی نقش پرایمینگ دمایی در القاء پاسخ رونویسی ژن‌های *HSFA1b*، *HSFA2* و *MIPS2*، تغییرات در سطح رونویسی این ژن‌ها در ساعات زمانی مختلف پس از پرایمینگ و تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا با استفاده از تکنیک qRT-PCR مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که بیان این ژن‌ها در طول دوره‌ی بازیابی پس از فراغت از تنش ملایم اول (فاز حافظه) پایدار نیست، حال آن‌که سطح رونویسی آن‌ها بلافاصله پس از مواجهه با تنش شدید دوم در سطح بسیار بالاتری در گیاهان پرایم‌شده (تیمار P+T) نسبت به گیاهان پرایم‌نشده (تیمار T) القاء شد که تا ۴۸ ساعت بعد از تنش برگشتی نیز ادامه داشت. همچنین بررسی نتایج مورفولوژیکی گیاهچه‌ها ۷ و ۱۴ روز پس از فراغت از تنش دوم نشان داد که پرایمینگ دمایی می‌تواند از طریق تقویت بیان ژن‌های حافظه‌ی تنش باعث افزایش شاخص‌های رشدی و القاء تحمل گرمایی در این گیاهان شود. از آن‌جا که ژن‌های *HSFA1b*، *HSFA2* و *MIPS2* سطح بیان خود را تا روزها پس از تنش برگشتی حفظ کرده‌اند، لذا می‌توان این ژن‌ها را به عنوان جزء کلیدی حافظه‌ی رونویسی تنش گرمایی در نظر گرفت و از آن در برنامه‌های به‌نژادی و توسعه‌ی وارسته‌های متحمل به گرما استفاده کرد.

### واژه‌های کلیدی

پرایمینگ دمایی، تحمل گرمایی اکتسابی، تنش برگشتی، ژن‌های حافظه‌ای تنش گرمایی، کلزا.

<sup>۱</sup>گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، ملاتانی، ایران..

نویسنده مسئول:

هنگامه طاهری

ایمانامه: taheri@asnrukh.ac.ir

استناد به این مقاله:

طاهری فر، نوید و طاهری، هنگامه (۱۴۰۳). اثر پرایمینگ دمایی در پاسخ رونویسی ژن‌های حافظه‌ای تنش گرما در گیاهچه‌های کلزا. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۳(۴۵)، ۱-۱۴.

## مقدمه

گیاهان به صورت مداوم با تغییر در شرایط زیستی و غیرزیستی روبرو هستند. این تغییرات اغلب تنش‌هایی را ایجاد می‌کنند که گاهاً تکرار شونده بوده و ممکن است با گذر زمان به شدت افزایش یابند (Hilker *et al.*, 2016; Balazadeh, 2022). یکی از این تنش‌ها، افزایش دما در سطحی بالاتر از محدوده بهینه است که معمولاً به دلیل اثرات آسیب‌رسان به سلول، مانند تغییر عملکرد آنزیم‌ها، تجمع پروتئین‌های تاخورد نادرست و/یا تولید گونه‌های اکسیژن فعال، رشد و نمو گیاهان را مختل می‌کند. از سوی دیگر تنش گرما به یکپارچگی ساختاری دستگاه فتوسنتزی آسیب می‌رساند و در نتیجه تثبیت دی‌اکسید کربن را محدود می‌کند (Hasanuzzaman *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2020; Moore *et al.*, 2021). مطالعات نشان داده است که به دنبال افزایش انتشار گازهای گلخانه‌ای و ادامه سیر صعودی گرمایش جهانی، تغییرات طولانی مدت دما بر بسیاری از فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه اثر خواهد گذاشت و تهدیدی جدی در امنیت غذایی و تامین سوخت بر جای می‌گذارد (Moore *et al.*, 2021). گزارش جدید<sup>۱</sup> IPCC نشان می‌دهد که افزایش گرمایش جهانی به بیش از ۱/۵ درجه سانتی‌گراد بالاتر از سطح قبل از انقلاب صنعتی، تأثیرات گسترده‌ای بر بازده محصولات کشاورزی خواهد داشت (Masson-Delmotte *et al.*, 2022). از این رو، تنش دمایی به عنوان یک چالش مهم در در زمینه محیط زیست و کشاورزی مطرح می‌باشد و نیاز به راهکارهای کاهش این تأثیرات در جهت افزایش بهره‌وری تولیدات کشاورزی ضروری است.

گیاهان به منظور مقابله با تنش گرما از دو استراتژی تحمل ذاتی<sup>۲</sup> و اکتسابی<sup>۳</sup> بهره‌مند می‌شوند. برخلاف تحمل ذاتی که در آن گیاه ظرفیت طبیعی برای مقابله با تنش گرما دارد، در تحمل اکتسابی که تحت عناوین خوگیری یا پرایمینگ دمایی<sup>۴</sup> نیز نامیده می‌شود گیاهان قادر خواهند بود پس از اینکه طی دوره کوتاهی تحت تنش ملایم گرما قرار گرفتند (پرایمینگ)، تحمل بالایی به سطوح کشنده گرما در تنش‌های بعدی نشان دهند (Yeh *et al.*, 2012). ارتقاء قابلیت گیاهان زراعی برای آماده شدن (پرایمینگ) در برابر تنش‌های زیستی و غیر زیستی می‌تواند تحمل به تنش را افزایش داده و در صورت تغییر شرایط آب و هوایی، عملکرد

محصول را تضمین نماید (Bita & Gerats, 2013). در سطح مولکولی، آماده شدن در برابر تنش گرما (پرایمینگ دمایی) با دو نوع حافظه رونویسی همراه است: (۱) بیان پایدار ژن‌های القاء شده تحت تنش گرما که بیش از چند روز پس از تنش گرمایی اولیه ادامه می‌یابد و (۲) افزایش مجدد بیان ژن‌ها پس از تنش گرمای برگشتی<sup>۵</sup> (Lämke *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2018). هر چند که مشخص شده است که حافظه رونویسی با برخی از تغییرات هیستونی به ویژه دی-آتری متیلاسیون لیزین<sup>۶</sup> ۴ هیستون H3 همراه است (Jaskiewicz *et al.*, 2011)، با این حال اساس مولکولی حافظه رونویسی از بسیاری جوانب نا شناخته باقی مانده است. در آرآبیدوپسیس، چندین فاکتور موثر در حافظه رونویسی تنش گرمایی (نوع ۱ و ۲) شناسایی و تعیین خصوصیت شده‌اند. از جمله این فاکتورها، پروتئین FGT1 (FORGETTER1) می‌باشد که نقش حیاتی در حافظه رونویسی نوع یک ایفا می‌کند. FGT1 با پروتئین‌های بازسازی کروماتین کلاس SWI/SNF و ISWI در هسته برهم‌کنش دارد و در تمام طول دوره حافظه، فشردگی نوکلئوزوم را کاهش و رونویسی را فعال نگه می‌دارد (Brzezinka *et al.*, 2016). همچنین دو فاکتور رونویسی شوک حرارتی<sup>۷</sup> (HSF)، HSF2 و HSF3 برای القاء پایدار بیان حافظه رونویسی پس از تنش گرما (نوع یک) ضروری هستند (Friedrich *et al.*, 2021). پروتئین‌های HSF به تکرارهای گسترده‌ای از توالی nGAAn که عناصر شوک حرارتی (HSEs) نامیده می‌شوند، متصل می‌شوند (Nover *et al.*, 2001; Anckar & Sistonen, 2011). حافظه تنش گرما نیازمند فاکتور شوک گرمایی HSF2 می‌باشد (Charng *et al.*, 2007) که یکی از ۲۱ نوع فاکتور شوک حرارتی است که در آرآبیدوپسیس عملکرد اختصاصی در حافظه تنش گرما دارد (Ohama *et al.*, 2017). HSF2 مستقیماً توسط HSF1 القاء می‌شود. سه تا از ایزوفرم‌های HSF1 یعنی A1A، A1B و A1D به عنوان تنظیم‌کنندگان اصلی پاسخ فوری به تنش گرما مطرح هستند (Yoshida *et al.*, 2011; Yeh *et al.*, 2012). این فاکتورها به طور پیوسته بیان می‌شوند و به واسطه اتصال به پروتئین‌های شوک حرارتی<sup>۸</sup> (که تحت عنوان چپرون<sup>۹</sup> نامیده می‌شوند) به حالت غیرفعال نگه داشته می‌شوند. به محض بروز تنش گرمایی،

5Recurring stress

6Heat shock transcription factor

7Heat shock proteins (HSPs)

8Chaperone

1Intergovernmental Panel on Climate Change

2Basal heat tolerance

3Acquired heat tolerance

4Thermopriming

به دست آوردن تحمل حرارتی آماده می‌کند و امکان بقای گیاه در شرایط شدیدتر تنش گرمایی را تسهیل می‌کند. تحمل گرمایی اکتسابی به طور فعال در طی چند روز حفظ می‌شود (حافظه تنش) و با القای پایدار ژن‌های مرتبط با حافظه تنش همراه است (Friedrich *et al.*, 2021). با این حال، همه ژن‌های القاکننده تنش گرمایی حافظه رونویسی را نشان نمی‌دهند و تمایز بین ژن‌های حافظه‌ای و غیرحافظه‌ای نامشخص است. در مطالعه قبلی ژن‌های کلیدی موثر در استقرار و پایداری حافظه تنش گرما در گیاهچه‌های آراییدوپسیس با استفاده از روش‌های *In silico* مورد بررسی قرار گرفت و اطلاعات جامعی در خصوص برهم‌کنش ژن‌های موثر در حافظه رونویسی (نوع یک و دو) و مکانیسم‌های تنظیمی بیان آن‌ها بدست آمد (Alkian *et al.*, 2023). در مطالعه دیگری جهت ارزیابی اینکه آیا ژن‌هایی با حافظه رونویسی القا شده در اثر تنش گرما، وابسته به عملکرد HSFA2 هستند یا خیر، ترانسکریپتوم گیاهان پرایم شده و پرایم نشده در اکوتیپ‌های فرم وحشی و موتانت *hsfa2* مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که در اکوتیپ موتانت *hsfa2* الگوی بیان ژن‌های حافظه‌ای مشاهده نشد که نشان‌دهنده نقش مثبت این فاکتور در القاء بیان ژن‌های حافظه تنش گرما می‌باشد. جهت تأیید نتایج ریزآرایه، بیان تعدادی از ژن‌های حافظه رونویسی در دو اکوتیپ وحشی و موتانت *hsfa2* با استفاده از qRT-PCR نیز مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که در اکوتیپ وحشی، الگوی بیانی این ژن‌ها در گیاهان پرایم شده نسبت به گیاهان پرایم نشده افزایش یافته بود، حال آنکه در اکوتیپ موتانت *hsfa2* این افزایش بیان مشاهده نشد. از سوی دیگر جهت مطالعه نقش ایزوفرم‌های HSFA1 در القاء بیان ژن‌های حافظه‌ای، الگوی بیان این ژن‌ها در اکوتیپ‌های موتانت سه گانه *hsfa1a*، *hsfa1b* و *hsfa1d* و اکوتیپ وحشی در گیاهان پرایم شده نسبت به گیاهان پرایم نشده مورد بررسی قرار گرفت. این یافته‌ها نشان داد که در اکوتیپ موتانت، حافظه رونویسی در ارتباط با ژن‌های مورد آزمایش نظیر *APX2*، *MIPS2* و *HSFA1E* مشاهده نشد. از سوی دیگر در این آزمایش مشخص شد که بیش بیان *HSFA2* به تنهایی قادر نخواهد بود سبب بروز پاسخ‌های حافظه‌ای در موتانت‌های *hsfa1* شود و بدین ترتیب می‌توان استنباط کرد که گرچه *HSFA2* به عنوان جزء ضروری حافظه رونویسی ژن‌های القا شده تحت تنش مطرح است اما به تنهایی کافی نیست و این فاکتور تنظیمی به همراه ایزوفرم‌های *HSFA1* در حافظه رونویسی بسیاری از جایگاه‌های ژنی موثر است. از این رو یک فرضیه این است که ایزوفرم‌های *HSFA1* جهت عملکردشان نیاز دارند که بصورت هترومیک با *HSFA2* تشکیل کمپلکس دهند. فرضیه دیگر این

چپرون‌ها به پروتئین‌های دیگر متصل می‌شوند و در نتیجه ایزوفرم‌های *HSFA1* فعال می‌شوند و رونویسی ژن‌های چپرون را تا زمانی که دوباره توسط آن‌ها غیرفعال شوند، القاء می‌کنند (مدل تیتراسیون چپرون) (Kappel *et al.*, 2023). به طور خلاصه مدل ارائه شده برای حافظه رونویسی به این صورت است که *HSFA2* با استفاده از متیلاسیون H3K4، فعالیت رونویسی ژن‌های خاص را برای چند روز پس از پایان یک تنش گرمایی کوتاه مدت حفظ می‌کند (حافظه رونویسی نوع یک). پس از کاهش رونویسی، نوع دوم حافظه رونویسی در زیر مجموعه‌ای از ژن‌ها فعال باقی می‌ماند و باعث افزایش القای مجدد رونویسی به محض رویارویی با تنش برگشتی شدید بعدی می‌شود که معمولاً تا چند روز بعد از پرایمینگ هم ادامه می‌یابد (Liu *et al.*, 2018). *HSFA2* برای هر دو نوع حافظه رونویسی بعد از تنش گرمایی مورد نیاز است (Lämke *et al.*, 2016)، با این حال اساس چگونگی ارتقای حافظه تنش گرمایی توسط *HSFA2* هنوز به خوبی شناخته نشده است.

از آنجا که قرار گرفتن در معرض تنش‌های گذرا و ملایم گرما به گیاهان کمک می‌کند تا حافظه دمایی را برای تحمل به تنش‌های بعدی به دست آورند، از این رو در سال‌های اخیر تحقیقات در خصوص جنبه‌های مولکولی پرایمینگ دمایی در گیاه آراییدوپسیس توجه فزاینده‌ای را به خود جلب کرده است (Ling *et al.*, 2018; Friedrich *et al.*, 2021; Kappel *et al.*, 2023) و مکانیسم‌های سلولی متنوعی در زمینه افزایش حافظه تنش شناسایی شده است (Balazadeh, 2022)، با این حال مکانیسم‌های مولکولی پرایمینگ دمایی و حافظه تنش گرمایی در بسیاری از گیاهان از جمله کلزا ناشناخته باقی مانده است. با توجه به اهمیت کشت گیاه کلزا به عنوان یک محصول استراتژیک کشاورزی و مورد استفاده در صنایع تولید روغن خوراکی و خوراک دام و با توجه به روند رو به رشد دمای جهانی، آشنایی با نحوه اثر ژن‌های حافظه تنش گرما و ایجاد مقاومت گرمایی در گیاه کلزار از اهمیت بالایی برخوردار است. لذا در تحقیق اخیر اثر پرایمینگ دمایی بر میزان رونویسی برخی ژن‌های حافظه تنش نظیر *HSFA2*، *HSFA1b* و *MIPS2* در فواصل زمانی مشخصی پس از تنش دوم با استفاده از تکنیک qRT-PCR مورد ارزیابی قرار گرفت.

### پیشینه پژوهش

سازگاری به تغییرات محیطی یک عنصر کلیدی استراتژی‌های بقای گیاهان می‌باشد به این ترتیب که تنش ملایم گرما، گیاه را برای

یک دوم خاک مزرعه استریل و یک دوم پیت ماس در ۳ تکرار بیولوژیکی انتقال داده شدند. سینی‌های کشت و گلدان‌ها در شرایط ۱۶ ساعت روشنایی، ۸ ساعت تاریکی، دمای  $25 \pm 1$  درجه سانتی‌گراد در روز و در شب در دمای  $18 \pm 1$  درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۷۰٪ گلخانه قرار داده شدند و آبیاری گلدان‌ها بصورت روزانه انجام شد. در نهایت گیاهچه‌هایی با ۴-۵ برگ حقیقی و با اندازه‌های یکنواخت جهت اعمال تیمار انتخاب شدند.

اعمال تیمارها مطابق با دیاگرام شکل ۱ به ترتیب زیر انجام شد: در تیمار اول، گیاهچه‌ها به مدت سه ساعت در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند (پرایمینگ دمایی) و پس از گذشت چهار روز در وضعیت بازیابی در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد (فاز حافظه)، تنش گرمایی ۴۴ درجه سانتی‌گراد بمدت ۳۰ دقیقه اعمال شد (تیمار گیاهان پرایم شده + تنش گرمایی P+T). در تیمار دوم گیاهچه‌های چهار برگی بدون آن که تحت پرایمینگ دمایی قرار بگیرند تحت تنش گرمایی ۴۴ درجه به مدت ۳۰ دقیقه قرار گرفتند (تیمار تنش گرمایی T). در تیمار سوم گیاهچه‌ها فقط تحت پرایمینگ دمایی ۳۷ درجه سانتی‌گراد به مدت سه ساعت قرار گرفتند (تیمار گیاهان پرایم شده P) و در تیمار شاهد نیز گیاهچه‌ها در تمام طول دوره آزمایش در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد رشد کردند (تیمار شاهد C). در تمامی تیمارها نمونه‌برداری ۱، ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت پس از بازگشت گیاهچه‌ها به دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد از برگ‌های کاملاً رشد یافته صورت گرفت. بلافاصله پس از نمونه‌گیری، نمونه‌ها در فویل آلومینیومی قرار گرفته و پس از قرار گرفتن در ایزت مایع در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

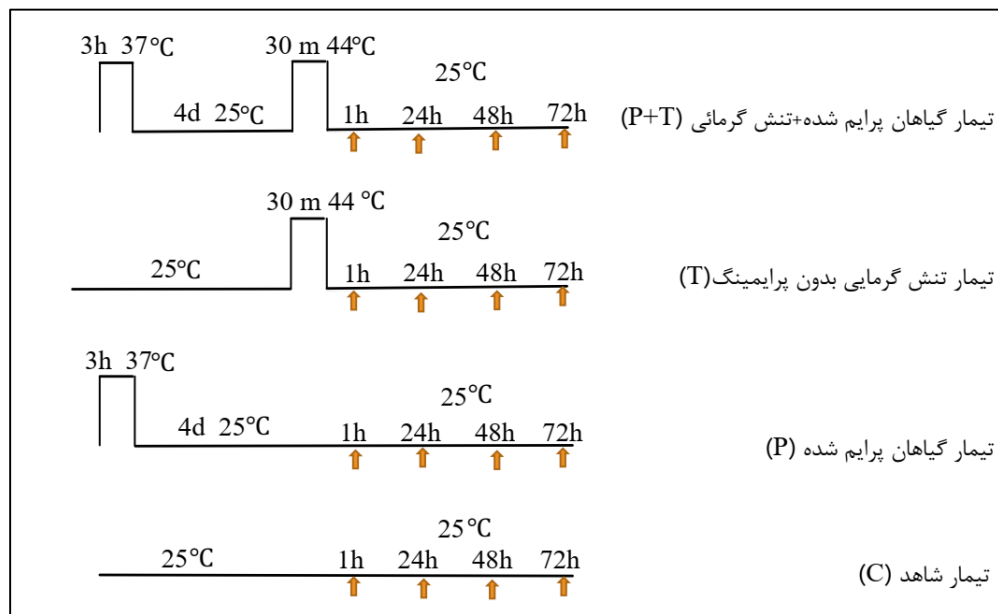
استخراج RNA کل با روش تریزول (شرکت سیناکلون) طبق پروتکل شرکت سازنده صورت گرفت. برای بررسی کمیت و خلوص RNA استخراج شده از دستگاه نانودراپ مدل (Thermo scientific, NanoDrop, 2000C, USA) استفاده شد. سنتز cDNA با استفاده از کیت First Strand cDNA Synthesis (شرکت سیناکلون) و طبق دستورالعمل شرکت سازنده صورت گرفت. آغازگرهای اختصاصی ژن‌های *HSFA1b*، *HSFA2* و *MIPS2* بر اساس توالی‌های EST و توالی‌های رمزکننده پروتئین (CDS) ثبت شده در پایگاه اینترنتی NCBI با استفاده از برنامه Primer Quest موجود در سایت IDT (Integrated DNA Technologies) طراحی شدند (جدول ۱).

است که ایزوفرم‌های HSFA1 قادرند فاکتوری را القاء کنند که می‌تواند با HSFA2 در القاء بیان ژن‌های حافظه رونویسی عمل کند. همچنین جهت ارزیابی بیان سریع‌تر و قوی‌تر ژن‌های حافظه‌ای در اثر پرایمینگ دمایی، بیان تعدادی تا از ژن‌های حافظه نظیر *APX2* و *MIPS2* بلافاصله پس از تنش گرمایی در فواصل زمانی ۱۵، ۳۰، ۴۵ و ۶۰ دقیقه پس از اعمال تنش گرمایی و در فواصل زمانی ۱۵، ۳۰، ۴۵ و ۶۰ دقیقه بعد از بازگشت به دمای ۲۲ درجه سانتی‌گراد در گیاهان پرایم شده و پرایم نشده مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج نشان داد که در گیاهان پرایم شده افزایش بیان این ژن‌ها از ۱۵ دقیقه بعد از اعمال تنش شروع شده و تا یک ساعت بعد از اعمال تنش در دوره بازیابی نیز ادامه پیدا خواهد کرد حال آنکه در تیمار بدون پرایمینگ، به‌طور معنی‌داری بیان این ژن‌ها آهسته‌تر و ضعیف‌تر خواهد بود (Liu et al., 2018).

در آزمایش دیگری میزان نسبی ژن‌های حافظه‌ی تنش گرما در گیاه آرابیدوپسیس در بازه‌های زمانی مختلف بازیابی بعد از تنش‌های ۵ و ۴۵ دقیقه‌ای مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که هنگامی که گیاهان به مدت ۴۵ دقیقه در معرض تنش گرما قرار گرفتند، میزان رونوشت ژن‌های *HsfA2*، *Hsp22*، *Hsp70*، *Hsp90* و *Hsp101* به مدت ۳۰ دقیقه یا ۱ ساعت پس از اعمال تنش همچنان در سطح بالا پایدار باقی ماند و در ساعات بعدی بازیابی به تدریج کاهش یافت حال آن که در ارتباط با گیاهانی که به مدت ۵ دقیقه در معرض تنش گرما قرار گرفتند، سطح رونوشت ژن‌های حافظه‌ی تنش ۳۰ دقیقه تا یک ساعت پس از تنش به حداکثر رسید و سه ساعت پس از بازیابی، میزان رونوشت ژن‌های مورد مطالعه به طور ناگهانی کاهش یافت. این یافته‌ها نشان داد که حافظه تنش بسته به مدت زمان تنش می‌تواند به طور متفاوتی تنظیم شود و حتی تنش ۵ دقیقه‌ای قادر است پاسخ‌های سازگاری به گرما را در زمان‌های متفاوت پس از بازیابی تنظیم نماید (Oyoshi et al., 2020).

### روش‌شناسی پژوهش

این آزمایش روی بذور کلزا (هیبرید هایولا ۵۰) انجام گرفت. بذور از مرکز تحقیقات صفی آباد دزفول تهیه و پس از استریل سطحی با اتانول ۷۰٪ به مدت ۲-۳ دقیقه و شستشو با آب مقطر استریل جهت جوانه‌زنی در سینی کشت حاوی خاک و پیت ماس کشت گردید و آبیاری بصورت روزانه انجام گرفت. گیاهچه‌ها در مرحله ۲-۳ برگی به گلدان پلاستیکی با قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر حاوی



شکل ۱. تیمارهای اعمال شده جهت اندازه‌گیری بیان ژن‌های کاندید حافظه تنش گرما در گیاهچه‌های کلزا

گیاهان پس از طی یک دوره بازیابی ۴ روزه، تحت تنش دوم قرار گرفته‌ند و نمونه‌گیری ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش گرمایی دوم صورت گرفت. به منظور اندازه‌گیری وزن خشک اندام هوایی و ریشه، نمونه‌های مربوط به هر تیمار به صورت جداگانه در پاکت‌های کاغذی و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون قرار داده شدند و سپس توزین انجام گرفت. این آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۴ تیمار و سه تکرار برای اندازه‌گیری صفات رشدی گیاه انجام شد. داده‌های حاصل با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS مورد آنالیز قرار گرفت. جهت مقایسه‌ی میانگین داده‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح معنی‌داری پنج درصد استفاده شد.

### یافته‌های پژوهش

#### بررسی بیان ژن‌های کاندید حافظه تنش گرمایی در کلزا

جهت ارزیابی الگوی بیانی ژن‌های کاندید حافظه تنش، بیان نسبی ژن‌های *HSFA1b*، *HSFA2* و *MIPS2* در ساعات زمانی مختلف پس از اعمال تنش دوم در تیمارهای T (گیاهان پرایم‌نشده)، P (گیاهانی که فقط تحت پرایمینگ قرار گرفته بودند) و تیمار P+T (گیاهانی که پس از پرایمینگ تحت تنش دوم قرار گرفته بودند) نسبت به تیمار شاهد (C) با استفاده از تکنیک qRT-PCR سنجیده شد.

برای اطمینان از طراحی صحیح و عملکرد اختصاصی آغازگرها و همچنین پیدا کردن بهترین دمای اتصال به cDNA سنتز شده، واکنش PCR با استفاده از دستگاه ترموسایکلر Bio-Rad بصورت شیب دمایی انجام شد. واکنش qRT-PCR بر روی دستگاه StepOnePlus Real-Time PCR System (شرکت ABI) و با استفاده از مسترمیکس 2X Real-time PCR (Master Mix (SYBR Green) ساخت شرکت سیناکلون انجام شد. برای هر ژن سه تکرار بیولوژیکی (از سه گیاه متفاوت) و دو تکرار تکنیکی (دو تکرار برای هر cDNA) در نظر گرفته شد. میکروتیوپ‌های مخصوص واکنش Real-time PCR نیز از شرکت GUNSTER BIOTECH تهیه شدند. برای آنالیز داده‌های به دست‌آمده از روش اختلاف در تغییرات درجه آستانه ( $\Delta\Delta CT$ ) استفاده شد (Livak & Schmittgen, 2001) که ابتدا چرخه آستانه برای نمونه‌های مختلف با استفاده از ژن مرجع، نرمال‌سازی شد و سپس تفاوت نسبی در میزان بیان ژن‌های هدف با استفاده از نرم‌افزار REST محاسبه گردید (Pfaffl et al., 2002). در این روش، همه‌ی داده‌ها با ژن اکتین به عنوان کنترل داخلی، نرمال شدند و سپس میزان تغییرات بیان ژن‌ها در پاسخ به محرک‌های مورد استفاده نسبت به شرایط کنترل و همچنین در گیاهان پرایم شده نسبت به گیاهان بدون پرایمینگ دمایی سنجیده شد.

جهت اندازه‌گیری پارامترهای رشدی از گیاهچه‌های کلزا با ۴-۵ برگ کاملاً رشد یافته استفاده شد. بدین ترتیب که

جدول ۱. توالی آغازگرهای استفاده شده در واکنش qRT-PCR

ژن مورد نظر	توالی پرایمر (5'-3')	دمای اتصال آغازگر در IDT سایت (°C)	طول قطعه تکثیر شده (bp)
<i>Actin</i>	F: TCTGGTGATGGTGTGTCTC R: ATCAGGGAATCAGTGAGGTC	۵۶	۱۰۷
<i>HSFA1b</i>	F: TCCAAGTCCAAGCCAAGGA R: AACACACTCCATCACCTGTC	۵۹	۹۲
<i>MIPS2</i>	F: AAGGTGGATAAAGGTTGTGGT R: AGCATAAAGCGTGAAGGAG	۵۶	۱۴۴
<i>HSFA2</i>	F: TCAGGTATGTCTTGTGTGGAAG R: ACAAAGTTTGGATTGTTCAAGG	۵۸	۲۲۷

**ژن HSFA2**

گرمائی در تیمار P+T ۱۱/۶ برابر نسبت به گیاهان شاهد گزارش شد (معنی‌داری در سطح یک درصد)، در صورتی که در تیمارهای P و T تغییر معنی‌داری نسبت به گیاهان شاهد، مشاهده نشد. مقایسه میزان بیان در تیمار P+T نسبت به تیمار T، افزایش بیان معنی‌دار در سطح یک درصد به میزان ۱۲/۲ برابر را نشان داد (شکل ۳ الف). در زمان ۲۴ ساعت، در هر سه تیمار P+T و T، P میزان بیان ژن نسبت به تیمار شاهد به ترتیب ۹/۴، ۱۰/۶ و ۳۸/۸ برابر افزایش یافت (معنی‌داری در سطح یک درصد) و بررسی الگوی بیانی مقایسه تیماری P+T/T افزایش ۳/۶ برابری را نشان داد (شکل ۳ ب). در زمان ۴۸ ساعت، بیان این ژن در هر سه تیمار روند کاهشی پیدا کرد و در تیمارهای P و T به سطح گیاهان شاهد رسید. اما در تیمار P+T روند کاهشی شدیدتر بوده و کاهش ۳۰ برابری میزان بیان نسبت به گیاهان شاهد گزارش شد. مقایسه میزان بیان ژن در تیمار P+T نسبت به تیمار T، کاهش ۲۷/۸ برابری را نشان داد (معنی‌داری در سطح یک درصد) (شکل ۳ ج). در زمان ۷۲ ساعت، روند کاهشی در میزان بیان ژن همچنان مشاهده شد اما در مقایسه تیماری P+T/T این تغییرات بیان معنی‌دار نبود (شکل ۳ د).

**ژن MIPS2**

در زمان یک ساعت پس از فراغت از تنش گرمایی دوم، افزایش بیان ژن در تیمار P+T به میزان ۱۰/۱ برابر نسبت به گیاهان شاهد گزارش شد (معنی‌داری در سطح یک درصد). در صورتی که تغییرات بیانی در تیمارهای P و T نسبت به شاهد معنی‌دار نبود. در مقایسه سطح بیان ژن در تیمار P+T نسبت به تیمار T افزایش ۲۵/۶ برابری گزارش شد (معنی‌داری در سطح یک درصد) (شکل ۴ الف). در زمان ۲۴ ساعت، میزان بیان در تیمار P+T روند افزایشی خود را حفظ کرد و به ۶۸/۴

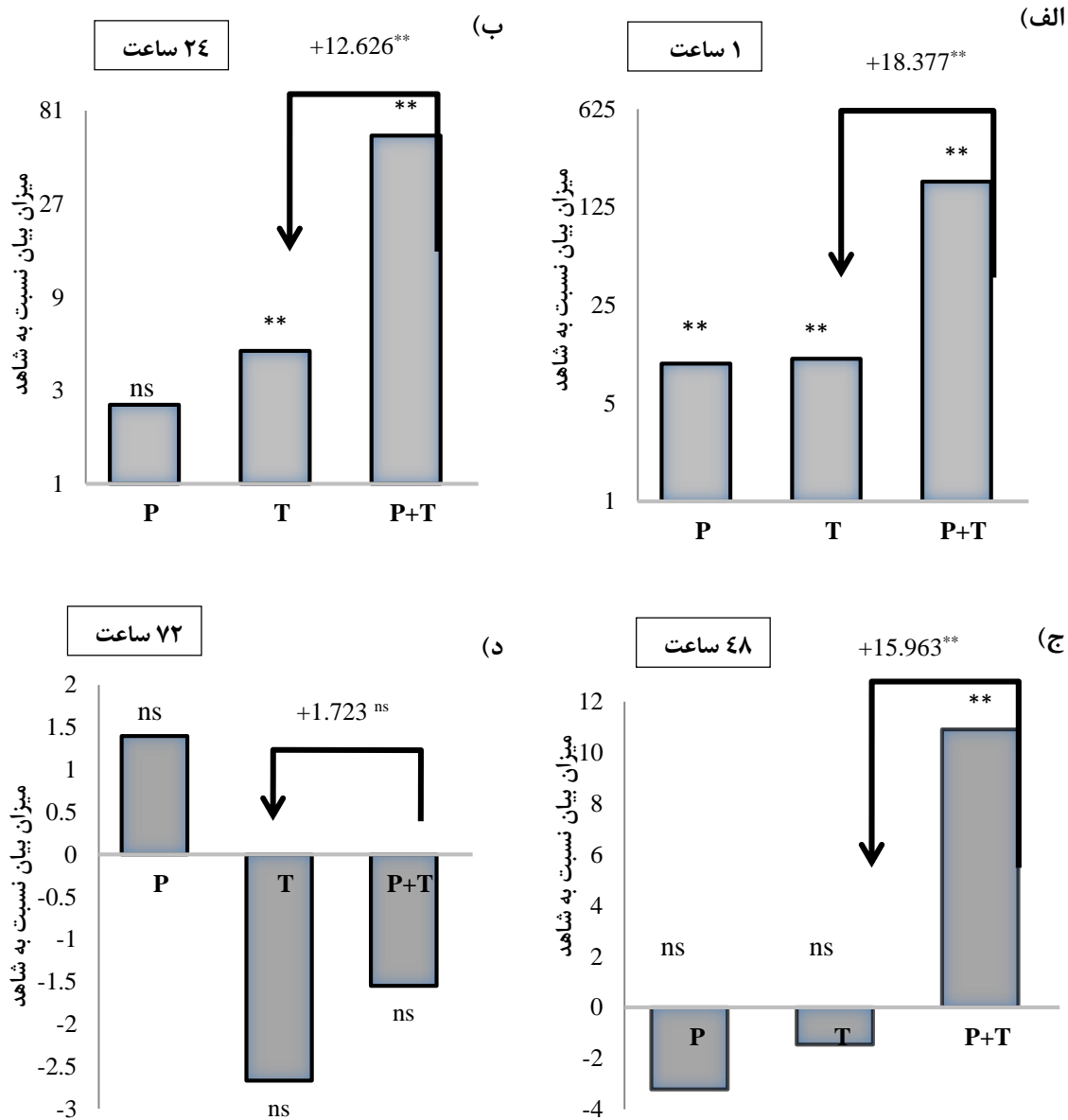
میزان بیان ژن *HSFA2* یک ساعت پس از اعمال تنش گرمایی دوم (تنش برگشتی) در تیمارهای P، T و P+T به ترتیب ۹/۶، ۱۰/۳ و ۱۹۰/۲ برابر افزایش نسبت به گیاهان شاهد (در سطح معنی‌داری یک درصد) نشان داد. مقایسه الگوی بیانی این ژن در گیاهان پرایم شده (تیمار P+T) نسبت به گیاهان پرایم نشده (تیمار T) به میزان ۱۸/۳ برابر افزایش (در سطح معنی‌داری یک درصد) گزارش شد (شکل ۲ الف). این روند افزایشی ۲۴ ساعت پس از فراغت از تنش نیز مشاهده شد به گونه‌ای که میزان تجمع رونوشت‌ها در تیمار T و P+T به ترتیب ۴/۷ و ۶۰/۲ برابر نسبت به گیاهان شاهد افزایش معنی‌دار (در سطح یک درصد) نشان داد. تغییرات بیانی در مقایسه تیماری P+T/T نیز افزایشی و ۱۲/۶ برابر (در سطح معنی‌داری یک درصد) گزارش شد. با این حال میزان رونوشت‌ها در تیمار P تغییر معنی‌داری با تیمار شاهد نشان نداد (شکل ۲ ب). ۴۸ ساعت پس از فراغت از تنش، نرخ رونویسی در تیمار T تفاوت معنی‌داری با تیمار شاهد نشان نداد و در تیمار P نیز تغییرات بیانی مثبت گزارش نشد. اما در تیمار P+T روند افزایشی رونویسی همچنان حفظ شده بود و به ۱۰/۹ برابر نسبت به گیاهان شاهد (در سطح معنی‌داری یک درصد) رسید. تغییرات بیانی در مقایسه تیماری P+T/T نیز افزایشی و ۱۵/۹ برابر (در سطح معنی‌داری یک درصد) گزارش شد (شکل ۲ ج). با این حال روند تغییرات سطح رونویسی ۷۲ ساعت پس از فراغت از تنش در همه تیمارهای مطالعه شده نسبت به گیاهان شاهد معنی‌دار گزارش نشد و به سطح پایه رسید. تغییرات بیانی در مقایسه تیماری P+T/T نیز در این ساعت معنی‌دار گزارش نشد (شکل ۲ د).

**ژن HSFA1b**

میزان بیان ژن *HSFA1b* در یک ساعت پس از فراغت از تنش

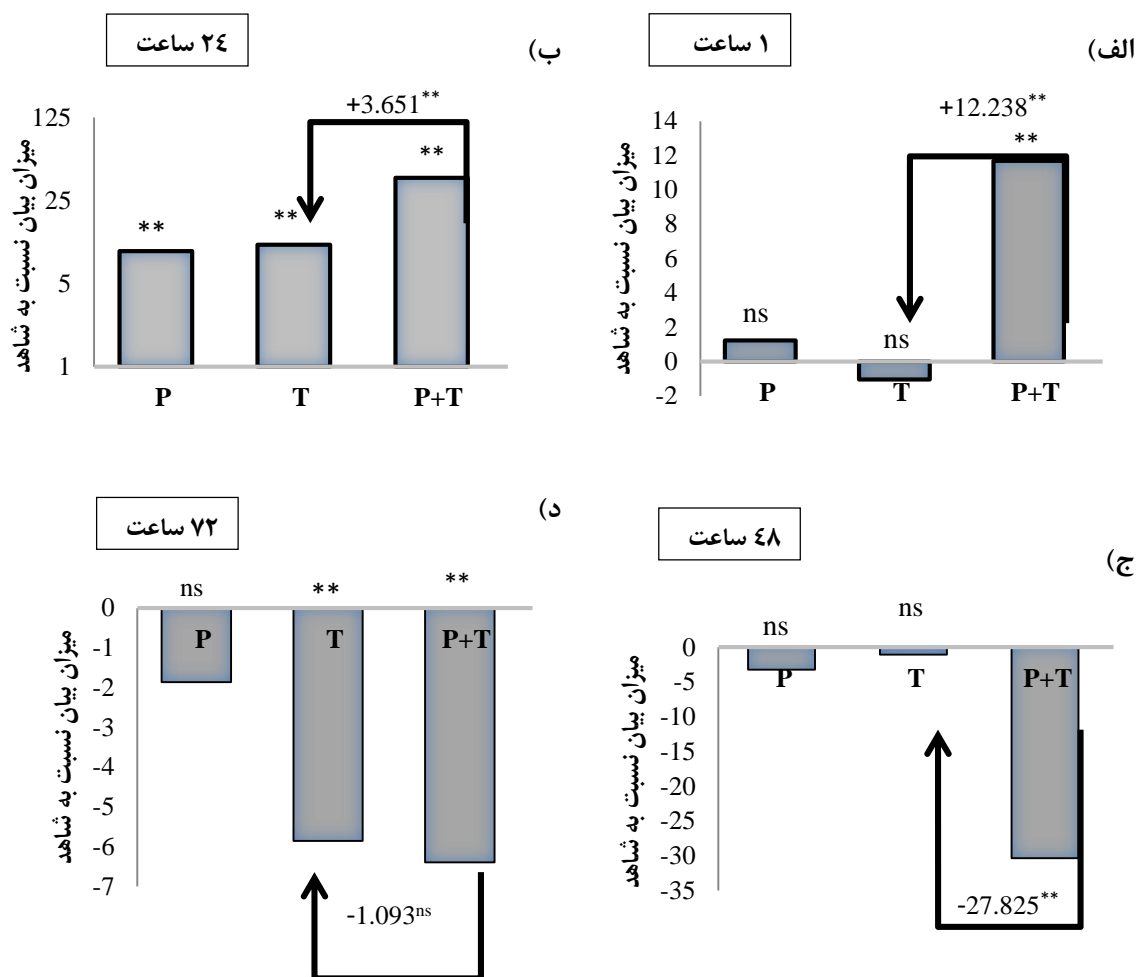
گزارش شد. مقایسه تیماری P+T نسبت به T، بالاتر بودن سطح بیان را به میزان ۳/۳ برابر نشان داد (معنی داری در سطح پنج درصد) (شکل ۴ ج). در زمان ۷۲ ساعت سطح بیان ژن در هر سه تیمار به سطح گیاهان شاهد بازگشت و اختلاف معنی داری ثبت نشد. تغییرات الگوی بیانی P+T/T نیز معنی دار گزارش نشد (شکل ۴ د).

برابر نسبت به گیاهان شاهد رسید (معنی داری در سطح یک درصد)، در حالی که در تیمارهای P و T تغییرات بیانی ژن نسبت به گیاهان شاهد معنی دار نبود. در مقایسه تیماری P+T/T افزایش بیان معنی داری به میزان ۳۷/۶ برابر مشاهده شد (شکل ۴ ب). در زمان ۴۸ ساعت، سطح بیان ژن در تیمارهای P و P+T به سطح گیاهان شاهد رسید، در حالی که در تیمار T سطح بیان ژن نسبت به تیمار شاهد ۱۲ برابر کمتر



شکل ۲. میزان بیان ژن *HSFA2* نسبت به تیمار شاهد (C) در بازه‌های زمانی مختلف پس از اعمال تیمارهای مختلف (P- پرایمینگ، T- تنش دوم (بدون پرایمینگ) و P+T- پرایمینگ+تنش دوم). پیکان بکار رفته در نمودار مقایسه تیماری P+T/T را نشان می‌دهد. (\*\* معنی داری در سطح یک درصد، \* معنی داری در سطح پنج درصد، ns عدم معنی دار بودن)





**شکل ۳.** میزان بیان ژن *HSF1b* نسبت به تیمار شاهد (C) در بازه‌های زمانی مختلف پس از اعمال تیمارهای مختلف (P- پرایمینگ، T- تنش دوم بدون پرایمینگ) و (P+T- پرایمینگ+تنش دوم). پیکان بکار رفته در نمودار مقایسه تیماری P+T/T را نشان می‌دهد. (\*\* معنی داری در سطح یک درصد، \* معنی داری در سطح پنج درصد، ns عدم معنی دار بودن)

تنش برگشتی (تنش دوم) در مقایسه با گیاهانی که تحت شرایط نرمال حرارتی رشد یافته بودند (C)، مورد بررسی قرار گرفتند (Liu *et al.*, 2018). نتایج نشان داد که پس از گذشت سه روز از پرایمینگ دمایی، سطح بیان این ژن‌ها به حالت نرمال برگشته است که حاکی از این حقیقت است که ژن‌های حافظه تنش گرمایی بیان مداومی در طول دوره بازیابی (فاز پرایمینگ یا فاز حافظه) ندارند و تنظیم دوباره بیان ژن‌های حافظه‌ای و مولکول‌های سیگنالی در طول دوره بازیابی جهت القاء تحمل گرمایی لازم و ضروری است. در مطالعه ما نیز بررسی روند تغییرات بیانی ژن‌های مورد مطالعه پس از گذشت ۴ روز از تنش اول در ساعات زمانی ذکر شده (تیمار P) نشان داد که این ژن‌ها بیان مداومی در طول فاز حافظه ندارند. از سوی دیگر نتایج حاصل از بیان افتراقی این ژن‌ها در تیمار P+T (پرایمینگ همراه با تنش

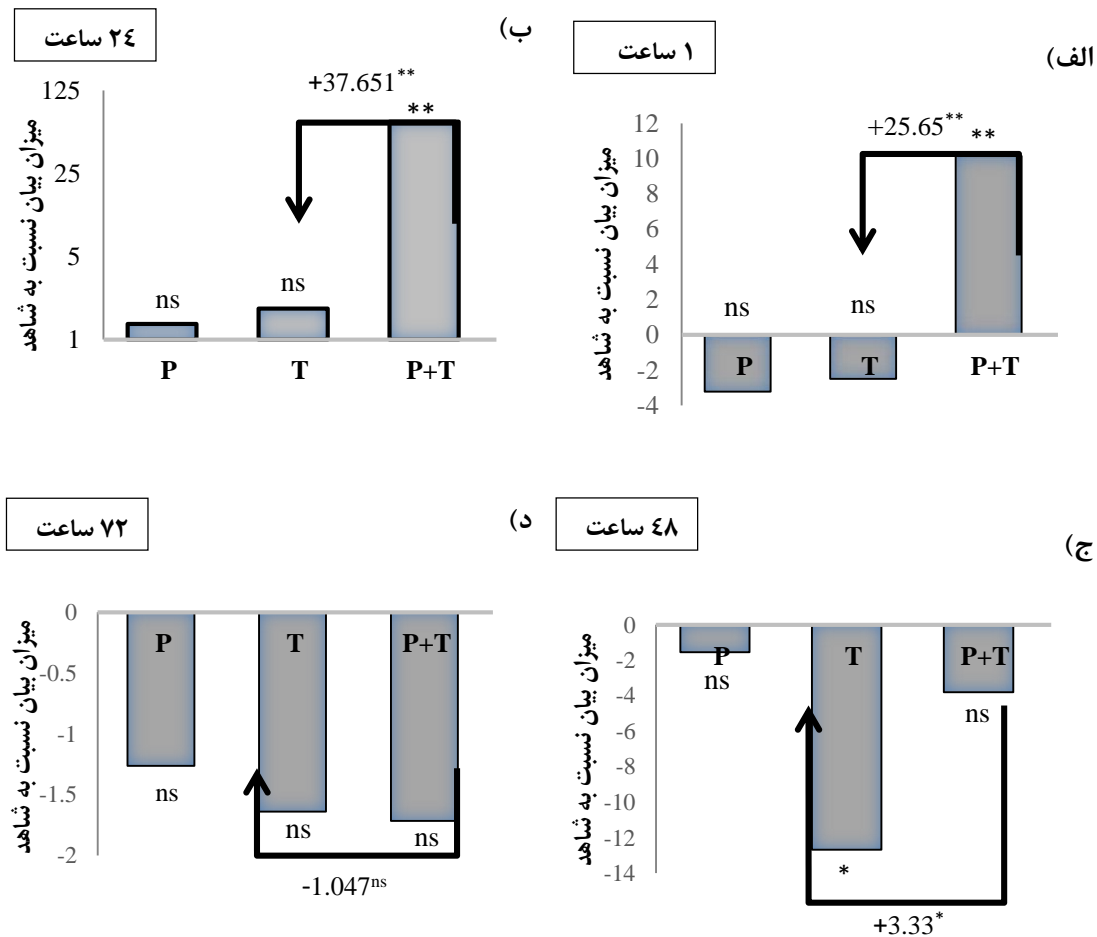
مطالعات قبلی نشان داده است که پرایمینگ با تاثیر در میزان رونوشت ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌ها، عملکرد در محیط‌های تنش‌زا را افزایش می‌دهد اما از طرف دیگر گیاهان منابع گسترده‌ای از انرژی و نیازهای متابولیکی را جهت بروز پاسخ‌های تحمل به تنش تخصیص می‌دهند. از این رو لازم است اکثر تغییرات ناشی از تنش پس از کاهش یا رفع تنش به سطح قبل از تنش بازگردانده می‌شوند تا امکان هدایت مجدد مواد مغذی و کربن تثبیت شده برای بازیابی رشد و نمو گیاه فراهم شود (Crisp *et al.*, 2016, 2017). این تنظیم مجدد منابع در طول بازیابی پس از تنش (مرحله حافظه) به گیاهان اجازه می‌دهد تا پاسخ‌های دفاعی خود را دوباره تنظیم کنند (Hemme *et al.*, 2014). در مطالعه‌ای الگوهای افتراقی ژن‌های بیان شده در گیاهچه‌های آرابیدوپسیس تحت تنش گرمایی اول (پرایمینگ) و

مهم *HSFA2* در تنظیم تحمل حرارتی اکتسابی است (Fragkostefanakis *et al.*, 2016). در آزمایش دیگری مشخص شد که *HSFA2* یکی از مولفه‌هایی است که با تنظیم مثبت بیان حداقل برخی ژن‌های *HSP* در افزایش مدت زمان تحمل گرمایی اکتسابی در آراییدوپسیس نقش دارد (Charng *et al.*, 2007).

### ارزیابی شاخص‌های رشدی

به منظور بررسی اثر پرایمینگ دمایی بر رشد گیاهچه‌های کلزا، شاخص‌های رشدی ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌هایی که به مدت ۴ روز تحت بازیابی (طول دوره حافظه تنش) قرار گرفته بودند در تیمارهای مختلف مورد ارزیابی قرار گرفتند که نتایج تجزیه واریانس صفات ارزیابی شده در جداول ۲ و ۳ ارائه شده است.

دوم) نسبت به تیمار T (گیاهانی که بدون اعمال پرایمینگ فقط تحت تنش گرما قرار گرفته بودند) نشان داد که القا بیان این ژن‌ها از یک ساعت پس از تنش برگشتی تا ۴۸ ساعت پس از آن، در مقایسه تیماری P+T/C نسبت به T/C بسیار قوی‌تر بوده است (+++). مطالعات قبلی نیز نشان داده بودند بیان ژن‌های حافظه‌ای نظیر *MIPS2* و *HSFA1* پس از تنش دوم (تیمار P+T) به میزان قابل توجهی نسبت به تیمار T در اکتویپ وحشی آراییدوپسیس افزایش یافت حال آن که در اکتویپ جهش یافته *hsfa2* این تغییرات معنی‌دار نبود که نشان‌دهنده نقش موثر فاکتور *HSFA2* در تقویت بیان ژن‌های حافظه‌ای پس از تنش برگشتی دوم می‌باشد (Friedrich *et al.*, 2021). در مطالعه دیگری مشخص شد که تجمع مداوم پروتئین *HSFA2* در نتیجه‌ی تنش ملایم گرما، ظرفیت گیاهچه‌های گوجه‌فرنگی را جهت مقابله با تنش گرمای شدید بعدی افزایش می‌دهد که نشان‌دهنده نقش



**شکل ۴.** میزان بیان ژن *MIPS2* نسبت به تیمار شاهد (C) در بازه‌های زمانی مختلف پس از اعمال تیمارهای مختلف (P- پرایمینگ، T- تنش دوم (بدون پرایمینگ) و P+T- پرایمینگ+تنش دوم). پیکان بکار رفته در نمودار مقایسه تیماری P+T/T را نشان می‌دهد. (\*\* معنی داری در سطح یک درصد، \* معنی داری در سطح پنج درصد، ns عدم معنی داری بودن)

منفی تنش گرما بر وزن اندام هوایی است حال آن‌که پرایمینگ دمایی (تیمار P+T) میزان این شاخص رشدی را به طور معنی داری در مقایسه با گیاهان پرایم نشده (تیمار T) ۷ روز پس از تنش برگشتی افزایش داد که حاکی از اثر مثبت پرایمینگ دمایی بر وزن اندام هوایی گیاه است (شکل ۵).

اندازه‌گیری وزن تر اندام هوایی گیاهچه‌های کلزا در تیمارهای مختلف ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی با طول دوره بازیابی (فاز پرایمینگ) ۴ روزه نشان داد تنش گرما بدون اعمال پرایمینگ دمایی (تیمار T) سبب کاهش معنی‌دار این شاخص نسبت به گیاهان شاهد شد که نشان‌دهنده اثر

**جدول ۲.** تجزیه واریانس شاخص‌های رشدی در تیمارهای مورد مطالعه ۷ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا با ۴ روز طول دوره بازیابی (فاز پرایمینگ)

منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن تر اندام هوایی (گرم)	وزن تر ریشه (گرم)	وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریشه (گرم)
تیمار	۳	۶/۶۷**	۰/۱۷**	۰/۰۴*	۰/۰۰۹**
خطای آزمایشی	۸	۰/۷۷	۰/۰۱	۰/۰۰۷	۰/۰۰۰۷
ضریب تغییرات (%)	-	۱۰/۸۲	۷/۹۶	۱۰/۹۸	۱۰/۹۳

\* و \*\*: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

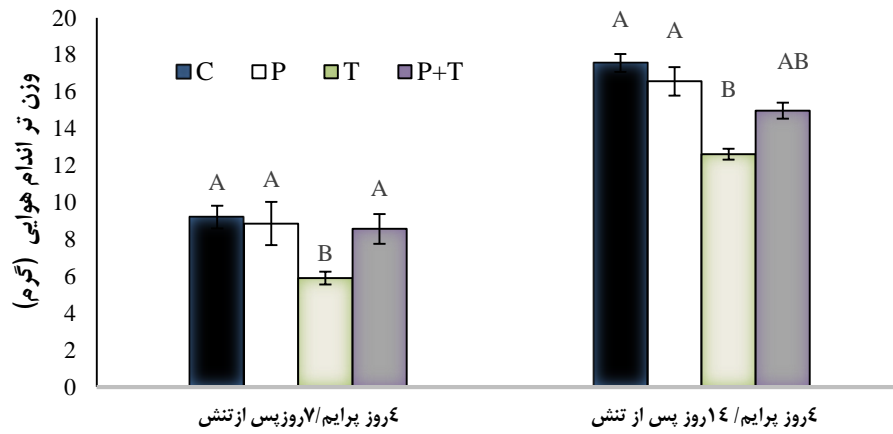
**جدول ۳.** تجزیه واریانس شاخص‌های رشدی در تیمارهای مورد مطالعه ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا با ۴ روز طول دوره بازیابی (فاز پرایمینگ)

منابع تغییرات	درجه آزادی	وزن تر اندام هوایی (گرم)	وزن تر ریشه (گرم)	وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریشه (گرم)
تیمار	۳	۱۳/۹۱**	۰/۵**	۰/۰۶*	۰/۰۳*
خطای آزمایشی	۸	۰/۸۲	۰/۰۴	۰/۰۱	۰/۰۰۴
ضریب تغییرات (%)	-	۵/۸۸	۸/۵۰	۸/۸۲	۱۰/۲۹

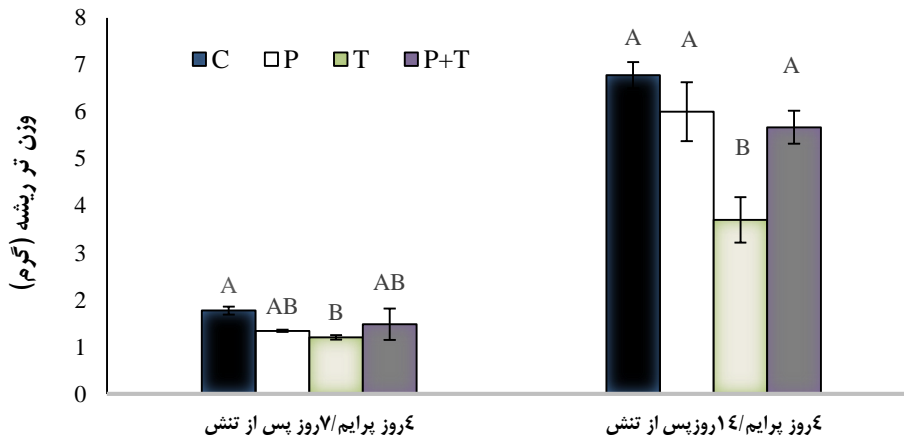
\* و \*\*: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد

بررسی وزن خشک اندام هوایی و وزن خشک ریشه در تیمارهای مختلف ۷ و ۱۴ روز پس از تنش برگشتی نشان داد طول دوره بازیابی ۴ روزه نتوانست افزایش معنی‌داری در تیمار P+T نسبت به بقیه تیمارها داشته باشد (شکل ۷ و ۸). برر سی شاخص‌های رشدی در آزمایش کنونی نشان داد که پرایمینگ دمایی می‌تواند نقش موثری در تقویت برخی شاخص‌های رشدی گیاهچه‌های کلزا و استقرار تحمل گرمایی اکتسابی نسبت به گیاهانی که بدون پرایمینگ دمایی تحت تنش شدید قرار گرفته بودند، داشته است.

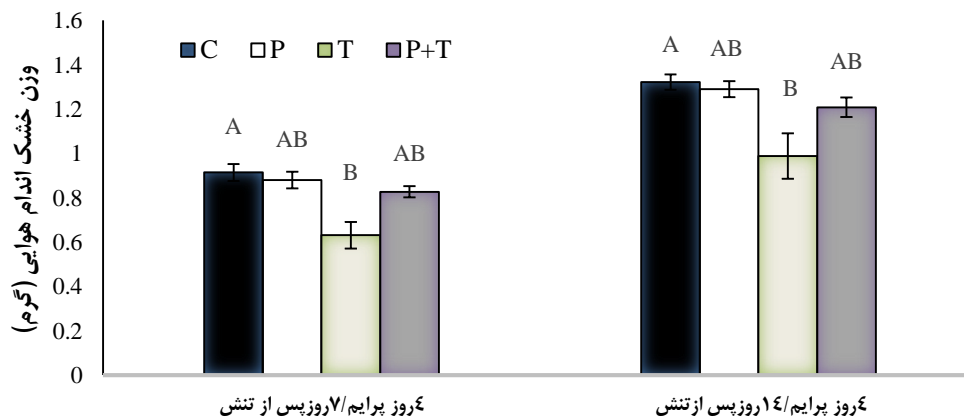
اندازه‌گیری وزن تر ریشه در تیمارهای مختلف ۷ روز پس از تنش برگشتی نشان داد طول دوره بازیابی ۴ روزه نتوانست افزایش معنی‌داری در تیمار P+T نسبت به بقیه تیمارها داشته باشد. با این حال، ارزیابی این شاخص ۱۴ روز بعد از اعمال تنش گرمایی در گیاهانی با طول دوره بازیابی ۴ روزه در تیمار P+T نسبت به گیاهانی که بدون پرایمینگ دمایی تحت تنش گرمایی شدید قرار گرفته بودند، به میزان قابل توجهی افزایش یافت (شکل ۶). همچنین ارزیابی طول اندام هوایی و طول ریشه نیز حاکی از اثر مثبت پرایمینگ دمایی در تقویت این پارمترها بوده است که اطلاعات آن در این‌جا نشان داده نشده است.



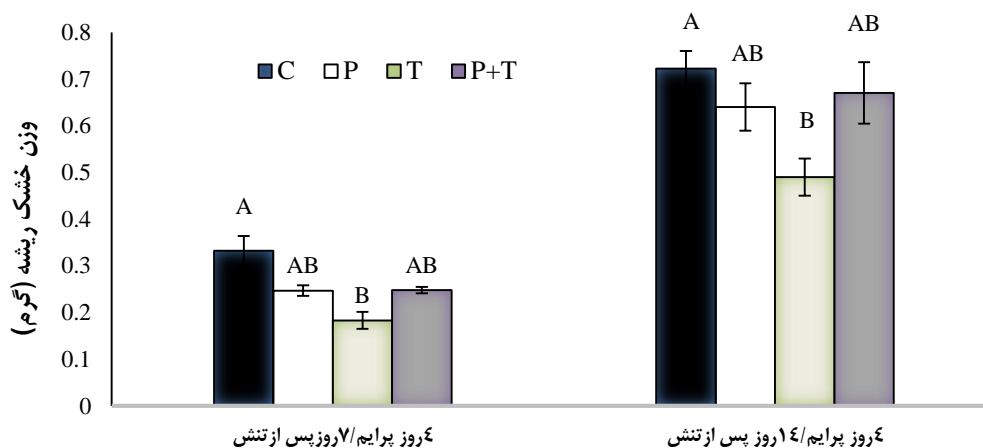
شکل ۵. ارزیابی وزن تر اندام هوایی در تیمارهای مورد مطالعه ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا



شکل ۶. ارزیابی وزن تر ریشه در تیمارهای مورد مطالعه ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا



شکل ۷. ارزیابی وزن خشک اندام هوایی در تیمارهای مورد مطالعه ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا



شکل ۸. ارزیابی وزن خشک ریشه در تیمارهای مورد مطالعه ۷ و ۱۴ روز پس از اعمال تنش برگشتی در گیاهچه‌های کلزا

تنش دوم نشان داد که پرایمینگ دمایی می‌تواند از طریق افزایش بیان ژن‌های حافظه تنش باعث افزایش برخی شاخص‌های رشدی و القاء تحمل گرمایی در این گیاهان شود. هر چند که نقش ژن‌های مطالعه شده در این پژوهش در القاء تحمل اکتسابی و حافظه تنش گرمایی در گیاه مدل آرآیدوپسیس به خوبی مطالعه شده است اما برای اولین بار است که ماهیت حافظه‌ای این ژن‌ها در گیاهچه‌های کلزا تایید شد. از این رو می‌توان با کاربرد پرایمینگ دمایی و القاء بیان ژن‌های حافظه رونویسی تنش گرمایی در کلزا جهت توسعه برنامه‌های به‌نژادی و بهبود ظرفیت تحمل گیاهان در مقابله با تنش گرما بهره جست.

### نتیجه‌گیری و پیشنهادها

درک مکانیسم‌های حافظه تنش گرمایی و شناسایی عوامل کنترل‌کننده حافظه تنش حاصل از پرایمینگ می‌تواند به توسعه استراتژی‌های جدید برای بهبود عملکرد و مقاومت محصولات کشاورزی در برابر تغییرات اقلیمی کمک کند. در مطالعه کنونی با توجه به روند تغییرات بیانی ژن‌های *HSFA2*، *HSFA1b* و *MIPS2* در ساعات زمانی مختلف پس از تنش برگشتی (تیمار P+T) و مقایسه الگوی بیانی آن‌ها با گیاهان پرایم نشده (تیمار T)، ماهیت حافظه‌ای این ژن‌ها مشخص شد. همچنین بررسی نتایج شاخص‌های رشدی گیاهچه‌ها ۷ و ۱۴ روز پس از فراغت از

### References

- Alkian Abadi, A., Taheri, H., & Sadr, A. S. (2023). Identification of key genes involved in the establishment and maintenance of heat stress memory in *Arabidopsis* seedlings using microarray data. *Crop Biotechnology*, 12(40), 63-81.
- Anckar, J., & Sistonen, L. (2011). Regulation of HSF1 function in the heat stress response, implications in aging and disease. *Annual review of biochemistry*, 80, 1089-1115.
- Balazadeh, S. (2022). A 'hot' cocktail, The multiple layers of thermomemory in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 65, 102147.
- Bitá, C. E., & Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment, scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*, 4, 273.
- Brzezinka, K., Altmann, S., Czesnick, H., Nicolas, P., Gorka, M., Benke, E., ..., & Bäurle, I. (2016). *Arabidopsis* FORGETTER1 mediates stress-induced chromatin memory through nucleosome remodeling. *elife*, 5, e17061.
- Chang, Y. Y., Liu, H. C., Liu, N. Y., Chi, W. T., Wang, C. N., Chang, S. H., & Wang, T. T. (2007). A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 143(1), 251-262.
- Crisp, P. A., Ganguly, D. R., Smith, A. B., Murray, K. D., Estavillo, G. M., Searle, I., ..., & Pogson, B. J. (2017). Rapid recovery gene downregulation during excess-light stress and recovery in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 29(8), 1836-1863.
- Crisp, P. A., Ganguly, D., Eichten, S. R., Borevitz, J. O., & Pogson, B. J. (2016). Reconsidering plant memory, Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science advances*, 2(2), e1501340.
- Fragkostefanakis, S., Mesihovic, A., Simm, S., Paupière, M. J., Hu, Y., Paul, P., ..., & Scharf, K.

- D. (2016). HsfA2 controls the activity of developmentally and stress-regulated heat stress protection mechanisms in tomato male reproductive tissues. *Plant physiology*, 170(4), 2461-2477.
- Friedrich, T., Oberkofler, V., Trindade, I., Altmann, S., Brzezinka, K., Lämke, J., ..., & Bäurle, I. (2021). Heteromeric HSFA2/HSFA3 complexes drive transcriptional memory after heat stress in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 12(1), 3426.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., Roychowdhury, R., & Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9643-9684.
- Hemme, D., Veyel, D., Mühlhaus, T., Sommer, F., Jüppner, J., Unger, A. K., ... and Schroda, M. (2014). Systems-wide analysis of acclimation responses to long-term heat stress and recovery in the photosynthetic model organism *Chlamydomonas reinhardtii*. *The Plant Cell*, 26(11), 4270-4297.
- Hilker, M., Schwachtje, J., Baier, M., Balazadeh, S., Bäurle, I., Geiselhardt, S., ..., & Kopka, J. (2016). Priming and memory of stress responses in organisms lacking a nervous system. *Biological Reviews*, 91(4), 1118-1133.
- Hu, S., Ding, Y., & Zhu, C. (2020). Sensitivity and responses of chloroplasts to heat stress in plants. *Frontiers in Plant Science*, 11, 375.
- Jaskiewicz, M., Conrath, U., & Peterhänsel, C. (2011). Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. *EMBO reports*, 12(1), 50-55.
- Kappel, C., Friedrich, T., Oberkofler, V., Jiang, L., Crawford, T., Lenhard, M., & Bäurle, I. (2023). Genomic and epigenomic determinants of heat stress-induced transcriptional memory in *Arabidopsis*. *Genome Biology*, 24(1), 1-23.
- Lämke, J., Brzezinka, K., Altmann, S., & Bäurle, I. (2016). A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory. *The EMBO journal*, 35(2), 162-175.
- Ling, Y., Serrano, N., Gao, G., Atia, M., Mokhtar, M., Woo, Y.H., Bazin, J., Veluchamy, A., Benhamed, M., & Crespi, M. (2018). Thermopriming triggers splicing memory in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 69(10), 2659-2675.
- Liu, H.C., Lämke, J., Lin, S.Y., Hung, M.J., Liu, K.M., Charng, Y.Y., & Bäurle, I. (2018). Distinct heat shock factors and chromatin modifications mediate the organ-autonomous transcriptional memory of heat stress. *Plant Journal*, 95(3), 401-413.
- Livak, K. J., & Schmittgen, T. D. (2001). Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  method. *Methods*, 25(4), 402-408.
- Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H. O., Roberts, D., Skea, J., & Shukla, P. R. (2022). Global Warming of 1.5 C, IPCC special report on impacts of global warming of 1.5 C above pre-industrial levels in context of strengthening response to climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. Cambridge University Press.
- Moore, C. E., Meacham-Hensold, K., Lemonnier, P., Slattery, R. A., Benjamin, C., Bernacchi, C. J., ..., & Cavanagh, A. P. (2021). The effect of increasing temperature on crop photosynthesis, from enzymes to ecosystems. *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 2822-2844.
- Nover, L., Bharti, K., Döring, P., Mishra, S. K., Ganguli, A., & Scharf, K. D. (2001). *Arabidopsis* and the heat stress transcription factor world, how many heat stress transcription factors do we need?. *Cell stress & chaperones*, 6(3), 177.
- Ohama, N., Sato, H., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017). Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends in plant science*, 22(1), 53-65.
- Oyoshi, K., Katano, K., Yunose, M., & Suzuki, N. (2020). Memory of 5-min heat stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling & Behavior*, 15(8), 1778919.
- Pfaffl, M. W., Horgan, G. W., & Dempfle, L. (2002). Relative expression software tool (REST©) for group-wise comparison and statistical analysis of relative expression results in real-time PCR. *Nucleic acids research*, 30(9), e36-e36.
- Yeh, C. H., Kaplinsky, N. J., Hu, C., & Charng, Y. Y. (2012). Some like it hot, some like it warm, phenotyping to explore thermotolerance diversity. *Plant Science*, 195, 10-23.
- Yoshida, T., Ohama, N., Nakajima, J., Kidokoro, S., Mizoi, J., Nakashima, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2011). *Arabidopsis* HsfA1 transcription factors function as the main positive regulators in heat shock-responsive gene expression. *Molecular Genetics and Genomics*, 286, 321-332.

**REVIEW ARTICLE**

# Artificial intelligence technology in agriculture; Prospects, applications and challenges

Mojtaba Khayam Nekouei<sup>1\*</sup>, Mohammad Reza Ghaffari<sup>2</sup>, Mohsen Mardi<sup>2</sup>, Zahra Ghorbanzadeh<sup>2</sup>, Rasmieh Hamid<sup>3</sup>, Mehrshad Zeinalabedini<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Biological Science, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran.

<sup>2</sup>Department of Systems Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

<sup>3</sup>Department of Plant Breeding, Cotton Research Institute of Iran (CRII), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Gorgan, Iran.

**Correspondence**

Mojtaba Khayam Nekouei  
Email: [khayam@modares.ac.ir](mailto:khayam@modares.ac.ir)

**How to cite**

Khayam Nekouei, M., Ghaffari, M. R., Mardi, M., Ghorbanzadeh, Z., Hamid, R., & Zeinalabedini, M. (2024). Applications, challenges and prospects of artificial intelligence technology in agriculture. *Crop Biotechnology*, 13(45), 15-29.

**ABSTRACT**

Today, using advanced technologies such as the global positioning system (GPS), agricultural drones, satellite mapping, remote sensors, and precision agriculture machinery provides farmers with a lot of big data during production. According to the reports, this can be considered a part of the digital economy in precision agriculture and be economically exploited. The analysis of this data cannot be processed by traditional processing systems due to its complexity. Given the size and complexity of big data, artificial intelligence can transform this data into valuable information through machine learning algorithms. This technology is being used to performance prediction algorithms, reducing agricultural inputs such as fertilizers and poisons, monitoring the growing conditions, pest management, breeding, molecular studies and finally value chain management. Developing programs using artificial intelligence technology will soon be able to manage the time of agricultural products entering the market, in addition to determining the planting time in order to increase productivity. The production of bio fertilizer from agricultural waste can be another achievement of the development of algorithms based on artificial intelligence to reduce the negative environmental effects and increase the economic productivity of the remaining waste from agricultural products. This study discusses the important applications of artificial intelligence in agriculture and its impact on Precision agriculture.

**KEY WORDS**

Big data, Artificial intelligence, Precision agriculture, Machine learning.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله مروری»

# فناوری هوش مصنوعی در کشاورزی؛ چشم انداز، کاربردها و چالش‌ها

مجتبی خیام نکویی<sup>۱\*</sup>، محمدرضا غفاری<sup>۲</sup>، محسن مردی<sup>۳</sup>، زهرا قربان‌زاده<sup>۴</sup>، رسمیه حمید<sup>۵</sup>، مهرشاد زین‌العابدینی<sup>۲</sup>

### چکیده

امروزه به‌کارگیری فناوری‌های پیشرفته مانند سیستم موقعیت‌یابی جهانی، هواپیماهای بدون سرنشین، نقشه برداری ماهواره‌ای، حسگرهای از راه دور و ماشین‌آلات دقیق کشاورزی حجم زیادی از کلان‌داده‌ها را در طول فرایند تولید در اختیار کشاورزان قرار می‌دهد که می‌تواند به‌عنوان بخشی از اقتصاد دیجیتال در کشاورزی دقیق محسوب شده و مورد بهره‌برداری اقتصادی قرار گیرد. تجزیه و تحلیل این داده‌ها به‌علت پیچیدگی قادر به پردازش توسط سیستم‌های پردازش سنتی نمی‌باشد. با توجه به اندازه و پیچیدگی کلان‌داده، هوش مصنوعی قادر است از طریق الگوریتم‌های یادگیری ماشین، این داده‌ها را به اطلاعات ارزشمند تبدیل نماید. از برنامه‌های کاربردی و در حال توسعه هوش مصنوعی می‌توان به الگوریتم‌های پیش‌بینی عملکرد، کاهش نهاده‌های کشاورزی مانند کود و سم، نظارت بر شرایط رشد محصولات، مدیریت آفات، به‌نژادی و مطالعات مولکولی و در نهایت مدیریت زنجیره ارزش اشاره کرد. برنامه‌های در حال توسعه با استفاده از هوش مصنوعی به‌زودی قادر خواهند بود علاوه بر تعیین زمان کشت، زمان ورود محصولات کشاورزی به بازار را نیز مدیریت کنند تا در نهایت سبب افزایش بهره‌وری شوند. تولید کودهای زیستی از ضایعات کشاورزی می‌تواند دستاورد دیگری از توسعه الگوریتم‌های بر پایه هوش مصنوعی برای کاهش اثرات منفی زیست محیطی و افزایش بهره‌وری اقتصادی از ضایعات باقیمانده از محصولات کشاورزی باشد. در این مطالعه کاربردهای توسعه‌ای و تحقیقی هوش مصنوعی و تأثیر آن در کشاورزی دقیق مورد بحث قرار می‌گیرد.

### واژه‌های کلیدی

کلان‌داده، هوش مصنوعی، کشاورزی دقیق، یادگیری ماشین.

<sup>۱</sup>دانشکده علوم زیستی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران.  
<sup>۲</sup>آبخش زیست‌شناسی سامانه‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.  
<sup>۳</sup>آبخش به‌نژادی، موسسه تحقیقات پنبه کشور، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، گرگان، ایران.

نویسنده مسئول:

مجتبی خیام نکویی

رایانامه: khayam@modares.ac.ir

استناد به این مقاله:

خیام نکویی، مجتبی، غفاری، محمدرضا، مردی، محسن، قربان‌زاده، زهرا، حمید، رسمیه، زین‌العابدینی، مهرشاد (۱۴۰۲). کاربردها، چالش‌ها و چشم‌انداز فناوری هوش مصنوعی در کشاورزی. فصلنامه علمی زیست‌فناوری گیاهان زراعی، ۱۳(۴۵)، ۲۹-۱۵.

<https://cropbiotech.journals.pnu.ac.ir/>



## مقدمه

جمعیت جهان به سرعت در حال افزایش است و تقاضا برای مواد غذایی و انرژی به بالاترین میزان خود رسیده است. سازمان غذا و کشاورزی ملل متحد (فائو) اعلام کرده است که تا سال ۲۰۵۰ جمعیت جهان به بیش از ۱۰ میلیارد نفر جمعیت خواهد رسید و تقاضای غذا تا ۷۰ درصد رشد خواهد کرد (Oliveira et al., 2023). از این طرف، صنعت کشاورزی به عنوان یکی از قدیمی‌ترین و مهم‌ترین صنایع، به دلیل کمبود نیروی کار، افزایش جمعیت جهانی و کاهش تعداد نیروی شاغل متخصص در این بخش با چالش اساسی مواجه می‌باشد (Zhang et al., 2021). بنابراین به نظر می‌رسد، صنعت کشاورزی نیازمند یک دگردیسی کامل‌تری مانند دیگر صنایع برای غلبه بر این چالش‌ها برای افزایش بهره‌وری است. در حال حاضر پژوهش‌های بسیار زیادی برای بهبود کیفیت و کمیت محصولات کشاورزی با سرعت و صف‌ناپذیری از طریق هوش مصنوعی در حال انجام است. به طوری که فناوری‌هایی مانند داده کاوی، هوش مصنوعی و یادگیری ماشین تقریباً در همه صنایع نفوذ کرده‌اند (Jha et al., 2019). اگرچه صنایع دیگر به دلیل کاربرد سیستم‌های هوش مصنوعی و مهارت‌های یادگیری ماشین تحول قابل توجهی در بهره‌وری داشته‌اند، اما دور از ذهن نیست که کشاورزی را در حال گذار از یک تحول دیجیتال متصور شویم. فناوری هوش مصنوعی در کشاورزی پتانسیل بسیار بالایی را دارد به طوری که این تکنولوژی می‌تواند وظایف ساده تا بسیار پیچیده را انجام داده و با پیشرفت در الگوریتم‌های محاسباتی، بخش‌های بیشتری از اقتصاد جهانی را از مزایای خود بهره‌مند سازد. بخش کشاورزی از مدت‌ها پیش شروع به بهره‌برداری از هوش مصنوعی در زمینه کنترل علف‌های هرز، برآورد مناسب‌ترین زمان برداشت محصولات، نظارت بر سلامت خاک و محصولات کرده است. کشاورزان به‌طور ویژه می‌توانند با تکیه بر تکنولوژی هوش مصنوعی تصمیمات بهتری اتخاذ کنند، که منجر به افزایش کارایی در تولیدات کشاورزی شود. به عنوان مثال، علف‌های هرز با جذب مواد غذایی، سایه‌اندازی و میزبانی آفات و بیماری‌ها منجر به کاهش کمی و کیفی عملکرد محصولات کشاورزی می‌شوند. علف‌های هرز علاوه بر خسارات جبران‌ناپذیر در بخش کشاورزی از عوامل اصلی نابودی چراگاه‌ها نیز می‌باشند. محققین هوش مصنوعی با به‌کارگیری حسگرهای مخصوص می‌توانند مناطق آلوده به علف‌های هرز را تشخیص دهند و بهترین علف‌کش را برای استفاده در آن مکان و در زمان مناسب توصیه کنند.

کشاورزان با استفاده از پهپادهای مبتنی بر هوش مصنوعی می‌توانند سلامت محصولات را نیز رصد نمایند. این کار می‌تواند توسط تصاویر گرفته شده توسط پهپاد با استفاده از الگوریتم‌های ماشین بررسی شده و گزارشی از سلامت مزرعه در اختیار کشاورز قرار دهد، بنابراین کشاورزان می‌توانند با کنترل به‌موقع آفات و بیماری‌ها و اعمال به موقع کودها، علاوه بر دستیابی به عملکرد بیشتر، هزینه‌های تولید را کاهش دهند (Kumar et al., 2020; Patrício & Rieder, 2018). در این مبحث افزایش غیر قابل‌انکار داده‌های موجود و سهولت دسترسی به آن از اولویت ویژه‌ای برخوردار می‌باشد. در حال حاضر از ربات‌ها و حسگرها برای تولید کلان داده‌ها استفاده می‌شود.

## هوش مصنوعی

هوش مصنوعی نوعی هوش است که می‌تواند اقداماتی مانند بینایی، پردازش زبان، درک و پردازش ارتباطات را انجام دهد. علاوه بر آن هوش مصنوعی مجموعه‌ای از رویکردها، روش‌ها و تکنیک‌ها را برای شبیه‌سازی رفتار هوشمند ترکیب کرده (Cook & O'Neill, 2020) و قادر به انجام وظایف و اقدامات پیچیده‌ای که سایر اشکال فناوری‌های هوشمند از آن عاجز هستند، می‌باشد (Davenport et al., 2020). علاوه بر آن هوش مصنوعی توانایی‌هایی از قبیل استدلال، برنامه‌ریزی، یادگیری، ادراک و توانایی حرکت و تعامل با محیط خود به روشی مشابه انسان و یا حتی با قدرت بیشتر را دارد. برخی از راه‌حل‌های هوش مصنوعی می‌توانند از ظرفیت‌ها و هوش انسان فراتر رفته و برای خدمت به تولید پایدارتر استفاده شوند (Sparrow et al., 2021). در ساختار هوش مصنوعی برنامه‌ها و الگوریتم‌ها به فرمت نرم افزاری تبدیل شده، که اغلب در دستگاه‌های فیزیکی مانند هواپیماهای بدون سرنشین، اتومبیل‌ها، ربات‌های انسان‌نما یا ماشین‌آلات کشاورزی (به‌طور کلی به عنوان "ربات‌ها" تفسیر می‌شود) مورد استفاده قرار می‌گیرد. هوش مصنوعی از یادگیری عمیق، ربات‌ها، اینترنت اشیا، پردازش تصویر، شبکه‌های عصبی مصنوعی، شبکه‌های حسگر بی‌سیم، یادگیری ماشین و دیگر روش‌های پیشرفته برای مقابله با چالش‌های کشاورزی استفاده می‌کند. فناوری‌های هوش مصنوعی با نظارت دقیق مواردی مانند آب و هوا، دما، شرایط آب یا شرایط خاک در مزرعه به کشاورزان اتخاذ تصمیمات بهتر به منظور مدیریت مزارع کمک کنند. کاهش تلفات محصولات کشاورزی به همراه افزایش عملکرد از نتایج استفاده از راهکارهای کشاورزی

هوشمند است (Ben Ayed & Hanana, 2021).

کشف راه‌هایی برای بهبود مزرعه و ارائه بینش در مورد موانع در مزرعه به کار رفته‌اند (Ryan *et al.*, 2021).

### پیشرفت‌های هوش مصنوعی در کشاورزی

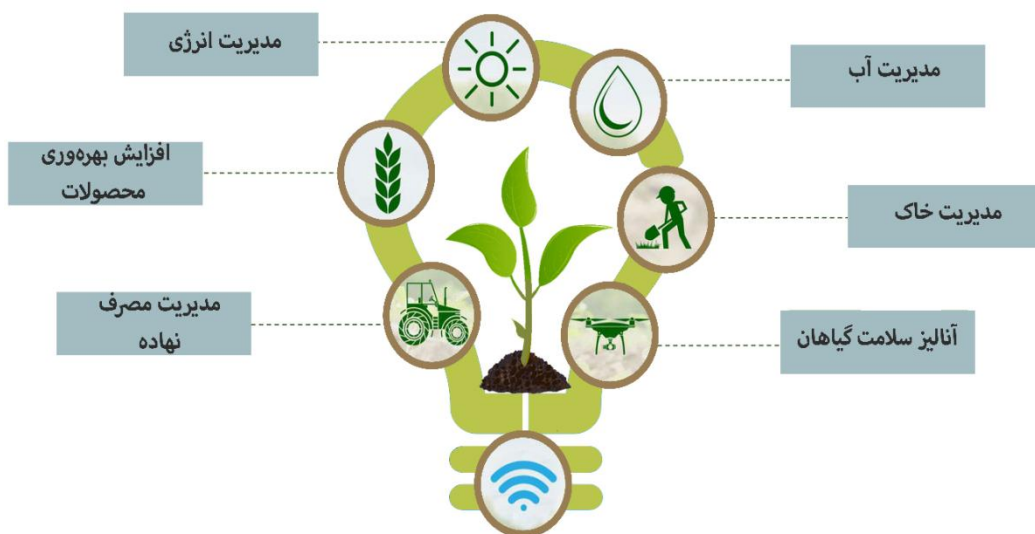
جمعیت جهان همزمان با گسترش شهرنشینی در حال رشد است. بنابراین به‌منظور برآورده کردن تقاضای روبه‌رشد جمعیت جهان و به‌دلیل محدودیت منابع آب و خاک کشاورزان نیاز به راهکارهای جدید برای افزایش تولید دارند. پذیرش و گسترش جهانی هوش مصنوعی در کشاورزی یکی از هیجان‌انگیزترین رویکردهای موجود برای مقابله با این معضل می‌باشد (Sharma, 2021; Mohr & Kühn, 2021). در حال حاضر تولیدکنندگان در کنترل عوامل محدود کننده تولید از قبیل آفات و بیماری‌ها با مشکلات گوناگونی مواجه‌اند. هوش مصنوعی با محاسبه مدل‌های زیستی و ایجاد همگرایی در آنالیز داده‌های محیطی نقش به‌سزایی در افزایش بهره‌وری کشاورزی صنعتی به‌وسیله تأثیر مستقیم بر مدیریت مصرف سوخت، مصرف بهینه آب، مدیریت خاک، مدیریت مصرف نهاده‌ها، مدیریت آفات و بیماری‌ها و ایجاد توازن در رشد خواهد داشت (Beloiev *et al.*, 2021). آواستی نشان داد که انتخاب تاریخ کشت مناسب می‌تواند عملکرد را ۳۰-۴۰٪ افزایش دهد (Awasthi, 2020). در هند، استفاده از هوش مصنوعی در ۱۷۵ مزرعه باعث افزایش ۳۰ درصدی میزان عملکرد در هکتار شده‌است (Dharmaraj & Vijayanand, 2018).

علاوه بر این، حسگرها و دوربین‌ها که در اطراف مزارع نصب شده‌اند به‌عنوان ورودی داده‌ها برای تجزیه و تحلیل هوش مصنوعی به کار می‌روند. حسگرها و دوربین‌ها پارامترهایی مانند رطوبت خاک و گیاه، حضور آفات و رفتار حیوانات را ثبت می‌کنند. هوش مصنوعی از این پارامترها برای توسعه سیستم‌های پشتیبانی تصمیم‌گیری و کمک به کشاورزان برای پیش‌بینی دقیق استفاده می‌کند. تصاویر پردازش شده در تجزیه و تحلیل دقیق میدانی و نظارت بر محصولات استفاده می‌شوند. هوش مصنوعی مبتنی بر کامپیوتر به کشاورزان کمک می‌کند تا هر زمان که نیاز باشد، اقدامات سریع را انجام دهند (Lokers *et al.*, 2016). با افزایش پتانسیل ذخیره و پردازش سریع داده‌ها، نوآوری و بهره‌وری افزایش می‌یابد (Wolfert *et al.*, 2017; Krisnawijaya *et al.*, 2018; Weersink *et al.*, 2022). استفاده از هوش مصنوعی در کشاورزی امکان ثبت لحظه به لحظه سلامت گیاهان را فراهم می‌کند، و به کشاورزان این امکان را می‌دهد که در صورت تشخیص زودتر از موعد عامل بیماری‌زا اقدامات لازم را انجام دهند (Ryan, 2019). هوش مصنوعی همچنین در مدیریت چرخه رشد گیاهان زراعی، زمان برداشت و قیمت‌گذاری محصولات کشاورزی به کار رفته‌است. چندین گزارشات از کاربرد هوش مصنوعی در کشاورزی در جهت کاهش هزینه‌های تولید و افزایش بهره‌وری وجود دارد.

### هوش مصنوعی در فناوری‌های نوین

استفاده از هوش مصنوعی در مدل‌سازی زیست‌شناسی سیستم‌ها، رویکرد جدیدی را در تحقیقات زیست‌شناسی با ترکیب قدرت هوش مصنوعی و زیست‌شناسی سیستم‌ها ارائه می‌کند. توانایی تحلیل مجموعه داده‌های کلان یکی از مزایای کلیدی مدل‌سازی زیست‌شناسی سیستم‌ها با استفاده از هوش مصنوعی می‌باشد. با ظهور فناوری‌هایی، مانند ژنومیکس، اپی‌ژنومیکس، ترانسکریپتومیکس، پروتئومیکس، متابولومیکس، اکنون محققان به حجم زیادی از داده‌ها دسترسی دارند. چالش استخراج اطلاعات از این داده‌های کلان و برقراری ارتباط با داده‌های فنومیکس وجود دارد. مدل‌سازی زیست‌شناسی سیستم‌ها با استفاده از هوش مصنوعی قادر است، با شناسایی الگوها و روابط در کلان داده‌ها ارتباط بین فنومیکس و ژنومیکس را ارزیابی و تخمین بزند.

شکل ۱ رابطه رویکرد های مختلف هوش مصنوعی با کشاورزی را نشان می‌دهد. در حال حاضر رویکردهای هوش مصنوعی محدود به تأمین نهاده‌های کشاورزی و نظارت بر عوامل محیطی بوده و عمدتاً بر افزایش میزان عملکرد متمرکز اند. هوش مصنوعی در کشاورزی اغلب منابع مختلفی از داده‌ها؛ به‌عنوان مثال، تصاویر هوایی با وضوح بالا، دما، اندازه گیری رطوبت، بارندگی، نمونه‌های خاک، نوع زمین، تجهیزات مورد استفاده، نرخ کاشت، کاربردهای مختلف و استفاده از تکنیک‌های یادگیری مختلف را جمع‌آوری می‌کند. در این روش تجزیه و تحلیل، برای شناسایی الگوها و ایجاد تصویر موقعیت کامل و دقیق، از الگوریتم‌های کامپیوتری، یادگیری ماشین از هر زمینه تحت نظارت برای کل فصل رشد استفاده می‌کند (Cook & O'Neill, 2020). توصیه‌های دقیق در مورد چگونگی، مقدار و زمان کاربرد کود، سم و زمان برداشت محصول، همگی در اختیار کشاورز قرار می‌گیرد. به‌عنوان مثال، هواپیماهای بدون سرنشین و سیله‌ای مؤثر برای سم‌پاشی مزارع، گرفتن عکس‌های هوایی و ارائه داده‌هایی هستند که قبلاً امکان‌پذیر نبود. آنها همچنین برای نقشه‌برداری از زمین،



شکل ۱. پارامترهای کشاورزی تحت نظارت هوش مصنوعی

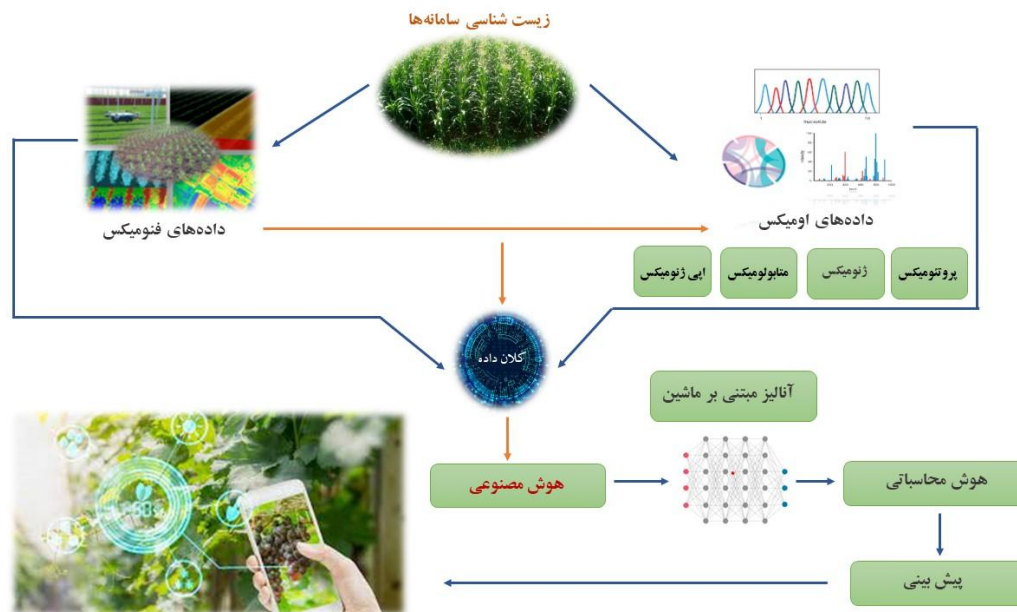
توسعه سیستم‌هایی، برای کمک به درک بهتر رفتار گیاه در شرایط مختلف آب و هوایی هستند (Harfouche *et al.*, 2019). سامیت، قدرت‌مندترین ابررایانه جهان، اخیراً با پتانسیل نگهداری ۲۷۰۰۰ پردازنده گرافیکی رونمایی شد که راه را برای آینده‌ای روشن هموار می‌کند. هوش مصنوعی در آینده نزدیک یک تغییردهنده بازی برای ایجاد انقلابی در کشاورزی و امنیت غذایی جهانی خواهد شد (Streich *et al.*, 2019).

استفاده از نسل بعدی هوش مصنوعی در اصلاح گیاهان نیازمند استخراج هوشمند و کارآمد مجموعه داده‌های اصلاحی با استفاده از مدل‌های مرتبط و الگوریتم‌های قطعی می‌باشد (Xu *et al.*, 2019). اصلاح‌گران گیاهی در حال مفهوم سازی نسل بعدی هوش مصنوعی هستند که ارزش‌های اصلاحی را تجزیه و تحلیل کند و تجزیه و تحلیل جامعی از صفات پیچیده تحت شرایط متغیر محیطی ارائه دهد (Niazian *et al.*, 2020). علاوه بر این، هوش مصنوعی همچنین به‌طور مکرر برای بهبود دقت و کارایی داده کاوی برای پیش‌بینی بهتر عوامل مقاومت به بیماری، ویژگی‌های زراعی و در نتیجه تسریع برنامه‌های اصلاحی، آموزش و بهبود می‌یابد. هیبریداسیون گسترده و پارامترهای انتخاب دقیق به‌طور قابل توجهی انعطاف‌پذیری فنوتیپ گیاهان زراعی را تغییر داده است (Parmley *et al.*, 2019). انعطاف‌پذیری فنوتیپ صفات مهم اقتصادی نیز به‌دلیل تغییرات ژنوتیپی که در بین ژنوتیپ‌ها رخ می‌دهد به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد که نتیجه مستقیم برهمکنش آن‌ها با محیط است (Rai *et al.*, 2022).

با استفاده از الگوریتم‌های هوش مصنوعی، زیست‌شناسی سیستم‌ها می‌توانند درک عمیق‌تر و پیچیده‌تری از مکانیسم‌های بنیادی در راه‌اندازی فرایندهای زیستی داشته باشند (Holzinger *et al.*, 2023). الگوریتم‌های یادگیری ماشین، در شبیه‌سازی سیستم‌های زیستی به کار گرفته می‌شوند. این الگوریتم‌ها قادر به یادگیری از کلان داده‌ها و انجام پیش‌بینی‌ها بر اساس آن یادگیری هستند. در شکل ۴ خلاصه‌ای از فناوری هوش مصنوعی برای پیوند داده‌های اومیکس و فنومیکس ارائه داده شده است، که منجر به توسعه رویکردهای اصلاحی بهتر می‌شود. به‌علاوه رویکرد ترکیبی هوش مصنوعی در زیست‌شناسی سامانه‌ها در شناسایی ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش‌های زیستی و غیر زیستی، از طریق ارتباط با یک جامعه خاص ریزوسفر برای القاء رشد و سلامت گیاهان و در نتیجه کاهش آلاینده‌ها کمک خواهد کرد (Pérez-Jaramillo *et al.*, 2018). کومار و همکاران از مدل هیبرید هوش مصنوعی بر پایه الگوریتم‌های ژنتیکی بهترین پیش‌بینی را برای شاخص تحمل به خشکی و شاخص تحمل به استرس به دست آوردند (Kumar *et al.*, 2022).

### عصر جدید به‌نژادی با هوش مصنوعی

تأکید اصلی استفاده از هوش مصنوعی در اصلاح محصولات با نظارت مستمر مزرعه، کار به‌نژادگر را تکمیل می‌کند. در واقع، با اتوماسیون مزارع و تعمیم داده‌ها، اصلاح‌گران ممکن است زمان کمتری را صرف کنند. هوش مصنوعی با صرفه‌جویی زمان در شناسایی و پردازش داده‌ها، می‌تواند سود قابل توجهی را در اصلاح ایجاد کند (Khan *et al.*, 2022). اصلاح‌گران گیاهی در حال



شکل ۲. زیست‌شناسی سامانه به‌همراه هوش مصنوعی در اصلاح محصولات

مهم زراعی را تسهیل کند (Niazian & Niedbała, 2020). فنوتایپینگ با توان کارایی بالا برای ارزیابی ژنتیک زیست توده در ذرت مورد استفاده قرار گرفته است (Muraya et al., 2017). انتظار می‌رود که ادغام ژنومیک عملکردی با فنوتایپینگ فیزیولوژیکی عملکردی فرصتی را برای درک بهتر واکنش‌های گیاه در پاسخ به تنش در طول زمان و در محیط‌های متغیر ایجاد کند.

فنومیک میدانی مجموعه‌ای از ابزارها و روش‌ها برای مقابله با این چالش‌ها می‌باشد. اصلاح سریع صفات محصولات کشاورزی برای توسعه واریته‌های بهبودیافته کلیدی است و به‌شدت به فناوری‌های فنوتایپینگ با وضوح بالا، کارایی بالا و در مقیاس مزرعه‌ای وابسته است که می‌تواند، به‌طور مؤثر بین خطوط اصلاحی با عملکرد بهتر در جمعیت بزرگ‌تر و در محیط‌های مختلف تمایز قائل شود (Shakoor et al., 2017). برای مرتبط بودن با برنامه‌های اصلاحی، فنومیک مزرعه باید ماهیت تنش‌های محیطی، در محیط هدف را در نظر بگیرد و وسیله نقلیه هوایی بدون سرنشین و سکوه‌های زمینی را به کار گیرد. غربالگری هزاران ژنوتیپ کشت‌شده و توسعه مدیریت داده‌های جامع، از جمله مدل سازی محصول در مزرعه را تسهیل کند. سپس داده‌های تولید شده توسط هوش مصنوعی با متدهای یادگیری ماشین و یادگیری عمیق تجزیه و تحلیل می‌شوند. بدین‌منظور نتایج آنالیز داده‌ها به‌نژادگران در شناسایی ژنوتیپ‌های برتر کمک می‌کند، تا بهترین صفات زراعی و صفات مقاوم در برابر بیماری را شناسایی

بنابراین، برنامه‌های اصلاحی فعلی به‌طور گسترده با هدف بهبود تحمل تنش غیر زیستی گیاهان زراعی با پر کردن شکاف فنوتیپ ژنوتیپ که به‌دلیل تغییر در انعطاف‌پذیری فنوتیپ رخ داده است، انجام می‌شود (Javaid et al., 2023). محققان اکنون در حال ادغام داده‌های ژنوتیپی و محیطی و فنوتیپ مشاهده شده برای تقویت برنامه اصلاح تنش غیر زیستی برای شناسایی بهترین ژنوتیپ با صفات زراعی مهم هستند. از آنجایی که این صفات پیچیده با ژن‌های متعددی کنترل می‌شوند، یک سیستم نظارتی پیشرفته باید تغییرات کوچکی را که در گیاهان رخ می‌دهد ثبت کند. در شکل ۲ خلاصه‌ای از فناوری هوش مصنوعی برای پیوند داده‌های اومیکس و فنومیکس ارائه شده است، که منجر به توسعه رویکردهای اصلاحی بهتر می‌شود.

### کاربرد هوش مصنوعی در فنومیکس

برای غلبه بر این موانع، محققین یک سیستم ثقلی فیزیولوژیکی مبتنی بر هوش مصنوعی ابداع کرده‌اند که می‌تواند کوچک‌ترین تغییری را که در گیاهان در رابطه با خاک و جو رخ می‌دهد، به نام زنجیره خاک-گیاه-اتم‌سفر اندازه‌گیری کند (Nabwire et al., 2021). این سیستم فنوتایپینگ کوچک‌ترین تغییرات در بین صفات پیچیده در رشد و نمو گیاهان مختلف را به محققین ارائه می‌دهد (Tripodi et al., 2022). علاوه بر این، نظارت مداوم و دقیق این داده‌های فنوتیپی و تجزیه و تحلیل بعدی آن‌ها با استفاده از رویکرد نسل بعدی هوش مصنوعی می‌تواند شناسایی QTL‌های پاسخ‌دهنده به استرس یا QTL‌های مرتبط با صفات

(*al.*, 2022). برای یک برنامه آبیاری مؤثر لازم است مقدار نیاز آب محصول مورد نظر را بدانیم (*Vishwakarma et al.*, 2022). کاربرد فن‌آوری‌های مبتنی بر کامپیوتر در اعدام و توسعه تولید محصولات اتوماتیک، آبیاری گیاهان و ارزیابی عملکرد بسیار حیاتی می‌باشد. هوش مصنوعی با ایجاد ارتباط بین داده‌های هواشناسی، و حسگرهای مربوط به سنجش میزان رطوبت در خاک و فیتومانیترینگ لحظه‌ای دوربین‌های مادون‌قرمز، میزان نیاز گیاه به آب را در زمان و حجم مورد نیاز برآورد نموده و در نتیجه از میزان هدر رفت آب به شدت می‌کاهد (*Kakani et al.*, 2020). ژانگ و همکاران در سال ۲۰۱۸ شناسایی و نظارت یک سیستم آبیاری برای تخصیص آب آبیاری را از طریق شبکه عصبی پیچشی (CNN) اجرا کردند. در منطقه آزمایش از شبکه عصبی مصنوعی با بهترین عملکرد و کمترین زمان آموزش استفاده شد. رویکرد پیشنهادی در خصوص چالش شناسایی سیستم‌های آبیاری با دقت ۹۵/۸۵ درصد و فراخوانی ۹۳/۳۳ درصد از یافته‌های شناسایی، عمل کرد (*Zhang et al.*, 2018). کامی‌شوا و همکاران در سال ۲۰۲۲ یک فناوری مبتنی بر ماشین برای بهینه‌سازی فرآیند آبیاری محصولات با استفاده از سیستم فنوتیپ گیاهی پیشنهاد کردند. شبکه عصبی آموزش دیده با استفاده از سیستم تکثیر ارتجاعی در مرحله نهایی برای محاسبه میزان آب مورد نیاز به کار گرفته می‌شود. دقت شناسایی گیاهان تا ۹۳ درصد و دقت مراحل رشد تا ۹۲ درصد بوده است (*Kamyshova et al.*, 2022). جدول شماره ۱ مدیریت آبیاری را از طریق فناوری‌های مبتنی بر هوش مصنوعی نشان می‌دهد.

### مدیریت خاک

حفظ و بهبود خصوصیات خاک، تأکید اصلی مدیریت خاک در کشاورزی برای افزایش بهره‌وری محصولات می‌باشد (*Kushwaha et al.*, 2022). با پیشرفت قدرت پردازش تصویر و توسعه سیستم‌های تصویر (به‌عنوان مثال، دوربین‌ها) در سال‌های اخیر، رویکردهای تحلیل تصویر مبتنی بر هوش مصنوعی در بسیاری از بخش‌ها، از جمله علوم خاک، مورد توجه قرار گرفته است. در این روش تصاویر خاک با دوربین جمع‌آوری می‌شود و سپس از برنامه‌های مبتنی بر ماشین برای طبقه‌بندی و دسته‌بندی آنها استفاده می‌شود (*Zhang et al.*, 2021). در جدول ۲ به مطالعات مهم در مورد رویکرد هوش مصنوعی در تجزیه و تحلیل خاک اشاره شده است.

کنند. با استفاده از ترکیبی از مطالعات گسترده ژنوم (GWASs) و امکانات فنوتایپینگ با کارایی بالا، فنومیک می‌تواند به‌عنوان یک ابزار جدید برای مطالعات ژنتیک گیاهی، ژنومیک، خصوصیات ژنی، و اصلاح عمل کند (*Harfouche et al.*, 2019).

### کاربرد هوش مصنوعی در کشت بافت گیاهی

فرآیندهای مختلف کشت بافت گیاهی به عوامل محیطی و ژنتیکی بستگی دارد و فرایندهای غیرقطعی، پیچیده و غیرخطی در نظر گرفته می‌شوند. این موضوع از طریق بهینه‌سازی متوالی عوامل مختلف، تلاشی زمان‌بر و پرهزینه که قادر به پرداختن به ماهیت بسیار تعاملی متغیرها نیست، مورد توجه قرار گرفته است. با بهبود قدرت محاسباتی، هوش مصنوعی به رویکردهای ترجیحی و امیدوارکننده‌تر برای مدل‌سازی و بهینه‌سازی سیستم‌های پیچیده برای دستیابی به نتایج بهتر در زمان کمتر و استفاده از منابع کمتر تبدیل می‌شود. روش‌های مبتنی بر هوش مصنوعی دامنه مفیدی را برای تجزیه و تحلیل داده‌های کشت درون شیشه‌ای، تفسیر داده‌های جمع‌آوری شده و بینش عمیق در مورد سیستم‌های بیولوژیکی درون شیشه‌ای فراهم می‌کنند. در آینده، ترکیبی از مدل‌های هوش مصنوعی (استراتژی ادغام داده‌ها) برای توسعه مدل‌های دقیق‌تری که نتیجه پروتکل‌های کشت بافت و فرآیندهای بیولوژیکی درون شیشه‌ای را پیش‌بینی و بهینه‌سازی می‌کنند، استفاده خواهد شد. علاوه بر این، روش‌های هوش مصنوعی را می‌توان برای مکانیزه کردن اصلاح گیاهان در شرایط درون شیشه‌ای، مهندسی ژنتیک و فناوری‌های ویرایش ژنوم مانند کریسپر به کار برد (*Hesami & Jones*, 2019).

### مدیریت آب

بخش کشاورزی ۸۵ درصد از منابع آب شیرین موجود در سراسر جهان را مصرف می‌کند. این درصد با افزایش جمعیت و تقاضا برای غذا افزایش می‌یابد. این امر نیاز به فناوری‌های به‌روز و کارآمد را به منظور استفاده صحیح از منابع آب پررنگ‌تر می‌کند. مدیریت آبیاری در بخش تولیدات کشاورزی نیاز به توجه و تلاش قابل توجهی دارد و در حفظ تعادل هیدرولوژیکی، اقلیمی و زراعی بسیار مهم است. بنابراین چندین مطالعه برای به‌دست آوردن اطلاعات در زمینه فرایندهای بیوفیزیکی موجود در جذب آب از نوک ریشه در خاک و فرایندهای تعرق از پوشش گیاهی صورت گرفته است (*Elbeltagi et al.*

جدول ۱. مطالعات قبلی در مورد مدیریت آبیاری از طریق استفاده از رویکردهای هوش مصنوعی

منابع	نتایج	روش کار	اهداف و کاربرد
(Kim et al., 2022)	مدل تقسیم‌بندی تصویر اسکور ۰/۹۹۸ و سطح آب پیش‌بینی شده با ضریب همبستگی ۰/۹۷ را نشان داد.	طبقه‌بندی تصاویر با ResNet-50 و مدل تقسیم بندی آب کانال با U-Net	تخمین آب کانال آبیاری
(Kumbi & birje, 2022)	حداکثر دقت ۹۲ درصد، ویژگی ۹۱/۲ درصد و حساسیت ۹۴/۱ درصد	الگوریتم شبکه عصبی پیچشی عمیق	راندمان آبیاری
(Choudhary et al., 2022)	افزایش کارایی خودکار و امکان سنجی اقتصادی	سیستم کنترل بر پایه شبکه عصبی مصنوعی	مدل تبخیر و تعرق
(Arvind et al., 2017)	پیش بینی ۹۸ درصد و غلبه با شرایط خشکی	الگوریتم‌های مبتنی بر یادگیری ماشین	پیش بینی میزان آب
(Tang et al., 2017)	آزمایشات با تصاویر Sentinel به‌دقت و فراخوانی ۹۵ درصد دست یافتند.	الگوریتم‌های مبتنی بر یادگیری عمیق	نظارت بر توزیع سیستم های آبیاری محوری مرکز
(Chen et al., 2020)	نتایج تایید ۹۱ درصد بود.	مدل کم عمق شبکه عصبی	شناسایی آلودگی آب برای منابع آبیاری کشاورزی

## جدول ۲. مطالعات قبلی در مورد رویکردهای هوش مصنوعی در تجزیه و تحلیل خاک

منابع	نتایج	روش کار	اهداف و کاربرد
(Riese & Keller, 2019)	روش شبکه عصبی پیچیده با کمترین عمق مؤثرترین طبقه‌بندی می‌باشد.	معماری یادگیری عمیق	آنالیز بافت خاک
(Omondiagbe et al., 2022)	۵ تا ۲۶ درصد پیشرفت برای شناسایی سه جز خاک مانند ماسه، رس	شبکه عصبی پیچشی عمیق خودکار و یادگیری مبتنی بر جمعیت	پیش بینی بافت خاک
(Yu et al., 2019)	عملکرد ۹۹/۵۹ درصد برای شبکه عصبی پیچیده سه‌بعدی	سیستم مبتنی بر فیلترهای قابل تنظیم کریستال مایع و شبکه عصبی پیچشی سه‌بعدی برای طبقه بندی خاک	طبقه بندی خاک
(Pyo et al., 2020)	بالاترین درصد برای تخمین مس ۸۲ و برای سرب ۸۶ گزارش شد.	استفاده از تصاویر خاک، شبکه عصبی پیچشی با کدگذاری برای تخمین فلزات مس، سرب	تخمین فلزات سنگین
(Azadnia et al., 2022)	کارایی ۹۸ درصدی برای شبکه یادگیری ماشین	الگوریتم‌های مبتنی بر یادگیری ماشین برای طبقه بندی تراکم خاک	آنالیز بافت

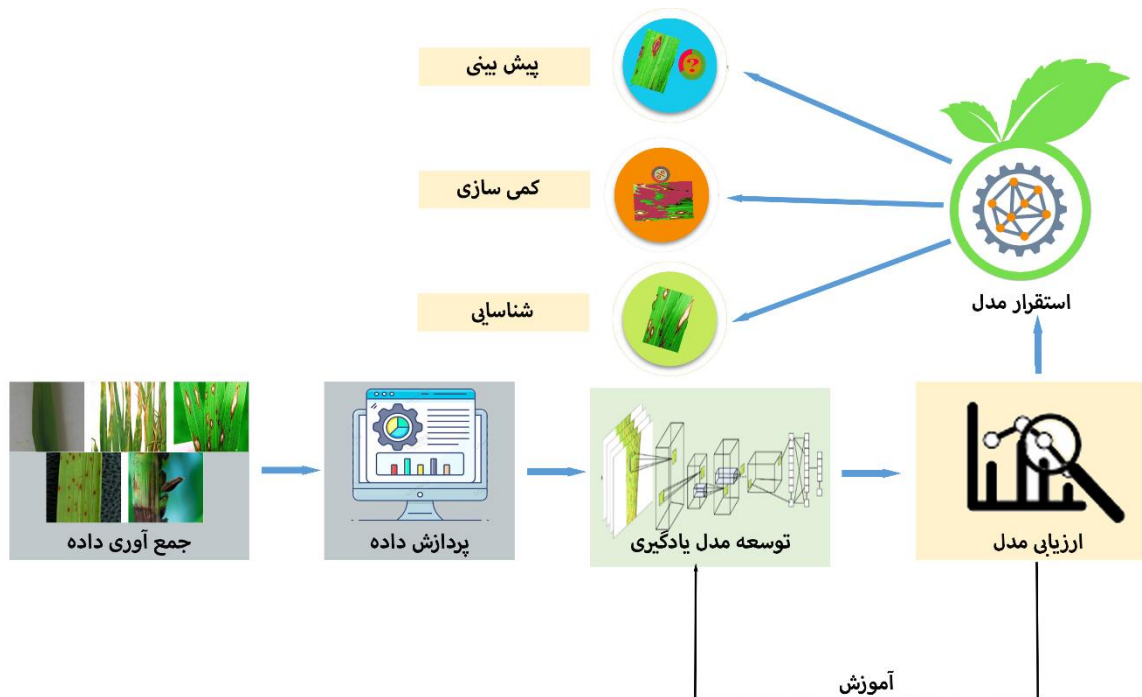
## آنالیز سلامت گیاهان

سیستم‌های تشخیص تصویر مبتنی بر هوش مصنوعی قادرند عوامل خسارت‌زای گیاهی را با دقت بالا تشخیص دهند. از این رو با کنترل آفات و بیماری‌ها به‌صورت خاص مکانی، می‌توان مصرف سموم را بهینه نمود. در نتیجه با استفاده از مدل‌های رشدی چندوجهی میزان تأثیر سموم را در دوره‌های زمانی مشخص مقایسه و بهترین زمان استفاده را محاسبه و به کشاورز توصیه کند (Khoshnevisan et al., 2020). هوش مصنوعی برای مدیریت عوامل خسارت‌زا و همچنین تشخیص پراکنش و تراکم علف‌های هرز از شبکه‌های عصبی مصنوعی مبتنی بر الگوریتم‌های ژنتیکی، حسگرهای یادگیری ماشین (Liakos et al., 2018)، تجزیه و

پیشرفت در زمینه هوش مصنوعی راه‌های امیدوارکننده‌ای را به کشاورز می‌دهد، تا گیاهان آلوده را به‌دقت نظارت و شناسایی کنند، و با مدیریت سریع بیماری‌ها از شیوع بیشتر آن جلوگیری کنند. با در اختیار داشتن داده‌های واقعی در زمان، کشاورزان می‌توانند اقدامات سریع و مناسب را برای کنترل عامل خسارت‌زا و جلوگیری از گسترش آن انجام دهند (شکل شماره ۳). زمانی که گیاه در معرض تنش یا کمبود مواد مغذی قرار می‌گیرد، معمولاً علائم در رنگ و بافت برگ‌ها ظاهر می‌شوند. تجزیه و تحلیل تصویر می‌تواند این تغییرات را در یک الگو مؤثر تشخیص دهد.

نتایج این تحقیق نشان داد که مدل پیشنهادی با دقت ۹۲ درصد و صحت ۸۸ درصدی عملکرد مناسبی در تشخیص آفت کرم ساقه خوار دارد (Fallah & Ghanbari, 2022). در جدول ۳ به مطالعات مهم در مورد رویکرد هوش مصنوعی در آنالیز سلامت گیاهان اشاره شده است.

تحلیل تصویر دیجیتال (Gerhards & Christensen, 2003)، کمی سازی داده‌های کیفی (Udupi, 2019) و شبکه‌های عصبی مصنوعی (Yang et al., 2002) استفاده می‌کند. فلاح و همکاران در سال ۲۰۲۲ با استفاده از تصاویر تلفن همراه هوشمند و شبکه عصبی عمیق به شناسایی خودکار کرم ساقه‌خوار برنج پرداخته‌اند.



شکل ۳. رویکرد هوش مصنوعی در آنالیز سلامت گیاهان

جدول ۳. مطالعات قبلی در مورد رویکردهای هوش مصنوعی در آنالیز سلامت گیاهان

منابع	نتایج	محصول	روش کار	اهداف و کاربرد
(Tetila et al., 2020)	بیشترین دقت تشخیص با مدل ResNet-50 به مقدار ۹۳/۸۲ درصد بدست آمد.	سویا	پهپاد مجهز به دوربین مبتنی بر مدل یادگیری عمیق	شناسایی آفات
(Ritharson et al., 2023)	بیشترین مقدار دقت تشخیص با مدل VGG16 به میزان ۹۹/۹۴ درصد بدست آمد	برنج	فناوری پهپاد و رویکرد یادگیری انتقالی	شناسایی بیماری‌های بلاست، لکه قهوه‌ای و بلایت باکتریایی
(Espinoza et al., 2016)	الگوریتم شناسایی سفید با لک و تریپس دقت بالایی در حدود ۹۷ درصد و ۹۲ درصد داشت.	خیار	ترکیب پردازش تصویر و شبکه عصبی مصنوعی	شناسایی سفید با لک و تریپس در گلخانه
Syed-Ab-Rahman et al., 2022)	دقت تشخیص بیماری در حدود ۹۵/۸ درصد بدست آمد.	مرکبات	مدل شبکه عصبی پیچشی دو بعدی	شناسایی بیماری مرکبات
Chavan & Nandedkar, (2020)	دقت ۹۷/۲۳ درصد برای SegNet	برنج	به‌کارگیری دو مدل شبکه یادگیری عمیق FCN و SegNet	شناسایی علف‌های هرز



## مدیریت مصرف انرژی

مصرف سوخت چالشی بزرگ در جهت تولید هر کارگاه تولیدی می باشد، به طبع کارگاه‌های کشاورزی از این امر مستثنی نمی‌باشند. هوش مصنوعی به‌عنوان ابزاری کارآمد با برقراری ارتباط بین نیاز و مصرف در صنایع مختلف کشاورزی سبب کاهش چشم‌گیری در میزان مصرف سوخت می‌گردد. با ایجاد یک الگوریتم ساده از توابع دمایی مربوط به محیط خارج و داخل واحد تولیدی می‌توان به نمودار مشخصی از مصرف سوخت دست‌یافت، و با استفاده از نرم افزارهای هوش مصنوعی می‌توان به صورت لحظه‌ای میزان سوخت در ساعتی مشخص که تابعی از نوسان دمایی مورد نیاز در داخل واحد نسبت به دمای خارج واحد می‌باشد، را برآورد کرد. در این حالت به‌جای داشتن حداکثر و حداقل مطلق در شبانه‌روز به‌ازای هر ساعت حداکثر و حداقل مصرف سوخت برآورد خواهد شد. در نتیجه کاربرد این فناوری کاهشی ۵۰ درصدی در کاهش مصرف سوخت رخ خواهد داد. در واقع سیستم‌های کنترل اقلیم مبتنی بر هوش مصنوعی با ایجاد بازه‌های بی‌نهایت از حداکثر و حداقل‌های مختلف سبب کاهش مصرف سوخت و افزایش راندمان واحد تولیدی کشاورزی خواهد شد. این قدر مطلق‌های کوچک با محوریت داده‌های GDP باعث افزایش چشم‌گیر راندمان پرورشی در بخش کشاورزی می‌شوند. چرا که بدون هوش مصنوعی با در نظر گرفتن  $\Delta T$  مطلق برای روز، واحد GDP رشدی تحت‌تأثیر قرار گرفته و از حالت نرمال طبیعی به سمت رویشی مطلق سوق پیدا کرده که علاوه بر افزایش مصرف سوخت، ضعف محصولات را نسبت به عوامل بیماری‌زا افزایش می‌دهند (Liao & Yao, 2021).

## مدیریت مصرف نهاده‌ها

بی‌شک نهاده‌های مصرفی (ورودی) به‌عنوان پرهزینه‌ترین بخش تولید در کشاورزی می‌باشند، بنابراین هرگونه اقدام در جهت کاهش مصرف نهاده باعث رونق بخشی کشاورزی و افزایش حجم تولیدات با بهره‌وری بالا خواهد شد. میزان مصرف نهاده‌ها برای واحدهای تولیدی تابعی از سن واحد تولیدی و نیاز آن در برهه‌های زمانی مشخص می‌باشد. این برهه‌های زمانی توسط تکنسین‌ها و در واحد زمانی ماه برای واحدهای تولیدی معین می‌گردند. هوش مصنوعی با استفاده از آنالیز لحظه‌ای و ثبت داده در واحد روز / ساعت / ثانیه قادر است نیاز لحظه‌ای واحد تولیدی را مشخص نموده و در نتیجه با جلوگیری از مصرف بیش از حد، و یا مصرف حداقل نهاده نمودار رشد را از حالت سینوسی به حالت خطی تبدیل نماید (Eli-Chukwu, 2019). بی‌تردید عدم افراط

و تفریط در مصرف نهاده‌ها باعث رشد بهینه در عامل تولیدی خواهد شد. هوش مصنوعی به‌عنوان ابزار دقیق خطاهای انسانی را پوشش داده و با محاسبات بی‌شمار در واحد زمان میزان ماده ورودی مورد نیاز را مشخص می‌کند، که طبیعتاً این امر از توانایی تکنسین‌های واحدهای تولیدی خارج می‌باشد (Schimmelpfennig & Ebel, 2016). هوش مصنوعی با کمک حسگرها و روابط تعریف شده برای رشد محصولات واحدهای تولیدی و با انجام محاسبات بی‌شمار در واحدهای زمانی مشخص شرایط بهینه برای افزایش بهره‌وری را تخمین زده، و با ارائه راهکارها و توصیه‌های لازم نقش بسیار مؤثری بر اقتصاد بخش کشاورزی داشته‌باشد. تجزیه و تحلیل داده‌ها و استفاده از فناوری پردازش اطلاعات، در آفرینا نیز اثرات مثبت زیادی داشته است. بنا بر گزارشات حاصله تولید ذرت در غرب کنیا برای هر کشاورز تنها در یک سال از میانگین ۶ به ۹ کیسه در هر واحد زراعی (۹۰ کیلوگرم در هر کیسه) افزایش یافته‌است.

## تأثیر هوش مصنوعی بر عملکرد اقتصادی در کشاورزی

تکنولوژی هوش مصنوعی به‌دلیل تأثیر آن بر شرکت‌ها، صنایع، اقتصاد، بازار کار و سرمایه انسانی، همیشه در تحقیقات اقتصادی مرکز توجه قرار داشته است (Gentili et al., 2020). دیجیتالی شدن توجه فزاینده‌ای را در تحقیقات اقتصادی در حوزه کشاورزی به خود جلب کرده است. در دهه گذشته تعداد شرکت‌هایی که فناوری‌های هوش مصنوعی را به کار می‌گیرند به‌طور قابل توجهی افزایش یافته است (Davenport et al., 2020). برخی از مزیت‌های اقتصادی هوش مصنوعی در کشاورزی، شامل نوآوری، بهره‌وری، صرفه‌جویی (به‌عنوان مثال کاهش هزینه‌های تجهیزات، کاهش خطای انسانی)، افزایش تجزیه و تحلیل (بازرسی و ارزیابی بیماری)، نظارت و بهبود کیفیت مواد غذایی و حتی استراتژی‌های کارآمد بازار می‌باشند (Sood et al., 2022). استفاده از هوش مصنوعی از طریق استفاده کارآمد از نیروی کار و منابع و اقدامات دقیق پتانسیل کاهش هزینه‌های متغیر را دارد. همان‌طور که هوش مصنوعی بسیاری از صنایع را به سمت جلو هدایت می‌کند و چشم‌انداز کسب‌وکار را تغییر داده و باعث افزایش بهره‌وری می‌شود، این افزایش تا سال ۲۰۳۰ به رقمی به ارزش ۷۵۵ میلیارد دلار می‌رسد. هوش مصنوعی بالاترین میانگین رشد سالانه را براساس ارزیابی‌ها و پیش‌بینی‌های صورت‌گرفته، بین سال‌های ۲۰۲۱ تا ۲۰۲۷، را در بین سایر بازارهای فناوری داشته و با ۲۴ درصد بالاترین میزان رشد را از آن خود خواهد کرد. هوش مصنوعی با تقویت عملکرد اقتصادی و به‌ویژه با توجه به تولید و



کند و میزان کمبود آب را مشخص می‌کند. در واقع به کشاورزان هشدار می‌دهد که در روزهای آتی بارندگی وجود ندارد و باید متکی به سیستم آبیاری شوند و یا برعکس احتمال وقوع بارندگی است و نیازی به آبیاری نیست. این استارت‌آپ در بسیاری از نقاط دنیا این خدمات را ارائه می‌دهد. استارت‌آپ سوم به نام wolkus در کشور هند می‌باشد و بیشتر مورد استفاده کشاورزان خرده‌مالکی است که نمی‌خواهند هزینه زیادی صرف کنند. در واقع یک سری اطلاعات را از کشاورزان می‌گیرد و بر حسب این اطلاعات نیازهای کشاورزان را برطرف می‌کند. استارت‌آپ بعدی یک استارت‌آپ بلاروس به نام onesoil است، که با استفاده از داده‌های هواشناسی نوع ابرها را مشخص می‌کند و میزان تأثیر آنها بر روی واحدهای کشاورزی را مشخص می‌کند. کشاورزان با استفاده از این استارت‌آپ می‌توانند براساس پیش‌بینی آب و هوای سال زراعی، محصول مناسب را کشت کنند. علاوه بر آن میزان کود، نوع خاک ارزیابی می‌شود و بر حسب شرایط سالبانه محصولی که بیشترین گردش مالی را داشته‌باشد معرفی می‌شود. در آخر استارت‌آپ Root AI یک استارت‌آپ آمریکایی می‌باشد که بر حسب تکنولوژی رباتی زمان رسیدگی محصول را برای کشاورزان مشخص می‌کند. تعیین زمان برداشت محصول در حالی که حداکثر محصول رسیده باشد چالش بزرگ همه کشاورزان در سراسر جهان می‌باشد. بسته به شرایط آب و هوایی، شرایط بازار و میزان رسیدگی محصول بهترین زمان برداشت را تعیین می‌کند، که کار بسیار سختی است. این استارت‌آپ بر حسب تصاویر سه‌بعدی که ربات‌ها می‌گیرند و با استفاده از حسگرهایی که در خاک به کار رفته‌اند، میزان رسیدگی محصولات را تخمین می‌زند.

نوآوری خدمات، تأثیر شگرفی بر میزان تولید ناخالص داخلی کشورها داشته است. پیش‌بینی‌ها حاکی از آنند که بازار هوش مصنوعی در سال ۲۰۲۳ تا ۱٫۵ درصد تأثیر مثبتی بر GDP داشته است، و انتظار می‌رود این تأثیر مثبت تا سال ۲۰۲۷ به ۷٫۲ درصد و تا سال ۲۰۳۰ به ۹٫۴ درصد افزایش یابد. به‌علاوه پیش‌بینی می‌شود، اثر بازار هوش مصنوعی بر GDP از سال ۲۰۲۳ تا ۲۰۳۰ با افزایشی ۹ درصدی مواجه شود. از سال ۲۰۲۰ تاکنون ۷۰ میلیون کشاورز در سراسر جهان، از مزایای هوش مصنوعی بهره‌مند شده‌اند.

شکل ۴ استارت‌آپ‌هایی را نشان می‌دهد که با استفاده از ظرفیت هوش مصنوعی در نقاط مختلف دنیا ایجاد شده‌اند. ۷۲ استارت‌آپ به عنوان استارت‌آپ‌های موفق با استفاده از هوش مصنوعی انتخاب شده‌اند. از بین ۷۲ استارت‌آپ، ۵ استارت‌آپ به‌عنوان استارت‌آپ‌های موفق و برتر انتخاب شده‌اند که GDP بالا و تولید ارز بالایی داشته‌اند. اولین استارت‌آپ به نام AGAEyE که در صدر جدول قرار دارد، یک استارت‌آپ آمریکایی می‌باشد که با استفاده از هوش مصنوعی، یادگیری ماشین و تصویرسازی سه‌بعدی نقاط ضعف کشاورزان را در زمینه تشخیص کمبودها، آفات و بیماری‌ها را پوشش داده‌است. با ارسال پهپادها بر روی مزارع کمبودهای گیاهان و حضور احتمالی پاتوژن‌ها را شناسایی می‌کنند و برای آنها کود و سم تجویز می‌کنند. در زمان کمتری نسبت به نیروی انسانی این کارها انجام می‌گیرد. دومین استارت‌آپ موفق، یک استارت‌آپ آلمانی به نام Heliopas می‌باشد که در زمینه تشخیص خشکی تخصص دارد. در آلمان بیش تر مزارع به صورت دیم کاشته می‌شوند. این استارت‌آپ بر حسب حسگرهای خاک و داده‌های هواشناسی، میزان بارش را پیش‌بینی می‌



شکل ۴. نقشه حرارتی توزیع جغرافیایی ۷۲ استارت‌آپ و ۵ استارت‌آپ برتر

های قدیمی برای تشخیص احتمال وجود تنوع و میزان شیوع آفات و حتی میزان برآورد خسارت احتمالی بهره می‌گیرند. هوش مصنوعی با ارسال داده‌ها و گزارش‌ها به تلفن‌های همراه کشاورزان، به آنها در مدیریت آفات کمک می‌کند بدین ترتیب کشاورز می‌تواند اقدامات لازم و به‌جا در کنترل آفات و جلوگیری از شیوع آنها را اعمال کند.

آینده هوش مصنوعی در کشاورزی نیاز به تمرکز قابل توجهی بر میزان دسترسی اطلاعات و کلان داده‌ها در سطح جهان دارد، زیرا در حال حاضر فناوری‌های پیشرفته فقط در مزارع بزرگ استفاده می‌شوند. کشاورزی مبتنی بر یادگیری ماشین و علم پردازش و تفسیر داده با گسترش دسترسی و قابلیت اتصال مزارع کوچک در مناطق دور در سراسر جهان تضمین خواهد شد. از آنجا که هوش مصنوعی استفاده و کارایی منابع را به حداکثر می‌رساند و تا حد قابل توجهی کمبود منابع و نیروی کار را برطرف می‌کند، در صنعت کشاورزی مفید و مؤثر خواهد بود. این فناوری همچنین نقش اساسی در تحقیق و توسعه در زمینه محصولات باغی خواهد داشت. در کشور ایران وزارت جهاد کشاورزی، مرجع اصلی پژوهش‌های کاربردی و توسعه‌ای در حوزه‌های مختلف کشاورزی در تأمین امنیت غذایی و حفظ ذخایر ژنتیکی است. در راستای حکمرانی کشاورزی هوشمند در این بخش، هوش مصنوعی می‌تواند در تصمیم‌گیری‌های کلان‌کشوری در حوزه‌های اولویت‌دار مانند الگو و مدیریت کشت، تسریع در معرفی ارقام و نژادهای برتر، تعیین اصالت ژنتیکی جانوری و گیاهی، پیش‌بینی میزان تولید، تعیین کیفیت محصولات، تشخیص بیماری در حوزه‌های گیاهی و جانوری، مدیریت منابع ژنتیکی و مدیریت آب و خاک نقش مهمی ایفا نماید.

## References

- Arvind, G., Athira, V. G., Haripriya, H., Rani, R. A., & Aravind, S. (2017, April). Automated irrigation with advanced seed germination and pest control. In *2017 IEEE Technological Innovations in ICT for Agriculture and Rural Development (TIAR)* (pp. 64-67). IEEE.
- Awasthi, Y. (2020). Press "a" for artificial intelligence in agriculture: A review. *JOIV: International Journal on Informatics Visualization*, 4(3), 112-116.
- Azadnia, R., Jahanbakhshi, A., Rashidi, S., & Bazyar, P. (2022). Developing an automated monitoring system for fast and accurate prediction of soil texture using an image-based deep learning network and machine vision system. *Measurement*, 190, 110669.

هوش مصنوعی به غلبه بر عدم تقارن بازار در زنجیره‌های ارزش منطقه‌ای و جهانی به کشاورزان کمک می‌کند. این امر به ویژه برای واحدهای اقتصادی نوپا که در آن کشاورزان دسترسی کمتری به اطلاعات بازار دارند، بسیار حائز اهمیت است. هوش مصنوعی کشاورزی که بر عوامل خارجی تمرکز دارد، از داده‌های مربوط به روند بازار، قیمت محصولات، نیازهای مصرف‌کننده، الزامات و زیبایی شناسی استفاده می‌کند، به کشاورزان این امکان را می‌دهد تا تصمیمات هوشمندانه‌تری در بازار بگیرند (Cubric, 2020).

## چشم‌انداز آینده کشاورزی مبتنی بر هوش مصنوعی

در آینده، فناوری‌های هوش مصنوعی برای مسائل و معضلات کشاورزی، که کشاورزان سراسر جهان با آن روبرو هستند، از کنترل آفات گرفته تا پیش‌بینی آب و هوا و حتی نیروی کارگری در مزرعه راه‌حلی نوآورانه و دقیقی ارائه خواهد داد. هوش مصنوعی به کشاورزان کمک خواهد کرد تا با استفاده از کلان داده‌ها به دانشمندان کشاورزی تبدیل شوند تا بدین ترتیب محصولات را بسته به تقاضای بازار بهینه کنند. در حال حاضر شرکت‌های هوش مصنوعی در حال توسعه ربات‌هایی هستند که قادرند با دقت و سرعت بالا وظایف مختلفی را در محیط‌های مزرعه انجام دهند. این ربات‌ها در برداشت سریع‌تر و کامل‌تر محصول بسیار دقیق‌تر از نیروی انسانی، طراحی شده‌اند. این ربات‌ها علاوه بر برداشت و بسته‌بندی محصولات به بررسی کیفیت محصول و پایش عوامل خسارت‌زای آن‌ها خواهند پرداخت. این ربات‌ها همچنین می‌توانند بر مشکلات نیروی کار کشاورزی غلبه کنند. الگوریتم‌های هوش مصنوعی از عکس‌های ماهواره‌ای و داده

- Ben Ayed, R., & Hanana, M. (2021). Artificial intelligence to improve the food and agriculture sector. *Journal of Food Quality*, 2021, 1-7.
- Beloev, I., Kinaneva, D., Georgiev, G., Hristov, G., & Zahariev, P. (2021). Artificial intelligence-driven autonomous robot for precision agriculture. *Acta Technologica Agriculturae*, 24(1), 48-54.
- Bhagat, P. R., Naz, F., & Magda, R. (2022). Artificial intelligence solutions enabling sustainable agriculture: A bibliometric analysis. *PloS one*, 17(6), 0268989.
- Chavan, T. R., & Nandedkar, A. V. (2018). AgroAVNET for crops and weeds classification: A step forward in automatic farming. *Computers and electronics in agriculture*, 154, 361-372.

- Chen, H., Chen, A., Xu, L., Xie, H., Qiao, H., Lin, Q., & Cai, K. (2020). A deep learning CNN architecture applied in smart near-infrared analysis of water pollution for agricultural irrigation resources. *Agricultural Water Management*, 240, 106303.
- Choudhary, S., Gaurav, V., Singh, A., & Agarwal, S. (2019). Autonomous crop irrigation system using artificial intelligence. *Int. J. Eng. Adv. Technol*, 8(5), 46-51.
- Cook, P., & O'Neill, F. (2020). Artificial intelligence in agribusiness is growing in emerging markets.
- Cubric, M. (2020). Drivers, barriers and social considerations for AI adoption in business and management: A tertiary study. *Technology in Society*, 62, 101257.
- Davenport, T., Guha, A., Grewal, D., & Bressgott, T. (2020). How artificial intelligence will change the future of marketing. *Journal of the Academy of Marketing Science*, 48, 24-42.
- Dharmaraj, V., & Vijayanand, C. (2018). Artificial intelligence (AI) in agriculture. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(12), 2122-2128.
- Elbeltagi, A., Kushwaha, N. L., Rajput, J., Vishwakarma, D. K., Kulimushi, L. C., Kumar, M., ... & Abd-Elaty, I. (2022). Modelling daily reference evapotranspiration based on stacking hybridization of ANN with meta-heuristic algorithms under diverse agro-climatic conditions. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 36(10), 3311-3334.
- Eli-Chukwu, N. C. (2019). Applications of artificial intelligence in agriculture: A review. *Engineering, Technology & Applied Science Research*, 9(4).
- Fallah, M., & Ghanbari Parmehr, E. (2023). Detection of Chilo Suppressalis using Smartphone Images and Deep Learning. *Journal of Agricultural Machinery*, 13(2), 195-211.
- Fusari, C. M., Kooke, R., Lauxmann, M. A., Annunziata, M. G., Enke, B., Hoehne, M., ... & Keurentjes, J. J. (2017). Genome-wide association mapping reveals that specific and pleiotropic regulatory mechanisms fine-tune central metabolism and growth in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 29(10), 2349-2373.
- Gentili, A., Compagnucci, F., Gallegati, M., & Valentini, E. (2020). Are machines stealing our jobs? *Cambridge Journal of Regions, Economy and Society*, 13(1), 153-173.
- Gerhards, R., & Christensen, S. (2003). Real-time weed detection, decision making and patch spraying in maize, sugarbeet, winter wheat and winter barley. *Weed research*, 43(6), 385-392.
- Harfouche, A. L., Jacobson, D. A., Kainer, D., Romero, J. C., Harfouche, A. H., Mugnozza, G. S., ... & Altman, A. (2019). Accelerating climate resilient plant breeding by applying next-generation artificial intelligence. *Trends in biotechnology*, 37(11), 1217-1235.
- Hesami, M., & Jones, A. M. P. (2020). Application of artificial intelligence models and optimization algorithms in plant cell and tissue culture. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 104, 9449-9485.
- Holzinger, A., Keiblinger, K., Holub, P., Zatloukal, K., & Müller, H. (2023). AI for life: Trends in artificial intelligence for biotechnology. *New Biotechnology*, 74, 16-24.
- Javaid, M., Haleem, A., Singh, R. P., & Suman, R. (2022). Artificial intelligence applications for industry 4.0: A literature-based study. *Journal of Industrial Integration and Management*, 7(01), 83-111.
- Javaid, M., Haleem, A., Khan, I. H., & Suman, R. (2023). Understanding the potential applications of Artificial Intelligence in Agriculture Sector. *Advanced Agrochem*, 2(1), 15-30.
- Jha, K., Doshi, A., Patel, P., & Shah, M. (2019). A comprehensive review on automation in agriculture using artificial intelligence. *Artificial Intelligence in Agriculture*, 2, 1-12.
- Jung, J., Maeda, M., Chang, A., Bhandari, M., Ashapure, A., & Landivar-Bowles, J. (2021). The potential of remote sensing and artificial intelligence as tools to improve the resilience of agriculture production systems. *Current Opinion in Biotechnology*, 70, 15-22.
- Kakani, V., Nguyen, V. H., Kumar, B. P., Kim, H., & Pasupuleti, V. R. (2020). A critical review on computer vision and artificial intelligence in food industry. *Journal of Agriculture and Food Research*, 2, 100033.
- Kamyshova, G., Osipov, A., Gataullin, S., Korchagin, S., Ignar, S., Gataullin, T., ... & Suvorov, S. (2022). Artificial neural networks and computer vision's-based phytoindication systems for variable rate irrigation improving. *IEEE Access*, 10, 8577-8589.
- Khan, M. H. U., Wang, S., Wang, J., Ahmar, S., Saeed, S., Khan, S. U., ... & Feng, X. (2022). Applications of Artificial Intelligence in Climate-Resilient Smart-Crop Breeding. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(19), 11156.
- Khoshnevisan, B., Rafiee, S., Pan, J., Zhang, Y., & Liu, H. (2020). A multi-criteria evolutionary-based algorithm as a regional scale decision support system to optimize nitrogen consumption rate; A

- case study in North China plain. *Journal of Cleaner Production*, 256, 120213.
- Kim, K. H., Kim, M. G., Yoon, P. R., Bang, J. H., Myoung, W. H., Choi, J. Y., & Choi, G. H. (2022). Application of CCTV image and semantic segmentation model for water level estimation of irrigation channel. *Journal of The Korean Society of Agricultural Engineers*, 64(3), 63-73.
- Krisnawijaya, N. N. K., Tekinerdogan, B., Catal, C., & van der Tol, R. (2022). Data analytics platforms for agricultural systems: A systematic literature review. *Computers and Electronics in Agriculture*, 195, 106813.
- Kumbi, A. A., & Birje, M. N. (2022). Deep CNN based sunflower atom optimization method for optimal water control in IoT. *Wireless Personal Communications*, 1-26.
- Kumar, R., Yadav, S., Kumar, M., Kumar, J., & Kumar, M. (2020). Artificial intelligence: new technology to improve Indian agriculture. *International Journal of Chemical Studies*, 8(2), 2999-3005.
- Kushwaha, N. L., Elbeltagi, A., Mehan, S., Malik, A., & Yousuf, A. (2022). Comparative study on morphometric analysis and RUSLE-based approaches for micro-watershed prioritization using remote sensing and GIS. *Arabian Journal of Geosciences*, 15(7), 564.
- Liakos, K. G., Busato, P., Moshou, D., Pearson, S., & Bochtis, D. (2018). Machine learning in agriculture: A review. *Sensors*, 18(8), 2674.
- Liao, M., & Yao, Y. (2021). Applications of artificial intelligence-based modeling for bioenergy systems: A review. *GCB Bioenergy*, 13(5), 774-802.
- Liu, S. Y. (2020). Artificial intelligence (AI) in agriculture. *IT Professional*, 22(3), 14-15.
- Lokers, R., Knapen, R., Janssen, S., van Randen, Y., & Jansen, J. (2016). Analysis of Big Data technologies for use in agro-environmental science. *Environmental modelling & software*, 84, 494-504.
- Mor, S., Madan, S., & Prasad, K. D. (2021). Artificial intelligence and carbon footprints: Roadmap for Indian agriculture. *Strategic Change*, 30(3), 269-280.
- Mohr, S., & Kühl, R. (2021). Acceptance of artificial intelligence in German agriculture: an application of the technology acceptance model and the theory of planned behavior. *Precision Agriculture*, 22(6), 1816-1844.
- Muraya, M. M., Chu, J., Zhao, Y., Junker, A., Klukas, C., Reif, J. C., & Altmann, T. (2017). Genetic variation of growth dynamics in maize (*Zea mays* L.) revealed through automated non-invasive phenotyping. *The Plant Journal*, 89(2), 366-380.
- Nabwire, S., Suh, H. K., Kim, M. S., Baek, I., & Cho, B. K. (2021). Application of artificial intelligence in phenomics. *Sensors*, 21(13), 4363.
- Niazian, M., & Niedbała, G. (2020). Machine learning for plant breeding and biotechnology. *Agriculture*, 10(10), 436.
- Oliveira, R. C. D., & Silva, R. D. D. S. E. (2023). Artificial Intelligence in Agriculture: Benefits, Challenges, and Trends. *Applied Sciences*, 13(13), 7405.
- Omondigbe, O. P., Lilburne, L., Licorish, S., & MacDonell, S. (2022). Soil Texture Prediction with Automated Deep Convolutional Neural Networks and Population Based Learning. *Social Science Research Network*, 40(03), 387.
- Patrício, D. I., & Rieder, R. (2018). Computer vision and artificial intelligence in precision agriculture for grain crops: A systematic review. *Computers and electronics in agriculture*, 153, 69-81.
- Pérez-Jaramillo, J. E., Carrión, V. J., de Hollander, M., & Raaijmakers, J. M. (2018). The wild side of plant microbiomes. *Microbiome*, 6, 1-6.
- Rai, K. K. (2022). Integrating speed breeding with artificial intelligence for developing climate-smart crops. *Molecular Biology Reports*, 49(12), 11385-11402.
- Ritharson, P. I., Raimond, K., Mary, X. A., Eunice, R. J., & Andrew, J. (2023). DeepRice: A deep learning and deep feature based classification of Rice leaf disease subtypes. *Artificial Intelligence in Agriculture*.
- Riese, F. M., & Keller, S. (2019). Soil texture classification with 1D convolutional neural networks based on hyperspectral data. *arXiv preprint arXiv:1901.04846*.
- Rodzalan, S. A., Yin, O. G., & Noor, N. N. M. (2020). A foresight study of artificial intelligence in the agriculture sector in Malaysia. *J Crit Rev*, 7, 1339-1346.
- Ryan, M. (2020). Agricultural big data analytics and the ethics of power. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 33, 49-69.
- Ryan, M., van der Burg, S., & Bogaardt, M. J. (2021). Identifying key ethical debates for autonomous robots in agri-food: a research agenda. *AI and Ethics*, 1-15.
- Schimmelpfennig, D., & Ebel, R. (2016). Sequential adoption and cost savings from precision agriculture. *Journal of Agricultural and Resource Economics*, 97-115.
- Shakoore, N., Lee, S., & Mockler, T. C. (2017). High throughput phenotyping to accelerate crop breeding and monitoring of diseases in the field. *Current opinion in plant biology*, 38, 184-192.

- Sharma, R. (2021, May). Artificial intelligence in agriculture: a review. In *2021 5th International Conference on Intelligent Computing and Control Systems (ICICCS)* (pp. 937-942). IEEE.
- Sood, A., Sharma, R. K., & Bhardwaj, A. K. (2022). Artificial intelligence research in agriculture: A review. *Online Information Review*, 46(6), 1054-1075.
- Sparrow, R., Howard, M., & Degeling, C. (2021). Managing the risks of artificial intelligence in agriculture. *NJAS: Impact in Agricultural and Life Sciences*, 93(1), 172-196.
- Syed-Ab-Rahman, S. F., Hesamian, M. H., & Prasad, M. (2022). Citrus disease detection and classification using end-to-end anchor-based deep learning model. *Applied Intelligence*, 52(1), 927-938.
- Tang, J., Arvor, D., Corpetti, T., & Tang, P. (2021). Mapping Center Pivot Irrigation Systems in the Southern Amazon from Sentinel-2 Images. *Water* 2021, 13, 298.
- Tetila, E. C., Machado, B. B., Astolfi, G., de Souza Belete, N. A., Amorim, W. P., Roel, A. R., & Pistori, H. (2020). Detection and classification of soybean pests using deep learning with UAV images. *Computers and Electronics in Agriculture*, 179, 105836.
- Tripodi, P., Nicastro, N., Pane, C., & Cammarano, D. (2022). Digital applications and artificial intelligence in agriculture toward next-generation plant phenotyping. *Crop and Pasture Science*.
- Udupi, V. R. (2019). Identification of soybean diseases using learning vector quantization neural network algorithm. *Journal of Analysis and Computation (JAC)*, 1(1), 1-3.
- Vishwakarma, D. K., Pandey, K., Kaur, A., Kushwaha, N. L., Kumar, R., Ali, R.,... & Kuriqi, A. (2022). Methods to estimate evapotranspiration in humid and subtropical climate conditions. *Agricultural Water Management*, 261, 107378.
- Waleed, M., Um, T. W., Kamal, T., Khan, A., & Iqbal, A. (2020). Determining the precise work area of agriculture machinery using internet of things and artificial intelligence. *Applied Sciences*, 10(10), 3365.
- Weersink, A., Fraser, E., Pannell, D., Duncan, E., & Rotz, S. (2018). Opportunities and challenges for big data in agricultural and environmental analysis. *Annual Review of Resource Economics*, 10, 19-37.
- Wolfert, S., Ge, L., Verdouw, C., & Bogaardt, M. J. (2017). Big data in smart farming—a review. *Agricultural systems*, 153, 69-80.
- Xu, Y., Zhang, X., Li, H., Zheng, H., Zhang, J., Olsen, M. S., ... & Qian, Q. (2022). Smart breeding driven by big data, artificial intelligence, and integrated genomic-enviromic prediction. *Molecular Plant*, 15(11), 1664-1695.
- Yang, C. C., Prasher, S. O., Landry, J., & Ramaswamy, H. S. (2002). Development of neural networks for weed recognition in corn fields. *Transactions of the ASAE*, 45(3), 859.
- Yang, W., Guo, Z., Huang, C., Duan, L., Chen, G., Jiang, N., ... & Xiong, L. (2014). Combining high-throughput phenotyping and genome-wide association studies to reveal natural genetic variation in rice. *Nature communications*, 5(1), 5087.
- Yu, Y., Xu, T., Shen, Z., Zhang, Y., & Wang, X. (2019). Compressive spectral imaging system for soil classification with three-dimensional convolutional neural network. *Optics Express*, 27(16), 23029-23048.
- Zhang, C., Yue, P., Di, L., & Wu, Z. (2018). Automatic identification of center pivot irrigation systems from landsat images using convolutional neural networks. *Agriculture*, 8(10), 147.
- Zhang, Y., Chu, J., Leng, L., & Miao, J. (2020). Mask-refined R-CNN: A network for refining object details in instance segmentation. *Sensors*, 20(4), 1010.
- Zhang, P., Guo, Z., Ullah, S., Melagraki, G., Afantitis, A., & Lynch, I. (2021). Nanotechnology and artificial intelligence to enable sustainable and precision agriculture. *Nature Plants*, 7(7), 864-876.

**ORIGINAL ARTICLE**

# Localization of QTLs controlling starch and neutral detergent fiber of durum wheat grain

Sina Ghanbari<sup>1</sup>, Kianoosh Cheghamirza<sup>1,2\*</sup>, Leila Zarei<sup>1,2</sup>, Roghayeh Naseri<sup>1</sup>, Elisabetta Mazzucotelli<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Production Engineering and Genetics, Faculty of Sciences and Agricultural Engineering, Razi University, Kermanshah, Iran.

<sup>2</sup>Cereal Research Center, Razi University, Kermanshah, Iran.

<sup>3</sup>Council for Agricultural Research and Economics (CREA), Research Centre for Genomics and Bioinformatics, Fiorenzuola d'Arda, Italy.

**Correspondence**

Kianoosh Cheghamirza

Email: [cheghamirza@yandex.ru](mailto:cheghamirza@yandex.ru)

**How to cite**

Ghanbari, S., Cheghamirza, K., Zarei, L., Naseri, R., & Mazzucotelli, E. (2024). Localization of QTLs controlling starch and neutral detergent fiber of durum wheat grain. *Crop Biotechnology*, 13(45), 31-39.

**ABSTRACT**

Among cereals, durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) is one of the most important protein and energy sources after bread wheat. It has a significant role in human nutrition in most countries. In this study, to identify and localization of QTLs controlling traits related to starch and Neutral detergent fiber, 118 durum wheat recombinant inbred lines obtained from the cross between the local genotype of Iran-249 originated from the west of Iran and the local cultivar of Zardak from Kermanshah were evaluated in two environments (2014 and 2015) under rainfall conditions at the acireale research center using randomized complete block design along with parents in three replications. QTL analysis for each trait was performed using the inclusive composite interval mapping method to identify genomic regions that significantly affected the studied traits. A total of six QTLs were identified for the two traits measured, grain starch content and neutral detergent fiber. Three QTLs were identified on chromosome 7A and one QTL on chromosome 4B for the grain starch content trait. For the neutral detergent fiber trait, one QTL was localization on chromosome 6B and one QTL on chromosome 7A. Identifying and localization QTLs controlling traits related to seed quality characteristics can provide an opportunity to improve these traits through marker-assisted selection. The results provide QTLs with high breeding potential along with associated markers useful for precise localization and molecular breeding.

**KEYWORDS**

Epistasis, Inclusive Composite Interval Mapping, Marker-assisted Selection, *Triticum turgidum* L.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله پژوهشی»

# مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده نشاسته و فیبر شوینده خنثی دانه در گندم دوروم

سینا قنبری<sup>۱</sup>، کیانوش چقامیرزا<sup>۱\*</sup>، لیلا زارعی<sup>۱</sup>، رقیه ناصری<sup>۱</sup>، الیزابتا مازوکوتلی<sup>۲</sup>

### چکیده

در بین غلات گندم دوروم (*Triticum turgidum* L. var. durum) پس از گندم نان یکی از مهم‌ترین منابع پروتئین و انرژی است و در اکثر کشورهای جهان نقش عمده‌ای در تغذیه انسان دارد. در این تحقیق به منظور شناسایی و مکان‌یابی جایگاه‌های ژنی کنترل کننده صفات کیفی نشاسته و فیبر شوینده خنثی دانه در گندم دوروم، ۱۱۸ لاین اینبرد نوترکیب گندم دوروم حاصل از تلاقی بین ژنوتیپ بومی "ایران-۲۴۹" با منشاء کرمانشاه و رقم بومی زردک به همراه والدین در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار طی دو سال زراعی (۱۳۹۲-۱۳۹۳، ۱۳۹۳-۱۳۹۴) تحت شرایط دیم در مرکز تحقیقات آچیراله ارزیابی شدند. برای شناسایی مناطق ژنومی که تاثیر قابل توجهی بر صفات مورد مطالعه داشتند، تجزیه QTL با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر انجام شد. برای دو صفت اندازه گیری شده محتوی نشاسته دانه و فیبر شوینده خنثی در مجموع شش QTL شناسایی شد. برای صفت محتوی نشاسته دانه سه QTL بر روی کروموزوم 7A و یک QTL بر روی کروموزوم 4B شناسایی شد. برای صفت فیبر شوینده خنثی یک QTL بر روی کروموزوم 6B و یک QTL بر روی کروموزوم 7A مکان‌یابی شد. شناسایی و مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده صفات مرتبط با خصوصیات کیفی دانه می‌تواند فرصتی را برای بهبود این صفات از طریق انتخاب به کمک نشانگر فراهم کند. نتایج حاصل QTL‌هایی با پتانسیل اصلاحی بالا همراه با نشانگرهای مرتبطی که برای مکان‌یابی دقیق و به‌نژادی مولکولی مفید می‌باشند ارائه می‌نمایند.

### واژه‌های کلیدی

ایستازی، گزینش به کمک نشانگر، مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب، *Triticum turgidum* L.

<sup>۱</sup>گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه ایران. <sup>۲</sup>مرکز تحقیقات غلات، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران. <sup>۳</sup>مرکز تحقیقات ژنتیک و بیوانفورماتیک، فیورنولا، ایتالیا.

نویسنده مسئول:

کیانوش چقامیرزا

رایانامه: cheghamirza@yandex.ru

استناد به این مقاله:

قنبری، سینا؛ چقامیرزا، کیانوش؛ زارعی، لیلا؛ ناصری، رقیه و مازوکوتلی، الیزابتا (۱۴۰۳). مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده نشاسته و فیبر شوینده خنثی دانه در گندم دوروم. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۳(۴۵)، ۳۱-۳۹.



## مقدمه

می‌باشد (Majzoubi *et al.*, 2008). ویژگی‌های منحصر به فرد نشاسته باعث شده است تا به توان از این ترکیب پلیمری به‌صورت گسترده در صنایع مختلف استفاده نمود که در این بین صنعت غذا سهم عمده‌ای را به خود اختصاص داده است. ویژگی‌های فیزیکی‌شیمیایی نشاسته و کاربردهای آن در صنایع مختلف تحت تاثیر ساختار آن از جمله میزان بلوری بودن، نسبت آمیلوز به آمیلوپکتین، مورفولوژی گرانول و قطر گرانول‌هاست (Majzoubi *et al.*, 2012; Tester *et al.*, 2004). نشاسته در گیاه به شکل گرانول‌های نیمه بلوری وجود دارد. دامنه اندازه این گرانول‌ها متغیر است و بسته به منشأ گیاهی در اشکال مختلف وجود دارند. نحوه قرار گیری آمیلوزها و آمیلوپکتین‌ها در گرانول منتهی به ایجاد بخش‌های کریستالی و غیر کریستالی به‌صورت متناوب شده است و به‌طوری که گرانول نشاسته در برش عرضی به‌صورت حلقه‌های متحدالمرکز دیده می‌شوند (Barnett and Harder, 2004).

فیبر شوینده خنثی وزن کل دیواره سلولی را نشان می‌دهد. دیواره سلولی از سلولز، همی سلولز و لیگنین تشکیل شده است. از فیبر شوینده خنثی می‌توان برای تعیین نسبت دیواره سلولی به محتوی سلول استفاده کرد. محققین با توجه بیشتر به ماهیت لیاف نامحلول در شوینده خنثی و هضم‌پذیری آن نشان دادند که فیبر شوینده خنثی به تنهایی نمی‌تواند برای تعیین خصوصیات فیبری و هضمی کافی باشد و فیبر شوینده خنثی موجود در منابع مختلف، خصوصیات فیزیکی و هضمی متفاوتی را دارا می‌باشند (Oba and Allen, 1999).

نقشه ژنتیکی اولیه، متشکل از نشانگرهای چند شکل در یک ژنوم، پیش‌نیاز ضروری برای مطالعات ژنتیکی دقیق در هر موجودی است (Maccaferri *et al.*, 2011). نقشه‌های ژنتیکی گونه‌های زراعی ابزارهای ضروری برای نقشه‌یابی QTLs<sup>۱</sup> صفات مهم زراعی، شناسایی ژن‌های کاندید، بازآرایی کروموزومی اجدادی و روابط تکاملی بین کروموزوم‌های مختلف، مطالعه تنوع، عدم تعادل پیوستگی، انتخاب به کمک نشانگر (MAS<sup>۲</sup>) و روش‌های اصلاح مولکولی هستند (Lewin *et al.*, 2009; Gupta *et al.*, 2020). تعیین جایگاه‌های ژنومی کنترل کننده صفات کمی با استفاده از نشانگرهای مرتبط در انتخاب ارقام مناسب مؤثر است و این انتخاب غیر مستقیم به کمک نشانگر برای صفات پیچیده‌ای نظیر ترکیبات

گندم دوروم (*Triticum turgidum* L. var. durum) یک گونه آلوترپلوئید (ژنوم AABB،  $2n = 4x = 28$ ) و یکی از محصولات غذایی اصلی است که عمدتاً در مناطق مدیترانه‌ای، جنوب اروپا و شمال آفریقا کشت می‌شود (IGC, 2020). گندم دوروم به دلیل خواص منحصر به فرد دانه و کاربردهای متنوع آن، در بخش وسیعی از دنیا کشت و کار می‌شود (Liu *et al.*, 2019). از جمله کاربردهای آن می‌توان به انواع محصولات غذایی مانند پاستا، کوسکوس<sup>۱</sup> (بلغور عربی)، نان، کلوچه و ماکارونی اشاره کرد (Sissons, 2022). تولید جهانی گندم در سال ۲۰۲۲/۲۳ حدود ۷۵۰ میلیون تن تخمین زده شده و انتظار می‌رود به ۸۴۰ میلیون تن برسد (FAO, 2022)، در حالی که میانگین تولید سالانه گندم دوروم ۴۰ میلیون تن می‌باشد (Martínez-Moreno *et al.*, 2022). این غله مهم از دیرباز در مناطق دیم گرمسیری و نیمه گرمسیری ایران به‌طور سنتی کشت می‌شده است و کشور ایران با ۳۰۰-۴۰۰ هزار هکتار سطح زیر کشت و تولید ۰/۶ میلیون تن در سال از تولید کنندگان این محصول با ارزش است (Ahmadi *et al.*, 2022). صفات کیفی مثل نشاسته و پروتئین از اجزای مهم دانه گندم هستند و بر عملکرد و کیفیت فرآوری گندم تأثیر می‌گذارند. حدود ۸۵ درصد از دانه گندم را کربوهیدرات تشکیل می‌دهد که بیشتر آن نشاسته می‌باشد (Anjum *et al.*, 2007). در سال‌های اخیر با بهبود عادت غذایی و سبک زندگی، توجه بیشتری به ترکیب غذایی و کیفیت محصولات گندم شده است. علاوه بر این شرایط آب و هوایی و افزایش جمعیت جهان، تهدیدی جدی برای تولید گندم می‌باشد (Zhang *et al.*, 2021). برای اطمینان از عملکرد بالا، اصلاح ارقام جدید گندم با کیفیت بالا و سازگاری به مناطق مختلف هدف اصلی به‌نژادگران در سراسر جهان می‌باشد (Liu *et al.*, 2018)، بنابراین مطالعه و تجزیه و تحلیل مکانیسم ژن‌های مهم و مؤثر بر صفات کیفی دانه گندم از اهمیت بالایی برخوردار است.

نشاسته مهم‌ترین منبع انرژی ذخیره‌ای در گیاهان به شمار می‌رود که به وفور در دانه غلات و در گیاهان غده‌ای یافت می‌شود. از نظر تغذیه‌ای نشاسته تامین کننده ۷۰-۸۰ درصد انرژی مورد نیاز روزانه انسان می‌باشد و به‌ویژه از لحاظ تامین کالری مورد نیاز در کشورهای جهان سوم حائز اهمیت فراوان



ویژگی‌های دانه و صفات مرتبط با کیفیت شناسایی شدند. علاوه بر این، ۱۳ QTL افزایشی در سه بازه ژنومی (C4D2، C5D و C6D2) دسته بندی شدند و هر کدام حداقل دو QTL پایدار برای پروتئین و نشاسته داشتند (Fan *et al.*, 2022). در مطالعه‌ای بر روی RIL‌های گندم دوروم شناسایی QTL‌ها برای فیبر شوینده خنثی، محتوی پروتئین، میزان آهن و محتوی نشاسته دانه انجام شد. برای صفات محتوی پروتئین دانه، شش QTL بر روی کروموزوم‌های 5A، 3B، 4B و 7A، برای محتوی نشاسته دانه پنج QTL بر روی کروموزوم‌های 1A، 1B.1، 3A، 4B و 7A و سه QTL برای هر کدام از صفات فیبر شوینده خنثی مستقر بر روی کروموزوم‌های 1A، 5A و 5B و میزان آهن دانه بر روی کروموزوم‌های 5B و 7B شناسایی شد (Naseri, 2023).

کیفیت غلات و محصولات نهایی تعیین کننده ارزش اقتصادی آن است. با این حال، آزمایش‌های کیفی به شدت نیازمند منابع هستند و انجام آن‌ها در نسل‌های اولیه در برنامه‌های اصلاحی تقریباً غیر ممکن است. ابزارهای مبتنی بر ژنومیک مدرن فرصتی عالی برای تشریح ژنتیکی صفات کیفی پیچیده برای تسریع توسعه ارقام با استفاده از روش‌های اصلاح مولکولی فراهم می‌کنند. اگرچه تحقیقات زیادی در زمینه تجزیه QTL بر روی گندم انجام شده است، ولی تعداد اندکی مطالعه فقط روی صفات مربوط به کیفیت دانه گندم دوروم انجام گرفته است، لذا هدف از این تحقیق، تعیین مکان QTL‌های کنترل کننده صفات محتوی نشاسته و فیبر شوینده خنثی دانه در گندم دوروم، برآورد میزان تأثیر هر یک از آن‌ها روی صفت کمی و تعیین نشانگرهای مولکولی پیوسته با آن‌ها برای استفاده در گزینش به کمک نشانگر در نسل‌های اولیه برنامه‌های اصلاحی بود.

## روش شناسی پژوهش

### مواد گیاهی

در این مطالعه جمعیت  $F_{8-9}$  متشکل از ۱۱۸ رگه درون‌زاد نوترکیب گندم دوروم حاصل از تلاقی بین ژنوتیپ بومی "ایران-۲۴۹" با منشاء غرب ایران و رقم بومی "زردک" با منشاء کرمانشاه مورد ارزیابی قرار گرفت.

### آزمایشات مزرعه‌ای

ارزیابی‌های کیفی جمعیت RILs به همراه دو والد طی دو فصل زراعی متوالی ۱۳۹۲-۱۳۹۳ (Aci14) و ۱۳۹۳-۱۳۹۴ (Aci15) در مزرعه آموزشی مرکز تحقیقات ژنومیک و بیوانفورماتیک

شیمیایی دانه که به شدت تحت تأثیر محیط هستند، اهمیت بیشتری دارند (Krishnappa *et al.*, 2017). روش‌های جدید بیوتکنولوژی می‌توانند به تسریع بهبود عملکرد گیاهان از طریق انتخاب به کمک نشانگر (MAS) بر اساس نقشه‌یابی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی (QTL) و ژن‌های خاص کمک نمایند. تجزیه QTL امکان تشخیص اثرات ژنتیکی مستقیم و غیر مستقیم بر صفات عملکرد را فراهم می‌کند (Colasuonno *et al.*, 2021). یکی از عوامل بسیار مهم موفقیت در نقشه‌یابی QTL ایجاد جمعیت در حال تفرق است، تشخیص QTL‌ها و تهیه نقشه‌های پیوستگی با استفاده از نشانگرهای DNA در بسیاری از محصولات زراعی، جهت شناسایی مناطق کروموزومی حاوی QTL‌ها انجام شده است (Soriano *et al.*, 2021).

هر یک از جمعیت‌های تلاقی برگشتی، رگه‌های درون‌زاد، NILs<sup>۱</sup> و هاپلوئید مضاعف برای تهیه نقشه ژنتیکی مزایا و معایب خاص خود را دارد و انتخاب جمعیت مناسب بسته به اهداف مورد نظر، پیچیدگی صفات، زمان در دسترس و نوع نشانگرهای مولکولی مورد استفاده در تعیین ژنوتیپ (غالب یا همباز) انجام می‌شود (Muluaem and Bekeko, 2016). در مطالعه‌ای بر روی جمعیتی شامل ۱۱۰ رگه درون‌زاد (RIL<sup>۲</sup>) حاصل از تلاقی دو والدینی گندم دوروم نقشه پیوستگی متشکل از ۳۰۶ نشانگر (SSR، SNP و RFLP) ایجاد شد. نشانگرهای مولکولی تقریباً به‌طور مساوی بین ژنوم‌های A و B توزیع شدند (Nachit *et al.*, 2001). اصلاح نباتات برای بهبود کیفیت ارزش تغذیه‌ای گیاهان زراعی که تقویت زیستی<sup>۳</sup> نام دارد، می‌تواند رویکردهای جدیدی را برای بهبود محتوی مواد مغذی در انواع محصولات اصلی ارائه کند (Wang *et al.*, 2021).

در مطالعه‌ای بر روی جمعیت RILs گندم نان، QTL‌ها برای محتوی پروتئین و نشاسته شناسایی شد. نتایج حاصل منجر به شناسایی QTL‌هایی برای محتوی نشاسته دانه بر روی کروموزوم‌های 2A، 4A، 7A و 4B و برای پروتئین بر روی کروموزوم‌های 3B، 4A، 7A و 7B شد (Deng *et al.*, 2014). در پژوهشی بر روی گندم نان با استفاده از RIL‌های مشتق شده از تلاقی (Kechengmai2×Zhongkema138)، تجزیه QTL برای عملکرد دانه و صفات مرتبط با کیفیت گندم نان انجام شد. مجموعاً ۶۸ QTL افزایشی و ۸۲ جفت QTL اپیستاتیک برای

1. Near Isogenic Lines  
2. Recombinant Inbred Line  
3. Biofortification

کوفاکتورها به صورت دستی برای شناسایی مناطق ژنومی که تأثیر قابل توجهی بر صفات داشتند، انجام شد، این روش تجزیه و تحلیل، نشانگرهای خارج از بازه را به عنوان عوامل کوفاکتوری در نظر می‌گیرد که می‌تواند در تخمین اثر QTL در بازه مفید باشد (Zeng, 1994). موقعیت و تأثیر QTL‌های با میزان  $LOD \geq 3$  ثبت گردید. از نرم‌افزار QTL Network Ver 2.1 برای شناسایی QTL‌های با اثر اپیستاتیک، افزایشی و اثر متقابل QTL و محیط استفاده شد (Darvasi and Soller, 1997).

### یافته‌های پژوهش

#### نقشه ژنتیکی مورد استفاده

نقشه ژنتیکی ایجاد شده توسط زارعی (Zarei, 2011) با داده‌های ژنوتیپی مربوط به ۶۹ جایگاه نشانگر SSR توزیع شده در ژنوم گندم دوروم، مورد استفاده قرار گرفت (شکل ۱).

#### شناسایی و مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده محتوی

##### نشاسته و فیبر شوینده خنثی

در این پژوهش برای دو صفت اندازه‌گیری شده محتوی نشاسته دانه (GSC) و فیبر شوینده خنثی (NDF) در مجموع شش QTL شناسایی شد.

##### محتوی نشاسته دانه (GSC)

برای صفت محتوی نشاسته دانه سه QTL در محیط آچیراله ۱۳۹۳ بر روی کروموزوم 7A و یک QTL در محیط آچیراله ۱۳۹۴ بر روی کروموزوم 4B شناسایی شد (جدول ۲) که به ترتیب ۱۳/۳، ۱۲/۷، ۱۲/۴ و ۱۴/۲ درصد واریانس فنوتیپی را توجیه نمودند. QTL‌های XGWM233 و XGWM471 در محیط آچیراله ۱۳۹۳ دارای اثر افزایشی منفی و XDUPW254 دارای اثر افزایشی مثبت بودند.

آچیراله<sup>۱</sup>، ایتالیا تحت شرایط دیم در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام شد. واحدهای آزمایشی شامل دو خط کاشت به طول یک متر و فاصله هر خط ۲۵ سانتی‌متر بود. آزمایش‌ها با پیروی از شیوه‌های استاندارد زراعی انجام و علف‌های هرز به روش شیمیایی کنترل شدند. موقعیت جغرافیایی و شرایط آب و هوایی در محیط‌های مورد آزمایش در جدول ۱ آمده است.

#### تجزیه و تحلیل محتوی نشاسته و فیبر شوینده خنثی

برای اندازه‌گیری فیبر شوینده خنثی (NDF)<sup>۱</sup> براساس ماده خشک دانه در رگه‌های درون‌زاد حاصل از تلاقی ایران-۲۴۹ × زردک، از هر رگه ۲۰ گرم بذر جدا کرده و توسط دستگاه تجزیه فوق سریع NIR<sup>۲</sup> مدل DA7250 ساخت کشور سوئد مقدار فیبر شوینده خنثی تعیین گردید.

برای اندازه‌گیری محتوی نشاسته دانه (GSC)<sup>۳</sup> پنج گرم نمونه بذر آسیاب در داخل لوله فالکون ریخته شد و اتانول ۸۰ درصد به نمونه‌ی آرد اضافه شده و محلول به دست آمده ساترفیوژ گردید (۳۰۰ دور در دقیقه)، سپس گلوکز حل شده در اتانول دور ریخته شد و نشاسته موجود در نمونه توسط اسید پرکلریک استحصال گردید. در ادامه، ماده اترون ( $C_{14}H_{10}O$ ) به لوله‌های آزمایش شیشه‌ای که دارای عصاره نمونه بودند اضافه گردید و در آب جوش با دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد حرارت داده شد. سپس محتوی نشاسته در عصاره به دست آمده به وسیله‌ی اسپکتروفتومتر در طول موج ۶۳۰ نانومتر اندازه‌گیری شد (Noori and Taliman, 2022).

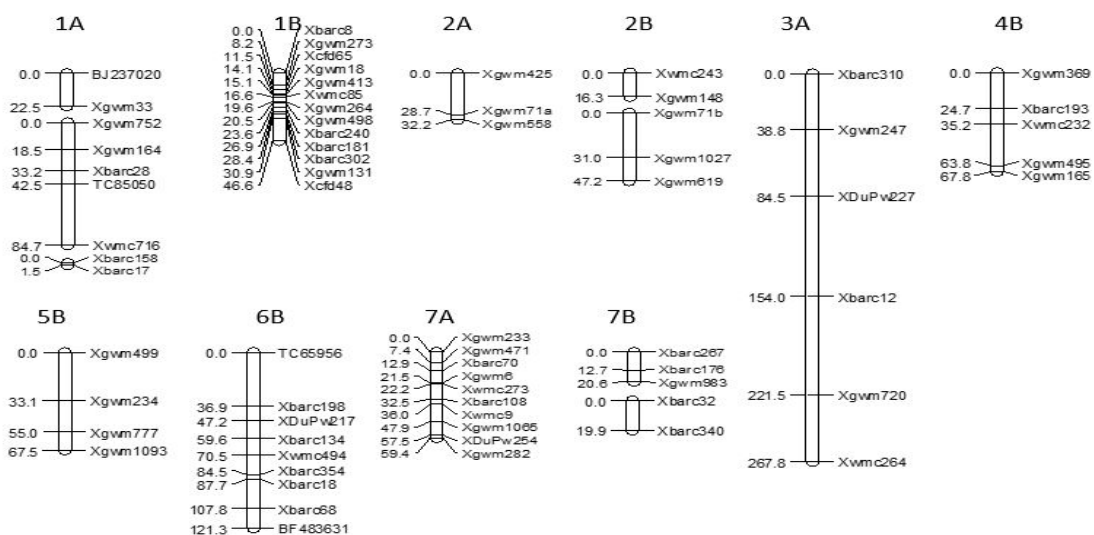
#### تجزیه QTL

به منظور مکان‌یابی QTL‌ها از نقشه ژنتیکی ایجاد شده توسط زارعی (Zarei, 2011) با ۶۹ نشانگر SSR توزیع شده در ژنوم هاپلوئید گندم دوروم بر اساس نسل  $F_6$  جمعیت مورد بررسی، استفاده شد، طول نقشه ایجاد شده ۹۱۳/۵ سانتی‌مورگان و میانگین فاصله نشانگرها برابر با ۱۳/۱۶ سانتی‌مورگان بود. تجزیه QTL با استفاده از نرم‌افزار QGENE انجام شد (Joehanes and Nelson, 2008) برای هر صفت با استفاده از مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر (ICMI)<sup>۴</sup> (Sen and Churchill, 2001)، انتخاب اتوماتیک سه فاکتور و به دنبال آن بررسی محل

1. Neutral detergent fiber  
2. Near Infrared  
3. Grain Starch Content  
4. Inclusive Composite Interval Mapping

جدول ۱. مختصات جغرافیایی و شرایط آب و هوایی محیط‌های مورد آزمایش

میانگین بارندگی	دما			تراکم کشت	تاریخ کشت	مختصات جغرافیایی	منطقه مورد آزمایش
	میانگین حداکثر دما	میانگین حداقل دما	میانگین دما				
۳۲۷ mm	۱۹/۷	۶/۱	۱۲/۹	370/M <sup>2</sup>	۱۷ دسامبر	۳۷,۵۲، ۱۴,۵۷	Aci14
۳۳۵ mm	۲۰	۶/۲	۹	370/M <sup>2</sup>	۲۲ دسامبر	۳۷,۵۲، ۱۴,۵۷	Aci15



شکل ۱. نقشه پیوستگی ایجاد شده با استفاده از ۶۹ جایگاه نشانگر SSR در جمعیت گندم دوروم حاصل از تلاقی ایران-۲۴۹ × زردک

4B و 7A در مطالعه حاضر با نتایج مطالعات سایر محققین همخوانی داشت.

### فیبر شوینده خنثی (NDF)

برای صفت فیبر شوینده خنثی یک QTL در محیط آچیراله ۱۳۹۳ بر روی کروموزوم 6B و یک QTL در محیط آچیراله ۱۳۹۴ بر روی کروموزوم 7A شناسایی شد (جدول ۲) که به ترتیب ۱۳/۳ و ۱۱/۳ درصد از واریانس فنوتیپی صفت را توجیه نمودند. QTLهای XBARC68 و XDUPW254 به ترتیب در محیط‌های آچیراله ۱۳۹۳ و آچیراله ۱۳۹۴ دارای اثر افزایشی منفی بودند. در مطالعه‌ای از ۱۸۵ توده گندم تتراپلوئید برای شناسایی نوکلئوتیدهای صفت کمی (QTNs) مرتبط با ترکیب زیست توده از جمله محتوی فیبر شوینده خنثی استفاده شد. نتایج منجر به شناسایی چهار QTN برای صفت محتوی فیبر شوینده خنثی بر روی کروموزوم‌های 2A، 4B و 7A شد که فقط یک QTN (Q.NDF-4B.1) دارای اثر اصلی معرفی شد، درحالی‌که بقیه

در محیط آچیراله ۱۳۹۴، QTL با نام XBARC193 دارای اثر افزایش مثبت بود. در مطالعه‌ای شناسایی QTLها برای محتوی پروتئین و محتوی نشاسته بر روی جمعیتی شامل ۱۸۲ RIL گندم، چهار QTL برای محتوی نشاسته دانه بر روی کروموزوم‌های 2A، 4A، 4B و 7A شناسایی شد (Deng et al., 2014). در مطالعه‌ای بر روی رگه‌های درون‌زاد گندم دوروم دو QTL بر روی کروموزوم‌های 7A و 4B مکان‌یابی شد که به ترتیب ۱۰/۵ و ۱۰/۱ درصد واریانس فنوتیپی را توجیه کردند (Naseri, 2023). نتایج این محققین می‌تواند تأیید کننده اهمیت نواحی ژنومی مستقر بر روی کروموزوم‌های 4B و 7A در تعیین محتوی نشاسته دانه باشد که در مطالعه حاضر نیز شناسایی شدند. مک کارتنی و همکاران (McCartney et al., 2006) دو QTL را برای محتوی نشاسته دانه گندم دوروم بر روی کروموزوم‌های 4A و 4B شناسایی کردند که به ترتیب ۹/۶ و ۱۱/۳ درصد واریانس فنوتیپی را توجیه نمودند. با این حال، وجود QTL برای محتوی نشاسته بر روی کروموزوم‌های

### نتیجه‌گیری

تجزیه QTL برای صفات اندازه‌گیری شده با استفاده از روش مکان‌یابی فاصله‌ای مرکب فراگیر منجر به شناسایی شش عدد QTL برای صفات مورد مطالعه شد. QTL‌های شناسایی شده در این مطالعه، همراه با نشانگرهای مرتبط با آن‌ها، ممکن است ابزارهای مفیدی برای بهبود کیفیت در برنامه‌های اصلاحی گندم دوروم برای خصوصیات کیفی از جمله محتوی نشاسته دانه و فیبر شوینده خنثی برای پاسخگویی به تقاضای مصرف کننده و توسعه ژنوتیپ‌های غنی شده برای بهبود مشکلات ناشی از سوء تغذیه ارائه کنند. به‌طور کلی، شناسایی و مکان‌یابی QTL‌های کنترل کننده صفات مرتبط با خصوصیات کیفی دانه می‌تواند فرصتی را برای بهبود این صفات از طریق انتخاب به کمک نشانگر فراهم کند. همچنین این نتایج می‌تواند پایه و زمینه‌ای برای شناسایی ژن‌های کاندید و شبیه‌سازی مبتنی بر نقشه و تأیید عملکرد QTL ایجاد کند. همچنین نتایج حاصل QTL‌هایی با پتانسیل اصلاحی بالا همراه با نشانگرهای مرتبطی که برای مکان‌یابی دقیق و به‌نژادی مولکولی مفید می‌باشند ارائه می‌نمایند.

به‌عنوان موارد با اثر جزئی بودند (Esposito *et al.*, 2022). نتایج مطالعه حاضر و نتایج مطالعه Esposito *et al.*, (2022) می‌توانند تأیید کننده اهمیت نواحی ژنومی مستقر بر روی کروموزوم‌های 7A در تعیین فیبر شوینده خنثی باشد.

### اثرات متقابل QTL × محیط و ایستازی QTL‌ها

یکی از مشکلات عمده در تجزیه QTL در برنامه‌های به‌نژادی، شناسایی QTL‌های ناپایدار در شرایط محیطی مختلف است. QTL‌هایی که فقط در یک محیط شناسایی می‌شوند اما در محیطی دیگر تکرار نمی‌شوند، ممکن است اثر متقابل QTL × محیط را نشان دهند. تخمین سهم اثر متقابل QTL × محیط در تنوع فنوتیپی، با مقایسه QTL‌های شناسایی شده در چندین محیط به سادگی امکان‌پذیر نمی‌باشد. در این مطالعه برآورد تعاملات QTL و محیط به روش <sup>1</sup>MCIM انجام شد و اثر متقابل و ایستازی بین QTL‌ها و بین QTL و محیط شناسایی نشد. البته اثر متقابل QTL × محیط برای بسیاری از صفات مهم محصولات زراعی گزارش شده است (Zhou *et al.*, 2017). ایستازی یا برهمکنش بین ژن‌های غیر آلی و اثرات متقابل بین QTL‌ها با محیط به‌عنوان کمک‌کننده به کنترل ژنتیکی صفات کمی شناخته شده است (Würschum *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2018).

جدول ۲. مشخصات QTL‌های شناسایی شده برای صفات محتوی نشاسته و فیبر شوینده خنثی در جمعیت ایران-۲۴۹ × زردک

صفت	نام QTL	محیط	POS	کروموزوم	موقعیت	LOD	درصد واریانس	اثر افزایشی	نشانگرهای مجاور
GSC	XGWM233	Aci14	۱۲	7A	۲	۳/۶۵	۱۳/۳	-۰/۰۲۵	XGWM233-XGWM471
GSC	XGWM471	Aci14	۱۲	7A	۴	۳/۴۷	۱۲/۷	-۰/۰۲۵	XGWM233-XBARC70
GSC	XDUPW254	Aci14	۱۲	7A	۵۶	۳/۴۰	۱۲/۴	۰/۰۲۵	XGWM1065-XGWM282
GSC	XBARC193	Aci15	۹	4B	۲۴	۳/۹۲	۱۴/۲	۰/۰۶۶	XGWM369-XWMC233
NDF	XBARC68	Aci14	۱۱	6B	۱۰۸	۳/۶۶	۱۳/۳	-۰/۷۴۱	XBARC18-BF483631
NDF	XDUPW254	Aci15	۱۲	7A	۵۴	۳/۰۷	۱۱/۳	-۰/۹۹۲	XGWM1065-XGWM282

GSC: محتوی نشاسته دانه، NDF: فیبر شوینده خنثی، POS: موقعیت (cM)، Aci14: آپیراله ۱۳۹۳، Aci15: آپیراله ۱۳۹۴

### References

- Abumhadi, N., Kamenarova, K., Todorovska, E., Dimov, G., Trifonova, A., Gecheff, K. & Atanassov, A. (2005). Callus induction and plant regeneration from barley mature embryos (*Hordeum vulgare* L.). *Biotechnology and Biotechnology Equipment*, 19 (3), 32-38.
- Anjum, F.M., Khan, M.R., Din, A., Saeed, M., Pasha, I., & Arshad, M.U. (2007). Wheat gluten: high molecular weight glutenin subunits–structure, genetics, and relation to dough elasticity. *Journal of Food Science*, 72 (3), 56-63.
- Barnett, K. & Harder, S. (2014). Remedies in Australian private law: *Cambridge University Press*.

- Colasuonno, P., Marcotuli, I., Gadaleta, A., & Soriano, J.M. (2021). From genetic maps to QTL cloning: an overview for durum wheat. *Plants*, 10 (2), 315-326.
- Darvasi, A. & Soller, M. (1997). A simple method to calculate resolving power and confidence interval of QTL map location. *Genetics*, 27, 125-132.
- Deng, Z., Tian, J., Chen, F., Li, W., Zheng, F. & Chen, J. (2014). Genetic dissection on wheat flour quality traits in two related populations. *Euphytica*, 1-15.
- Esposito, S., Taranto, F., Vitale, P., Ficco, D.B., Colecchia, S.A., Stevanato, P. & De Vita, P. (2022). Unlocking the molecular basis of wheat straw composition and morphological traits through multi-locus GWAS. *BMC Plant Biology*, 22, 519-538.
- Fan, X., Liu, X., Feng, B., Zhou, Q., Deng, G., Long, H., Cao, J., Gou, Sh., Ji, G., Xu, Z.H. & Wang, T. (2022). Construction of a novel Wheat 55 K SNP array-derived genetic map and its utilization in QTL mapping for grain yield and quality related traits. *Frontiers of Genetics*, 1- 14.
- Gupta, P.K., Langridge, P., & Mir, R.R. (2010). Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities. *Molecular Breeding*, 26, 145-161.
- International Grains Council (IGC). (2020). World grain statistics 2016 [Online]. Available: 1051 <https://www.igc.int/en/subscriptions/subscription.aspx> [Accessed 05/21/2020].
- Joehanes, R. & Nelson, J. (2008). QGene 4.0, an extensible Java QTL-analysis platform. *Bioinformatics*, 24 (23), 2788-2789.
- Krishnappa, G., Singh, A.M., Chaudhary, S., Ahlawat, A.K., Singh, S. K., Shukla, R.B., Jaiswal, J.P., Singh, G. & Solanki, I, S. (2017). Molecular mapping of the grain iron and zinc concentration, protein content and thousand kernel weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS ONE*, 12 (4), 1-17.
- Lewin, H. A., Larkin, D. M., Pontius, J. & O'Brien, S. J. (2009). Every genome sequence needs a good map. *Genome Research*, 19, 1925-1928.
- Liu, H., Able, A. J. & Able, J.A. (2019). Genotypic performance of Australian durum under single and combined water-deficit and heat stress during reproduction. *Scientific Report*, 9, 14986.
- Liu, Y., Tao, Y., Wang, Z., Guo, Q., Wu, F. & Yang, X. (2018). Identification of QTL for flag leaf length in common wheat and their pleiotropic effects. *Molecular Breeding*, 38 (1), 1-11.
- Maccaferri, M., Sanguineti, M.C., Demontis, A., El-Ahmed, A., García del Moral, L., Maalouf, F., Rhouma, S., Royo, C., Villegas, D. & Tuberosa, R. (2011). Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes. *Journal of Experimental Botany*, 62, 409-438.
- Majzoobi, M., Radi, M., Farahnaki, A., Jamalian, J. & Mesbahi, G. (2008). Effect of ascorbic acid on functional properties of wheat starch. *Advances in Food and Nutrition Research*, 58, 1-31.
- Majzoobi, M., Sabery, B., Farahnaky, A. & Karrila, T.T. (2012). Physicochemical properties of cross-linked-annealed wheat starch. *Iranian Polymer Journal*, 21, 513-22.
- McCartney, C. Somers, A., Lukow, D.J., Ames, O., Noll, N., Cloutier, J.S., Humphreys, D.G. & McCallum, B.D. (2006). QTL analysis of quality traits in the spring wheat cross L4452 x AC domain. *Plant Breeding*, 125, 565-575.
- Mulualem, T. & Bekeko, Z. (2016). Advances in Quantitative Trait Loci, Mapping and Importance of Markers Assisted Selection in Plant Breeding Research. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*, 10 (2), 58- 68.
- Nachit, M.M., Elouafi, I., Pagnotta, M.A., El Saleh, A., Lacono, E. & Labhilili M. (2001). Molecular linkage map for an intraspecific recombinant inbred population of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum). *Theoretical and Applied Genetics*, 102, 177-186.
- Naseri, R. (2023). Identification and localization of chemical compounds QTLs of durum wheat grain (Ph.D. Thesis). *Razi University*.
- Noori, M. & Taliman, N.A. (2022). Effect of drought stress and chemical fertilizers on wheat productivity and grain quality, *Plant Production and Genetics*, 3(1), 43-56.
- Oba, M. & Allen, M.S. (1999) Evaluation of the importance of NDF digestibility: Effects on dry matter intake and milk yield of dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 82(3), 589-596.
- OECD; FAO. (2022). OECD-FAO Agricultural Outlook 2022–2031; OECD: Paris, France.
- Sen, S. & Churchill, G. A. (2001). A statistical framework for quantitative trait mapping. *Genetics*, 159, 371-387.
- Soriano, J.M., Colasuonno, P., Marcotuli, I. & Gadaleta, A. (2021). Meta-QTL analysis and identification of candidate genes for quality, abiotic and biotic stress in durum wheat. *Scientific Reports*, 11, 1-17.
- Tester, R.F., Karkalas, J. & Qi, X. (2004). Starch-composition, fine structure and architecture. *Journal of Cereal Science*, 39,151-65.
- Wang, Y., Xu, X., Hao, Y., Zhang, Y., Liu, Y. & Pu, Z. (2021). QTL mapping for grain zinc and

- iron concentrations in bread wheat. *Frontiers of Nutrition*, 8, 1- 11.
- Würschum, T., Maurer, H.P., Schulz, B., Möhring, J. & Reif, J.C. (2011). Genome-wide association mapping reveals epistasis and genetic interaction networks in sugar beet. *Theoretical and Applied Genetics*, 123, 109-118.
- Yang, Z., Jin, L., Zhu, H., Wang, S., Zhang, G. & Liu, G. (2018). Analysis of Epistasis among QTLs on Heading Date based on Single Segment Substitution Lines in Rice. *Scientific Reports*, 8, 3059.
- Zarei, L. (2011). Mapping QTLs related to drought tolerance in durum wheat (*Triticum turgidum* var durum. (Ph.D. Thesis). *Razi University*.
- Zeng, Z. B. 1994. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*, 136 (4), 1457-68.
- Zhang, S., Ghatak, A., Bazargani, M.M., Bajaj, P., Varshney, R.K. & Chaturvedi, P. (2021). Spatial distribution of proteins and metabolites in developing wheat grain and their differential regulatory response during the grain filling process. *Plant Journal*, 107 (3), 669-687.
- Zhou, Y., Conway, B., Miller, D., Marshall, D., Cooper, A., Murphy, P. & Costa, J. (2017). Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat. *The Plant Genome*, 10 (2), 1-16.

**ORIGINAL ARTICLE**

# Estimating breeding value of the morphological traits in oilseed sunflower genotypes under normal and drought stress conditions with microsatellite and retrotransposon based markers

Nasrin Akbari<sup>1</sup>, Reza Darvishzadeh<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.

**Correspondence**

Reza Darvishzadeh

Email: [r.darvishzadeh@urmia.ac.ir](mailto:r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)

**How to cite**

Akbari, N., & Darvishzadeh, R. (2024). Estimating breeding value of the morphological traits in oilseed sunflower genotypes under normal and drought stress conditions with microsatellite and retrotransposon based markers. *Crop Biotechnology*, 14(45), 41-61.

**ABSTRACT**

Knowledge on genes effect and action (additive/dominance) is one of the necessities to achieve cultivars with high performance and quality. Estimating the breeding value (additive effect) can be done thanks to molecular markers through best linear unbiased prediction (BLUP). In the present study, 100 oilseed sunflower genotypes were evaluated based on the 10×10 lattice design during two crop years of 1392-1393 under normal and drought stress (irrigation limitation) conditions. The breeding value of 13 traits in 78 genotypes out of 100 was estimated due to having genotyping data with SSR and Retrotransposon based markers in each one of normal and drought stress (irrigation limitation) conditions through BLUP. For this purpose, the kinship matrix was calculated by SSR and Retrotransposon based markers data. According to total ranks of breeding values of all studied traits estimated by molecular data of both markers, in normal conditions, genotypes 47, 11, 8 and 35 and under drought stress (irrigation limitation) conditions, genotypes 8, 11 and 35 showed the highest breeding value. Based on SSR markers data in normal conditions; genotypes 76, 36, 34 and 41 and based on Retrotransposon based markers data; genotypes 61, 78, 72 and 52, and in drought stress (irrigation limitation) conditions based on SSR markers data; genotypes 76, 38, 34, 29 and 70 and based on Retrotransposon based markers data; genotypes 16, 71, 78 and 61 showed the lowest breeding value. Considering both studied conditions and all studied traits and both molecular markers information, genotypes 8, 11 and 35 with high breeding value are introduced as desirable parents for breeding programs.

**KEY WORDS**

Abiotic stress, Gene action, Molecular marker, Prediction of breeding value, Sunflower.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله پژوهشی»

# برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی با نشانگرهای میکروساتلیت و مبتنی بر رتروترانسپوزون

نسرین اکبری<sup>۱</sup>، رضا درویش زاده<sup>۱\*</sup>

### چکیده

اطلاع از نحوه عمل (افزایشی / غالبیت) و میزان اثر ژن‌ها یکی از ضروریات جهت دستیابی به ارقام با عملکرد و کیفیت بالاست. برآورد ارزش اصلاحی (اثر افزایشی) می‌تواند به واسطه نشانگرها و از طریق بهترین پیش‌بینی خطی ناریب انجام شود. در پژوهش حاضر ۱۰۰ ژنوتیپ آفتابگردان دانه روغنی، بر اساس طرح لاتیس ۱۰×۱۰ طی دو سال زراعی ۱۳۹۲-۱۳۹۳ تحت دو شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری) ارزیابی شدند. ارزش اصلاحی ۱۳ صفت در ۷۸ ژنوتیپ از ۱۰۰ ژنوتیپ به واسطه داشتن داده‌های ژنوتیپ‌سنجی با نشانگرهای SSR و مبتنی بر Retrotransposon در هر یک از شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری) از طریق بهترین پیش‌بینی خطی ناریب (BLUP) برآورد شد. به این منظور از ماتریس خویشاوندی یا Kinship حاصل از داده‌های مولکولی SSR و مبتنی بر Retrotransposon استفاده شد. با توجه به مجموع رتبه‌های ارزش‌های اصلاحی همه صفات مورد مطالعه و بر اساس داده‌های مولکولی هر دو نشانگر، تحت شرایط نرمال ژنوتیپ‌های ۴۷، ۱۱، ۸ و ۳۵ و تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری) ژنوتیپ‌های ۸، ۱۱ و ۳۵ از بالاترین رتبه ارزش اصلاحی برخوردار بودند. بر اساس داده‌های مولکولی SSR در شرایط نرمال ژنوتیپ‌های ۷۶، ۳۶، ۳۴ و ۴۱ و بر اساس داده‌های مولکولی مبتنی بر رتروترانسپوزون ژنوتیپ‌های ۶۱، ۷۸، ۷۲ و ۵۲ و در شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری) بر اساس داده‌های مولکولی SSR ژنوتیپ‌های ۷۶، ۳۸، ۳۴، ۲۹ و ۷۰ و بر اساس داده‌های مولکولی مبتنی بر رتروترانسپوزون ژنوتیپ‌های ۱۶، ۷۱، ۷۸ و ۶۱ از پایین‌ترین رتبه ارزش اصلاحی برخوردار بودند. در مجموع دو شرایط و با در نظر گرفتن کل صفات مورد مطالعه و هر دو نشانگر مولکولی، ژنوتیپ‌های ۸، ۱۱ و ۳۵ با ارزش اصلاحی بالا به عنوان والدین مطلوب برای اصلاح صفات در برنامه‌های به‌نژادی معرفی می‌شوند.

### واژه‌های کلیدی

آفتابگردان، پیشگویی ارزش اصلاحی، تنش غیر زیستی، عمل ژن، نشانگر مولکولی.

<sup>۱</sup>گروه تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران.

نویسنده مسئول:

رضا درویش‌زاده

رایانامه: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

استناد به این مقاله:

اکبری، نسرین و درویش‌زاده، رضا (۱۴۰۳). برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال و تنش خشکی با نشانگرهای میکروساتلیت و مبتنی بر رتروترانسپوزون. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۴(۴۵)، ۴۱-۶۱.



## مقدمه

آفتابگردان به عنوان یک محصول دانه روغنی مطرح در سراسر جهان (Shi et al., 2023) حدود ۱۰ درصد روغن نباتی جهان را تأمین می‌کند (Rauf, 2019). این گیاه به تنش خشکی نسبتاً مقاوم بوده (Shi et al., 2023) و بسته به نوع خاک از کارایی مصرف آب، حدود ۰/۵۴ - ۰/۴۴ کیلوگرم بر مترمربع برخوردار است (Tolk & Howell, 2012). تنش خشکی بر عملکرد آفتابگردان به طور منفی تأثیر می‌گذارد (Shi et al., 2023). تنش خشکی به عنوان یکی از پیامدهای تغییرات اقلیمی در جهان؛ مهم‌ترین تنش غیرزیستی با بیشترین تأثیر محدودکننده‌گی در تولید محصولات زراعی است (Saint Pierre et al., 2012; Muhammad Samran Gul, 2021; Grnt, 2012). با توجه به روند رو به افزایش خطر خشکسالی در دهه‌های اخیر، بر اصلاح و به کارگیری رویکردهای مؤثر در مدیریت تنش خشکی توصیه و تأکید می‌شود (Asif et al., 2020). در روش‌های کلاسیک، ارزیابی‌های ژنتیکی در گرو دسترسی به اطلاعات فنوتیپی و شجره‌ای است که مورد اخیر باعث طولانی شدن زمان مورد نیاز و کاهش نرخ بهبود ژنتیکی به دلیل طولانی‌تر شدن فاصله زمانی می‌شود (Schaeffer et al., 2006). به لطف توسعه تکنولوژی نشانگرهای مولکولی می‌توان از اطلاعات ژنوتیپی در سطح DNA برای برآورد ارزش‌های اصلاحی و افزایش پیشرفت ژنتیکی با کاهش زمان به‌نژادی استفاده نمود (Saatchi et al., 2010).

ارزش اصلاحی<sup>۱</sup> (BV) مجموع متوسط اثرات تمام آل‌های یک ژنوتیپ برای یک صفت خاص را منعکس می‌کند. در واقع ارزش اصلاحی، برآورد ارزش یک فرد از طریق میانگین ارزش فنوتیپی نتاج‌اش می‌باشد، که از تلاقی تصادفی با جمعیت بدست آمده‌اند (Falconer & Mackay, 1996). با گسترش نشانگرهای مولکولی امکان تهیه داده‌های ژنوتیپی با اطلاعات چندشکلی بالا فراهم شده است. در این میان یکی از نشانگرهای مطرح در مطالعات مولکولی، نشانگرهای رتروترانسپوزونی هستند، که بخش وسیعی از ژنوم را پوشش و عملکرد ژن‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهند (Gbadegesin & Beeching, 2010). این عناصر ژنتیکی متحرک، در ژنوم یوکاریوت‌ها حضور دارند (Kalendar et al., 2011). نشانگرهای REMAP<sup>۲</sup>، RBIP<sup>۳</sup>، iPBS<sup>۴</sup> و

IRAP<sup>۵</sup> (Amiteye, 2021) از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون‌ها بشمار می‌روند. در حال حاضر از نشانگرها می‌توان برای تخمین ارزش‌های اصلاحی استفاده کرد (Meuwissen et al., 2001; Sinha et al., 2023). استفاده از اطلاعات ژنوتیپی حاصل از نشانگرها به دلیل برخورداری از دقت بالا، دسترسی در تمام مراحل رشد گیاه و کوتاه شدن دوره انتخاب ارزشمند و کارا می‌باشد (Meuwissen & Goddard, 2010). تخمین ارزش‌های اصلاحی را می‌توان با استفاده از اطلاعات DNA جهت محاسبه ماتریس شباهت‌های ژنتیکی، در غیاب دسترسی به شجره ژنوتیپ‌ها انجام داد (Piepho, 2009; Jannink et al., 2010). این امر باعث کاهش فاصله نسل و افزایش پیشرفت ژنتیکی می‌شود (König et al., 2009). با تخمین ارزش‌های اصلاحی هزینه‌ها، به دلیل کاهش فاصله نسل‌ها تا ۹۲ درصد کاهش یافته و تغییرات ژنتیکی با ضریب ۲ افزایش نشان می‌دهند (Schaeffer et al., 2006).

برآورد ارزش اصلاحی صفات موفولوژیک به وسیله نشانگرها با استفاده از بهترین پیش‌بینی خطی ناریب (BLUP) در مطالعات گیاهی امروزه بسیار مورد توجه قرار گرفته است (Bernardo, 2020). برآورد ارزش اصلاحی صفات مختلف در مطالعات چندی از جمله در انگور بر اساس نشانگر مولکولی REMAP (Razi et al., 2020)، لاین‌های Tritipyrum ایرانی تحت تنش شوری (Roudbari et al., 2017)، توتون‌های شرقی تحت تنش گل‌جالیز با استفاده از نشانگرهای SSR (Tahmasbali et al., 2020)، ذرت بر اساس نشانگرهای رتروترانسپوزونی IRAP (Ghahramani & Darvishzadeh, 2021) REMAP و ذرت تحت تنش شوری با استفاده از نشانگرهای SNP (Afrouz et al., 2021, 2023) انجام شده است. (Tahmasbali et al., 2020) استفاده از اطلاعات ارزش اصلاحی صفات را در کنار اطلاعات فنوتیپی به منظور افزایش کارایی برنامه‌های اصلاحی ضروری دانستند. در این مطالعه برآورد ارزش اصلاحی ۱۳ صفت مورفولوژیک در ۷۸ ژنوتیپ آفتابگردان دانه روغنی از ۱۰۰ ژنوتیپ در دسترس تحت شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری) با استفاده از نشانگرهای میکروساتلایت و مبتنی بر رتروترانسپوزون برای اولین بار گزارش می‌شود. نتایج تحقیق می‌تواند برای به‌نژادگران در انتخاب برترین ژنوتیپ جهت استفاده در برنامه‌های اصلاحی پیش‌رو مفید و مؤثر واقع شود.

<sup>۱</sup> Breeding value

<sup>۲</sup> Retrotransposon-microsatellite amplified polymorphism

<sup>۳</sup> Retrotransposon-based insertion polymorphisms

<sup>۴</sup> Inter-primary binding site (iPBS) retrotransposon markers

<sup>۵</sup> Inter-retrotransposon amplified polymorphism

## مواد و روش‌ها

### مواد گیاهی

در این تحقیق ۱۰۰ ژنوتیپ آفتابگردان دانه روغنی؛ تهیه شده از مراکز تحقیقاتی مختلف جهان (جدول ۱)، در دو آزمایش جداگانه؛ آبیاری نرمال و محدودیت آبیاری (تنش خشکی)، در قالب طرح لاتیس ساده ۱۰×۱۰ در روستای قزله شهرستان سلماس طی دو سال (سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳) کشت شدند. کشت در خطوط به طول ۵ متر با فاصله ۶۰ سانتی‌متر از هم انجام گرفت. فاصله بین بوته‌ها روی خطوط کشت ۵۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. در هر دو سال، تا مرحله ۸ برگی آبیاری مزرعه در هر دو آزمایش آبیاری معمول و آبیاری محدود بعد از ۹۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک تبخیر کلاس A صورت گرفت. از مرحله ۸ برگی آبیاری آزمایش آبیاری معمول و آزمایش آبیاری محدود تا انتهای فصل رشد به ترتیب بعد از ۹۰ و ۱۸۰ میلی‌متر تبخیر از تشتک کلاس A انجام گرفت. ۱۳ صفت در هر یک از کرت‌های زراعی در هر تکرار روی ۵ بوته اندازه‌گیری و از داده‌ها میانگین گرفته شد. عملکرد دانه پس از برداشت ۵ بوته از هر ردیف و جدا کردن دانه برحسب گرم و تقسیم وزن کل به تعداد بوته محاسبه شد. ارتفاع بوته از محل طوقه در سطح خاک تا محل اتصال آن به طبق بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد. تعداد برگ به واسطه شمارش تعداد کل برگ در بوته اندازه‌گیری شد. به منظور اندازه‌گیری طول برگ، عرض برگ و طول دمبرگ از هر بوته ۳ برگ از موقعیت‌های مختلف انتخاب و طول برگ، عرض برگ و طول دمبرگ برحسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد. روز تا گلدهی (روز) از تاریخ کاشت تا زمانی که در ۵۰ درصد بوته‌ها گلبرگ‌ها از طبق خارج شدند، بر حسب روز تعیین و محاسبه شد. روز تا رسیدگی (روز) از تاریخ کاشت تا زمانی که در ۹۵ درصد بوته‌ها پشت طبق‌ها کاملاً زرد شدند، بر حسب روز تعیین و محاسبه شد. صفت قطر ساقه از ۴ سانتی‌متر بالاتر از سطح خاک با استفاده از کولیس برحسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری قطر طبق، در هر طبق طول و عرض بر حسب سانتی‌متر اندازه‌گیری شده و از داده‌ها میانگین گرفته شد. به منظور تعیین محتوای روغن دانه (درصد) از روش سوکسوله استفاده شد. کلروفیل با استفاده از کلروفیل‌متر (SPAD-502) در مرحله پرشدن دانه در سه نقطه مختلف جوان‌ترین برگ توسعه یافته اندازه‌گیری شد. برای سنجش محتوای نسبی آب برگ (درصد) از جوان‌ترین برگ توسعه یافته قبل موعد آبیاری دیسک‌های برگی تهیه و وزن تر آنها اندازه‌گیری شد (FW)، سپس نمونه‌های برگی به مدت ۲۴ ساعت در محیط کم نور

به صورت غوطه‌ور در آب مقطر نگهداری شدند، بعد با کاغذ صافی آب‌گیری کامل برگ‌ها انجام و وزن اشباع آنها اندازه‌گیری شد (TW). سپس نمونه‌های برگی به مدت ۲۴ ساعت در آن با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و وزن خشک نهایی ثبت گردید (DW). از فرمول زیر جهت محاسبه محتوای آب برگ استفاده گردید (Abdi et al., 2012).

$$\text{محتوای نسبی آب} = \left\{ \frac{\text{وزن خشک برگ} - \text{وزن تر اشباع برگ}}{\text{وزن تر برگ}} \right\} \times 100$$

### استخراج DNA

در ارزیابی‌های مولکولی، DNA ۷۸ لاین از ۱۰۰ لاین آفتابگردان مورد بررسی (جدول ۲) به روش CTAB<sup>۱</sup> (Doyle & Doyle, 1990) از بافت تازه برگ‌های استخراج شد. به ترتیب از الکتروفورز ژل آغاز یک درصد و اسپکتروفتومتری، به منظور ارزیابی کیفیت و کمیت DNA استفاده شد. برای تهیه پروفایل مولکولی لاین‌های مورد مطالعه از ۷ ترکیب آغازگر مبتنی بر رتروترانسپوزون IRAP، ۷ ترکیب آغازگر REAMP و ۳۰ جفت آغازگر SSR استفاده گردید. اطلاعات مربوط به آغازگرهای استفاده شده، نحوی اجرای مراحل واکنش زنجیره‌ای پلیمرز (PCR) و برنامه دمایی PCR برای نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون در مقاله Basirnia et al. (2016) و همچنین اطلاعات در رابطه با نشانگرهای مبتنی بر SSR در مقاله Sahranavard-Azartamar و همکاران (2016) ارائه شده است.

### تجزیه‌های آماری

پیش‌گویی ارزش اصلاحی صفات برای ژنوتیپ‌های مورد مطالعه، در هر یک از محیط‌های نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، به روش بهترین پیش‌بینی خطی ناریب (BLUP) و نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۴ انجام شد (Bernardo, 2007). ساختار مدل خطی مخلوط به شکل زیر می‌باشد:

$$Y = Xb + Zu + e \quad \text{رابطه ۱}$$

که در آن Y بردار مشاهدات، u و b به ترتیب بردارهای اثرات ثابت و تصادفی، X و Z به ترتیب ماتریس‌های تلاقی<sup>۲</sup> و e بردار

<sup>۱</sup> Cetyl trimethylammonium bromide

<sup>۲</sup> Polymerase chain reaction

<sup>۳</sup> Incidence matrices

باقی‌مانده تصادفی است.

## جدول ۱. ژنوتیپ‌های آفتابگردان دانه روغنی مورد مطالعه تحت شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری)

کد	نام کشور	نام لاین	کد	نام کشور	نام لاین
۱	فرانسه	H100A/83HR4	۵۱	فرانسه	H250A/83HR4
۲	فرانسه	H209A/LC1064	۵۲	آمریکا	RHA265
۳	فرانسه	H205A/H543R	۵۳	آمریکا	PM1-3
۴	فرانسه	AS5306	۵۴	فرانسه	RT948
۵	آمریکا	RHA858	۵۵		283-ENSAT
۶	فرانسه	H209A/83HR4	۵۶	فرانسه	QHP-1
۷	فرانسه	AS3211	۵۷	آمریکا	SDR19
۸	فرانسه	254-ENSAT	۵۸	آمریکا	HA337B
۹	فرانسه	AS5304	۵۹	فرانسه	H100B
۱۰	فرانسه	1009329.2(100K)	۶۰	مجارستان	B454/03
۱۱	فرانسه	270-ENSAT	۶۱	آمریکا	HA304
۱۲	فرانسه	AS613	۶۲	فرانسه	RT931
۱۳	فرانسه	A-FLPOPA	۶۳	آمریکا	HA335B
۱۴	فرانسه	OES	۶۴	فرانسه	NS_B5
۱۵	فرانسه	H100A/LC1064	۶۵	آمریکا	SDB3
۱۶	آمریکا	RHA266	۶۶	فرانسه	LC1064C
۱۷	فرانسه	PAC2	۶۷	فرانسه	NS-R5
۱۸	فرانسه	H157/LC1064	۶۸	آمریکا	DM-2
۱۹	فرانسه	5DES20QR	۶۹	فرانسه	H156A/RHA274
۲۰	فرانسه	15038	۷۰	آمریکا	SDB1
۲۱	فرانسه	1009337(100K)	۷۱	آمریکا	HAR-4
۲۲	فرانسه	AS3232	۷۲	فرانسه	AS5305
۲۳	فرانسه	12AASB3	۷۳	آمریکا	RHA274
۲۴	فرانسه	8ASB2	۷۴	فرانسه	H158A/H543R
۲۵	فرانسه	9CSA3	۷۵	فرانسه	H100A/RHA274
۲۶	فرانسه	H049+FSB	۷۶	فرانسه	H209A/H566R
۲۷	فرانسه	SSD-580	۷۷	فرانسه	ASO-1-POP-A
۲۸	فرانسه	5AS-F1/A2*R5AS-29- F1/A2*R2	۷۸	فرانسه	AS6305
۲۹	فرانسه	7CR1=PRH6	۷۹	فرانسه	B-FIPOP
۳۰	فرانسه	ENSAT699	۸۰	آمریکا	D34
۳۱	فرانسه	SSD-581	۸۱	فرانسه	CAY
۳۲	فرانسه	TMB-51	۸۲	ایران	346
۳۳	ایران	11*12	۸۳	فرانسه	NS-F1-A5*R5
۳۴	ایران	110	۸۴	ایران	36
۳۵	فرانسه	H603R	۸۵	ایران	38
۳۶	ایران	4	۸۶	فرانسه	SDB2
۳۷	فرانسه	703-CHLORINA	۸۷		H158A/LC1064
۳۸	فرانسه	NSF1-A4*R5	۸۸	فرانسه	H156A/H543R
۳۹	ایران	28	۸۹	فرانسه	H543R/H543R
۴۰	ایران	30	۹۰	فرانسه	H543R
۴۱	مجارستان	F1250/03	۹۱	فرانسه	SF076
۴۲	آمریکا	SDR18	۹۲		B-FIPOP
۴۳	فرانسه	LP-SCYB	۹۳	فرانسه	SF085
۴۴	صربستان	803-1	۹۴		SF092
۴۵	فرانسه	1009370-1(100K)	۹۵		A-CONTROLPLASTIPIC
۴۶	فرانسه	CSWW2S	۹۶	ایران	59-1
۴۷	فرانسه	1009370-3(100K)	۹۷		H-100A-90RL8
۴۸	فرانسه	H158A/H543R	۹۸	فرانسه	SF109
۴۹	فرانسه	H100A	۹۹	فرانسه	SF105

معنی‌داری ارزش اصلاحی بر اساس آزمون  $t$  ارایه می‌شود. جزئیات انجام آزمون  $t$  در مقاله (Tahmasbali et al., 2020) ارایه شده است.

### نتایج و بحث

بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت ارتفاع بوته تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون و SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۲۶/۲۳\*) و F1250/03 (۴/۲۲) و پایین‌ترین مقدار به ترتیب در ژنوتیپ‌های H100A/83HR4 (۲۴/۰۵-) و 1009329.2(100K) (۱۰/۳۰\*\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت ارتفاع بوته با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون، به ترتیب در ژنوتیپ‌های 15038 (۱۳/۴۴) و H209A/83HR4 (۱۶/۸۴-) (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲) مشاهده شد. بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای ارتفاع بوته با نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های F1250/03 (۳/۰۶) و 1009329.2(100K) (۴/۸۳-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). بر اساس نشانگرهای SSR ژنوتیپ F1250/03 هم در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری) از ارزش اصلاحی بالایی برخوردار بود. از این رو اطلاعات خویشاوندی حاصل از نشانگرهای SSR در مقایسه با نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون در معرفی ژنوتیپ‌های با ارزش اصلاحی بالا برای صفت ارتفاع بوته از کارایی بالاتری برخوردار هست. صفت ارتفاع بوته به عنوان بهترین و مناسب‌ترین صفت مورفولوژیکی جهت گزینش ژنوتیپ‌های مناسب آفتابگردان تحت تنش شوری و خشکی است و تغییرات ارتفاع بوته از پاسخ‌های گیاه به تنش خشکی و شوری معرفی شده است (Ghaffari et al., 2012; Akbari & Darvishzadeh, 2024). بنابراین شناسایی ژنوتیپ‌های با ارزش اصلاحی بالا برای هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت آبیاری) برای این صفت ارزشمند است. بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت تعداد برگ تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون و SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۳/۸۵\*) و AS3211 (۱/۴۱) و پایین‌ترین ارزش اصلاحی به ترتیب در ژنوتیپ‌های PAC2 (۳/۳۳-) و NS-R5 (۲/۱۸\*\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش

اثرات ثابت توسط بهترین برآورد خطی ناریب (BLUE) و اثرات تصادفی از طریق بهترین پیش‌بینی خطی ناریب (BLUP) برآورد می‌شوند. بردارهای  $e$  و  $u$  (اثرات تصادفی) دارای توزیع نرمال با میانگین صفر و واریانس  $\begin{bmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix}$  هستند  $Var \begin{bmatrix} u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix}$  که در آن  $R = Var(e) = \sigma_e^2 I_n$  و  $G = Var(u) = \sigma_u^2 I_t$  هستند و اندیس  $t$  و  $n$  در ماتریس‌های واحد ( $I$ ) به ترتیب تعداد سطوح اثر تصادفی (تیمار یا ژنوتیپ) و تعداد مشاهدات را نشان می‌دهند (Yang, 2010).  $\sigma_e^2$  و  $\sigma_u^2$  به ترتیب واریانس اثر تصادفی و واریانس باقی‌مانده هستند، که اجزای واریانس در  $G$  و  $R$  با حداکثر درست‌نمایی محدود شده برآورد شده جایگزین می‌گردند (Patterson & Thompson, 1971). BLUE و BLUP از طریق حل معادلات مدل مخلوط ارائه شده توسط هندرسون (Henderson, 1990) محاسبه می‌شوند.

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}Y \\ Z'R^{-1}Y \end{bmatrix} \quad \text{(رابطه ۲)}$$

در اینجا؛  $R = \sigma_e^2 I_n$ ؛  $G = \sigma_u^2 I_t$  است. معادلات هندرسون جهت برآورد ارزش‌های اصلاحی با در نظر گرفتن تعداد متفاوت تکرار ژنوتیپ‌ها و ضرب طرفین معادلات در  $\sigma_e^2$  (Foulley, 2015) به شکل زیر تبدیل می‌شود (Bernardo, 2007).

$$\begin{bmatrix} X'r^{-1}X & X'r^{-1}Z \\ Z'r^{-1}X & Z'r^{-1}Z + \theta^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'r^{-1}Y \\ Z'r^{-1}Y \end{bmatrix} \quad \text{(رابطه ۳)}$$

$$\theta^{-1} = A^{-1} \left( \frac{V_e}{V_g} \right)$$

که در آن؛  $Var(u) = \sigma_u^2 I_t \approx AV_A$ ؛  $Var(e) = \sigma_e^2 I_n \approx r_n \sigma_e^2$  یک ماتریس  $t \times t$  (تعداد ژنوتیپ) ضرایب خویشاوندی است که درجه کوواریانس ژنتیکی بین افراد را نشان می‌دهد.  $r$  یک ماتریس  $n \times n$  (تعداد مشاهدات) با عناصر خارج قطری صفر و عناصر روی قطر برابر عکس تعداد تکرار ژنوتیپ‌ها است.  $V_e$  و  $V_A$  به ترتیب واریانس ژنتیکی و واریانس باقی‌مانده هستند. ماتریس خویشاوندی یا Kinship بین ژنوتیپ‌ها به کمک داده‌های مولکولی SSR و Retrotransposon با نرم‌افزار TASSEL محاسبه گردید. از دو برابر ماتریس Kinship به جای ماتریس روابط خویشاوندی  $A$  در مدل مخلوط استفاده شد. در خروجی نرم‌افزار، در یک ستون برآورد ارزش اصلاحی و در ستون دیگر

نشانگرهای IRAP و REMAP انجام گرفت بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت طول برگ در ژنوتیپ P14L2 و پایین‌ترین آن در ژنوتیپ P1L4 (Dialell-Karaj) مشاهده شد (Ghahramani & Darvishzadeh, 2021).

بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت عرض برگ تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های 1009370-3(100K) (۴/۰۲\*) و F1250/03 (۱/۲۳) و پایین‌ترین آن به ترتیب در ژنوتیپ‌های 703-CHLORINA (۲-) و SDR18 (۲/۱۵\*\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت عرض برگ با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های H100A/LC1064 (۲/۲۶) و 5DES20QR (۱/۶۵-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲). برای صفت عرض برگ بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های AS3232 (۰/۷۲) و 30 (ژنوتیپ ایرانی) (۰/۸۲-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت طول دمبرگ تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR در ژنوتیپ‌های NS-R5 (۱/۷۲) و SDR19 (۰/۷۷) و پایین‌ترین مقدار به ترتیب در ژنوتیپ‌های AS5305 (۱/۸۴-) و ASO-1-POP-A (۱/۰۲\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت طول دمبرگ با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR در ژنوتیپ 254-ENSAT به ترتیب با مقادیر (۱/۵۵\*\*) و (۰/۳۸) (جدول ۲، ۳ و ۴) و پایین‌ترین مقدار در ژنوتیپ‌های H156A/H543R و H209A/LC1064 به ترتیب با مقادیر (۱-) و (۰/۵۶\*) مشاهده شد (جدول ۲، ۳ و ۴).

بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت قطر ساقه تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های AS3232 (۲/۰۵\*\*) و AS3211 (۰/۵۳\*) و پایین‌ترین مقدار ارزش اصلاحی به ترتیب در ژنوتیپ‌های 9CSA3 (۰/۸۱) و SDR18 (۰/۴۷-) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت قطر ساقه با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۰/۶۰) و

خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت تعداد برگ با استفاده از نشانگر مبتنی بر رتروترنسپوزون در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۴/۱۴\*) و PAC2 (۳/۳۲-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲). بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت تعداد برگ با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های H158A/LC1064 (۱/۱۶) و NS-B5 (۲/۵۳\*\*) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). تغییر در سطح برگ یا به عبارتی سطح تعرق با تغییر در ابعاد و تعداد برگ ممکن می‌گردد، که از مکانیسم‌های مقاومت به تنش خشکی محسوب می‌گردند (Akbari & Darvishzadeh, 2024). بر اساس نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون، تحت شرایط نرمال و تنش خشکی، ژنوتیپ (254-ENSAT) را به عنوان ژنوتیپی با ارزش اصلاحی بالا و ژنوتیپ PAC2 با پایین‌ترین ارزش اصلاحی معرفی شدند. بنابراین نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون جهت گزینش و معرفی ژنوتیپ‌های (با ارزش اصلاحی بالا برای تعداد برگ در مقایسه با نشانگرهای SSR از کارایی مطلوبتری برخوردارند.

بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت طول برگ تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۳/۳۸) و 254-ENSAT (۱/۴۱) و پایین‌ترین ارزش اصلاحی به ترتیب در ژنوتیپ‌های 703-CHLORINA (۲/۷۵-) و H156A/H543R (۲/۱۰\*\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت طول برگ با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۱/۹۹) و 5DES20QR (۲/۶۱\*) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲). بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت طول برگ با استفاده از نشانگرهای SSR در ژنوتیپ‌های H100A/83HR4 (۰/۹۲) و 30 (ژنوتیپ ایرانی) (۰/۸۰-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). تغییر در ابعاد برگ از مکانیسم‌های مقاومت به تنش خشکی است. شناسایی ژنوتیپ‌هایی با ارزش اصلاحی بالا برای این صفت حائز اهمیت است. در مطالعه حاضر ژنوتیپ 254-ENSAT با نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون تحت هر دو شرایط نرمال و تنش خشکی و با نشانگرهای SSR تحت شرایط نرمال ژنوتیپی با بالاترین ارزش اصلاحی شناسایی شد. در برآورد ارزش اصلاحی برای صفت طول برگ بین ۹۷ ژنوتیپ ذرت که با استفاده از

LC1064C (۰/۷۹-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). در مطالعه مشابه که به منظور تخمین ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک مرتبط با عملکرد در ۷۳ لاین ذرت تحت شرایط نرمال و تنش شوری با استفاده از نشانگرهای SNP انجام گرفت برای صفت کلروفیل تحت شرایط نرمال ژنوتیپ ۲۳\*/۸۹ P19 L7 Kahriz (۱۰/۴۱\*) با ارزش اصلاحی بالا و ژنوتیپ P19 L7 Kahriz (۱۸/۹۴\*\*) با ارزش اصلاحی پایین و تحت شرایط تنش شوری، ژنوتیپ R59 (۵/۵۳) با ارزش اصلاحی بالا و ژنوتیپ P19 L7 Kahriz (۲۰/۰۱\*\*) با ارزش اصلاحی پایین معرفی شد (Afrouz et al., 2023).

بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت روز تا گل‌دهی تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR در ژنوتیپ‌های H049+FSB (۶/۰۹\*) و 254-ENSAT (۳/۲۴\*\*) مشاهده شد. پایین‌ترین مقدار ارزش اصلاحی در این شرایط برای این صفت (روز تا گل‌دهی) به ترتیب در ژنوتیپ‌های 8ASB2 (۸/۳۹\*) و H156A/H543R (۳/۶۹\*\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای این صفت (روز تا گل‌دهی) با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۶/۳۹\*) و 8ASB2 (۴/۰۶-) و با نشانگرهای SSR در ژنوتیپ‌های RT931 (۲/۲۴\*) و 1009370-1(100K) (۲/۰۳\*) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲ و ۴). بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت روز تا رسیدگی تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR در ژنوتیپ 254-ENSAT به ترتیب با مقادیر (۱۸/۹۵\*\*) و (۸/۷۱\*\*) مشاهده شد. مقدار ارزش اصلاحی برای این صفت در این شرایط به ترتیب در ژنوتیپ‌های NSF1-A4\*R5 (۱۱/۰۷\*\*) و RHA266 (۵/۳۱\*\*\*\*-) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت (روز تا رسیدگی) با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۱۱/۷۹\*\*\*\*) و AS3211 (۸/۳۷\*\*) (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲) و با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۴/۱۳\*\*) و 1009370-1(100K) (۳/۸۴\*\*) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). با هر دو نشانگر تحت شرایط نرمال و تنش خشکی (محدودیت

H156A/H543R (۰/۵۱-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲). تحت این شرایط بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت قطر ساقه با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های AS3232 (۰/۰۶) و H156A/H543R (۰/۱۴-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). با هر دو نشانگر تحت شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ H156A/H543R به عنوان ژنوتیپی با پایین‌ترین ارزش اصلاحی شناسایی شد.

بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت قطر طبق تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۱/۷۷) و 9CSA3 (۴/۳۷\*) (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱) و با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های AS5306 (۱/۸۲\*) و H156A/H543R (۱/۵۷\*) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت قطر طبق با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های SDB2 (۰/۷۸) و H543R/H543R (۱/۷۰-) (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲) و با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های RHA858 (۰/۶۴) و H156A/H543R (۰/۸۰-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴). قطر طبق علاوه بر این که صفت مورفولوژیکی جهت گزینش ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی و شوری است (Ghaffari et al., 2012; Akbari & Darvishzadeh, 2024)، ارتباط مستقیمی با عملکرد در آفتابگردان دارد؛ بنابراین صفتی تاثیرگذار محسوب می‌شود (Darvishzadeh et al., 2011). بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت کلروفیل تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون و SSR به ترتیب با مقادیر (۵/۸۴\*\*) و (۱/۸۵\*) در ژنوتیپ H049+FSB مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای این صفت (کلروفیل) تحت شرایط نرمال به ترتیب در ژنوتیپ‌های PAC2 (۲/۹۰-) و H603R (۰/۸۸) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت کلروفیل با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 1009370-1(100K) (۲/۳۵) و PAC2 (۲/۴۴-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲). بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت کلروفیل با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های H209A/LC1064 (۰/۸۱) و

ژنوتیپ‌های PAC2 (\*\*۴/۵۹) و PM1-3 (\*\*۰/۹۳-) مشاهده شد. استفاده از بهترین پیش‌بینی خطی ناریب (BLUP) با استفاده از ماتریس خویشاوندی یا Kinship برای پیش‌گویی ارزش اصلاحی صفت محتوای نسبی آب بیشتر نیز گزارش شده است (Afrouz et al., 2023).

بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت محتوای روغن تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های F1250/03 (\*\*۴/۳۰) و H543R (\*\*۹/۶۱-) و بالاترین و پایین‌ترین مقدار ارزش اصلاحی تحت این شرایط برای این صفت با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های H049+FSB (\*\*۳/۰۴) و HA335B (\*\*۴/۵۲-) مشاهده شد.

آبیاری)، ژنوتیپ 254-ENSAT با بیشترین ارزش اصلاحی شناسایی شد. بالاترین ارزش اصلاحی برای صفت محتوای نسبی آب برگ تحت شرایط نرمال با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون و SSR در ژنوتیپ‌های 110 (ژنوتیپ ایرانی) (۱/۴۴) و 28 (ژنوتیپ ایرانی) (۰/۹۳) و پایین‌ترین ارزش اصلاحی به ترتیب در ژنوتیپ‌های LC1064C (۱/۱۲-) و 803-1 (۰/۸۲-) مشاهده شد (جدول ۲، فایل تکمیلی ۱ و ۳). تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای این صفت (محتوای نسبی آب) با استفاده از نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های H156A/H543R (۵/۶۶) و 270-ENSAT (۳/۸۵-) و با استفاده از نشانگرهای SSR به ترتیب در

**جدول ۲.** برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال با نشانگرهای میکروساتلیت و مبتنی بر رتروترانسپوزون

صفت	نشانگر	بالاترین ارزش اصلاحی	کد لاین	پایین‌ترین ارزش اصلاحی	کد لاین
طول برگ	Retrotransposon	3.38	254-ENSAT	-2.75	703-CHLORINA
Leaf length (cm)	SSR	1.41	254-ENSAT	-2.10**	H156A/H543R
عرض برگ	Retrotransposon	4.02*	1009370-3(100K)	-2	703-CHLORINA
Leaf width (cm)	SSR	1.23	F1250/03	-2.15**	SDR18
طول دم‌برگ	Retrotransposon	1.72	NS-R5	-1.84	AS5305
Petiole length (cm)	SSR	0.77	SDR19	-1.02*	ASO-1-POP-A
تعداد برگ	Retrotransposon	3.85*	254-ENSAT	-3.33	PAC2
Number of leaf	SSR	1.41	As3211	-2.18**	NS-R5
قطر ساقه	Retrotransposon	2.05**	AS3232	-0.81	9CSA3
Stem diameter (cm)	SSR	0.53*	As3211	-0.47	SDR18
قطر طبق	Retrotransposon	1.77	254-ENSAT	-4.37*	9CSA3
Head diameter (cm)	SSR	1.82*	AS5306	-1.57*	H156A/H543R
ارتفاع بوته	Retrotransposon	26.23*	254-ENSAT	-24.05	H100A/83HR4
Plant height (cm)	SSR	4.22	F1250/03	-10.30**	1009329.2(100K)
کلروفیل	Retrotransposon	5.84**	H049+FSB	-2.90	PAC2
Chlorophyll (SPAD)	SSR	1.85*	H049+FSB	-0.88	H603R
روز تا گلدهی	Retrotransposon	6.09*	H049+FSB	-8.39**	8ASB2
Number of days to flowering (day)	SSR	3.24**	254-ENSAT	-3.69**	H156A/H543R
روز تا رسیدگی	Retrotransposon	18.95**	254-ENSAT	-11.07**	NSF1-A4*R5
Number of days to maturity (day)	SSR	8.71**	254-ENSAT	-5.31****	RHA266
محتوای نسبی آب	Retrotransposon	1.44	Iran 110	-1.12	LC1064C
Relative water content; RWC (%)	SSR	0.93	Iran 28	-0.82	803-1
محتوای روغن دانه (درصد)	Retrotransposon	4.30	F1250/03	-9.61**	H543R
Seed oil content (%)	SSR	3.04***	H049+FSB	-4.52**	HA335B
عملکرد	Retrotransposon	20.54	254-ENSAT	-16.28	H543R/H543R
Yield (g)	SSR	15.47*	B454/03	-12.15	AS6305

\*، \*\*، و \*\*\* به ترتیب معنی‌دار در سطح ۰/۰۵، ۰/۰۱ و ۰/۰۰۱ درصد.

نشانه‌های مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 254-ENSAT (۲۰/۵۴) و H543R/H543R (۱۶/۲۸-) و با استفاده از نشانه‌های SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های B454/03 (۱۵/۴۷\*) و AS6305 (۱۲/۱۵-) مشاهده شد. بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت عملکرد تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری) با استفاده از نشانه‌های مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 36 (۷/۳۸) و NS-B5 (۶/۳۰-) (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲) و با استفاده از نشانه‌های SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های H049+FSB (۱/۲۲) و H156A/H543R (۱/۳۶-) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۴).

تحت شرایط تنش خشکی (محدودیت آبیاری)، بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای این صفت (محتوای روغن) با استفاده از نشانه‌های مبتنی بر رتروترنسپوزون به ترتیب در ژنوتیپ‌های 110 (ژنوتیپ ایرانی) (۶/۲۳) و 283-ENSAT (۸/۷۳\*\*) و با استفاده از نشانه‌های SSR به ترتیب در ژنوتیپ‌های H049+FSB (۳/۳۱\*\*\*) و HA335B (۴/۷۶\*\*) مشاهده شد (جدول ۳، فایل تکمیلی ۲ و ۴). بنابراین نشانه‌های SSR در معرفی ژنوتیپ‌های با ارزش اصلاحی بالا و پایین برای محتوای روغن تحت هر دو شرایط کارآمدتر بوده است. بالاترین و پایین‌ترین ارزش اصلاحی برای صفت عملکرد تحت شرایط نرمال با استفاده از

### جدول ۳. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط تنش خشکی با نشانه‌های میکروساتلیت و مبتنی بر

#### رتروترنسپوزون

صفت	نشانه‌گر	بالاترین ارزش اصلاحی	لاین	کد لاین	پایین‌ترین ارزش اصلاحی	لاین	کد لاین
طول برگ	RETRO	1.99	254-ENSAT	8	-2.61*	5DES20QR	17
Leaf length (cm)	SSR	0.92	H100A/83HR4	1	-0.80	Iran 30	34
عرض برگ	RETRO	2.26	H100A/LC1064	14	-1.65	5DES20QR	17
Leaf width (cm)	SSR	0.72	AS3232	20	-0.82		34
طول دم‌برگ	RETRO	1.55**	254-ENSAT	8	-1	H209A/LC1064	2
Petiole length (cm)	SSR	0.38	254-ENSAT	8	-0.56*	H156A/H543R	76
تعداد برگ	RETRO	4.14*	254-ENSAT	8	-3.32	PAC2	16
Number of leaf	SSR	1.16	H158A/LC1064	75	-2.53**	NS-B5	54
قطر ساقه	RETRO	0.60	254-ENSAT	8	-0.51	H156A/H543R	76
Stem diameter (cm)	SSR	0.06	AS3232	20	-0.14	H156A/H543R	76
قطر طبق	RETRO	0.78	SDB2	74	-1.70	H543R/H543R	77
Head diameter (cm)	SSR	0.64	RHA858	5	-0.80	H156A/H543R	76
ارتفاع بوته	RETRO	13.44	15038	18	-16.84	H209A/83HR4	6
Plant height (cm)	SSR	3.06	F1250/03	35	-4.83	1009329.2(100K)	10
کلروفیل	RETRO	2.35	1009370-1(100K)	38	-2.44	PAC2	16
Chlorophyll (SPAD)	SSR	0.81	H209A/LC1064	2	-0.79	LC1064C	56
روزتا گلدهی	RETRO	6.39**	254-ENSAT	8	-4.06	8ASB2	21
Number of days to flowering	SSR	2.24*	RT931	52	-2.03*	1009370-1(100K)	38
روز تا رسیدگی	RETRO	11.79*****	254-ENSAT	8	-8.37**	As3211	7
Number of days to maturity (day)	SSR	4.13**	254-ENSAT	8	-3.84**	1009370-1(100K)	38
محتوای نسبی آب	RETRO	5.66	H156A/H543R	76	-3.85	270-ENSAT	11
Relative water content; RWC (%)	SSR	4.59	PAC2	16	-0.93	PM1-3	43
محتوای روغن دانه	RETRO	6.23	Iran 110	28	-8.73**	283-ENSAT	45
Seed oil content (%)	SSR	3.31***	H049+FSB	23	-4.76**	HA335B	48
عملکرد	RETRO	7.38	Iran 36	72	-6.30	NS-B5	54



\*\*\*, \*\* و \*\*\*\* به ترتیب معنی دار در سطح ۰/۰۵، ۰/۰۱، ۰/۰۰۱ و ۰/۰۰۰۱ درصد.

**جدول تکمیلی ۱. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال با نشانگرهای مبتنی بر رتورتونسپوزون**

Rank	DF	Rank	CH	Rank	SD	Rank	PL	Rank	LW	Rank	LL	Rank	LN	Rank	PH	Genotype
۴۱	-۱/۲۸	۲۴	-۱/۹۸	۳۹	۰/۱۶	۶۸	-۱/۲۴	۶۸	-۱/۱۱	۵۳	-۱/۹۶	۴	۲/۸۲	۲۹	-۲/۰۵	۱
۴۳	-۱/۲۳	۳۵	-۱/۸۸	۶۴	-۱/۳۳	۲۵	-۱/۰۷	۴۸	-۱/۲۴	۵۰	-۱/۸۸	۱۱	۲/۲	۱۶	۴/۰۳	۲
۷۶	-۵/۲۳	۳۹	-۱/۵۵	۷۳	-۱/۳۲	۵۸	-۱/۸۱	۵۰	-۱/۴	۵۶	-۱/۲۶	۸	۲/۵۱	۶۲	-۱۲/۷۳	۳
۷	۲/۹۳	۵۷	-۱/۲۳	۵۱	۰/۰۴	۵۱	-۱/۲۳	۲۳	۱/۰۷	۱۰	۱/۲۸	۳۵	۰/۷۱	۲۰	۱/۹۸	۴
۲۶	-۱/۰۵	۴۳	-۱/۳۵	۲۲	۰/۴۲	۳۰	-۱/۱۸	۲۷	-۱/۲۲	۲۳	-۱/۶۱	۷	۲/۵۲	۶	۱۳/۶۴	۵
۳۵	-۱/۹۳	۲۸	۱	۶۸	-۱/۱۸	۳۶	-۱/۳۱	۵۴	-۱/۵۳	۴۸	-۱/۸۲	۶۱	-۱/۷	۶۶	-۱۴/۶۱	۶
۵۷	-۲/۵۱	۱۹	۱/۴۲	۱۳	۰/۶۲	۲۹	-۱/۰۹	۳۶	۰/۲۷	۹	۱/۴۳	۱۳	۱/۵۹	۱۰	۱۲/۰۶	۷
۳	۵/۵۸	۱۷	۱/۵	۳	۱/۰۱	۲	۱/۵۳	۳	۲/۸۱	۱	۳/۳۸	۱	۳/۸۵*	۳	۲۶/۲۳*	۸
۱۳	۱/۶۴	۳۸	۰/۶۲	۱۴	۰/۶۲	۴۳	-۱/۵۸	۴۹	-۱/۲۸	۴۹	-۱/۸۵	۵۹	-۱/۶	۶۶	-۵/۳۱	۹
۲۰	۰/۲۷	۱۲	۱/۸۳	۲۰	۰/۴۶	۱۴	۰/۳۵	۳۱	۰/۴	۲۷	-۱/۳۲	۵۵	-۱/۳۱	۶۳	-۱۲/۹۶	۱۰
۳	۵/۲	۳۳	-۱/۹۱	۱۷	۰/۵۳	۳۲	-۱/۲۲	۱۰	۱/۵۶	۲	۲/۸۲	۱۸	۱/۲	۹	۱۲/۳۱	۱۱
۵۹	-۲/۸۲	۶۶	-۱/۶۲	۶۳	-۱/۱۱	۵۰	-۱/۷۱	۶۸	-۱/۱۷	۷۰	-۲/۱۲	۷۴	-۱/۳۵	۶۰	-۱۲/۱۷	۱۲
۹	۲/۷۱	۵۴	-۱/۱۶	۴۲	۰/۱۴	۴۴	-۱/۵۹	۷۰	-۱/۲	۶۳	-۱/۶۱	۶۳	-۱/۷۳	۶۴	-۱۳/۴۳	۱۳
۶۸	-۳/۷۶	۷۶	-۲/۴۶	۵۶	-۱/۰۱	۴۹	-۱/۶۷	۴۷	-۱/۱۳	۴۰	-۱/۴۶	۴۵	۰/۱۲	۷۴	-۱۹/۴۹	۱۴
۳۴	-۱/۷۴	۴۷	-۱/۵	۳۷	۰/۱۹	۷	۰/۷۷	۴۳	-۱/۰۲	۴۴	-۱/۷۶	۶۰	-۱/۶۱	۱۴	۶/۰۶	۱۵
۳۳	-۱/۶۷	۷۸	-۲/۹	۴۴	۰/۱۲	۱۷	۰/۱۷	۶۳	-۱/۹۷	۴۶	-۱/۸	۷۸	-۲/۳۳	۵۲	-۸/۱۵	۱۶
۴۱	-۱/۳۲	۸	۲/۲۵	۵۳	-۱/۰۳	۶۱	-۱/۰۴	۷۲	-۱/۲۵	۷۴	-۲/۵۴	۵۱	-۱/۱۶	۲۱	۱/۰۳	۱۷
۱۰	۲/۱۳	۴	۳/۴۷	۵۹	-۱/۰۷	۱۲	-۱/۴۴	۲۵	-۱/۸۷	۳۲	-۱/۰۴	۲۳	۱/۰۲	۳۲	-۳/۴۶	۱۸
۵	۳/۵۷	۵	۲/۸۷	۵۸	-۱/۰۴	۴۱	-۱/۵۸	۴۶	-۱/۱۲	۴۷	-۱/۸۲	۲۶	۰/۹۵	۵۹	-۱۱/۶۲	۱۹
۲۸	-۱/۰۷	۱۸	۱/۴۶	۱	۲/۰۵**	۲۳	-۱/۰۲	۷	۲/۰۴	۶	۱/۷۹	۳۰	۰/۸۸	۱۸	۲/۴۲	۲۰
۷۸	-۸/۲۹**	۵۹	-۱/۲۸	۳۲	۰/۲۶	۴۸	-۱/۶۷	۱۳	۱/۴۱	۳۴	-۱/۲۶	۷۳	-۱/۳۴	۷۶	-۲۰/۲۷	۲۱
۵۵	-۲/۳۷	۶۹	-۱/۱۵	۷۸	-۱/۱۱	۷۳	-۱/۵۱	۶۱	-۱/۸۸	۵۹	-۱/۴۸	۱۷	۱/۳۴	۴۳	-۶/۵۳	۲۲
۱	۶/۰۹*	۱	۵/۸۳**	۲۸	۰/۳۵	۳۷	-۱/۳۱	۳۷	-۱/۲۶	۴۱	-۱/۵۵	۱۵	۱/۴۶	۵۵	-۹/۹۲	۲۳
۱۸	۰/۳۸	۱۴	۱/۶۱	۵۴	۰/۰۲	۵۳	-۱/۷۷	۳۴	-۱/۳۲	۳۶	-۱/۳۲	۳۸	۰/۶۱	۱۹	۲/۱۸	۲۴
۳۴	۰/۰۵	۲۶	۱/۰۴	۴۹	۰/۱	۷۱	-۱/۳۵	۱۹	۱/۵	۲۰	-۱/۸۵	۴۰	-۱/۵۵	۳۸	-۶	۲۵
۲۱	۰/۲۱	۳۱	-۱/۵	۱۸	۰/۴۹	۳۵	-۱/۳۱	۳۳	-۱/۳۲	۳۹	-۱/۴۲	۶۴	-۱/۸	۵۰	-۱/۸۵	۲۶
۴۶	-۱/۶۲	۵۱	-۱/۰۱	۳۸	۰/۱۸	۱۰	-۱/۸	۲۰	۱/۱	۱۹	-۱/۹۲	۴۲	۰/۳۹	۶۷	-۱/۰۹	۲۷
۷۰	-۴/۰۲	۳	۳/۳۳	۳۰	-۱/۳	۴۲	-۱/۵۸	۵۶	-۱/۵۸	۶۲	-۱/۵۶	۴۶	-۱/۵۶	۴۶	-۷/۳۷	۲۸
۶۵	-۳/۲۳	۷۱	-۱/۴	۴۱	۰/۱۴	۲۱	-۱/۲	۱۲	۱/۴۵	۱۱	۱/۲۲	۴۴	۰/۱۶	۶۱	-۱۲/۳۷	۲۹
۴۲	-۱/۳۳	۱۳	۱/۷۱	۳۵	۰/۲۱	۵۹	-۱/۹	۶۴	-۱/۰۱	۵۲	-۱/۹۳	۲۸	۰/۹۴	۴۲	-۶/۵	۳۰
۵۸	-۲/۸۱	۶۵	-۱/۵۴	۵۷	-۱/۰۳	۷۴	-۱/۵۲	۷۸	-۲	۷۸	-۲/۷۵	۵۸	-۱/۵۹	۳۵	-۵/۲۴	۳۱
۶۰	-۲/۹۹	۵۲	-۱/۱۱	۹	۰/۸۷	۲۲	-۱/۰۶	۹	۱/۷۴	۱۵	۱/۰۱	۲۰	۱/۱۲	۶	۱۴/۷۳	۳۲
۷۳	-۴/۹	۶۳	-۱/۴۷	۳۴	۰/۲۲	۳۳	-۱/۳	۵۸	-۱/۳۳	۵۵	-۱/۳	۵۷	-۱/۴۱	۵۶	-۱۰/۱۸	۳۳
۵۱	-۱/۹۷	۳۶	۰/۵	۷۰	-۱/۲۴	۴۷	-۱/۶۶	۴۷	-۱/۷۷	۵۴	-۱/۱۴	۷۰	-۱/۲۱	۴	۱۸/۰۱	۳۴
۶۱	-۳/۰۶	۴۴	-۱/۳۱	۵۵	-۱/۰۱	۲۶	-۱/۰۷	۱۴	۱/۴	۱۶	۱	۵۲	-۱/۲۱	۸	۱۳/۰۴	۳۵
۶۲	-۳/۰۷	۲۱	۱/۳	۷۵	-۱/۵۳	۶۸	-۱/۲۶	۷۷	-۱/۹۱	۷۲	-۲/۲۱	۶۷	-۱/۰۷	۶۷	-۱۴/۸۹	۳۶
۱۲	۱/۹۳	۶۲	-۱/۴۵	۱۵	۰/۶	۱۹	-۱/۵	۳۰	۰/۵۹	۱۷	۱/۹۶	۵۴	-۱/۲۸	۳۴	-۱/۵۹	۳۷
۴۷	-۱/۷۳	۱۵	۱/۵۲	۲۵	۰/۴۱	۳۹	-۱/۴۱	۳۹	-۱/۵	۵۱	-۱/۹	۱۹	۱/۱۴	۲۶	-۱/۰۴	۳۸
۳۷	-۱/۰۵	۵۶	-۱/۲۱	۲	۱/۰۳	۵۵	-۱/۷۸	۱	۴/۰۲*	۱۴	۱/۰۷	۵	۲/۷	۱۳	۹/۱۹	۳۹
۴۹	-۱/۷۹	۳۳	۱/۲۴	۶	۰/۹۱	۵	۰/۹۹	۱۷	۱/۲۴	۱۸	۰/۹۵	۲۹	۰/۹۱	۲۸	-۱/۰۹	۴۰
۳۹	-۱/۰۵	۲۰	۱/۲۶	۷۷	-۱/۶۶	۲۸	-۱/۰۸	۵۲	-۱/۴۳	۳۸	-۱/۴۲	۴	۲/۷۸	۴۱	-۶/۱۴	۴۱
۷۴	-۴/۹۸	۵۵	-۱/۲۱	۲۶	-۱/۴	۱۸	-۱/۵	۱۸	۱/۱۷	۲۸	-۱/۲۸	۷۱	-۱/۲۹	۳۱	-۲/۸۷	۴۲
۲۲	۰/۱۳	۴۲	-۱/۳۹	۳۶	-۱/۲	۶	-۱/۸۳	۱۱	۱/۴۶	۱۲	۱/۱۶	۳۴	۰/۹۹	۵	۱۵/۱۸	۴۳
۱۷	-۱/۹	۴۸	-۱/۱۴	۳۱	۰/۲۶	۵۶	-۱/۷۹	۴۴	-۱/۰۱	۳۵	-۱/۳	۴۱	۰/۴۶	۱۷	۳/۲۹	۴۴
۲۵	۰/۰۴	۳۰	۰/۹۵	۷	۰/۹۱	۱۱	-۱/۶۱	۸	۱/۹۲	۲۶	-۱/۵۲	۵۰	-۱/۱۵	۵۷	-۱۰/۱۹	۴۵
۱۱	۱/۹۳	۷۵	-۱/۲۲	۶۷	-۱/۱۸	۵۲	-۱/۷۴	۷۴	-۱/۲۹	۶۸	-۲	۵۳	-۱/۲۷	۶۵	-۱۴/۵۵	۴۶
۱۴	۱/۴۳	۲۴	۱/۱۶	۵	۰/۹۹	۴	۱/۰۶	۵	۲/۲۴	۴	۱/۸۵	۲۵	۰/۹۷	۲	۲۰/۳۲	۴۷
۱۹	۰/۲۹	۲۲	۱/۲۸	۲۹	۰/۳۳	۳۴	-۱/۳۱	۲۹	-۱/۶۲	۲۱	-۱/۵	۵۶	-۱/۳۲	۴۰	-۶/۰۲	۴۸
۶۹	-۳/۸۶	۵۰	-۱/۰۴	۶۹	-۱/۲۲	۶۴	-۱/۲۴	۷۱	-۱/۲۴	۶۹	-۱/۲۴	۶۹	-۱/۱۶	۵۴	-۹/۴۳	۴۹
۱۶	۰/۹۲	۶۷	-۱/۶۴	۸	-۱/۸۹	۳	۱/۱۱	۴	۲/۷۷	۸	۱/۴۵	۲۷	۰/۹۴	۱۱	۱۱/۴۲	۵۰
۶۷	-۳/۴۱	۲۷	۱	۶۲	-۱/۰۹	۵۷	-۱/۸	۶۲	-۱/۸۹	۶۷	-۱/۹۴	۷۶	-۱/۸۳	۴۷	-۷/۳۲	۵۱
۳۳	۰/۰۶	۳۷	-۱/۷۳	۲۷	۰/۳۹	۱۶	-۱/۸۱	۲۶	-۱/۸۵	۱۳	۱/۱۱	۳۹	۰/۵۸	۱۵	۴/۵۵	۵۲
۸	۲/۷۶	۶۴	-۱/۴۸	۱۶	-۱/۵۵	۱۳	-۱/۳۹	۱۶	۱/۳	۳۳	-۱/۰۹	۳۶	۰/۷۱	۳۰	-۲/۱۱	۵۳
۳۶	-۱/۹۶	۷۷	-۲/۶	۷۶	-۱/۵۵	۶۲	-۱/۱۲	۷۳	-۱/۲۸	۷۳	-۱/۷۴	۷۵	-۱/۶۹	۶۸	-۱۴/۹۲	۵۴
۴۴	-۱/۴۹	۶۸	-۱/۹۹	۷۱	-۱/۲۴	۲۷	-۱/۰۸	۷۶	-۱/۸۲	۷۶	-۲/۶۴	۴۸	-۱/۰۵	۶۸	-۷/۵۲	۵۵
۱۵	۱/۲۳	۷۴	-۲/۰۹	۱۰	۰/۷۷	۲۴	-۱/۰۳	۱۵	۱/۳۵	۷	۱/۵۱	۱۰	۲/۴۳	۳	۱۸/۰۳	۵۶
۳۰	-۱/۵۲	۶۰	-۱/۳۹	۴	۱	۱	۱/۷۲	۲	۳/۲	۳	۲/۳۱	۴۹	-۱/۰۵	۲۳	۰/۵۹	۵۷
۴۵	-۱/۵۶	۹	۲/۱۶	۱۲	۰/۶۴	۹	-۱/۶۹	۳۴	۱	۲۲	۱/۳۹	۱۶	۱/۳۹	۲۵	۰/۲۵	۵۸
۲۹	-۱/۱۶	۵۳	-۱/۱۳	۴۸	۰/۱۱	۷۰	-۱/۳۱	۳۵	-۱/۳	۳۱	-۱/۰۲	۳۱	۰/۸۴	۳۳	-۳/۴۸	۵۹
۳۸	-۱/۰۵	۲۹	۱	۱۱	۰/۶۵	۸	-۱/۷۴	۶	۲/۱۹	۵	۱/۸۳	۶۶	-۱/۰۳	۶۶	-۱/۲۶	۶۰
۶۸	-۳/۴۱	۶۱	-۱/۳۷	۶۶	-۱/۱۷	۷۵	-۱/۶۲	۷۵	-۱/۳۵	۵۷	-۱/۴۵	۴۷	-۱/۰۱	۷۳	-۱۷/۵۴	۶۱
۵۲	-۲/۲۲	۱۰	۱/۹۲	۵۲	-۱/۰۳	۷۸	-۱/۸۴	۶۶	-۱/۰۹	۶۴	-۱/۷۲	۳۴	۰/۷۵	۵۸	-۱۰/۵۹	۶۲
۷۲	-۴/۶	۲۵	۱/۱۲	۴۵	۰/۱۲	۴۵	-۱/۴۹	۴۵	-۱/۰۵	۵۸	-۱/۴۵	۶۲	-۱/۷۱	۳۴	-۴/۵۱	۶۳
۶۳	-۳/۲۱	۴۰	-۱/۵۱	۴۳	۰/۱۳	۶۰	-۱/۲۱	۵۵	-۱/۲۱	۶۰	-۱/۴۸	۷۲	-۱/۳	۷۱	-۱۶/۱۷	۶۴
۵۳	-۲/۲۲	۲	۵/۱۰*	۶۱	-۱/۰۸	۶۶	-۱/۲۲	۴۲	-۱/۰۲	۶۶	-۱/۷۵	۳۳	۰/۷۶	۴۵	-۷/۲۱	۶۵
۳۱	-۱/۵۲	۶	۲/۷۶	۳۳	۰/۴۱	۶۰	-۱/۹۴	۲۲	۱/۰۷	۴۲	-۱/۷۳	۴۳	۰/۳۸	۴۶	-۷/۳۲	۶۶
۵۶	-۱/۳۹	۷	۲/۵۳	۶۵	-۱/۱۴	۴۶	-۱/۶۲	۵۳	-۱/۵	۴۵	-۱/۷۶	۱۴	۱/۳۹	۲۵	-۱۹/۸۱	۶۷
۶																

ns, \*\*, \*\*\*, \*\*\*\*: به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری؛ و معنی‌داری در سطح ۰/۰۰۱ و ۰/۰۰۱٪، ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LL, cm)، عرض برگ (LW, cm)، طول دم‌برگ (PL, cm)، قطر ساقه (SD, cm)، کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طبق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %)، محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr)

**ادامه جدول تکمیلی ۱. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال با نشانگرهای مبتنی بر ترئوترنسپوزون**

Mean	Sum	Rank	Yield	Rank	Oil	Rank	RWC	Rank	DH	Rank	DM	Genotype
-۲/۶۹	-۳۴/۹۹	۳۶	-۲/۹۵	۳۷	-۰/۷۴	۴۴	-۰/۰۴	۵۸	-۱/۷۳	۴۱	-۱/۹	۱
۰/۲۴	۲/۰۶	۳۱	-۱/۱۹	۵	۳/۱۸	۴۵	-۰/۰۷	۴۱	-۰/۸۹	۴۵	-۲/۳۳	۲
-۲/۴۱	-۳۱/۳۴	۵۹	-۸/۲۷	۱۲	۲/۱	۳۰	۰/۳۳	۶۷	-۲/۰۹	۷۴	-۵/۵	۳
۱/۰۷	۱۳/۹۳	۱۴	۴/۵	۱۹	۰/۸۵	۷۳	-۰/۶۵	۳۱	-۰/۶۱	۶	۲/۷۹	۴
۱/۷۶	۲۳/۸۸	۱۱	۵/۰۵	۳۲	-۰/۵۵	۴۹	-۰/۱۳	۸	۰/۶۳	۳۲	-۰/۲۵	۵
-۱/۷۷	-۲۲/۹۹	۳۶	-۳/۷۳	۲۳	۰/۴۵	۳۶	۰/۰۵	۵۲	-۱/۳۸	۳۳	-۱/۳۸	۶
۱/۴۲	۱۸/۵۱	۹	۷/۴۳	۳۵	۰/۱	۳	۰/۸۱	۲۹	-۰/۴۳	۶۸	-۴/۱۸	۷
۶/۵۹	۸۵/۶۴	۱	۲۰/۵۴	۴۰	-۱/۳۷	۵۱	-۰/۱۵	۱	۱/۷۷	۱	۱۸/۹۵***	۸
-۰/۸۴	-۱/۰/۸۸	۴۵	-۰/۱۶	۳۹	-۰/۱۳۶	۴۲	-۰/۰۳	۳۷	-۰/۸۱	۱۳	۱/۲۵	۹
-۰/۹۸	-۱۲/۷۴	۴۴	-۴/۷۸	۳	۳/۶۲	۶۳	-۰/۱۶۶	۵۹	-۱/۸۱	۱۵	۰/۲۳	۱۰
۲/۶۳	۳۴/۲۲	۴۳	-۴/۶۳	۲۰	۰/۸۲	۷۴	-۰/۶۶	۲۵	-۰/۳	۲	۱۴/۷۰***	۱۱
-۲/۱۴	-۲۷/۷۷	۳۸	-۲/۹۸	۲۶	۰/۰۹	۶	۰/۶۳	۱۸	۰/۱۴	۶۱	-۳/۶۱	۱۲
-۱/۴۱	-۱۸/۳۳	۴۱	-۰/۴۴	۲۹	-۰/۱۴	۵۸	-۰/۳	۴۳	-۰/۹۴	۷	۲/۳۷	۱۳
-۲/۲۸	-۲۹/۶۲	۲۵	۱/۰۴	۲۲	۰/۵۶	۶۵	-۰/۸۸	۲۲	-۰/۰۸	۶۷	-۳/۹	۱۴
۰/۱۳	۱/۷۴	۳۰	-۰/۷۹	۴۶	-۲/۰۳	۲	۰/۸۹	۱۳	۰/۴۱	۳۸	-۱/۸۳	۱۵
-۲/۸۷	-۳۷/۳۳	۷۷	-۱۵/۳	۳۸	-۰/۸۷	۳۸	۰/۰۴	۷۶	-۳/۶۰*	۳۱	-۱/۰۶	۱۶
-۰/۷۱	-۹/۱۹	۵۴	-۷/۵۴	۹	۲/۵۷	۴۴	-۰/۰۴	۴	۱/۱۱	۴۶	-۲/۳۹	۱۷
۰/۰۱	۰/۱	۴۷	-۵/۴۵	۸	۲/۷۵	۱۵	۰/۴	۶۶	-۲/۰۶	۱۸	-۱/۱	۱۸
-۱/۰۹	-۱۴/۱۹	۶۸	-۹/۹۷	۳۷	۰/۰۷	۶۷	-۰/۴	۱۷	۰/۱۹	۹	۱/۶۹	۱۹
۱/۰۹	۱۴/۱۷	۲۱	۲/۱۹	۱۵	۱/۵	۵۶	-۰/۱۶۶	۶۹	-۰/۹۱	۲۸	-۰/۷۷	۲۰
-۱/۶۳	-۲۱/۱۵	۴	۱۵/۱۲	۳۴	-۰/۶۷	۳۳	۰/۱۲	۲	۱/۲۸	۷۷	-۷/۴۷	۲۱
-۲/۹۲	-۳۸	۷۴	-۱۴/۲۳	۵۱	-۰/۸۵	۴۷	-۰/۱۱	۷۸	-۴/۳۷*	۵۲	-۳/۰۴	۲۲
۰/۶۴	۸/۲۷	۱۶	۳/۸۱	۴	۳/۲۲	۱۴	۰/۴۱	۲۳	-۰/۱۴	۴۴	-۲/۱۵	۲۳
-۰/۱۷	۲/۲۶	۳۴	-۲/۶	۱۴	۱/۶	۱۸	۰/۳۸	۴۲	-۰/۹۴	۲۱	-۰/۲۲	۲۴
-۱/۰۱	-۱۳/۱	۵۳	-۷/۵	۱۷	۱/۰۷	۷۶	-۰/۶۸	۳۹	-۰/۸۷	۳۷	-۱/۵	۲۵
-۱/۴۶	-۱۹/۰۳	۶۲	-۸/۵۲	۴۷	-۰/۰۹	۲۸	۰/۲۳	۳۰	-۰/۴۵	۲۹	-۰/۸	۲۶
-۰/۵۵	۷/۲۱	۸	۸/۳۵	۱۳	۱/۹۲	۸	۰/۵	۳۶	-۰/۸۱	۵۴	-۳/۶۱	۲۷
-۰/۸	۱/۰۵	۷	۹/۳۳	۲	۴/۰۵	۱	۱/۴۴	۲۴	-۰/۲۴	۵۸	-۳/۴	۲۸
-۲/۱۸	-۳۸/۲۸	۷۱	-۱۱/۰۱	۱۸	۱/۰۵	۳۷	۰/۰۴	۴۵	-۱/۰۶	۵۷	-۳/۳۹	۲۹
-۱/۴۲	-۱۸/۴۹	۶۹	-۱۰/۰۷	۱۱	۲/۲۹	۵۳	-۰/۱۱	۳۳	-۰/۶۵	۴۲	-۲/۰۴	۳۰
-۲/۲۲	-۲۸/۸۱	۶۱	-۸/۴۹	۱۶	۱/۱۷	۳۹	۰/۰۴	۶۹	-۲/۶۷	۵۸	-۲/۳۸	۳۱
-۰/۸۶	۱۱/۲۳	۲۳	۱/۸۶	۷	۲/۷۸	۳۲	۰/۱۲	۳	۱/۱۲	۷۶	-۱۱/۰۷***	۳۲
-۱/۷۶	-۲۲/۹۱	۲۲	۱/۹۳	۲۸	-۰/۰۵	۱۷	۰/۳۸	۶۳	-۱/۸۴	۷۳	-۵/۲۵	۳۳
-۰/۸۹	۱۱/۵۲	۱۲	۴/۹۵	۴۵	-۱/۹۷	۴	۰/۸	۷۳	-۳/۰۲	۴۱	-۲	۳۴
۲/۳۶	۳۰/۶۶	۲	۱۶/۳	۱	۴/۳	۳۳	۰/۳	۷	۰/۶۷	۵۵	-۳/۳۱	۳۵
-۲/۸۶	-۳۷/۱۲	۵۲	-۷/۱	۳۰	-۰/۲۱	۲۲	۰/۳۱	۷۰	-۲/۷۱	۶۴	-۳/۲۶	۳۶
-۰/۳۲	-۴/۱۲	۵۵	-۷/۶۴	۳۱	-۰/۴۳	۷۵	-۰/۶۶	۴۹	-۱/۲۹	۸	۱/۷۹	۳۷
-۰/۸	-۱۰/۳۷	۳۷	-۳/۷۸	۶۰	-۴/۵۹	۴۸	-۰/۱۲	۹	۰/۵	۴۷	-۲/۶۸	۳۸
۰/۲۱	۲/۶۷	۴۹	-۶/۵۱	۶۵	-۵/۹۱	۲۷	۰/۲۳	۵۱	-۱/۲۷	۲۷	-۰/۷۳	۳۹
-۰/۲۴	۲/۱۴	۱۰	۵/۲۴	۴۹	-۰/۲۴	۱۶	۰/۴	۴۰	-۰/۸۸	۵۰	-۲/۵۵	۴۰
-۲/۰۶	-۲۶/۸	۷۶	-۱۵/۰۳	۵۳	-۲/۴۲	۵۵	-۰/۲۳	۶۸	-۲/۱۴	۳۴	-۱/۳۴	۴۱
-۱/۲	-۱۵/۶۵	۱۵	۴/۱۶	۶۳	-۵/۹	۵۴	-۰/۳۳	۵۴	-۱/۵۶	۷۰	-۴/۷۷	۴۲
۱/۵۷	۲۰/۳۶	۱۷	۲/۷۲	۴۳	-۱/۷۹	۷۰	-۰/۵۲	۱۰	-۰/۴۷	۳۰	-۰/۸۶	۴۳
-۰/۶۲	-۸/۱۲	۵۶	-۷/۸۸	۵۷	-۴/۰۵	۷۷	-۰/۸۸	۱۶	۰/۲۵	۱۴	۰/۴۸	۴۴
-۱/۰۷	-۱۲/۹۵	۲۶	-۰/۵۲	۷۶	-۸/۴۴***	۶	-۰/۲۸	۱۲	۰/۴۳	۲۶	-۰/۷۱	۴۵
-۱/۷۶	-۲۳/۸۲	۲۰	۲/۲	۶۷	-۶/۰۷	۵	۰/۷۳	۵۸	-۱/۷۴	۱۲	۱/۳۴	۴۶
۳/۲۹	۴۲/۷۱	۳	۱۵/۸۴	۶۱	-۵/۱۵	۵۰	-۰/۱۵	۱۱	۰/۴۷	۱۰	۱/۶۸	۴۷
-۰/۵۸	-۷/۵۷	۳۲	-۱/۲۲	۴۸	-۲/۱۳	۳۶	۰/۲۶	۳۴	-۰/۷	۳۴	-۰/۴۱	۴۸
-۳/۲۴	-۴۲/۰۹	۶۴	-۹/۳۱	۷۴	-۷/۳۲*	۲۱	۰/۱۳	۷۱	-۲/۷۳	۶۶	-۲/۸۱	۴۹
۱/۸۶	۲۴/۱۴	۵	۱۴/۷۹	۷۵	-۸/۰۳*	۳۵	۰/۰۵	۵۰	-۱/۳۱	۲۰	-۰/۳۱	۵۰
-۲/۰۸	-۲۷/۰۵	۵۰	-۶/۵۳	۲۴	۰/۱۳	۲۴	۰/۳۷	۶۴	-۱/۹۸	۶۵	-۳/۷۷	۵۱
۰/۷۳	۹/۳۶	۱۸	۲/۶۶	۳۵	-۰/۷	۶۰	-۰/۲۳	۲۱	-۰/۰۳	۲۵	-۰/۶۸	۵۲
-۰/۱۲	-۱/۵۹	۲۷	-۰/۱۷	۶۲	-۵/۲۸	۳۴	۰/۱۱	۳۵	-۰/۸۸	۱۱	۱/۴۹	۵۳
-۳/۴۳	-۴۴/۶	۷۳	-۱۳/۴۸	۵۰	-۲/۲۶	۷۲	-۰/۵۸	۵۳	-۱/۵۶	۳۹	-۱/۶۶	۵۴
-۲/۱۵	-۲۷/۹۶	۵۸	-۸/۱۸	۴۱	-۱/۵۵	۶۴	-۰/۲۸	۵۵	-۱/۵۶	۳۶	-۱/۴۷	۵۵
۱/۱۴	۱۴/۸۷	۷۰	-۱۰/۵۳	۳۳	-۰/۵۹	۷۸	-۱/۱۲	۲۰	-۰/۰۳	۴	۳/۹۵	۵۶
-۰/۶۶	۵/۹۸	۱۳	۴/۶	۶۴	-۵/۹	۶۹	-۰/۵۱	۲۸	-۰/۴۱	۱۶	۰/۲۳	۵۷
۱	۱۳/۰۵	۶	۱۱/۲۴	۳۶	-۰/۷۱	۴۱	-۰/۰۱	۱۹	۰/۰۵	۴۸	-۲/۷۳	۵۸
-۱/۴	-۱۸/۱۶	۶۵	-۹/۴	۵۹	-۴/۳۸	۴۶	-۰/۰۹	۲۶	-۰/۳۶	۱۹	-۰/۰۹	۵۹
۰/۱۶	۲/۰۳	۱۹	۲/۴۷	۵۸	-۴/۱۳	۷۱	-۰/۵۶	۵	۱/۰۷	۱۷	۰/۱۲	۶۰
-۴/۲	-۵۴/۵۷	۷۵	-۱۴/۲۶	۷۳	-۷/۱۷*	۵۹	-۰/۳	۷۴	-۳/۲۳	۶۲	-۳/۶۳	۶۱
-۲/۸۲	-۳۶/۲۲	۶۶	-۹/۶۳	۶۶	-۵/۹۵	۶۸	-۰/۴۱	۷۲	-۲/۷۸	۵۳	-۳/۲	۶۲
-۱/۸۴	-۳۲/۳۳	۲۸	-۰/۱۹	۷۱	-۲/۵۳	۶۱	-۰/۲۳	۴۴	-۰/۹۴	۷۳	-۵/۲۷	۶۳
-۲/۴۴	-۳۱/۲۲	۳۳	-۱/۹۸	۴۲	-۱/۶۳	۲۵	۰/۲۷	۵۶	-۱/۵۷	۵۹	-۲/۵۵	۶۴
-۱/۱۱	-۱۴/۴۵	۲۹	-۰/۳۷	۵۶	-۳/۸۱	۱۱	۰/۴۴	۳۷	-۰/۴۱	۶۳	-۳/۷	۶۵
-۱/۱۶	-۱۵/۱۴	۴۲	-۴/۵۸	۵۲	-۲/۳۳	۱۰	۰/۴۸	۶۲	-۱/۸۴	۳۳	-۱/۸۸	۶۶
-۲/۲۵	-۳۷	۴۸	-۶/۲	۶۸	-۶/۱۵	۳۴	۰/۳	۴۷	-۱/۱۵	۶۰	-۳/۵۷	۶۷
-۱/۰۴	-۱۳/۵۴	۶۳	-۹/۲۴	۵۴	-۳/۴۵	۶۲	-۰/۳۵	۶۰	-۱/۸۱	۵	۲/۳	۶۸
۱/۱۷	۱۵/۲	۵۷	-۸/۱	۴۴	-۱/۸۴	۲۹	۰/۱۸	۱۴	۰/۳۹	۳	۵/۴	۶۹
-۲/۱۷	-۲۸/۲۶	۳۹	-۴/۲۸	۷۰	-۶/۳۷	۳۰	۰/۱۸	۳۸	-۰/۸۳	۴۳	-۲/۱۱	۷۰
-۲/۸۹	-۳۷/۵۹	۷۲	-۱۱/۱۱	۷۷	-۸/۸۷***	۴۰	۰/۰۲	۳۲	-۰/۶۱	۷۱	-۴/۷۹	۷۱
-۳/۵۵	-۴۶/۱۹	۴۰	-۴/۳۴	۵۵	-۲/۶۶	۷	۰/۵۵	۴۶	-۱/۰۷	۷۶	-۵/۸۳	۷۲
-۳/۱۷	-۴۱/۲۲	۶۷	-۹/۶۶	۷۲	-۷/۱۵*	۹	۰/۵	۴۸	-۱/۲۵	۶۹	-۴/۲۳	۷۳
۰/۳۴	۵/۶۱	۲۴	۱/۰۴	۱۰	۲/۴۱	۱۲	۰/۴۳	۱۵	۰/۳۷	۲۵	-۱/۳۹	۷۴
-۰/۸	-۱۰/۴۵	۵۱	-۶/۵۷	۶	۲/۸۵	۵۷	-۰/۳	۶۱	-۱/۸۳	۳۳	-۰/۴۱	۷۵
-۲/۴۹	-۳۳/۲۸	۶۰	-۸/۳۴	۶۹	-۶/۱۹	۱۳	۰/۴۱	۷۷	-۴/۱۶*	۴۹	-۲/۴۴	۷۶
-۳/۲۱	-۴۱/۶۹	۷۸	-۱۶/۲۸	۲۱	-۰/۷	۵۲	-۰/۱۶	۷۵	-۳/۳۸	۵۱	-۲/۳۸	۷۷
-۳/۶۳	-۴۷/۱۳	۴۶	-۵/۲۳	۷۸	-۹/۶۱***	۳۱	۰/۳۱	۶۵	-۱/۹۹	۷۵	-۵/۶۵	۷۸

ns, \*\*, \*\*\*, \*\*\*\*: به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری؛ و معنی‌داری در سطح ۰/۰۰۱ و ۰/۰۰۱٪، ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LL, cm)، عرض برگ (LW, cm)، طول دم‌برگ (PL, cm)، قطر ساقه (SD, cm)، کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طبق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %)، محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr)

**جدول تکمیلی ۲.** برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط تنش خشکی با نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسکریپتوم

Rank	DF	Rank	CH	Rank	SD	Rank	PL	Rank	LW	Rank	LL	Rank	LN	Rank	PH	Genotype
۵۳	-۰/۳۵	۶۱	-۰/۸۸	۱۳	-۰/۱۵	۴۷	-۰/۳	۲۳	-۰/۳	۱۱	-۰/۸	۱۰	۱/۵۸	۷۶	-۸/۱۹	۱
۶۲	-۱/۰۱	۴	۱/۶۷	۴۶	-۰/۱۲	۷۸	-۱	۵۱	-۰/۴۳	۵۹	-۱/۱	۲۰	-۰/۷۸	۴۸	-۰/۵۴	۲
۷۳	-۱/۷۱	۲۶	-۰/۷۳	۵۳	-۰/۱۶	۷۲	-۰/۶۵	۲۵	-۰/۲۳	۳۳	-۰/۲۸	۲۴	-۰/۴۹	۴۰	-۰/۷۸	۳
۱۰	۳/۲	۶۴	-۱/۱۳	۲۲	-۰/۴	۷۰	-۰/۵۹	۳۳	-۰/۶	۱۹	-۰/۱۵	۳۹	-۰/۰۲	۲۲	۴/۱۷	۴
۴۲	-۰/۴۵	۳۰	-۰/۶۱	۲۱	-۰/۵	۳۹	-۰/۲۴	۳۸	-۰/۱۲	۳۸	-۰/۵۲	۴۱	-۰/۱۸	۶	۹/۷۷	۵
۶۵	-۱/۲۴	۷۷	-۲/۰۹	۴۲	-۰/۰۹	۵۳	-۰/۳۸	۱۵	-۰/۷۷	۱۷	-۰/۲۶	۵	۲/۳۸	۷۸	-۱۶/۸۴	۶
۷۰	-۱/۳۴	۳۶	-۰/۲۵	۳۷	-۰/۰۴	۶۲	-۰/۴۶	۷۱	-۱/۱۷	۷۱	-۱/۵	۱۰	۱/۵	۲۹	۲/۳۱	۷
۱	۶/۳۹*	۱۲	۱/۳۲	۱	-۰/۶	۱	۱/۵۵*	۳	۱/۶۵	۱	۱/۹۹	۱	۴/۱۴*	۳	۱۱/۸۱	۸
۶	۳/۵۹	۳۲	-۰/۵۱	۶۸	-۰/۳۶	۷۶	-۰/۸۵	۷۵	-۱/۳۲	۷۰	-۱/۴۴	۵۸	-۰/۹۶	۳۹	-۰/۹۳	۹
۱۷	۲/۴۸	۲۲	-۰/۹۷	۶۱	-۰/۲۲	۱۰	-۰/۲۸	۶۰	-۰/۶۹	۴۶	-۰/۷۳	۲۵	-۰/۴۹	۷۲	-۷/۷۹	۱۰
۷	۳/۳۵	۴۰	-۰/۱	۲۹	-۰/۰۱	۱۲	-۰/۲۶	۱۸	-۰/۳۸	۷	-۰/۹	۱۵	-۰/۲۶	۸	۹/۱۳	۱۱
۴۹	-۰/۰۶	۵۶	-۰/۷۷	۵۲	-۰/۱۶	۴۵	-۰/۳	۲۷	-۰/۲	۴۲	-۰/۵۸	۴۷	-۰/۴	۶۲	-۵/۱۵	۱۲
۳۴	-۰/۸۶	۳۴	-۰/۴۲	۶۴	-۰/۲۵	۶۸	-۰/۵۶	۶۸	-۱/۰۱	۶۳	-۱/۵	۴۳	-۰/۲۱	۶۹	-۷/۲	۱۳
۶۴	-۱/۰۲	۶۶	-۱/۱۹	۴	-۰/۲۴	۳۱	-۰/۰۶	۱	۲/۲۶	۲	۱/۹۱	۱۴	-۱/۹۱	۶۸	-۷/۰۴	۱۴
۶۰	-۰/۸۵	۶۵	-۱/۱۷	۳۴	-۰/۰۳	۳۳	-۰/۲۷	۳۱	-۰/۰۹	۳۴	-۰/۳۳	۷۱	-۱/۷۹	۱۶	۵/۴۵	۱۵
۵۰	-۰/۰۷	۷۸	-۲/۴۴	۷۳	-۰/۳۶	۸	-۰/۳۴	۶۸	-۱/۱۲	۵۶	-۱/۰۴	۷۸	-۳/۳۲	۷۷	-۱۱/۵۵	۱۶
۴۱	-۰/۶۵	۳۹	-۰/۱۸	۷۲	-۰/۳۴	۷۴	-۰/۳۴	۵۸	-۱/۶۵	۷۸	-۲/۶۱*	۶۹	-۱/۵۶	۶۴	-۵/۴۱	۱۷
۲۹	۱/۱۴	۶	۱/۵۴	۵۵	-۰/۱۷	۴۰	-۰/۲۷	۴۰	-۰/۱۵	۳۳	-۰/۳۳	۶	۲/۳۱	۱	۱۳/۴۴	۱۸
۱۱	۳/۱۸	۹	۱/۴۱	۷۵	-۰/۴۳	۷۱	-۰/۶۱	۷۶	-۱/۴۲	۷۴	-۱/۶۸	۱۸	-۰/۸۶	۵۳	-۱/۰۴	۱۹
۲۵	۱/۶۲	۴۶	-۰/۰۱	۵	-۰/۲۱	۵	-۰/۴۸	۲۱	-۰/۲۱	۲۹	-۰/۲	۳۳	-۰/۲	۴۵	-۰/۲	۲۰
۷۸	-۴/۰۶	۶۲	-۱/۰۶	۳۸	-۰/۰۵	۶۹	-۰/۵۷	۲۶	-۰/۲۲	۳۱	-۰/۲۴	۶۸	-۱/۵۲	۴۹	-۰/۵۹	۲۱
۵۹	-۱/۶۵	۶۸	-۱/۲۷	۵۶	-۰/۱۸	۷۷	-۰/۹	۴۶	-۰/۳۶	۳۹	-۰/۵۲	۵۷	-۰/۹۲	۵۰	-۰/۷	۲۲
۲۳	۱/۹۲	۳۸	-۰/۲۴	۴۰	-۰/۰۸	۶۶	-۰/۵۳	۴۲	-۰/۲۲	۴۹	-۰/۸۵	۲۹	-۰/۲۹	۵۹	-۳	۲۳
۳۴	۱/۷	۱۸	۱/۱۳	۲۵	-۰/۰۳	۵۴	-۰/۳۹	۳۶	-۰/۰۸	۴۴	-۰/۶۱	۲۷	-۰/۳۸	۱۸	۴/۸	۲۴
۴۴	-۰/۴	۸	۱/۴۷	۵۷	-۰/۲	۲۰	-۰/۰۶	۵۲	-۰/۵	۵۳	-۰/۹۵	۳۰	-۰/۲۹	۳۷	۱/۱۸	۲۵
۱۹	۲/۱۳	۲	۱/۹۳	۶۰	-۰/۲۲	۴۸	-۰/۳۲	۴۸	-۰/۴۱	۳۰	-۰/۳۳	۵۱	-۰/۳۲	۴۳	-۰/۴	۲۶
۵۷	-۰/۰۶	۵۵	-۰/۷۱	۴۷	-۰/۱۲	۲۶	-۰/۰۴	۱۳	-۰/۵۸	۲۲	-۰/۰۳	۲۲	-۰/۶۲	۵۲	-۰/۸۹	۲۷
۶۱	-۰/۹۱	۲۵	-۰/۷۴	۱۳	-۰/۱۵	۵۷	-۰/۴۱	۶۷	-۱/۰۹	۶۴	-۱/۱۹	۶۶	-۰/۳۷	۵۷	-۲/۳۴	۲۸
۶۷	-۱/۲۷	۷۱	-۱/۵۶	۸	-۰/۱۹	۳۶	-۰/۱۶	۵	۱/۳۹	۶	-۰/۹۳	۵۵	-۰/۷۸	۳۲	۲/۱۲	۲۹
۴۰	-۰/۶۸	۳۰	۱/۰۳	۳۶	-۰/۰۴	۶۰	-۰/۴۴	۷۴	-۱/۲۳	۶۶	-۱/۲۹	۲۸	-۰/۳۳	۳۱	۲/۱۸	۳۰
۵۶	-۰/۵۵	۶۳	-۱/۰۹	۷۰	-۰/۰۳	۵۸	-۰/۴۱	۵۶	-۰/۰۶	۶۹	-۱/۴۳	۶۳	-۱/۰۷	۱۷	۴/۹۷	۳۱
۷۵	-۱/۹۷	۳۷	-۰/۶۷	۷	-۰/۲	۳۴	-۰/۲۹	۳۰	-۰/۱۳	۲۸	-۰/۱۷	۶۱	-۱/۰۵	۷	۹/۴۹	۳۲
۷۲	-۱/۴۳	۵۹	-۰/۲۳	۳	-۰/۲۷	۲۳	-۰/۰۴	۳۴	-	۲۵	-۰/۰۴	۴۲	-۰/۲	۱۹	۴/۷۲	۳۳
۲۶	۱/۲۷	۲۴	-۰/۷۶	۵۱	-۰/۱۵	۴۹	-۰/۳۶	۲۶	-۰/۸۶	۵۸	-۰/۱	۴۵	-۰/۱	۹	۸/۸۸	۳۴
۴۸	-۰/۰۴	۳۵	-۰/۴۱	۲۰	-۰/۰۵	۱۵	-۰/۱۵	۱۰	-۰/۷۴	۱۴	-۰/۳۱	۲۳	-۰/۵۲	۵	۱/۰۴	۳۵
۵۸	-۰/۶۱	۱۱	۱/۳۳	۶۷	-۰/۲۶	۳۵	-۰/۱۵	۲۷	-۱/۵۲	۷۳	-۱/۵	۳۷	-۰/۵	۶۵	-۵/۵	۳۶
۸	۳/۳۴	۲۹	-۰/۶۲	۳۰	-۰/۰۱	۱۴	-۰/۱۹	۳۷	-۰/۱۳	۱۳	-۰/۳۹	۶۷	-۱/۴۵	۴۱	-۰/۷۶	۳۷
۳۱	۱/۱۱	۱	۲/۳۵	۴۸	-۰/۱۲	۵۵	-۰/۴	۶۴	-۰/۹۴	۶۱	-۱/۱۳	۴۴	-۰/۲۸	۲۸	۲/۴۲	۳۸
۳۰	۱/۱۳	۲۳	-۰/۸۳	۹	-۰/۱۷	۲۵	-۰/۰۱	۶	۱/۲۵	۴	-۰/۹۵	۱۶	-۰/۹۵	۱۴	۶/۵۳	۳۹
۲۰	۱/۹۹	۱۰	۱/۳۹	۱۷	-۰/۰۶	۷	-۰/۰۶	۱۹	-۰/۲۶	۱۵	-۰/۲۶	۷	۲/۰۴	۱۲	۷/۷۶	۴۰
۴۶	-۰/۱۱	۲۱	-۰/۹۹	۴۴	-۰/۰۱	۵۲	-۰/۳۶	۴۷	-۰/۴	۲۶	-۰/۰۸	۸	۱/۶	۴۲	-۰/۶۵	۴۱
۴۷	-	۴۲	-۰/۰۸	۳۱	-۰/۰۱	۲	۱/۰۹	۹	-۰/۵۵	۱۲	-۰/۴۷	۲۱	-۰/۷۴	۴	۱/۰۸	۴۲
۴۳	-۰/۴۳	۱۳	۱/۲۶	۱۸	-۰/۰۶	۲۴	-۰/۰۳	۲۹	-۰/۴۲	۲۰	-۰/۹۵	۱۷	-۰/۹۵	۲۷	۲/۹۲	۴۳
۲۲	۱/۹۴	۴۱	-۰/۰۸	۱۹	-۰/۰۵	۲۷	-۰/۰۸	۲۳	-۰/۲۹	۲۳	-۰/۰۱	۴	۲/۶۵	۲۵	۳/۲۴	۴۴
۱۴	۲/۷۵	۴۵	-۰/۰۱	۱۵	-۰/۱	۶	-۰/۴۲	۷	۱/۰۱	۱۶	-۰/۲۷	۶۶	-۱/۲۹	۵۶	-۲/۰۷	۴۵
۱۸	۲/۴	۶۹	-۱/۳۳	۷۶	-۰/۴۸	۵۱	-۱/۰۲	۷۲	-۱/۲۱	۷۷	-۱/۰۲	۶۰	-۱/۰۲	۷۱	-۱/۶۶	۴۶
۳۱	۱/۹۵	۱۷	۱/۱۳	۱۴	-۰/۱۳	۱۶	-۰/۱۴	۲۰	-۰/۳۲	۲۱	-۰/۰۴	۱۲	۱/۱۱	۲	۱۲/۹۱	۴۷
۳	۴/۶۱*	۷	۱/۵۱	۵۴	-۰/۱۷	۳۳	-۰/۱۵	۲۲	-۰/۰۸	۱۱	-۰/۵۲	۴۸	-۰/۴۴	۲۰	۴/۶	۴۸
۳۶	-۰/۸	۷۰	-۱/۳۶	۷۱	-۰/۳۳	۴۷	-۰/۳۱	۵۳	-۰/۵۳	۴۸	-۰/۸۲	۷۳	-۱/۸۴	۵۸	-۲/۶۵	۴۹
۹	۳/۲۳	۵۸	-۰/۸۹	۵۰	-۰/۱۴	۱۷	-۰/۱	۲۴	-۰/۲۷	۴۱	-۰/۵۸	۵۲	-۰/۶۶	۲۱	۴/۳۶	۵۰
۳۲	۱/۰۷	۷۳	-۱/۷۱	۶۶	-۰/۲۵	۲۲	-۰/۰۵	۳۵	-۰/۰۳	۴۳	-۰/۵۹	۷۲	-۱/۸	۵۵	-۱/۴۵	۵۱
۱۵	۲/۷۳	۶۱	-۱	۲۸	-۰/۰۱	۳۷	-۰/۲۱	۵۴	-۰/۵۵	۴۰	-۰/۵۶	۵۴	-۰/۶۸	۳۵	۱/۲۷	۵۲
۵	۳/۶	۴۳	-۰/۰۶	۴۱	-۰/۰۹	۹	-۰/۳۱	۱۷	-۰/۴۴	۳۵	-۰/۴۴	۳۸	-	۳۰	۲/۲۴	۵۳
۱۲	۳/۰۹	۴۷	-	۷۷	-۰/۵۱	۶۱	-۰/۴۵	۵۴	-۱/۰۲	۵۴	-۰/۹۷	۷۷	-۲/۶۷	۵۷	-۶/۸۶	۵۴
۶۶	-۱/۲۶	۲۸	-۰/۶۵	۶۵	-۰/۲۵	۳۹	-۰/۱۲	۵۷	-۰/۶۲	۷۲	-۱/۵	۲۶	-۰/۴۲	۶۳	-۵/۳۷	۵۵
۴	۴/۴۸*	۷۵	-۱/۹۷	۴۵	-۰/۱	۳۰	-۰/۱۲	۱۱	-۰/۷۲	۵	-۰/۹۴	۴۰	-۰/۱۶	۱۱	۸/۴۲	۵۶
۳۸	-۰/۷۲	۳۷	-۰/۳۱	۶	-۰/۲	۳	-۰/۷۸	۴	۱/۴۷	۸	-۰/۸۷	۵۰	-۰/۵۴	۱۳	۷/۷۶	۵۷
۵۳	-۰/۴۳	۱۴	۱/۲۲	۲۶	-۰/۰۲	۳۱	-۰/۱۳	۵۸	-۰/۶۲	۵۲	-۰/۹۴	۴۹	-۰/۴۵	۴۶	-۰/۰۹	۵۸
۱۳	۲/۷۹	۵۴	-۰/۵۳	۲۳	-۰/۰۳	۱۳	-۰/۲۳	۸	-۰/۸۴	۹	-۰/۸۲	۳	۳/۳۹	۱۵	۵/۷۸	۵۹
۳۳	-۰/۹۷	۲۳	-۰/۴۳	۲	-۰/۳۴	۴	-۰/۵۵	۳	۱/۲۲	۳	-۱/۱۷	۶۴	-۱/۱۲	۱۰	۸/۴۶	۶۰
۵۱	-۰/۰۹	۵۰	-۰/۱۲	۶۹	-۰/۰۳	۳۸	-۰/۲۳	۵۹	-۰/۶۸	۴۵	-۰/۷	۳۱	-۰/۳۶	۶۶	-۶/۴۲	۶۱
۳۷	۱/۲۳	۴۴	-۰/۰۳	۳۲	-۰/۰۱	۴۱	-۰/۲۷	۱۶	-۰/۴۷	۳۶	-۰/۵۱	۳۴	-۰/۱۹	۵۱	-۰/۸۱	۶۲
۶۹	-۱/۳	۳۱	-۰/۵۹	۱۶	-۰/۱	۱۸	-۰/۰۹	۲۹	-۰/۱۴	۲۷	-۰/۴۸	۷۴	-۰/۳۹	۲۳	۴/۱۳	۶۳
۷۴	-۱/۹۵	۷۶	-۲/۰۴	۵۹	-۰/۲۲	۶۷	-۰/۵۵	۶۱	-۰/۵۷	۶۲	-۱/۱۵	۷۰	-۱/۶۷	۷۳	-۷/۹۳	۶۴
۶۳	-۱/۰۲	۳	۱/۷۶	۳۷	-۰/۰۱	۵۶	-۰/۴	۶۰	-۰/۶۹	۶۰	-۱/۱۳	۵۶	-۰/۸۱	۳۳	۲/۰۴	۶۵
۳۹	-۰/۷	۱۵	۱/۱۵	۱۱	-۰/۱۷	۵۹	-۰/۴۴	۲۸	-۰/۱۷	۵۱	-۰/۹۳	۳۶	-۰/۰۳	۳۸	۱/۰۴	۶۶
۷۱	-۱/۳۵	۱۶	۱/۱۴	۴۹	-۰/۱۳	۱۹	-۰/۰۹	۶۳	-۰/۰۹	۶۷	-۱/۳۲	۱۹	-۰/۸۳	۷۰	-۷/۵۶	۶۷
۱۶	۲/۵۹	۶۷	-۱/۲۱	۳۳	-۰/۰۳	۱۱	-۰/۲									

ادامه جدول تکمیلی ۲. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط تنش خشکی با نشانگرهای مبتنی بر رتورترنسپوزون

Mean	Sum	Rank	Yield	Rank	Oil	Rank	RWC	Rank	DH	Rank	DM	Genotype
-۰/۶۵	-۸/۴۶	۵۵	-۲/۲۴	۳۱	-۰/۶۵	۳۳	۱/۳۷	۲۸	-۰/۰۶	۵۳	-۱/۱۹	۱
۰/۷۵	۹/۷۲	۳	۵/۳۹	۵	۴/۳۹	۸	۲/۹۲	۱۰	۰/۴۱	۶۰	-۱/۶۲	۲
۰/۶	۷/۸۱	۱۷	۱/۷	۳	۴/۹۹	۶	۳/۱۷	۱۶	۰/۲۱	۶۴	-۱/۶۷	۳
۰/۸۴	۱۰/۹۲	۲۱	۱/۴۵	۱۹	۲/۵۵	۶۲	-۰/۷۷	۳۴	-۰/۱۵	۱۵	۱/۹۷	۴
۱/۰۵	۱۲/۵۹	۱۹	۱/۵۵	۲۷	-۰/۲۱	۲۶	۱/۳۳	۳	۰/۷۱	۲۶	۰/۴۷	۵
-۱/۶۷	-۲۱/۷۲	۵۲	-۱/۹۴	۱۸	۲/۶۴	۷۰	-۲/۱۵	۴۲	-۰/۳۵	۷۲	-۲/۳۹	۶
-۰/۴۶	-۶/۰۴	۲۹	-۰/۴۱	۳۱	-۰/۵۹	۱۷	۱/۸۹	۳۹	-۰/۳۳	۷۸	-۸/۳۷**	۷
۳/۰۵	۳۹/۶۶	۵۳	-۲/۲۲	۲۵	۱/۵۳	۶۵	-۱/۰۳	۱۹	۰/۱۴	۱	۱۱/۷۹***	۸
-۰/۲	-۲/۵۶	۶۸	-۲/۸۷	۳۸	-۰/۳۴	۵۵	-۰/۴۸	۵۲	-۰/۶۷	۶	۲/۵۹	۹
-۰/۴۳	-۵/۵۷	۷۰	-۴/۱۴	۴	۴/۶۴	۶۹	-۲/۰۴	۶۸	-۱	۱۰	۲/۱۸	۱۰
۱/۴۹	۱۹/۳۱	۴۷	-۱/۵۱	۲۶	۱/۵۱	۷۸	-۳/۸۵	۱۲	۰/۲۹	۲	۷/۸۱**	۱۱
-۰/۲	-۲/۵۸	۲۵	-۱/۶	۶	۴/۳	۳۶	-۱/۳	۲۶	-۰/۰۸	۵۳	-۱/۲۲	۱۲
-۱/۰۱	-۱۳/۱۱	۴۲	-۰/۹۴	۳۲	-۰/۴۸	۷۷	-۲/۸۴	۵۴	-۰/۷۱	۴۲	-۰/۰۱	۱۳
-۰/۱۴	-۱/۷۷	۱۴	۲/۰۹	۱۰	۳/۴۱	۷۱	-۲/۲۵	۹	۰/۴۳	۶۵	-۱/۷۷	۱۴
-۰/۲	۲/۶۱	۴	۴/۴۵	۵۳	-۱/۷۱	۵۲	-۰/۳۱	۷	-۰/۵۳	۵۵	-۱/۱۴	۱۵
-۲/۱۳	-۲۷/۵۹	۶۶	-۳/۵۹	۴۵	-۰/۹۳	۷۶	-۲/۸۲	۶۲	-۰/۸۹	۳۱	-۰/۱۸	۱۶
-۱/۰۱	-۱۳/۱۹	۶۳	-۲/۴	۱۴	۳/۰۳	۴۲	-۰/۶۶	۷۷	-۱/۶۲	۴۶	-۱/۲۴	۱۷
۱/۵۱	۱۹/۶۴	۵۵	-۲/۴۴	۱۱	۲/۴	۱۹	۱/۳۲	۴۸	-۰/۵۵	۳۸	-۰/۰۱	۱۸
-۰/۲۴	-۳/۱۱	۷۳	-۴/۷	۳۵	-۰/۱۹	۴۵	-۰/۱۶	۷۶	-۱/۵۵	۷	۲/۵۲	۱۹
۰/۴۵	۵/۸۳	۲۲	-۰/۹۸	۲۰	۲/۳	۵۹	-۰/۷	۴۰	-۰/۲۵	۲۱	۰/۸۷	۲۰
-۰/۸۳	-۱۰/۸۵	۶	۲/۹۸	۳۴	-۰/۲۲	۶۰	-۰/۷	۳۵	-۰/۱۵	۷۷	-۵/۳۲	۲۱
-۰/۳۷	-۴/۸۷	۱۲	۲/۳۳	۴۶	-۰/۹۹	۲۴	۱/۶۱	۲۵	-۰/۰۴	۶۸	-۱/۹۸	۲۲
-۰/۳	۳/۹۶	۲۷	-۰/۷۱	۸	۳/۸۹	۳۹	۱/۱۶	۳۱	-۰/۱۳	۲۵	۰/۵۸	۲۳
-۰/۹	۱۱/۶۶	۳۶	-۰/۵۴	۱۷	۲/۷۸	۱۳	۲/۳	۵۰	-۰/۵۷	۲۳	-۰/۷۵	۲۴
۰/۲۳	۴/۱۴	۵۹	-۳/۰۵	۲۲	۲/۰۸	۲	۴/۴۵	۷۰	-۱/۰۵	۴۱	.	۲۵
-۰/۱۱	-۱/۳۹	۵۷	-۲/۵۸	۴۸	-۱/۰۶	۴۳	-۰/۶۱	۵۶	-۰/۷۴	۳۳	-۰/۱۱	۲۶
-۰/۳۲	۴/۱۱	۱۰	۲/۷۱	۱۶	۲/۹۸	۳۷	-۰/۷	۸	-۰/۵	۶۲	-۱/۶۴	۲۷
-۰/۰۱	-۰/۱۸	۳۹	-۰/۷۵	۱	۶/۲۳	۲۷	۱/۶۱	۴۵	-۰/۴۴	۵۱	-۱/۱۱	۲۸
۰/۵۶	۷/۲۳	۲	۵/۷۸	۲۱	۲/۲۹	۵۶	-۰/۴۸	۲	۰/۷۵	۶۶	-۱/۸۷	۲۹
۰/۲۹	۳/۷۹	۶۲	-۳/۲۸	۹	۳/۵۷	۹	۲/۷۷	۶۵	-۰/۹۲	۲۷	۰/۴۲	۳۰
-۰/۱۸	-۱/۰۶	۵۰	-۱/۶۶	۲۳	۱/۷۹	۳۴	-۰/۷۴	۵۷	-۰/۷۴	۴۹	-۰/۷۴	۳۱
۱/۰۹	۱۴/۲۲	۷	۲/۹۶	۷	۳/۸۹	۷	۳/۰۵	۴	۰/۶۶	۷۴	-۳/۳۳	۳۲
۰/۴۷	۶/۱۷	۸	۲/۸۳	۲۷	۱/۰۹	۲۱	۱/۴۸	۱۴	۰/۲۵	۶۷	-۱/۹۴	۳۳
۰/۵۷	۷/۴۴	۴۰	-۰/۷۸	۲۹	-۰/۱	۲۲	۲/۲۶	۳۳	-۰/۱۵	۴۵	-۰/۱۳	۳۴
۱/۴۸	۱۹/۲۶	۲۳	-۰/۹۷	۲	۵/۳۵	۲۰	۱/۶۵	۱۷	۰/۱۸	۵۷	-۱/۴۳	۳۵
-۱/۰۳	-۱۳/۴	۶۰	-۳/۱۳	۲۳	-۰/۳۵	۴۶	-۰/۱۱	۶۹	-۱/۰۲	۵۹	-۱/۵۵	۳۶
۰/۲۲	۲/۸۳	۴۴	-۱/۳۵	۲۸	۱/۰۹	۷۳	-۲/۵۸	۴۱	-۰/۳۲	۹	۲/۲۴	۳۷
-۰/۱۲	-۱/۵۹	۴۵	-۱/۴۸	۶۱	-۲/۶۹	۳۳	-۰/۸۴	۴۴	-۰/۴۳	۳۲	-۰/۱۷	۳۸
۰/۵۷	۷/۴۵	۳۱	-۰/۱۸	۶۶	-۵/۲۷	۵۳	-۰/۳۳	۳۲	-۰/۱۴	۲۰	۱/۱۲	۳۹
۰/۹۹	۱۲/۸۴	۳۰	-۰/۲۵	۵۱	-۰/۲	۱۸	-۰/۸۶	۱۸	۰/۱۵	۳۰	-۰/۳۳	۴۰
-۰/۰۶	-۰/۷۳	۴۹	-۱/۵۸	۵۴	-۱/۹۱	۱۲	۲/۳۴	۵۵	-۰/۷۳	۵۴	-۱/۲۵	۴۱
۰/۶۵	۸/۴۱	۴۱	-۰/۸۸	۶۵	-۵/۲	۱۶	۱/۸۸	۲۴	۰/۰۱	۵۶	-۱/۴	۴۲
۰/۶۹	۸/۹۴	۱۵	۱/۹۴	۴۳	-۰/۶۲	۱۵	۲	۲۸	-۰/۰۷	۲۸	-۰/۴۱	۴۳
۰/۲۶	۳/۳۳	۶۴	-۳/۴۵	۵۶	-۲/۱۱	۴۸	-۰/۰۸	۶۳	-۰/۹	۱۶	۱/۷	۴۴
-۰/۶۴	-۸/۲۹	۳۲	-۰/۱۶	۷۸	-۸/۷۳**	۷۵	-۲/۷۸	۳۶	-۰/۱۶	۱۲	۷/۰۲	۴۵
-۱/۵۵	-۲۰/۱۲	۶۵	-۳/۵۸	۶۴	-۵/۰۹	۶۱	-۰/۷۴	۵۳	-۰/۷	۱۷	۱/۶۷	۴۶
۱/۳	۱۶/۸۵	۲۶	-۰/۷۲	۶۲	-۳/۹۷	۴۷	-۰/۰۴	۱۱	۰/۳۱	۱۴	۲	۴۷
۰/۵۸	۷/۵۱	۴۳	-۱/۲	۴۷	-۱/۰۲	۵۰	-۰/۱۱	۴۳	-۰/۳۷	۴۷	-۰/۳۶	۴۸
-۱/۲۹	-۱۶/۷۷	۵۱	-۱/۸۸	۷۲	-۶/۶۶	۵۱	-۰/۲۳	۲۱	-۱/۰۸	۴۳	-۰/۰۷	۴۹
-۰/۱۱	۱/۴۴	۳۳	-۰/۶	۷۳	-۱/۰۷*	۲۵	-۱/۳	۷۸	-۰/۲۲	۱۹	۱/۵۹	۵۰
-۰/۴	-۵/۱۵	۳۸	-۰/۷۲	۲۹	-۰/۶۹	۵۴	-۰/۳۷	۶۰	-۰/۸۳	۲۲	-۰/۷۹	۵۱
-۰/۰۴	-۰/۵۳	۴۸	-۱/۵۲	۴۴	-۰/۷۳	۳۸	-۰/۶۱	۳۷	-۰/۵۱	۱۸	۱/۶۷	۵۲
۰/۴۱	۵/۲۷	۳۴	-۰/۲۸	۶۳	-۴/۸۳	۱۱	۲/۳۴	۳۰	-۰/۱	۱۳	۲/۰۱	۵۳
-۱/۲۸	-۱۶/۶۱	۷۸	-۶/۳	۵۵	-۲/۱۱	۴۹	-۰/۰۹	۷۴	-۱/۴۵	۵	۲/۲۴	۵۴
-۱/۳	-۱۶/۸۴	۷۶	-۵/۱۷	۵۰	-۱/۱۵	۴۱	-۰/۵۲	۷۳	-۰/۱	۶۹	-۲	۵۵
۱/۱۶	۱۵/۰۷	۳۵	-۰/۳۶	۳۹	-۰/۳۸	۷۴	-۲/۷۱	۴	-۰/۵۵	۳	۵/۷۵	۵۶
-۰/۵	۶/۵	۱۶	۱/۷۱	۷۰	-۵/۸	۶۴	-۰/۹۲	۲۹	-۰/۱	۳۶	-۰/۰۳	۵۷
-۰/۰۱	۰/۰۹	۲۰	۱/۴۹	۴۱	-۰/۵۸	۱۴	۲/۱۱	۲۰	۰/۱۱	۶۱	-۱/۶۳	۵۸
۰/۷۳	۹/۵۲	۷۱	-۴/۲۵	۵۸	-۳/۰۶	۱۸	۱/۷۳	۵۱	-۰/۵۹	۸	۲/۳۴	۵۹
۰/۸۸	۱۱/۳۸	۹	۲/۷۳	۵۹	-۳/۱۴	۶۷	-۱/۶۶	۲۲	-۰/۰۴	۲۴	-۰/۷	۶۰
-۱/۷۲	-۲۲/۴۱	۶۷	-۳/۶۶	۷۶	-۱/۹۴*	۶۶	-۱/۱۳	۶۶	-۰/۹۴	۴۸	-۰/۴۸	۶۱
-۰/۲	-۲/۵۶	۴۶	-۱/۴۹	۴۰	-۰/۴۹	۵۷	-۰/۵	۵۸	-۰/۷۶	۲۹	-۰/۲۱	۶۲
-۰/۲۸	-۳/۶۲	۱۳	۲/۲۲	۶۹	-۵/۶۷	۳۹	-۰/۵۵	۲۶	-۰/۰۴	۷۰	-۲/۰۱	۶۳
-۱/۲۴	-۱۶/۱۳	۱۸	۱/۵۸	۱۵	۳/۰۳	۵۸	-۰/۶۷	۴۹	-۰/۵۶	۷۵	-۳/۴۳	۶۴
-۰/۳۳	-۲/۹۳	۲۴	-۰/۹۹	۶۰	-۳/۵۳	۲۸	۱/۱۸	۱۳	۰/۲۵	۵۸	-۱/۴۹	۶۵
-۰/۵	۶/۵۶	۱۱	۲/۷	۵۲	-۱/۳۷	۵	۳/۴۶	۳۷	-۰/۱۹	۳۷	-۰/۰۲	۶۶
-۱/۵۷	-۲۰/۴۲	۶۱	-۳/۲۴	۷۱	-۵/۹	۳۵	-۰/۷۹	۵۹	-۰/۷۷	۷۱	-۲/۱	۶۷
-۱/۰۱	-۱۳/۰۸	۷۵	-۴/۹۴	۴۲	-۰/۵۸	۳۲	-۰/۸۸	۷۳	-۱/۱۳	۱۱	۲/۰۷	۶۸
۰/۱۵	۱/۹۸	۵۸	-۲/۹۸	۵۷	-۲/۳۸	۷۲	-۲/۲۹	۴۶	-۰/۴۶	۴	۴/۳۳	۶۹
-۰/۳۲	-۲/۸۷	۲۸	-۰/۵۹	۶۷	-۵/۲۹	۴۴	-۰/۷	۱۵	۰/۲۴	۳۹	-۰/۰۱	۷۰
-۲/۱	-۲۷/۳	۶۹	-۴/۰۵	۷۷	-۸/۵۵*	۶۸	-۱/۷۶	۶۸	-۰/۹۱	۶۳	-۱/۶۶	۷۱
-۰/۵۲	-۶/۷۸	۱	۷/۳۸	۳۶	-۰/۱۷	۱۰	۲/۵	۵	۰/۵۸	۷۶	-۳/۵۱	۷۲
-۰/۷۲	-۹/۳۲	۳۷	-۰/۵۶	۷۴	-۷/۴۹*	۳۰	۱	۲۳	-۰/۰۱	۴۰	-۰/۰۱	۷۳
۰/۶۳	۸/۱۶	۵	۳/۶	۱۳	۳/۲۵	۴۰	-۰/۵۵	۱	-۰/۷۸	۴۴	-۰/۱۳	۷۴
۰/۰۵	۰/۶۳	۷۲	-۴/۵۵	۱۲	۳/۲۸	۳۱	-۰/۹۱	۶۱	-۰/۸۶	۳۴	-۰/۰۵	۷۵
-۰/۶	-۷/۸۴	۷۷	-۵/۹۶	۶۸	-۵/۴۲	۱	۵/۶۶	۷۵	-۱/۵۴	۳۵	-۰/۰۴	۷۶
-۰/۳۳	-۳/۰۱	۷۴	-۴/۸۷	۲۴	۱/۷۳	۴	۳/۸۶	۷۸	-۱/۷	۵۰	-۰/۸۶	۷۷

۷۸ -۲/۹۷ ۷۳ -۱ ۶۷ ۴/۲ ۳ -۷/۶۶\* ۷۵ -۲/۵۲ ۵۶ -۲۲/۷۸ -۱/۷۵  
 \*\*\*، \*\*، \*، ns به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری و معنی‌داری در سطح ۱، ۵، ۰/۰۰۱ و ۰/۰۰۰۱٪ ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LL, cm)، عرض برگ (LW, cm)، طول دم‌برگ (PL, cm)، قطر ساقه (SD, cm)، کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طبق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %)، محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr)

**جدول تکمیلی ۳. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال با نشانگرهای SSR**

Rank	DF	Rank	CH	Rank	SD	Rank	PL	Rank	LW	Rank	LL	Rank	LN	Rank	PH	Genotype
۴۹	۴۲/-۱	۷۷	۶۶/-	۶۸	۰۵/-	۷۳	۵۹/-	۵۵	۳۴/-	۴۱	۱۶/-	۸	۴۳/-	۷۶	۴۲/-۶	۱
۲۹	-۰/۴۱	۴۷	-۰/۰۷	۵۱	-۰/۰۶	۱۳	-۰/۲۸	۲۱	-۰/۴۶	۱۳	-۰/۶۴	۴	-۰/۷۴	۱۸	-۰/۹۹	۲
۶۱	-۱/۸۳	۲۴	-۰/۴۴	۷۷	-۰/۳۷	۷۱	-۰/۵۷	۶۹	-۰/۸۶	۷۴	-۱/۳۴	۱۳	-۰/۲۲	۵۸	-۴/۸۸	۳
۳	۱/۶	۴	-۰/۳۳	۳۷	-۰/۱۶	۵۷	-۰/۲۳	۱۹	-۰/۵۴	۱۰	-۰/۸۱	۱۶	-۰/۱۹	۲۲	-۱/۷۹	۴
۲۴	-۰/۰۶	۳۴	-۰/۲۲	۱۰	-۰/۳۳	۱۷	-۰/۲۱	۲۲	-۰/۴۵	۱۶	-۰/۵۲	۲۳	-۰/۰۵	۱۱	-۰/۱۹	۵
۱۶	-۰/۳۴	۵	-۰/۸۷	۳۴	-۰/۱۷	۵۵	-۰/۲۸	۸	-۰/۱	۲۳	-۰/۳۴	۵۲	-۰/۷۹	۴۵	-۳/۹۷	۶
۱۰	-۰/۷۴	۳	۱/۱۴	۱	-۰/۵۳*	۷	-۰/۴	۲	۱/۱۸	۳	۱/۳	۱	۱/۴۱	۵	۲/۲۱	۷
۱	۳/۲۴**	۱۸	-۰/۵۵	۳۰	-۰/۲	۹	-۰/۳۳	۹	-۰/۸۸	۱	۱/۴۱	۲۴	-۰/۰۶	۸	۱/۳۳	۸
۴۴	-۱/۰۹	۶۰	-۰/۲۷	۲۹	-۰/۲	۲۶	-۰/۰۷	۳۴	-۰/۲	۲۰	-۰/۴۳	۶۱	-۰/۹۶	۲۵	-۲	۹
۷۲	-۲/۴۱	۲۳	-۰/۴۴	۷۴	-۰/۰۹	۳۰	.	۷۲	-۰/۹۴	۶۴	-۰/۹۱	۷۰	-۱/۳۸	۷۸	-۱۰/۳۰**	۱۰
۲	۲/۲۵	۶	-۰/۸۷	۴	-۰/۳۹	۴۴	-۰/۱	۱۷	-۰/۶۱	۲	۱/۳۸	۱۱	-۰/۲۵	۴	۲/۷	۱۱
۵۷	-۱/۶۹	۷۷	-۰/۷۱	۱۶	-۰/۲۸	۱۰	-۰/۶۱	۴۰	-۰/۰۷	۳۵	-۰/۰۳	۶۶	-۱/۱۱	۲۷	-۲/۲۴	۱۲
۳۸	-۰/۸۳	۲۹	-۰/۲۷	۶۹	-۰/۰۸	۶۸	-۰/۵۲	۶۵	-۰/۰۷	۶۹	-۱/۰۵	۲۶	-۰/۱۱	۶۶	-۵/۶۶	۱۳
۶۸	-۲/۱۱	۵۲	-۰/۱۶	۳۵	-۰/۱۷	۵۴	-۰/۲۲	۲۸	-۰/۳	۳۷	-۰/۰۶	۴۹	-۰/۷۶	۷۲	-۶/۰۷	۱۴
۷۷	-۳/۵۰**	۵۶	-۰/۱۸	۲۵	-۰/۱	۳۱	-۰/۱۱	۵۹	-۰/۴۴	۴۷	-۰/۴۸	۷۲	-۰/۵۸	۶۴	-۵/۴۹	۱۵
۵۶	-۱/۶۲	۴۳	-۰/۰۲	۵۳	-۰/۰۵	۴۰	-۰/۰۷	۵۶	-۰/۳۹	۵۴	-۰/۶۴	۷۱	-۱/۳۹	۳۹	-۳/۵۳	۱۶
۱۵	-۰/۴	۲۰	-۰/۲	۲۳	-۰/۲۴	۴۳	-۰/۱	۳۳	-۰/۲۲	۴۲	-۰/۳۱	۴۸	-۰/۰۷	۴۴	-۳/۹۶	۱۷
۲۱	-۰/۱۳	۱۱	-۰/۷۷	۱۹	-۰/۲۶	۱۱	-۰/۲۱	۴	۱/۰۹	۱۱	-۰/۸	۵	-۰/۵۸	۱	۱/۲۳	۱۸
۱۳	-۰/۶۳	۱۳	-۰/۷	۳۲	-۰/۲	۶۵	-۰/۴۹	۳۷	-۰/۱۲	۳۶	-۰/۰۳	۶۲	-۱/۰۴	۳۰	-۲/۵۴	۱۹
۱۹	-۰/۱۵	۲	۱/۳۳	۲	-۰/۴۵	۵۸	-۰/۳۳	۱۸	-۰/۵۹	۲۶	-۰/۲۵	۳۴	-۰/۳۶	۱۵	-۰/۵۸	۲۰
۷۳	-۲/۵۱	۳۱	-۰/۲۴	۴۰	-۰/۱۵	۶۴	-۰/۴۵	۴۶	-۰/۱۶	۵۶	-۰/۶۵	۴۶	-۰/۶۲	۴۷	-۴/۱۳	۲۱
۳۵	-۰/۶۵	۱۶	-۰/۵۶	۶۸	-۰/۰۶	۴۹	-۰/۱۸	۵۷	-۰/۳۹	۵۳	-۰/۶۳	۹	-۰/۴۲	۳۵	-۳/۱۴	۲۲
۱۴	-۰/۰۶	۱	۱/۸۵*	۱۳	-۰/۳۱	۱۸	-۰/۱	۱۴	-۰/۷۲	۱۲	-۰/۷۱	۶	-۰/۵۵	۱۶	-۰/۹۳	۲۳
۸	۱/۰۴	۸	-۰/۸۱	۶۲	.	۵۱	-۰/۱۹	۴۹	-۰/۰۹	۳۲	-۰/۰۵	۳۱	-۰/۲۹	۳۳	-۲/۹۴	۲۴
۶	۱/۳۳*	۳۵	-۰/۲	۱۴	-۰/۳	۳	-۰/۵۱	۶	۱/۰۴	۴	۱/۳۰*	۱۰	-۰/۲۵	۳۰	-۳/۶۲	۲۵
۲۰	-۰/۱۵	۹	-۰/۷۹	۳۳	-۰/۱۹	۲۷	-۰/۰۵	۲۷	-۰/۳۹	۳۸	-۰/۰۸	۱۹	-۰/۰۷	۵۲	-۴/۴۶	۲۶
۴۰	-۰/۸۶	۶۷	-۰/۴۱	۴۹	-۰/۰۷	۴۱	-۰/۰۸	۶۱	-۰/۵۳	۵۲	-۰/۶	۲۹	-۰/۲۸	۶۰	-۴/۹۹	۲۷
۷۴	-۳/۰۹**	۶۴	-۰/۳۳	۴۶	-۰/۱۱	۳۳	-۰/۰۳	۴۹	-۰/۲۱	۶۳	-۰/۷۵	۶۹	-۱/۳۸	۲۰	-۱/۳۸	۲۸
۵۸	-۱/۷۲	۷۸	-۰/۸۸	۳۸	-۰/۱۶	۳۲	-۰/۰۱	۲۳	-۰/۴۵	۳۱	-۰/۱۱	۶۳	-۱/۰۴	۶۹	-۵/۸۶	۲۹
۵۲	-۱/۵۳	۱۷	-۰/۵۶	۷۱	-۰/۰۸	۵۲	-۰/۲۱	۶۸	-۰/۸۳	۶۶	-۰/۹۶	۵۰	-۰/۷۷	۶۱	-۵/۰۴	۳۰
۶۵	-۱/۹۲	۲۲	-۰/۴۷	۵۷	-۰/۰۳	۶۷	-۰/۵۱	۷۱	-۰/۹۲	۷۶	-۱/۵۵*	۶۰	-۰/۹۴	۶۰	-۶	۳۱
۳۲	-۰/۴۷	۴۹	-۰/۱۳	۶	-۰/۳۶	۳۹	-۰/۰۶	۳۱	-۰/۲۳	۴۱	-۰/۳۳	۴۴	-۰/۶۲	۳	۳/۰۷	۳۲
۵۹	-۱/۷۲	۱۹	-۰/۵۲	۵۲	-۰/۰۶	۵	-۰/۴۲	۷۰	-۰/۸۸	۷۰	-۱/۰۸	۵۸	-۰/۹۱	۳۷	-۳/۲۲	۳۳
۵۰	-۱/۴۷	۳۳	-۰/۲۴	۷۳	-۰/۰۹	۴۷	-۰/۱۶	۷۳	-۰/۹۷	۶۵	-۰/۹۳	۷۲	-۲/۱۲*	۶۷	-۵/۶۶	۳۴
۳۰	-۰/۴۲	۴۲	-۰/۰۵	۵	-۰/۳۶	۸	-۰/۳۸	۱	۱/۲۳	۵	۱/۰۸	۴۲	-۰/۵۷	۱	۴/۲۲	۳۵
۶۹	-۲/۱۹	۳۶	-۰/۲	۷۸	-۰/۴۷	۶۳	-۰/۴۳	۷۵	-۲/۱۵**	۷۷	-۲/۰۷**	۵۴	-۰/۸	۶۵	-۵/۵۶	۳۶
۴	۱/۵۴	۵۸	-۰/۱۹	۱۱	-۰/۳۳	۳۴	-۰/۰۴	۱۸	-۰/۶۵	۸	-۰/۹۶	۱۴	-۰/۲۲	۶	۱/۵۱	۳۷
۷۶	-۳/۲۶**	۶۵	-۰/۲۶	۲۴	-۰/۳۳	۵۹	-۰/۳۷	۳۵	-۰/۱۶	۵۵	-۰/۶۴	۱۸	-۰/۰۹	۴۸	-۴/۱۸	۳۸
۷۵	-۳/۲۳**	۴۵	-۰/۰۵	۲۶	-۰/۲۱	۷۵	-۰/۷۱	۴۱	-۰/۰۶	۵۸	-۰/۶۷	۲۰	.	۷۷	-۷/۷۱*	۳۹
۶۷	-۲/۱	۵۵	-۰/۱۷	۵۴	-۰/۰۵	۵۳	-۰/۲۲	۶۶	-۰/۷۴	۶۷	-۰/۹۸	۵۵	-۰/۸	۵۴	-۴/۵۵	۴۰
۳۶	-۰/۷۵	۱۴	-۰/۶۵	۶۴	-۰/۰۳	۷۷	-۱/۴۵*	۷۶	-۱	۷۵	-۱/۴۵	۳۵	-۰/۴۷	۷۶	-۱/۶۳	۴۱
۴۲	-۱/۰۲	۷۰	-۰/۵	۴۱	-۰/۱۵	۱۶	-۰/۳۳	۴۲	-۰/۰۳	۲۲	-۰/۳۹	۵۳	-۰/۸	۲۶	-۲/۱۷	۴۲
۶۶	-۱/۹۵	۴۴	-۰/۰۲	۱۲	-۰/۳۱	۲۰	-۰/۱۸	۲۴	-۰/۴۵	۱۷	-۰/۵	۵۹	-۰/۹۴	۵۰	-۴/۳۷	۴۳
۶۴	-۱/۸۷	۴۱	-۰/۱	۵۵	-۰/۰۴	۷۳	-۰/۶۷	۶۴	-۰/۶۲	۶۸	-۱/۰۲	۵۶	-۰/۸۸	۵۷	-۴/۸۷	۴۴
۷	۱/۰۶	۳۰	-۰/۲۶	۵۶	-۰/۰۴	۳۸	-۰/۰۵	۵۱	-۰/۲۷	۳۹	-۰/۱۳	۳۸	-۰/۴۹	۳۶	-۳/۱۸	۴۵
۹	۱	۵۷	-۰/۱۸	۴۷	-۰/۱۱	۶	-۰/۴۱	۴۵	-۰/۰۸	۱۴	-۰/۶	۳۶	-۰/۴۷	۱۲	-۰/۴۴	۴۶
۱۷	-۰/۳	۷۲	-۰/۵۲	۱۵	-۰/۳	۱	-۰/۷۷	۱۰	-۰/۸۵	۷	-۰/۹۷	۳۹	-۰/۴۹	۲	۳/۹۲	۴۷
۲۵	-۰/۰۸	۵۰	-۰/۱۳	۲۰	-۰/۲۵	۱۲	-۰/۳	۱۲	-۰/۷۸	۳۴	-۰/۰۲	۳۰	-۰/۲۸	۲۴	-۱/۸۹	۴۸
۳۷	-۰/۸۱	۴۰	-۰/۱۲	۳۱	-۰/۲	۶۱	-۰/۳۸	۳۸	-۰/۱	۳۷	-۰/۲	۴۳	-۰/۵۹	۹	۱/۳۹	۴۹
۵۳	-۱/۵۳	۴۶	-۰/۰۶	۳	-۰/۴	۴	-۰/۵۵	۳	۱/۱۸	۱۹	-۰/۴۶	۲۷	-۰/۲۶	۷	۱/۴۲	۵۰
۳۴	-۰/۶۴	۶۲	-۰/۲۷	۴۴	-۰/۱۳	۵۶	-۰/۳۹	۳۰	-۰/۲۶	۲۴	-۰/۳۳	۶۴	-۱/۰۶	۳۴	-۲/۹۹	۵۱
۱۱	-۰/۶۹	۵۴	-۰/۱۷	۷۰	-۰/۰۸	۲۵	-۰/۰۹	۴۴	-۰/۰۴	۲۸	-۰/۲	۴۵	-۰/۶۲	۱۹	-۱/۱۶	۵۲
۲۶	-۰/۱۲	۷۱	-۰/۰۵	۳۶	-۰/۱۷	۴۲	-۰/۰۸	۱۶	-۰/۶۵	۳۳	.	۶۷	-۱/۱۲	۳۲	-۲/۵۸	۵۳
۵۱	-۱/۵۱	۵۹	-۰/۱۹	۵۸	-۰/۰۳	۲۱	-۰/۱۷	۲۹	-۰/۲۷	۳۰	-۰/۱۳	۷۶	-۱/۹۹*	۲۹	-۲/۴۷	۵۴
۶۳	-۱/۸۵	۲۸	-۰/۲۷	۴۳	-۰/۱۳	۲۹	-۰/۰۱	۶۰	-۰/۴۸	۶۰	-۰/۷۲	۵۷	-۰/۸۹	۵۹	-۴/۹۷	۵۵
۶۲	-۱/۸۳	۷۳	-۰/۵۲	۲۷	-۰/۲۱	۲۸	-۰/۰۴	۲۶	-۰/۴۳	۲۱	-۰/۴	۱۷	-۰/۱۲	۲۸	-۲/۳۵	۵۶
۶۰	-۱/۸۲	۵۳	-۰/۱۶	۲۵	-۰/۲۲	۲	-۰/۵۳	۱۳	-۰/۷۶	۱۸	-۰/۴۹	۷۸	-۲/۱۸**	۵۶	-۴/۷۳	۵۷
۴۶	-۱/۲۳	۲۷	-۰/۲۹	۱۷	-۰/۲۸	۲۲	-۰/۱۶	۲۵	-۰/۴۵	۲۹	-۰/۱۹	۴۷	-۰/۶۸	۲۱	-۱/۵۳	۵۸
۴۹	-۱/۴۳	۶۱	-۰/۲۷	۶۳	-۰/۰۱	۷۰	-۰/۵۳	۵۸	-۰/۴۳	۶۱	-۰/۷۳	۳۷	-۰/۴۷	۵۱	-۴/۱۴	۵۹
۱۸	-۰/۳۷	۲۶	-۰/۳۴	۹	-۰/۳۴	۱۵	-۰/۳۳	۲۰	-۰/۵۲	۱۵	-۰/۵۵	۳۲	-۱/۶۴	۱۴	-۰/۵۵	۶۰
۴۷	-۱/۲۵	۶۶	-۰/۴	۴۲	-۰/۱۴	۳۷	-۰/۰۵	۴۷	-۰/۱۹	۴۶	-۰/۴۴	۱۵	-۰/۲۱	۴۹	-۴/۳	۶۱
۳۳	-۰/۵۱	۲۱	-۰/۸	۳۹	-۰/۱۶	۶۶	-۰/۵۱	۶۳	-۰/۵۶	۴۳	-۰/۳۷	۳۳	-۰/۳۴	۴۳	-۳/۲۹	۶۲
۷۰	-۰/۳	۲۵	-۰/۴۴	۴۵	-۰/۱۳	۶۰	-۰/۳۷	۴۳	-۰/۰۳	۴۳	-۰/۵۶	۱۲	-۰/۳	۳۱	-۲/۵۵	۶۳
۴۵	-۱/۲	۶۸	-۰/۴۹	۷	-۰/۳۵	۱۹	-۰/۱۹	۷	۱/۰۰۱	۹	-۰/۹۴	۶۸	-۱/۲۳	۴۱	-۳/۶۳	۶۴
۳۱	-۰/۴۴	۱۰	-۰/۱۹	۶۲	-۰/۰۹	۶۲	-۰/۴۳	۵۴	-۰/۳۳	۵۱	-۰/۵۷	۳	-۰/۸	۳۸	-۳/۳۴	۶۵
۵۴	-۱/۵۷	۳۹	-۰/۱۲	۲۲	-۰/۰۴	۷۸	-۱/۰۲*	۵۲	-۰/۳۲	۷۲	-۱/۱۸	۴۱	-۰/۵۵	۵۲	-۴/۴۶	۶

۷۸	-۳/۶۹**	۶۹	-۰/۴۹	۷۶	-۰/۳۳	۷۴	-۰/۶۷	۷۷	-۱/۴۶	۷۸	-۲/۱۰**	۲۸	-۰/۲۶	۷۴	-۶/۴	۷۶
۴۳	-۱/۰۲	۷	-۰/۸۳	۶۵	-۰/۰۴	۷۶	-۰/۷۸	۶۲	-۰/۵۳	۷۳	-۱/۲۵	۲۵	-۰/۱۱	۷۳	-۶/۳۹	۷۷
۴۱	-۱	۱۵	-۰/۵۷	۵۰	-۰/۰۷	۶۹	-۰/۵۳	۵۲	-۰/۳	۴۸	-۰/۵۱	۲۲	-۰/۰۳	۴۶	-۴/۱۳	۷۸

PL, \*\*, \*\*\*, \*\*\*\*: به ترتیب بیانگر عدم معنی داری؛ و معنی داری در سطح ۰.۰۱، ۰.۰۰۱، ۰.۰۰۰۱، ۰.۰۰۰۰۱ ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LL, cm)، عرض برگ (LW, cm)، طول دمبرگ (PL, cm)، قطر ساقه (SD, cm) کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طبق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %) و عملکرد (Yield, gr) و عملکرد (Oil, %) و عملکرد (SSR)

**ادامه جدول تکمیلی ۳. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط نرمال با نشانگرهای SSR**

Mean	Sum	Rank	YIELD	Rank	OIL	Rank	RWC	Rank	DH	Rank	DM	Genotype
-۱/۲۷	-۱۶/۵۳	۷۳	-۸/۱۶	۳۸	-۰/۰۲	۶۷	-۰/۴۳	۷۰	-۰/۳۱	۱۷	۱/۵۸	۱
-۰/۹۱	۱۱/۸	۱۱	۶/۸۵	۳	۲/۳۱*	۲۷	-۰/۰۳	۱۱	۱/۳۸	۳۰	-۰/۵۳	۲
-۱/۴۱	-۱۸/۲۸	۶۵	-۵/۶۳	۱۸	۰/۷۴	۱۴	۰/۳۶	۷۶	-۱/۱۶	۷۳	-۳/۵۲*	۳
-۰/۸۸	۱۱/۴۶	۳۳	۱/۲۶	۴	۲/۲۷**	۵۵	-۰/۲۷	۱	۱/۸۲*	۴	۴/۲۴**	۴
-۰/۵۷	۷/۴	۲۰	۴/۷۷	۲۳	۰/۱۱	۳۴	-۰/۰۵	۱۹	۱/۱۲	۳۷	-۰/۱	۵
-۰/۱۸	۲/۳۲	۳۹	۰/۸۴	۵۸	-۱/۸۸*	۶۰	-۰/۳۱	۴۲	۰/۴۸	۳	۵/۵۱**	۶
۱/۴۴	۱۸/۷۵	۷	۹/۳	۵۰	-۱/۴۸	۱۱	-۰/۵۷	۲۵	-۰/۸۸	۲۸	-۰/۵۷	۷
۲/۲	۲۸/۵۴	۵	۹/۵۷	۱۴	-۰/۸	۵۱	-۰/۲۳	۲	۱/۸۱*	۱	۸/۷۱**	۸
-۰/۶۹	-۸/۹۹	۶۰	-۴/۹۴	۲۸	-۰/۱۵	۳۱	-۰/۰۱	۳۷	۰/۵۷	۵۳	-۱/۰۶	۹
-۱/۶۴	-۲۱/۳۸	۵۸	-۴/۶۸	۶	۲/۰۲**	۴۱	-۰/۱۳	۴۷	۰/۳۲	۶۹	-۳/۳۱*	۱۰
۱/۹۸	۲۵/۷۲	۹	۸/۱۱	۲۲	۰/۲۹	۷۰	-۰/۴۷	۱۷	۱/۱۸	۲	۸/۰۶**	۱۱
-۰/۲۷	۴/۵۳	۴	۱/۱۲	۵۴	-۱/۷۶	۴	-۰/۸۱	۱۳	۱/۳۴	۶۰	-۱/۸۸	۱۲
-۱/۳۹	-۱۸/۱۱	۷۳	-۸/۶۳	۴۰	-۰/۹۱	۵۶	-۰/۲۸	۵۶	۰/۲۲	۳۲	۰/۱۷	۱۳
-۱/۰۶	-۱۳/۷۳	۵۰	-۲/۵۷	۳۶	-۰/۶۵	۵۴	-۰/۲۷	۲۴	۰/۹	۶۸	-۲/۲۳	۱۴
-۰/۷۱	-۹/۲۵	۲۲	۴/۳۸	۹	۰/۹۹	۳	-۰/۸۷	۱۵	۱/۲۹	۷۳	-۵/۳۳**	۱۵
-۰/۸۴	-۱۰/۹۸	۴۳	-۰/۹۷	۷۵	-۳/۷۷**	۱۰	۰/۵۷	۵۰	۰/۲۹	۳۱	-۰/۵	۱۶
-۰/۲۲	-۲/۸۴	۴۲	-۰/۳۳	۲۱	۰/۳۴	۴۰	-۰/۱۱	۱۴	۱/۳۱	۴۱	-۰/۳۶	۱۷
-۰/۸۴	۱۰/۹۳	۲۴	۴۰/۷	۵	۲/۱۸**	۷۱	-۰/۴۷	۴۶	۰/۳۷	۴۲	-۰/۲۷	۱۸
-۰/۴۲	-۵/۴۲	۵۱	-۳/۰۸	۴۵	-۱/۱۷	۶۴	-۰/۳۹	۵۷	۰/۱۶	۱۷	۱/۵	۱۹
۰/۳	۴/۸۷	۳۶	۱/۱۲	۳۲	-۰/۴	۷۵	-۰/۶	۵	۱/۶۷**	۲۵	۰/۶۸	۲۰
-۰/۳۷	-۴/۸۵	۱۸	۵/۴۵	۱۲	۰/۹۱	۲۲	-۰/۰۸	۵۴	۰/۲۷	۷۲	-۳/۴۲*	۲۱
-۰/۴۳	-۵/۶۱	۴۰	۰/۶۷	۳۴	-۰/۰۸	۱۸	۰/۲۴	۶۵	-۰/۰۶	۶۶	-۲/۲۹	۲۲
۱/۳۴	۱۷/۳۹	۶	۹/۵۳	۱	۳/۰۴***	۱۵	۰/۲۵	۱۲	۱/۳۴	۴۹	-۰/۸۹	۲۳
-۰/۵۶	۷/۲۲	۱۵	۶/۲۶	۱۶	۰/۷۷	۷۲	-۰/۰۵	۱۸	۱/۱۳	۱۱	۱/۱	۲۴
۰/۹۳	۱۲/۰۳	۱۰	۷/۶۲	۷	۱/۰۴**	۶۲	-۰/۳۷	۴	۱/۶۷**	۲۶	۰/۶۷**	۲۵
-۰/۱۱	-۱/۴	۲۶	۳/۷۱	۴۱	-۰/۹۴	۶۸	-۰/۴۳	۶	۱/۵۴*	۶۴	-۲/۲۵	۲۶
-۰/۲	-۲/۶۴	۲۳	۴/۲۶	۵۷	-۱/۸۱*	۱۶	۰/۲۴	۵۱	۰/۲۹	۱۱	۲/۰۳	۲۷
-۰/۱۲	-۱/۵	۱۲	۶/۷۸	۱۳	۰/۸۱	۲	۰/۹۲	۲۹	۰/۶۶	۷۴	-۳/۶۳*	۲۸
-۱/۳۸	-۱۷/۹۵	۶۹	-۶/۷۹	۶۰	-۱/۹	۲۴	۰/۰۲	۶۲	-۰/۰۲	۴۳	-۰/۵۲	۲۹
-۱/۰۲	-۱۳/۲۶	۴۹	-۲/۴۹	۱۹	۰/۴۹	۳۰	-۰/۰۱	۳۰	-۰/۰۶	۶۵	-۲/۲۶	۳۰
-۱/۳۴	-۱۷/۳۸	۵۶	-۴/۴۷	۳۹	-۱/۸۷	۳۶	-۰/۰۷	۳۲	۰/۵۹	۵۵	-۱/۲۱	۳۱
۰/۱۲	۱/۵۵	۳۸	۱/۰۴	۱۷	۰/۷۶	۳۸	-۰/۰۹	۲۲	۱/۰۳	۷۰	-۳/۳۳**	۳۲
-۰/۱۴	-۱/۸۱	۲۷	۳/۵۹	۱۱	۰/۹۳	۱	۰/۹۳	۴۱	۰/۴۹	۵۰	-۰/۹۴	۳۳
-۲/۰۵	-۲۶/۷	۷۴	-۱/۰۳۸	۴۸	-۱/۲۲	۲۹	-۰/۰۳	۷۷	-۱/۳۱	۶۷	-۲/۵۱	۳۴
۲/۰۱	۲۶/۱۳	۲	۱۴/۴۵*	۲	۲/۷۴**	۴۸	-۰/۱۷	۳	۱/۸۰**	۲۰	۰/۹۹	۳۵
-۲/۰۷	-۲۶/۸۷	۷۶	-۱/۱۱۹	۲۰	۰/۳۵	۴۲	-۰/۱۳	۷۵	-۰/۹۵	۵۸	-۱/۸۱	۳۶
۰/۴۵	۵/۸	۳۵	۵/۸	۲۵	۰/۰۳	۷۸	-۰/۱۲	۱۷	-۰/۶	۴۸	-۰/۱۵	۳۷
-۱/۲۴	-۱۶/۰۷	۴۷	-۲/۰۸	۶۳	-۲/۱۹*	۱۳	-۰/۴	۳۰	۰/۶۱	۷۶	-۴/۴۶**	۳۸
-۱/۸۶	-۲۴/۱۶	۷۲	-۸/۲۸	۴۷	-۱/۲۸	۱۲	-۰/۴	۲۶	۰/۸۷	۷۵	-۳/۶۶**	۳۹
-۰/۸۸	-۱۱/۴	۴۵	-۱/۲۱	۳۴	-۰/۵۱	۱۷	۰/۲۴	۴۵	۰/۴۲	۴۵	-۰/۴۲	۴۰
-۲/۰۲	-۲۶/۳۱	۷۷	-۱/۱۴۹	۷۰	-۳/۰۴۸**	۵۰	-۰/۲۳	۶۳	-۰/۰۳	۳۴	۰/۱۲	۴۱
-۰/۲۳	-۳/۰۱	۳۷	۱/۱	۳۸	-۱/۸۳	۵۸	-۰/۳۱	۲۶	۰/۵۷	۳۳	۰/۱۴	۴۲
-۰/۳۳	-۴/۳۳	۲۵	۲/۹۱	۵۹	-۱/۸۹	۴۵	-۰/۱۵	۲۷	۰/۷۷	۵۴	-۱/۱۳	۴۳
-۱/۵۴	-۲۰/۰۳	۶۲	-۵/۳۶	۶۹	-۳/۰۴**	۴۷	-۰/۱۵	۷۲	-۰/۴۲	۵۶	-۱/۲۶	۴۴
-۰/۶۵	-۸/۳۹	۶۷	-۶/۴۵	۳۱	-۰/۳۷	۲۵	-۰/۰۶	۴۹	۰/۳۱	۲۲	۰/۸۴	۴۵
۰/۹۳	۱۱/۹۲	۱۳	۶/۷۸	۳۳	-۰/۴	۳۲	.	۲۰	۱/۰۶	۷	۳/۵۳*	۴۶
۱/۷۲	۲۲/۴	۳	۱۳/۶۱	۶۵	-۲/۲۷*	۴۴	-۰/۱۴	۲۳	۱	۵	۴/۱۱**	۴۷
۰/۱۳	۱/۶۴	۱۴	۶/۲۹	۷۸	-۴/۵۲**	۶۵	-۰/۴۱	۹	۱/۴	۳۶	-۰/۰۶	۴۸
-۰/۱۲	۱/۶	۳۲	۲/۷۳	۶۴	-۲/۲۳*	۲۱	-۰/۰۸	۵۸	۰/۰۶	۲۳	۰/۸۱	۴۹
۱/۰۴	۱۳/۵۸	۱	۱۵/۴۷*	۵۶	-۱/۸۳	۸	۰/۶۹	۳۵	۰/۵۸	۷۱	-۳/۳۹	۵۰
۰/۴۱	۵/۲۸	۱۶	۶/۲۴	۱۵	۰/۷۹	۲۸	-۰/۰۳	۱۶	۱/۲۶	۱۸	۱/۴۹	۵۱
۰/۰۱	-۰/۱	۳۴	۱/۱۸	۴۹	-۱/۴۵	۵۲	-۰/۲۵	۶۱	۰/۰۱	۱۹	۱/۷	۵۲
-۰/۶۷	-۸/۷۵	۴۸	-۲/۱۱	۷۴	-۳/۷۴**	۴۳	-۰/۱۴	۴۳	۰/۲۹	۶۴	۰/۵۴	۵۳
-۰/۰۷	-۰/۸۷	۱۷	۶/۰۳	۳۹	-۰/۲	۳۷	-۰/۰۸	۸	۱/۴۶	۴۵	-۰/۷۹	۵۴
-۱/۳۹	-۱۸/۱	۶۴	-۵/۶	۶۶	-۲/۲۸*	۲۰	۰/۱۳	۶۴	-۰/۰۵	۵۹	-۱/۸۳	۵۵
-۰/۰۴	-۰/۵۳	۱۹	۴/۸۶	۶۲	-۲/۰۲	۳۵	-۰/۰۶	۴۳	۰/۴۸	۴۰	-۰/۳	۵۶
-۰/۸۲	-۱/۰۶	۳۰	۳/۳۴	۷۳	-۳/۶۷**	۶۳	-۰/۳۸	۵۳	۰/۲۸	۶۸	-۳/۲۸**	۵۷
۰/۲۶	۳/۲۳	۲۱	۴/۳۹	۳۷	-۱/۶۷	۷۳	-۰/۵۸	۳۳	۰/۵۹	۱۵	۱/۶۷	۵۸
-۱/۱۷	-۱۵/۲۲	۶۱	-۵/۳۵	۴۲	-۰/۹۸	۶۹	-۰/۴۴	۲۸	۰/۶۸	۴۸	-۰/۸۵	۵۹
۰/۳۱	۴/۰۹	۲۸	۳/۵۳	۶۷	-۲/۶۲**	۵۹	-۰/۳۱	۲۱	۱/۰۳	۱۰	۲/۳۴	۶۰
-۰/۹۴	-۱۲/۲۵	۵۴	-۴/۰۹	۴۶	-۱/۲۷	۶۱	-۰/۲۲	۳۹	۰/۵۱	۴۶	-۰/۸۱	۶۱
-۱/۲	-۱۵/۵۶	۵۹	-۴/۹۳	۷۲	-۳/۶۳**	۷۶	-۰/۷۵	۴۸	۰/۳۲	۵۱	-۰/۹۹	۶۲
-۱/۱۳	-۱۴/۶۴	۵۳	-۲/۱۵	۷۱	-۳/۵۵**	۷۷	-۰/۷۷	۶۹	-۰/۳۱	۶۱	-۱/۹۸	۶۳
-۰/۶	۷/۸۴	۸	۸/۹۴	۱۰	۰/۹۶	۵	۰/۷۴	۷	۱/۵۲*	۳۹	-۰/۸۸	۶۴
-۰/۴۸	-۶/۲۹	۵۵	-۴/۱۶	۴۳	-۱/۰۱	۵۳	-۰/۲۷	۶۷	-۰/۱۳	۸	۲/۸۹	۶۵
-۱/۷	-۲۲/۱۵	۷۵	-۱/۰۴	۴۴	-۱/۰۴	۱۹	۰/۱۷	۷۳	-۰/۵۳	۵۷	-۱/۲۳	۶۶
-۱/۸۴	-۲۳/۹۸	۷۸	-۱۲/۱۵	۵۵	-۱/۸۱	۲۳	-۰/۰۸	۷۱	-۰/۴	۴۴	-۰/۲۳	۶۷
۰/۰۲	-۰/۳۱	۴۶	-۲/۰۷	۵۲	-۱/۵۲	۶۷	-۰/۴۳	۶۰	۰/۰۳	۶۳	۳/۷۹**	۶۸
-۰/۳۴	-۴/۴۸	۴۴	-۱/۱	۳۰	-۰/۲۳	۹	۰/۶۷	۵۹	۰/۰۶	۱۲	۱/۷۴	۶۹
-۰/۹۶	-۱۲/۴۵	۴۱	۰/۴۶	۷۷	-۳/۹۳**	۷	۰/۷۱	۴۰	۰/۵	۵۲	-۱/۰۴	۷۰
-۰/۳۴	-۴/۴۴	۳۱	۳/۰۹	۸	۱/۰۳	۳۹	-۰/۱	۱۰	۱/۴	۶۲	-۲	۷۱
-۰/۹۱	-۱۱/۸۲	۶۶	-۵/۸۷	۵۱	-۱/۵۰**	۶	۰/۴	۵۵	۰/۲۲	۱۲	۱/۷۷**	۷۲
-۰/۲۳	-۳/۰۲	۵۲	-۳/۰۹	۶۸	-۲/۹۸**	۲۶	-۰/۰۴	۳۴	۰/۵۸	۹	۲/۶۸	۷۳
-۰/۹۱	-۱۱/۸	۵۷	-۴/۶۶	۳۵	-۰/۵۱	۳۳	-۰/۰۱	۳۸	۰/۵۴	۲۴	۰/۷۴	۷۴
-۰/۴۴	۵/۷۱	۲۹	۲/۴۱	۲۶	-۰/۰۱	۴۶	-۰/۱۵	۴۴	۰/۴۳	۲۱	۰/۹	۷۵

-۲/۵	-۳۲/۴۴	۷۰	-۸/۰۳	۶۱	-۱/۹۴*	۴۹	-۰/۲۱	۷۸	-۱/۵۷*	۷۷	-۵/۲۹***	۷۶
-۱/۵۲	-۱۹/۷۳	۶۳	-۵/۴۹	۷۶	-۳/۹۰***	۵۷	-۰/۲۸	۷۴	-۰/۷	۳۵	-۰/۰۵	۷۷
-۱/۰۹	-۱۴/۱۸	۶۸	-۶/۵۷	۵۳	-۱/۶۰*	۷۴	-۰/۵۹	۶۸	-۰/۱۹	۲۷	۰/۶۴	۷۸

PL, ns, \*\*, \*\*\*, \*\*\*\* به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری؛ و معنی‌داری در سطح ۰.۱، ۰.۰۱ و ۰.۰۰۱٪ ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LL, cm)، عرض برگ (LW, cm)، طول برگ (PL, cm)، قطر ساقه (SD, cm)، کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طوق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %)، محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr) (cm)

### جدول تکمیلی ۴. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط تنش خشکی با نشانگرهای SSR

Rank	DF	Rank	CH	Rank	SD	Rank	PL	Rank	LW	Rank	LL	Rank	LN	Rank	PH	Genotype
۵۸	-۰/۶۴	۴۲	-۰/۰۲	۱۸	-۰/۰۱	۱۱	-۰/۰۵	۸	-۰/۴۶	۲	۰/۹۲	۱۰	-۰/۲۶	۶۷	-۲/۹۵	۱
۴۸	-۰/۵۲	۱	-۰/۸۱	۳۲	-۰/۰۳	۱۸	-۰/۰۲	۳۴	-۰/۰۸	۲۳	۰/۲۵	۶	-۰/۵۷	۲۴	-۰/۳۶	۲
۶۲	-۰/۷۷	۶۳	-۰/۳۵	۷۷	-۰/۱۱	۷۵	-۰/۴۸	۶۰	-۰/۳۱	۶۲	-۰/۲۸	۵۱	-۰/۹	۵۲	-۱/۸۶	۳
۱۲	-۰/۶۹	۳۴	-۰/۱۹	۱۰	۰/۰۲	۴۹	-۰/۲۳	۱۶	-۰/۲۹	۱۹	۰/۳۴	۱۷	-۰/۰۹	۳۱	-۰/۸۷	۴
۴۰	-۰/۲۷	۲۸	-۰/۰۹	۲۳	-۰/۰۱	۲۲	-۰/۰۴	۱۷	-۰/۲۹	۲۴	-۰/۲۰	۳۲	-۰/۴۴	۱۳	-۰/۰۵	۵
۳۹	-۰/۰۶	۵۹	-۰/۲۷	۲۲	-۰/۰۱	۸	-۰/۰۷	۶	-۰/۴۹	۱۱	۰/۵	۱۸	-۰/۰۳	۴۶	-۱/۴۱	۶
۵۱	-۰/۵۹	۵	-۰/۷۵	۱۱	.	۵۰	-۰/۲۲	۶۵	-۰/۳۶	۶۶	-۰/۳۶	۱۵	-۰/۱۲	۱۴	-۰/۴۵	۷
۳	۱/۶۸	۴۸	-۰/۰۷	۲	۰/۰۵	۱	-۰/۳۸	۲	-۰/۶۸	۲	۰/۸۹	۴	-۰/۶۴	۱۷	-۰/۰۴	۸
۴۵	-۰/۴۴	۷۶	-۰/۷	۴۱	-۰/۰۴	۲۵	-۰/۰۴	۵۰	-۰/۱	۳۶	۰/۰۳	۴۷	-۰/۸۴	۳۷	-۱/۲۶	۹
۷۷	-۱/۸	۲۲	-۰/۳۵	۶۵	-۰/۰۷	۲۶	-۰/۰۴	۴۷	-۰/۰۸	۴۲	-۰/۰۵	۴۸	-۰/۸۷	۷۸	-۴/۸۳	۱۰
۸	-۰/۹۸	۵۸	-۰/۱۸	۶	۰/۰۴	۳	-۰/۲۴	۳	-۰/۵۲	۳	۰/۷۱	۳	-۰/۸۹	۴	۱/۹۶	۱۱
۴۲	-۰/۳۷	۶۲	-۰/۳۴	۲۰	-۰/۰۱	۳۴	-۰/۰۸	۲۰	-۰/۲۳	۳۰	۰/۰۸	۷۶	-۲/۰۸*	۶۷	-۳	۱۲
۳۹	-۰/۲۶	۴	-۰/۷۵	۶۸	-۰/۰۸	۵۱	-۰/۲۲	۶۱	-۰/۳۱	۶۰	-۰/۲۵	۳۰	-۰/۳۶	۵۵	-۱/۹۲	۱۳
۶۳	-۰/۸۱	۶۷	-۰/۴۲	۱۸	-۰/۰۱	۴۸	-۰/۱۹	۴	-۰/۵۱	۱۲	۰/۵	۴۵	-۰/۷۲	۶۹	-۳/۱۲	۱۴
۷۵	-۱/۴۳	۵۸	-۰/۲۶	۱۹	-۰/۰۱	۵۵	-۰/۲۳	۳۳	-۰/۰۶	۳۳	۰/۰۶	۷۵	-۱/۹۷*	۷۴	-۳/۴۸	۱۵
۲۳	-۰/۱۳	۵۵	-۰/۱۸	۶۶	-۰/۰۷	۲۸	-۰/۰۶	۵۳	-۰/۱۲	۵۷	-۰/۲۲	۶۳	-۱/۴۶	۶۲	-۲/۴۲	۱۶
۱۸	-۰/۳۴	۲۵	-۰/۲۹	۴۹	-۰/۰۵	۵۹	-۰/۲۶	۵۷	-۰/۲۶	۶۹	-۰/۴۹	۶۸	-۱/۷۲	۵۹	-۲/۲	۱۷
۴۴	-۰/۴۱	۳۲	-۰/۱۹	۴۲	-۰/۰۴	۶۶	-۰/۳۲	۵۵	-۰/۲۱	۴۴	-۰/۰۷	۲۲	-۰/۱۷	۲	۳/۰۱	۱۸
۱۵	-۰/۵۲	۱۶	-۰/۵۱	۱۵	.	۱۹	-۰/۰۳	۱۸	-۰/۲۴	۱۷	۰/۳۵	۱۹	-۰/۰۸	۲۰	-۰/۱۷	۱۹
۲۸	-۰/۰۶	۳۰	-۰/۲	۱	۰/۰۶	۱۵	.	۱	-۰/۷۲	۱۳	۰/۴۶	۲۰	-۰/۰۱	۹	-۰/۹	۲۰
۷۲	-۱/۱۹	۵۷	-۰/۲۲	۳۸	-۰/۰۴	۶۴	-۰/۳۲	۳۱	-۰/۱	۲۶	۰/۸۱	۲۹	-۰/۴۵	۱۹	-۰/۱	۲۱
۶۱	-۰/۷۵	۲۷	-۰/۲۲	۳۳	-۰/۰۳	۷۳	-۰/۴۴	۶۲	-۰/۳۲	۶۳	-۰/۲۲	۳۹	-۰/۵۸	۴۲	-۱/۳۴	۲۲
۵۰	-۰/۵۹	۲۰	-۰/۲۸	۱۶	-۰/۰۱	۶۲	-۰/۳۱	۴۵	-۰/۰۶	۴۷	-۰/۱۵	۳۳	-۰/۱۸	۲۱	-۰/۱۷	۲۳
۴	۱/۳۷	۳۴	-۰/۳	۶۱	-۰/۰۶	۵۷	-۰/۲۴	۲۵	-۰/۰۷	۲۸	۰/۱۳	۴۲	-۰/۶۵	۱۸	-۰/۰۷	۲۴
۲۳	-۰/۲۶	۲۹	-۰/۲۱	۳۶	-۰/۰۳	۵۳	-۰/۲۳	۲۸	-۰/۱۴	۱۶	۰/۳۷	۱۳	-۰/۱۴	۳۵	-۱/۱۱	۲۵
۵۵	-۰/۶۳	۲	-۰/۸	۳۹	-۰/۰۴	۶۰	-۰/۳۷	۵۱	-۰/۱	۵۴	-۰/۲۱	۳۵	-۰/۵۲	۴۱	-۱/۳۱	۲۶
۵۹	-۰/۷	۶۹	-۰/۴۷	۵۶	-۰/۰۶	۱۳	-۰/۰۱	۴۱	-۰/۰۳	۴۱	-۰/۰۴	۴۳	-۰/۶۶	۵۱	-۱/۸۱	۲۷
۶۵	-۰/۸۵	۷۰	-۰/۴۹	۲۱	-۰/۰۱	۶۸	-۰/۳۴	۶۹	-۰/۵۳	۵۵	-۰/۲۲	۵۰	-۰/۸۹	۴۳	-۱/۳۷	۲۸
۶۶	-۱	۷۲	-۰/۵۷	۶۴	-۰/۰۷	۵۴	-۰/۲۳	۴۹	-۰/۰۸	۵۳	-۰/۲۱	۷۴	-۱/۹۷	۷۵	-۳/۶۱	۲۹
۵۸	-۰/۶۵	۲۸	-۰/۲۱	۳۴	-۰/۰۳	۶۹	-۰/۳۴	۷۴	-۰/۶۳	۷۴	-۰/۵۸	۵۲	-۱	۶۴	-۲/۴۹	۳۰
۶۹	-۱/۰۹	۶	-۰/۷۳	۵۸	-۰/۰۶	۵۸	-۰/۲۶	۶۴	-۰/۳۶	۷۲	-۰/۵۴	۳۷	-۰/۵۶	۳۶	-۱/۲۳	۳۱
۳۴	-۰/۱۹	۳۹	-۰/۰۹	۳	۰/۰۵	۳۶	-۰/۰۹	۳۲	-۰/۰۹	۳۷	۰/۰۳	۲۱	-۱/۸۲	۸	۰/۹۱	۳۲
۵۶	-۰/۶۴	۵۰	-۰/۱۲	۲۵	-۰/۰۲	۴۷	-۰/۲۲	۷۷	-۰/۰۸	۷۵	-۰/۱۶	۴۸	-۰/۵۷	۴۴	-۱/۴	۳۳
۶۰	-۰/۷	۶۴	-۰/۳۸	۷۵	-۰/۰۱	۷۰	-۰/۳۶	۷۸	-۰/۸۲	۷۸	-۰/۰۸	۵۹	-۱/۳۲	۷۳	-۳/۳۴	۳۴
۳۲	-۰/۲۹	۳۶	-۰/۱۱	۲۴	-۰/۰۱	۲۹	-۰/۰۶	۹	-۰/۴۳	۱۴	۰/۴	۶۱	-۱/۳۵	۱	۲/۰۶	۳۵
۶۴	-۰/۸۱	۱۰	-۰/۶۵	۳۳	-۰/۰۹	۲۴	-۰/۰۴	۷۶	-۰/۷۳	۷۱	-۰/۵۳	۲۶	-۰/۲۲	۵۷	-۲/۰۴	۳۶
۵	۱/۲۶	۴۷	-۰/۰۷	۸	۰/۰۳	۳۲	-۰/۱۵	۱۱	-۰/۴	۸	۰/۵۳	۶۰	-۱/۳۴	۶	۱/۵۳	۳۷
۷۸	-۲/۰۳*	۳۵	-۰/۱۷	۵۱	-۰/۰۵	۷۶	-۰/۱۵	۶۳	-۰/۳۶	۶۱	-۰/۲۸	۴۱	-۰/۶۴	۵۳	-۱/۸۷	۳۸
۷۶	-۱/۷۹	۵۲	-۰/۱۴	۳۷	-۰/۰۴	۷۷	-۰/۵۴*	۳۶	-۰/۵۴*	۴۰	.	۲۵	-۰/۲۱	۶۸	-۳/۰۸	۳۹
۶۸	-۱/۰۵	۴۶	-۰/۰۷	۷۶	-۰/۰۱	۷۱	-۰/۳۶	۷۵	-۰/۶۹	۷۷	-۰/۶۶	۶۴	-۱/۵۱	۴۷	-۱/۴۶	۴۰
۲۷	-۰/۸	۷	-۰/۶۹	۷۱	-۰/۰۸	۶۳	-۰/۳۲	۵۸	-۰/۲۷	۶۴	-۰/۲۵	۴۰	-۰/۶۱	۶۰	-۲/۲۷	۴۱
۳۴	-۰/۱۴	۴۹	-۰/۱	۳۰	-۰/۰۳	۴	-۰/۰۳	۱۳	-۰/۳۹	۷	۰/۵۸	۲	۱/۰۴	۲۸	-۰/۵۴	۴۲
۳۷	-۰/۱۶	۵۶	-۰/۲۱	۴	۰/۰۴	۹	۰/۰۶	۱۵	-۰/۳۴	۵	۰/۵۹	۳۶	-۰/۵۳	۴۰	-۱/۳۱	۴۳
۵۲	-۰/۶۱	۳۱	-۰/۲	۵۲	-۰/۰۵	۲۷	-۰/۰۵	۳۰	-۰/۱	۳۴	۰/۰۶	۸	-۰/۳۸	۳۳	-۰/۹۹	۴۴
۱۴	-۰/۵۶	۳	-۰/۷۷	۵۷	-۰/۰۶	۴۵	-۰/۱۶	۶۷	-۰/۳۹	۶۷	-۰/۱۴	۵۳	-۱/۰۲	۵۸	-۲/۰۵	۴۵
۲	۱/۸۸	۳۳	-۰/۱۹	۵۰	-۰/۰۵	۱۶	-۰/۰۱	۶۸	-۰/۳۹	۵۲	-۰/۱۹	۳۳	-۰/۴۵	۱۲	۰/۵۱	۴۶
۶	۱/۱۳	۴۳	-۰/۰۳	۴۷	-۰/۰۵	۵	-۰/۱۸	۳۸	-۰/۰۳	۳۱	۰/۰۷	۲۷	-۰/۲۴	۳	۲/۷	۴۷
۱۶	-۰/۴۶	۱۸	-۰/۵	۷۲	-۰/۰۸	۳۵	-۰/۰۸	۳۹	-۰/۰۲	۵۱	-۰/۱۸	۵۶	-۱/۱	۱۱	-۰/۵۵	۴۸
۱۷	-۰/۳۸	۶۵	-۰/۴۱	۴۸	-۰/۰۵	۴۰	-۰/۱۳	۲۱	-۰/۲۳	۲۱	-۰/۲	۲۸	-۰/۳	۵	۱/۸۳	۴۹
۴۳	-۰/۳۸	۷۳	-۰/۵۹	۱۴	.	۶۱	-۰/۲۸	۲۷	-۰/۱۵	۴۶	-۰/۱۴	۶۶	-۱/۵۵	۳۰	-۰/۷۹	۵۰
۱۳	-۰/۶	۶۸	-۰/۴۴	۳۱	-۰/۰۳	۳۲	-۰/۰۷	۱۰	-۰/۴۳	۶	۰/۵۸	۴۶	-۰/۸	۳۸	-۱/۲۹	۵۱
۱	۲/۲۴*	۵۴	-۰/۱۸	۲۷	-۰/۰۲	۶۷	-۰/۳۳	۵۶	-۰/۲۶	۳۸	۰/۰۲	۷۲	-۱/۸۹	۲۳	-۰/۳۶	۵۲
۲۵	-۰/۱۹	۶۰	-۰/۲۹	۷۰	-۰/۰۸	۲۳	-۰/۰۴	۴۰	.	۴۹	-۰/۱۵	۵۷	-۱/۱۸	۲۶	-۰/۴۶	۵۳
۷	۱/۰۶	۴۵	-۰/۰۶	۱۳	.	۳۳	-۰/۰۷	۲۵	-۰/۱۸	۲۵	۰/۲۱	۷۸	-۲/۰۳۴	۴۹	-۱/۶۴	۵۴
۶۷	-۱/۰۲	۱۲	-۰/۵۹	۶۷	-۰/۰۷	۲۷	-۰/۰۱	۵۹	-۰/۳۹	۵۹	-۰/۲۵	۳۱	-۰/۳۹	۵۴	-۱/۹	۵۵
۳۱	-۰/۰۱	۷۸	-۰/۷۹	۴۰	-۰/۰۴	۱۷	-۰/۰۲	۱۴	-۰/۳۷	۴	۰/۶۷	۱۶	۰/۱	۲۲	-۰/۱۹	۵۶
۳۵	-۰/۱۴	۸	-۰/۶۵	۴۶	-۰/۰۵	۷	-۰/۱	۲۶	-۰/۱۶	۲۷	۰/۱۶	۷۰	-۱/۸	۴۸	-۱/۶	۵۷
۳۰	-۰/۰۳	۱۹	-۰/۴۶	۴۵	-۰/۰۵	۲۱	-۰/۰۴	۴۳	-۰/۰۶	۴۳	-۰/۰۶	۵۵	-۱/۰۵	۱۶	-۰/۲۴	۵۸
۱۹	-۰/۳۴	۴۴	-۰/۰۵	۱۲	.	۱۲	-۰/۰۲	۱۹	-۰/۲۴	۹	۰/۵۱	۲۴	-۰/۱۸	۴۵	-۱/۴	۵۹
۱۱	-۰/۱۶	۱۷	-۰/۵۱	۷	۰/۰۳	۲	-۰/۲۸	۸	-۰/۴۵	۱۰	۰/۵	۵۸	-۱/۳۹	۳۲	-۰/۹۱	۶۰
۷۰	-۱/۱۱	۱۵	-۰/۵۱	۶۲	-۰/۰۷	۳۱	-۰/۰۶	۵۴	-۰/۱۹	۵۶	-۰/۲۲	۲۱	-۰/۱۳	۲۷	-۰/۵۲	۶۱
۳۶	-۰/۱۶	۳۷	-۰/۱	۵	۰/۰۴	۳۳	-۰/۱۵	۲۳	-۰/۲۲	۲۹	۰/۱۲	۶۹	-۱/۷۲	۳۹	-۱/۳	۶۲
۴۹	-۰/۵۲	۱۳	-۰/۵۴	۹	۰/۰۲	۶	-۰/۱۱	۵	-۰/۴۹	۲۰	۰/۳۳	۱۲	-۰/۱۷	۱۰	-۰/۸۴	۶۳
۲۰	-۰/۳۳	۷۱	-۰/۵۲	۲۸	-۰/۰۲	۵۲	-۰/۲۲	۲۹	-۰/۱۳	۲۲	۰/					

۳۸ -۰/۱۹ ۶۱ -۰/۳ ۵۹ -۰/۰۶ ۴۱ -۰/۱۴ ۲۴ -۰/۲۲ ۳۵ -۰/۰۴ ۱۴ -۰/۱۲ ۲۵ -۰/۴۳ ۷۷  
 ۲۱ -۰/۳۲ ۶۶ -۰/۴۱ ۵۳ -۰/۰۶ ۲۰ -۰/۰۳ ۱۲ -۰/۰۴ ۱۸ -۰/۳۵ ۱۰ -۰/۲ ۷ -۱/۲۷ ۷۸

PL<sub>n</sub> \*\*\*: به ترتیب بیانگر عدم معنی‌داری؛ و معنی‌داری در سطح ۵، ۱، ۰/۰۱ و ۰/۰۰۱٪ ارتفاع بوته (PH, cm)، تعداد برگ (LN)، طول برگ (LW, cm)، طول دم‌برگ (PL<sub>n</sub>)، قطر ساقه (SD, cm)، کلروفیل (Ch)، روز تا گلدهی (DF, day)، روز تا رسیدگی (DM, day)، قطر طبق (HD, cm)، محتوای نسبی آب (RWC, %)، محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr) (cm)

**ادامه جدول تکمیلی ۴. برآورد ارزش اصلاحی صفات مورفولوژیک آفتابگردان دانه روغنی تحت شرایط تنش خشکی با نشانگرهای SSR**

Mean	SUM	Rank	Yield	Rank	Oil	Rank	RWC	Rank	DH	Rank	DM	Genotype
۰.۱	۱.۳	۵۳	-۰.۱	۲۴	-۰.۲۸	۱۰	۳.۱۴***	۲۴	-۰.۱۷	۳۶	-۰.۲۶	۱
۰.۳۱	۴.۰۴	۱۲	۰.۷	۵	۲.۰۲	۳۵	۱.۴۰***	۷	-۰.۴۷	۵۶	-۱.۳۳	۲
-۰.۴۶	-۶.۰۲	۳۸	-۰.۲۱	۱۱	۱.۳	۵۱	-۰.۶۳***	۶۲	-۰.۲۲	۶۰	-۱.۶۳	۳
۰.۴۹	۶.۳۲	۴۰	۰.۱	۲	۲.۹۶***	۷۵	-۰.۹۳***	۶۰	-۰.۱۹	۴	۱.۹۹	۴
۰.۲۱	۲.۷۹	۱۳	۰.۶۸	۳۶	۰.۱۱	۳۴	۱.۴۶***	۱	-۰.۶۴	۴۰	-۰.۴۵	۵
۰.۱۷	۲.۲۱	۳۹	۰.۱	۴۱	-۰.۹۸	۲۴	۱.۸۹***	۳۸	۰	۵	۱.۸۱	۶
-۰.۱۵	-۱.۹۸	۴	۱.۰۲	۶۱	-۲.۰۱	۲۳	۲.۰۷***	۱۶	-۰.۲۹	۷۷	-۳.۱۴*	۷
۰.۹۹	۱۲.۹۳	۳۷	۰.۱۲	۱۸	۱.۳۶	۱۳	۲.۷۹***	۱۵	-۰.۳	۱	۴.۱۳***	۸
-۰.۲۸	-۳.۶	۳۲	-۰.۱۸	۳۱	-۰.۲۸	۶۹	-۰.۰۴***	۱۲	-۰.۳۶	۳۹	-۰.۴۳	۹
-۰.۳۸	-۴.۸۹	۶۴	-۰.۳۶	۴	۲.۰۸	۵	۳.۳۹***	۷۱	-۰.۳۵	۷۱	-۲.۲۶	۱۰
۰.۹۶	۱۲.۴۲	۳۶	۰.۱۴	۲۱	۰.۳۹	۶	۳.۳۱***	۳	-۰.۵۲	۲	۲.۹۲*	۱۱
-۰.۱۹	-۲.۴۲	۶	-۰.۹۶	۳۸	-۰.۸۵	۱۰	۳.۰۸***	۹	-۰.۴۵	۴۲	-۰.۵۱	۱۲
-۰.۳۹	-۳.۷۳	۷۲	-۰.۶۲	۴۳	-۱.۰۴	۳۰	۱.۷۳***	۷۵	-۰.۴۷	۴۵	-۰.۶۷	۱۳
-۰.۲۹	-۳.۷۱	۲۹	-۰.۱۹	۳۰	-۰.۲۱	۴۲	۱.۱۷***	۲۲	-۰.۱۸	۴۸	-۰.۷۹	۱۴
-۰.۱۹	-۲.۴۸	۲	۱.۲۲	۶	۱.۶۷	۳	۳.۴۲***	۶	-۰.۴۸	۶۷	-۲.۰۳	۱۵
-۰.۳۸	-۳.۶۵	۵۸	-۰.۲۳	۷۳	-۳.۴۴***	۱	۴.۵۹***	۳۹	-۰.۰۲	۲۴	۰.۱۲	۱۶
-۰.۲۲	-۲.۸۱	۵۱	-۰.۱	۲۷	۰.۰۸	۲۵	۱.۸۷***	۷۲	-۰.۰۴	۲۶	۰.۰۷	۱۷
۰.۱	۱.۲۶	۴۲	-۰.۰۳	۱۳	۱.۲۳	۷۷	-۰.۹۹***	۴۴	-۰.۰۶	۵۳	-۱.۰۲	۱۸
۰.۰۹	۱.۲۲	۵۳	-۰.۱۶	۵۲	-۱.۴	۳۳	۱.۱۴***	۶۵	-۰.۲۴	۱۸	۰.۵۳	۱۹
۰.۳۶	۴.۷۱	۲۶	۰.۲۶	۱۲	۰.۳۱	۳۱	۱.۶۲***	۳۰	-۰.۰۹	۲۳	۰.۱۴	۲۰
-۰.۱۷	-۲.۱۶	۱۴	-۰.۵۹	۱۷	۰.۸۳	۳۹	-۰.۹۴***	۲۶	۰.۱	۷۴	-۲.۵۸	۲۱
-۰.۲	-۲.۵۶	۹	۰.۹	۱۶	۰.۸۳	۴۶	-۰.۹۹***	۱۳	-۰.۳۳	۶۹	-۲.۰۵	۲۲
۰.۲	۲.۶	۱	۱.۲۲	۱	۳.۳۱***	۲۸	۱.۲۸***	۱۹	-۰.۲۳	۷۳	-۲.۲۶	۲۳
۰.۲۹	۳.۷۵	۳۳	-۰.۱۶	۱۸	۰.۶۹	۳۷	-۰.۹۸***	۴۶	-۰.۰۸	۸	۱.۱۶	۲۴
۰.۰۹	۱.۱۱	۱۱	۰.۷۴	۲۰	۰.۵۱	۵۹	-۰.۶۲***	۱۴	-۰.۳۳	۴۹	-۰.۸۳	۲۵
-۰.۳۱	-۴.۰۶	۲۵	-۰.۳۱	۵۹	-۱.۸۹*	۲۹	۱.۷۴***	۴۳	-۰.۰۶	۶۵	-۱.۸۸	۲۶
-۰.۳۱	-۲.۶۷	۲۱	-۰.۴۶	۵۵	-۱.۶	۳۴	۱.۱۲***	۸	-۰.۴۶	۱۶	۰.۶۵	۲۷
-۰.۲۷	-۴.۸۱	۴۱	-۰.۰۹	۱۹	۰.۶۸	۶۵	-۰.۲۱***	۳۹	-۰.۱۲	۵۲	-۰.۹۷	۲۸
-۰.۷	-۹.۱۵	۳۱	-۰.۱۸	۵۸	-۱.۷۴	۲۳	۱.۵۱***	۲۹	-۰.۰۹	۵۸	-۱.۴۴	۲۹
-۰.۴	-۵.۱۶	۱۹	-۰.۴۸	۱۵	۰.۸۹	۷۴	-۰.۲۹***	۴۲	-۰.۰۳	۴۶	-۰.۷۱	۳۰
-۰.۳۳	-۴.۱۶	۶۲	-۰.۳۲	۴۷	-۱.۲۱	۲۰	۲.۳۰***	۶۹	-۰.۳۳	۵۴	-۱.۲۴	۳۱
۰.۰۳	۰.۴	۵۷	-۰.۲۳	۷	۱.۵۲	۷۱	-۰.۰۹***	۶۷	-۰.۲۸	۲۸	۰.۰۲	۳۲
-۰.۳۴	-۳.۱۴	۱۶	-۰.۵۴	۱۰	۱.۳	۵۷	-۰.۷۹***	۵۲	-۰.۱۳	۵۵	-۱.۳	۳۳
-۰.۸	-۱۰.۴۳	۷۶	-۰.۸۷	۵۶	-۱.۷۱	۴۸	-۰.۹۷***	۷۷	-۰.۶۴	۳۸	-۰.۲۶	۳۴
۰.۶۴	۸.۲۸	۵	-۰.۹۷	۳	۲.۵۸***	۵۰	-۰.۹۳***	۴	-۰.۵۱	۱۹	۰.۴۱	۳۵
-۰.۲۴	-۳.۰۹	۷۷	-۱.۰۲	۳۹	-۰.۱۷	۱۴	۲.۷۰***	۷۴	-۰.۴۳	۳۷	-۰.۳۶	۳۶
۰.۲۵	۳.۳	۴۹	-۰.۰۸	۲۳	۰.۲۸	۷۳	-۰.۱۵***	۳۳	-۰.۰۴	۱۲	۱.۰۲	۳۷
-۰.۸۳	-۱۰.۸۱	۵۰	-۰.۰۹	۶۲	-۲.۰۳*	۵۵	-۰.۸۵***	۵۴	-۰.۱۴	۷۸	-۳.۸۴***	۳۸
-۰.۵۸	-۷.۵	۳۰	-۰.۱۸	۳۹	-۰.۹	۲۲	۲.۰۰***	۴۷	-۰.۰۹	۷۶	-۳.۰۶***	۳۹
-۰.۴۹	-۶.۳۶	۱۸	-۰.۵۳	۳۵	-۰.۷۱	۳۷	۱.۳۸***	۲۸	۰.۱	۶۴	-۱.۷۶	۴۰
-۰.۳۹	-۵.۱۲	۷۳	-۰.۷۸	۶۶	-۲.۵۷***	۲۸	۱.۷۷***	۷۶	-۰.۵۶	۲۲	۰.۱۵	۴۱
۰.۱۴	۱.۷۶	۶۹	-۰.۵۲	۴۲	-۰.۹۹	۲۷	۱.۷۸***	۲۰	-۰.۱۳	۳۳	-۰.۱۳	۴۲
-۰.۲۱	-۲.۶۹	۸	-۰.۹۳	۵۱	-۱.۳۸	۷۸	-۰.۳۳***	۱۱	-۰.۳۷	۴۱	-۰.۵	۴۳
-۰.۳۲	-۴.۱۷	۷۱	-۰.۵۸	۶۸	-۲.۷۶***	۲۶	۱.۸۶***	۷۰	-۰.۳۴	۵۷	-۱.۳۹	۴۴
-۰.۰۸	-۱.۰۹	۶۰	-۰.۲۶	۴۶	-۱.۱۹	۴	۳.۴۱***	۶۳	-۰.۳۳	۳۶	-۰.۳۴	۴۵
۰.۲۲	۲.۸۹	۵۵	-۰.۱۹	۳۳	-۰.۵	۴۱	۱.۱۸***	۶۱	-۰.۱۹	۹	۱.۱۲	۴۶
۰.۲۷	۳.۴۷	۳۸	-۰.۱۱	۶۵	-۲.۴۰*	۶۳	-۰.۳۶***	۵	۰.۵	۱۰	۱.۱	۴۷
-۰.۲۷	-۴.۸۴	۳۴	-۰.۱۵	۷۸	-۴.۷۶***	۵۸	-۰.۷۶***	۵۷	-۰.۱۷	۵۰	-۰.۸۹	۴۸
۰.۰۳	۰.۳۷	۴۷	-۰.۰۴	۶۴	-۲.۲۷*	۶۲	-۰.۴۹***	۳۲	-۰.۰۵	۲۱	-۰.۲	۴۹
-۰.۴۵	-۵.۸۹	۷	-۰.۹۳	۵۰	-۱.۳	۶۶	-۰.۲۱***	۲۱	-۰.۱۹	۷۲	-۲.۳۴	۵۰
۰.۱۳	۱.۶۶	۴۴	-۰.۲	۱۴	۰.۹۱	۵۶	-۰.۷۹***	۵۱	-۰.۱۳	۱۱	۱.۰۹	۵۱
-۰.۰۵	-۰.۶۱	۶۱	-۰.۳	۵۴	-۱.۵۹	۷۰	-۰.۰۸***	۶۶	-۰.۲۶	۳	۲.۳۳	۵۲
-۰.۴۵	-۵.۹	۱۷	-۰.۵۴	۷۴	-۳.۲۸***	۷۶	-۰.۷۹***	۳۱	-۰.۰۸	۲۴	-۰.۲۳	۵۳
-۰.۰۴	-۰.۵۷	۲۰	-۰.۴۸	۲۵	۰.۲۷	۶۴	-۰.۳۶***	۴۵	-۰.۰۸	۶	۱.۳۶	۵۴
-۰.۵۶	-۷.۲۸	۵۶	-۰.۲۱	۶۹	-۳.۱۲***	۱۵	۲.۶۳***	۵۵	-۰.۱۶	۷۵	-۳.۰۰*	۵۵
۰	۰.۱	۳۵	-۰.۱۴	۶۳	-۲.۲۲	۳۲	۱.۵۱***	۲	-۰.۵۶	۳۱	-۰.۰۸	۵۶
-۰.۵۷	-۷.۴	۲۳	-۰.۳۷	۷۷	-۴.۳۴***	۴۵	۱.۰۵***	۳۶	-۰.۰۲	۶۶	-۱.۹۸	۵۷
-۰.۰۱	-۰.۱۴	۴۶	-۰.۰۱	۴۴	-۱.۰۸	۲۱	۲.۲۴***	۵۸	-۰.۱۷	۴۴	-۰.۶	۵۸
۰	۰.۵	۶۸	-۰.۴۹	۴۰	-۰.۹۴	۳۶	۱.۴۰***	۴۰	-۰.۰۲	۱۷	۰.۶۴	۵۹
۰.۱۲	۱.۵۶	۴۵	-۰.۰۲	۶۷	-۲.۶۹***	۸	۳.۲۳***	۵۰	-۰.۱۲	۱۴	-۰.۸۱	۶۰
-۰.۴۷	-۶.۰۶	۴۸	-۰.۰۶	۶۰	-۱.۹۲*	۷۲	-۰.۱۲***	۵۳	-۰.۱۳	۶۸	-۲.۰۴	۶۱
-۰.۳۳	-۴.۳۲	۵۴	-۰.۱۷	۷۲	-۳.۴۰***	۱۸	۲.۴۲***	۵۹	-۰.۱۷	۳۳	-۰.۱۴	۶۲
-۰.۲۱	-۲.۷۴	۶۶	-۰.۴۲	۷۱	-۳.۲۱***	۶۱	-۰.۶۰***	۶۴	-۰.۲۴	۵۹	-۱.۶۶	۶۳
-۰.۰۸	-۱.۰۷	۳	-۱.۱۳	۱۲	۱.۲۵	۴۰	۱.۱۹***	۱۰	-۰.۴۱	۲۷	۰.۰۷	۶۴
۰.۰۴	-۰.۵۳	۵۹	-۰.۲۴	۴۸	-۱.۲۵	۱۷	۲.۵۱***	۳۷	-۰.۰۱	۲۹	-۰.۰۴	۶۵
-۰.۴۸	-۶.۳۷	۶۳	-۰.۲۶	۳۶	-۰.۷۲	۵۴	-۰.۸۶***	۷۳	-۰.۴۲	۵۱	-۰.۹۳	۶۶
-۰.۵۲	-۶.۷۶	۶۷	-۰.۴۸	۵۷	-۱.۷۴	۱۱	۲.۹۴***	۳۵	-۰.۱۲	۶۳	-۱.۷۱	۶۷
-۰.۰۳	-۰.۳۳	۷۰	-۰.۵۶	۴۵	-۱.۱	۳۹	۱.۲۸***	۴۸	-۰.۰۱	۲۰	۰.۴۱	۶۸
-۰.۱۵	-۱.۹۲	۲۴	-۰.۳۴	۲۸	-۰.۱۷	۲	۳.۹۹***	۴۱	-۰.۰۳	۶۲	۰.۶۹	۶۹
-۰.۶۲	-۸.۰۹	۲۲	-۰.۳۸	۷۶	-۴.۰۸***	۱۲	۲.۸۹***	۱۷	-۰.۲۴	۶۵	-۱.۶۹	۷۰
-۰.۲۷	-۳.۵۴	۱۵	-۰.۵۷	۹	۱.۳۶	۵۳	-۰.۸۹***	۳۵	-۰.۰۲	۷۰	-۲.۱۱	۷۱
-۰.۱۶	-۲.۰۶	۱۰	-۰.۸۳	۳۴	-۰.۵۸	۷	۳.۲۹***	۲۴	-۰.۱۴	۳۰	-۰.۰۶	۷۲
-۰.۱۸	-۲.۳۱	۳۷	-۰.۲۳	۷۰	-۳.۱۷***	۱۹	۲.۳۵***	۱۸	-۰.۲۴	۷	۱.۲۴	۷۳
-۰.۱۸	-۲.۳۶	۴۲	-۰.۰۲	۳۲	-۰.۴۹	۱۶	۲.۵۲***	۲۷	-۰.۰۱	۴۷	-۰.۷۲	۷۴
-۰.۰۳	-۰.۳۶	۶۵	-۰.۳۷	۳۷	-۰.۷۸	۵۲	-۰.۹۱***	۳۴	-۰.۰۳	۴۳	-۰.۵۴	۷۵
-۰.۹۳	-۱۲.۰۳	۷۸	-۱.۳۶	۵۳	-۱.۵۲	۶۸	-۰.۰۶***	۷۸	-۰.۰۱	۶۱	-۱.۶۴	۷۶
-۰.۲۷	-۴.۷۵	۷۵	-۰.۸۳	۷۵	-۳.۵۵***	۶۰	-۰.۶۱***	۶۸	-۰.۳۲	۲۵	-۰.۰۸	۷۷



۰۰۰۶ ۰۰۸۳ ۷۴ -۰۰۷۹ ۴۹ -۱۰۲۸ ۶۷ ۰۰۰۸\*\* ۵۶ -۰۰۱۶ ۱۳ ۰۰۹۵ ۷۸

PL, ) طول دمبرگ (LW, cm), عرض برگ (LL, cm), طول برگ (LN, cm), تعداد برگ (PH, cm), ارتفاع بوته (0/0001 و 0/001, %), ارتفاع بوته (PH, cm), محتوای نسبی آب (RWC, %) محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr) (cm, قطر ساقه (SD, cm), کلروفیل (Ch), روز تا گلدهی (DF, day), روز تا رسیدگی (DM, day), قطر طبق (HD, cm), محتوای نسبی آب (RWC, %) محتوای روغن دانه (Oil, %) و عملکرد (Yield, gr)

### نتیجه‌گیری

ژنوتیپ‌های ارزشمندی بوده و می‌توانند به عنوان والدین مطلوب برای اصلاح صفات در برنامه‌های به‌نژادی معرفی شوند. بر اساس نتایج این مطالعه نشانگرهای مبتنی بر رتروترانسپوزون توانمند در معرفی ژنوتیپ‌های با ارزش اصلاحی بالا برای صفات تعداد برگ، طول برگ، طول دمبرگ و روز تا رسیدگی و نشانگرهای SSR توانمند در معرفی ژنوتیپ‌های با ارزش اصلاحی بالا برای صفات ارتفاع بوته، طول دمبرگ، روز تا رسیدگی و محتوای روغن بودند.

با توجه به مجموع رتبه‌های ارزش‌های اصلاحی در مجموع دو شرایط نرمال و تنش خشکی و با در نظر گرفتن کل صفات مورد مطالعه و هر دو نشانگر مولکولی میکروساتلیت و مبتنی بر رتروترانسپوزون به ترتیب ژنوتیپ‌های ۸، ۱۱ و ۳۵ از ارزش اصلاحی بالا برخوردار می‌باشند؛ بنابراین این ژنوتیپ‌ها با توجه به اینکه تحت هر دو شرایط نرمال و تنش و با هر دو نشانگر مولکولی در مجموع از ارزش اصلاحی بالا برخوردارند،

### References

- Abdi, N., Darvishzadeh, R., Jafari, M., Pirzad, A. & Haddadi, P. (2012). Genetic analysis and QTL mapping of agro-morphological traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under two contrasting water treatment conditions. *Plant Omics*, 5(2), 149-158. <https://hal.inrae.fr/hal-02642526>.
- Afrouz, G., Darvishzadeh, R., Alipour, H., Marcelo Soriano Viana, J. & Razi, M. (2021). Estimating breeding value of agrobiologic traits in maize (*Zea mays* L.) under normal and salinity stress conditions based on single nucleotide polymorphism (SNP) marker. *Cereal Research*, 11(1), (55-75). <https://doi:10.22124/cr.2021.19661.1669>.
- Afrouz, G., Darvishzadeh, R., Alipour, H., Marcelo Soriano Viana, J. & Akbari, N. (2023). Estimation of breeding value of seed related morpho-physiological traits in maize (*Zea mays* L.) under normal and salinity stress conditions based on SNP marker. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 54(1), (183-196). <https://doi:10.22059/ijfcs.2022.345118.654921>.
- Akbari, N. & Darvishzadeh, R. (2024). Identification of IRAP markers associated with agro-morphological traits in oil seed sunflower (*Helianthus annuus* L.) under normal and water limited conditions. *Cellular and Molecular Research (Iranian Journal of Biology)*, 36(4), 343-357. (in Persian). [https://cell.ijbio.ir/article\\_2166](https://cell.ijbio.ir/article_2166).
- Amiteye, S. (2021). Basic concepts and methodologies of DNA marker systems in plant molecular breeding. *Heliyon*, 30;7(10): e08093. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e08093>.
- Asif Shehzada, M., Nawaza, F., Ahmadb, F., Ahmadc, N. & Masood, S. (2020). Protective effect of potassium and chitosan supply on growth, physiological processes and antioxidative machinery in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under drought stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 187:109841. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.187:109841>.
- Basirmia, A., Darvishzadeh, R. & Abdollahi Mandoulakani, B. (2016). Retrotransposon insertional polymorphism in sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines revealed by IRAP and REMAP markers. *Plant Biosystems*, 150(4), 641-652. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.970595>.
- Bernardo, R. (2020). Reinventing quantitative genetics for plant breeding: something old, something new, something borrowed, something BLUE. *Heredity*, 125, 375-385 <https://doi.org/10.1038/s41437-020-0312-1>.
- Bernardo, R. & Yu, J. (2007). Prospects for genome wide selection for quantitative traits in maize. *Crop Science*, 47(3), 1082-1090.
- Darvishzadeh, R., Maleki, H.H. & Sarrafi, A. (2011). Path analysis of the relationships between yield and some related traits in diallel population of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 5(6), 674-680.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12(1), 13-15.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. (1996). Introduction to quantitative genetics. 4th Edition. Addison Wesley Longman, Harlow, Essex, UK: Longmans Green, 3.
- Foulley, J.L. (2015). Mixed Model Methodology. Part I: Linear Mixed Models. *Technical Report*, e-print: <https://doi:10.13140/2.1.3072.0320>.

- Ghaffari, M., Toorchi, M., Valizadeh, M. & Shakiba, M.R. (2012). Morpho-physiological screening of sunflower inbred lines under drought stress condition. *Turkish Journal of Field Crops*, 17(2), 185-190.
- Ghahramani, S. & Darvishzadeh, R. (2021). Estimating Breeding Value of Agro-biological Traits in Maize Using IRAP and REMAP Markers. *Crop Biotechnology*, 11(2), 33-48. DOI: 10.30473/CB.2022.62429.1865. <https://doi.org/10.30473/CB.2022.62429.1865>.
- Gbadegesin, M.A. & Beeching, J.R. (2010). Enhancer/Suppressor mutator (En/Spm)-like transposable elements of cassava (*Manihot esculenta*) are transcriptionally inactive. *Genetics and Molecular Research*, 9(2), 639-650. <https://doi.org/10.4238/vol9-2gmr713>.
- Grnt, O.M. (2012). Understanding and exploiting the impact of drought stress on plant physiology. In: Abiotic stress Responses in plants. Springer, New York, 89-104. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1_5).
- Henderson, C.R. (1990). Statistical methods in animal improvement: historical overview. In Advances in statistical methods for genetic improvement of livestock. Part of the Advanced Series in Agricultural Sciences book series.18, 2-14. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Jannink, J.L., Lorenz, A.J. & Iwata, H. (2010). Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Briefings in Functional Genomics*, 9(2), 166-177. <https://doi.org/10.1093/bfgp/elq001>.
- Kalendar, R., Flavell, A.J., Ellis, T.H.N., Sjakste, T., Moisy, C. & Schulman, A.H. (2011). Analysis of plant diversity with retrotransposon-based molecular markers. *Heredity*, (Edinb) 106, 520-530. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.93>.
- König, S, Simianer, H. & Willam, A (2009). Economic evaluation of genomic breeding programs. *Journal of Dairy Science*, 92, 382-391. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1310>.
- Meuwissen, T.H.E, Hayes, B.J. & Goddard, M.E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157, 1819-1829. <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>.
- Meuwissen, T. & Goddard, M. (2010). Accurate prediction of genetic values for complex traits by whole-genome resequencing. *Genetics*, 185(2), 623-631. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.116590>.
- Muhammad Samran Gul, R., Sajid, M., Rauf, S., Munir, H., Shehzad, M. & Waseem, H. (2021). Evaluation of drought-tolerant sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids in autumn and spring planting under semi-arid rainfed conditions. 28:24. Oilseeds and fats, Crops and Lipids Published by EDP Sciences, <https://doi.org/10.1051/ocl/2021012>.
- Patterson, H.D. & Thompson, R. (1971). Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, 58(3), 545-554. <https://doi.org/10.2307/2334389>.
- Piepho, H.P. (2009). Ridge regression and extensions for genomewide selection in maize. *Crop Science*, 49(4), 1165-1176. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.10.0595>.
- Rauf, S. (2019). Breeding strategies for sunflower (*Helianthus annuus* L.) Genetic improvement. In: Al-Khayri, J.M., Jain, S.M., and Johnson, D.V. (Eds.), Advances in Plant Breeding Strategies: *Industrial and Food Crops*, 637-673.
- Razi, M., Darvishzadeh, R., Doulati Baneh, H., Amiri, M. E., & Martinez-Gomez, P. (2020). Estimating the breeding value of some pomological traits in grape cultivars of West Azarbaijan using ISSR markers. *Research in Pomology*, 5(1), 126-138.
- Roudbari, Z., Mohammadi-Nejad, G. & Shahsavand-Hassani, H. (2017). Field screening of primary and secondary tritipyrum genotypes using selection indices based on blup under saline and normal conditions. *Crop Science*, 57(3), 1495-1503. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.09.0789>.
- Saatchi, M., Miraei-Ashtiani, S.R., Nejati Javaremi, A., Moradi-Shahrehabak, M. & Mehrabani-Yeghaneh, H. (2010). The impact of information quantity and strength of relationship between training set and validation set on accuracy of genomic estimated breeding values. *African Journal of Biotechnology*, 9 (4): 438-442, <http://www.academicjournals.org/AJB>
- Sahranavard-Azartamar, F., Ghadimzadeh, M. & Darvishzadeh, R. (2016). Genetic diversity and structure analysis of oily sunflower (*Helianthus annuus* L.) based on microsatellit markers. *Plant Genetic Researches*, 2(2), 15-32. <http://doi.org/10.29252/pgr.2.2.15>.
- Saint Pierr, C., Crossa, J.L., Bonnett, D., Yamaguchi-Shinozaki, whetK. & Reynolds, M.P. (2012). Phenotyping transgenic wheat for drought resistance. *Journal of Expeimental Botany*, 63(5), 1799-1808. <http://doi.org/10.1093/jxb/err385>.
- Schaeffer, L.R. (2006). Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 123, 218-223. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2006.00595.x>.
- Shi, H., Wu, Y., Yi, L., Hu, H., Su, F., Wang, Y., Li, D. & Hou, J. (2023). Analysis of QTL

- mapping for germination and seedling response to drought stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Peer J*, 3.11: e15275, <http://doi.org/10.7717/peerj.15275>.
- Sinha, D., Maurya, A.K., Abdi, G., Majeed, M., Agarwal, R., Mukherjee, R., Ganguly, S., Aziz, R., Bhatia, M., Majgaonkar, A., Seal, S., Das, M., Banerjee, S., Chowdhury, S., Adeyemi, S.B. & Chen, J.T. (2023). Integrated Genomic Selection for Accelerating Breeding Programs of Climate-Smart Cereals. *Genes*. 14(7), 1484, <https://doi.org/10.3390/genes14071484>.
- Tahmasbali, M., Darvishzadeh, R. & Fayaz Moghaddam, A. (2020). Estimating Breeding Value of Agronomic Traits in Oriental Tobacco Genotypes under Broomrape Stress and Normal Conditions. *Plant Genetic Researches*, 7(1), 103-126. <https://doi.org/10.52547/pgr.7.1.7>.
- Tolk, J.A. & Howell, T.A. (2012). Sunflower water productivity in four Great Plains soils. *Field Crops Research*, 127, 120-128. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.11.012>.
- Yang, R.-C. 2010. Towards understanding and use of mixed-model analysis of agricultural experiments. *Canadian Journal of Plant Science* 90, 605-627.

**ORIGINAL ARTICLE**

# Bioinformatic analysis of physicochemical properties, post-translational modifications and domains of proteins involved in wheat salt tolerance

Arezoo Asl Alizade, Mahmoud Toorchi\*, Ali Bandehagh

Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran.

**Correspondence**

Mahmoud Toorchi

Email: [mtoorchi@tabrizu.ac.ir](mailto:mtoorchi@tabrizu.ac.ir)

**How to cite**

Asl Alizade, A., Toorchi, M., & Bandehagh, A. (2024). Bioinformatic analysis of physicochemical properties, post-translational modification and domains of proteins involved in wheat salt tolerance. *Crop Biotechnology*, 13(45), 63-75.

## ABSTRACT

Salinity is one of the most important environmental stresses that disrupt the natural growth of plants. Plant use different mechanisms to cope with stress conditions, such as salinity, in which changes in protein expression is the most important one at molecular level. Changes in protein expression depends on their physicochemical changes such as half- life, stability index, isoelectric point, molecular weight, extinction coefficient etc. Furthermore, identification of motifs, patterns and protein domains make it possible to predict changes in the conformation, structure and proteins functions. In this research was selected a number of changed protein in expression under salinity stress in wheat based on the previous proteomic studies for further was selected bioinformatic analysis. Study Physicochemical properties of proteins by ProtParam software, identification of domains by InterProScan and CDD, identification patters for prediction of post translational modification by ScanProsite, similarity by Blast, alignment of similar proteins for identification of conserved block was performed by T-Coffee. Out of the 25 proteins associated with salinity stress, 20 proteins have a half-life more than 20 hours. The molecular weight of these proteins was varied between 13 to 117 kDa and 15 protein showed instability index of less than 40 and therefore classified as stable proteins. Investigation of proteins using TMHMM and ProtScale softwares, it was found that Aquaporins, Plasma membrane intrinsic proteins, Plasma membrane ATPase and Rust resistance kinase Lr10 are highly hydrophobic proteins, whose major structure located inside the membranes. Out of 25 proteins, 8 proteins were selected and analyzed for identification of patterns, domains, structure and function.  $\alpha$ -tubulin as a monomer participates with  $\beta$ -tubulin to make  $\alpha\beta$ -tubulin dimer. Tubulin create a major part of microtubules that are essential for cell growth and division. This protein consisted of one pattern, Tubulin subunits alpha, beta and gamma signature domain namely PLN00221. For the Triosphosphate isomerase protein, a domain called TIM, which is involved in the catalytic mechanism and for the Calmodulin protein a domain called PTZ00184 was identified which is a calcium binding domain. For the Putative glycine decarboxylase subunit a domain called PRK01202 has been identified that has carboxylase activity. For Cu/Zn superoxide dismutase protein the domain called as SOD is involved in the absorption of superoxide. For Fructose-bisphosphate aldolase protein, the catalytic converter domain was identified as PLV02455 and for Hsp 70- Hsp 90 organizing protein, STI1 domain was identified with ATPase property. For the 2- Cys peroxiredoxin BAS 1 protein, for the PRX-Typ 2 cys domain that plays an important role in regulating oxidation-cell reduction.

## KEY WORDS

Data bank, half life, motif, pattern, transmembrane.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله پژوهشی»

## تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیک خصوصیات فیزیکوشیمیایی، تغییرات پس ترجمه‌ای و دمینی پروتئین‌های درگیر در تحمل شوری گندم

آرزو اصل‌علیزاده، محمود تورچی\*، علی بنده‌حق

## چکیده

شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که باعث اختلال در رشد طبیعی گیاهان می‌شود. گیاه برای مقابله با شرایط تنش‌زا، از جمله تنش شوری مکانیسم‌های مختلفی را به کار می‌گیرد که از مهم‌ترین آنها در سطح مولکولی، تغییر در بیان پروتئین‌ها است. تغییر بیان پروتئین‌ها در گرو تغییرات فیزیکوشیمیایی آنها مثل نیمه عمر، شاخص پایداری، نقطه ایزوالکتریک، وزن مولکولی و ضریب خاموشی است. در این پژوهش تعدادی از پروتئین‌های دارای تغییر بیان تحت تنش شوری در گندم برای تجزیه و تحلیل‌های بیوانفورماتیکی استفاده شده است. از بین ۲۵ پروتئین مرتبط با تنش شوری مورد مطالعه، تعداد ۲۰ پروتئین دارای نیمه عمر بیشتر از ۲۰ ساعت بودند. وزن مولکولی این پروتئین‌ها بین ۱۳ تا ۱۱۷ کیلو دالتون بوده و ۱۵ پروتئین شاخص ناپایداری کمتر از ۴۰ داشته و پایدار برآورد شدند. از بین پروتئین‌های درگیر در تنش شوری گندم  $\alpha$ -توبولین به عنوان یک مونومر به همراه  $\beta$ -توبولین در یک دایمر به نام  $\alpha\beta$ -توبولین شرکت می‌کند. توبولین، بخش عمده میکروتوبول‌ها را ایجاد می‌کند که برای رشد و تقسیم سلولی ضروری‌اند. این پروتئین دارای یک الگو به نام Tubulin subunits alpha, beta and gamma signature و یک دمین به نام PLN00221 می‌باشد. برای پروتئین تریوزفسفات‌ایزومراز، دمینی با نام TIM-like beta/alpha barrel domains که در مکانیسم کاتالیزوری نقش دارد و برای پروتئین کالمودولین یک دمین به نام PTZ00184 شناسایی شد که دمین متصل شونده به کلسیم می‌باشد. برای پروتئین Putative glycine decarboxylase subunit دمینی به نام PRK01202 شناسایی شد که فعالیت کربوکسیلازی دارد. برای پروتئین BAS 1 2-Cys proxiredoxin دمین PRX-Typ 2 شناسایی شد که نقش مهمی در تنظیم اکسیداسیون-احیای سلولی دارد. این پژوهش نشان داد که تنش شوری طیف وسیعی از پروتئین‌های با ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی بسیار متفاوت از هم را در بر می‌گیرد و شامل پروتئین‌های با وزن مولکولی سنگین و سبک، پایدار و ناپایدار، دارای نیمه عمر طولانی و کوتاه و دارای نقطه ایزوالکتریک متفاوت از هم می‌شود.

## واژه‌های کلیدی

الگو، پایگاه داده، موتیف، نواحی درون غشایی، نیمه عمر.

گروه به‌نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران.

نویسنده مسئول:

محمود تورچی

رایانامه: mtoorchi@tabrizu.ac.ir

استناد به این مقاله:

اصل‌علیزاده، آرزو؛ تورچی، محمود و بنده‌حق، علی (۱۴۰۳). تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیک خصوصیات فیزیکوشیمیایی، تغییرات پس ترجمه‌ای و دمینی پروتئین‌های درگیر در تحمل شوری گندم. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۳ (۴۵)، ۶۳-۷۵.

## مقدمه

بیوانفورماتیکی براساس ابزارهای ساختاری و پایگاه‌های داده‌ای موجود می‌تواند تکمیل‌کننده نتایج آزمایشگاهی باشد و نقش کلیدی در مرتب‌سازی، سازماندهی و کاوش جزئیات دقیق داده‌های تجربی ایفا کند. داده‌های تجربی اغلب از روش‌های آزمایشگاهی ساختارهای سه بعدی پروتئین‌ها شامل کریستالوگرافی اشعه X و NMR<sup>۱</sup> استخراج می‌شوند. در حقیقت هدف نهایی بیوانفورماتیک فهم بهتر سلول زنده و چگونگی عمل سلول در سطح مولکولی است. با تجزیه و تحلیل توالی‌های مولکولی خام و همچنین داده‌های ساختاری، تحقیقات بیوانفورماتیک می‌تواند اطلاعات جدیدی درباره چشم انداز کلی سلول فراهم کند.

دمین‌ها واحدهای تکاملی پروتئین‌ها هستند که به طور گسترده در طبقه‌بندی توالی‌های پروتئینی و پی‌بردن به عملکرد پروتئین کاربرد دارند. بررسی ساختار دمین در یک توالی پروتئینی خاص مهم است، زیرا نشانگر ساختار سه بعدی احتمالی پروتئین و عملکرد سلولی یا بیوشیمیایی بالقوه‌ی آن است. به همین علت بخش عمده‌ای از پایگاه داده‌ی Swiss-Prot<sup>۲</sup> به توصیف سازماندهی دمین‌های پروتئین‌ها اختصاص یافته است که با روش‌های موجود شناسایی یا پیش‌بینی شده‌اند (کلوری و نوتردامی، ۲۰۱۱). برای ایجاد عملکردهای جدید در پروتئین‌ها و بازآرایی دمین‌ها و ایجاد دمین‌های جدید می‌توان واحدهای تکرار شونده روی ژن را دستکاری کرد (بورنبرگ و همکاران، ۲۰۰۵). دمین‌ها به رغم گوناگونی زیاد توالی توسط برچسب‌های چهارچوب توالی خودشان شناسایی می‌شوند. این برچسب‌های چهارچوب توالی، موتیف‌هایی در پروتئین هستند که به رغم میلیاردها سال تکامل انشقاقی هنوز قابل شناسایی می‌باشند. پایگاه‌داده ثانویه PROSITE<sup>۳</sup> دربرگیرنده تعدادی خانواده‌های پروتئینی، دمین‌ها، الگوها، موتیف‌ها و اطلاعات مربوط به آنها از نظر زیست‌شناختی و بیوتکنولوژی است (هیلو و همکاران، ۲۰۰۷). پایگاه داده دمین‌های محافظت شده NCBI CDD<sup>۴</sup> و سیله‌ای برای تفسیر توالی‌های پروتئینی است که قرارگیری دمین‌های محافظت شده و جایگاه فعالیت مربوط به دمین‌ها را بررسی کرده و ارائه می‌دهد. همچنین، ساختار سه بعدی پروتئین‌ها را مورد بررسی قرار می‌دهد تا رابطه بین توالی/ساختار/عملکرد را پیدا کند. به عبارتی می‌توان گفت CDD پایگاه داده محافظت شده برای توصیف

زنجیره اسیدهای آمینه تشکیل‌دهنده یک پروتئین، مشخص‌کننده یک مولکول پروتئینی خاص است که عملکردی ویژه دارد و خواص زیستی آن، ناشی از شکل سه بعدی القا شده توسط ردیف‌های اسیدآمینه در تعامل با محیط است و شکل سه بعدی نهایی مولکول پروتئین به طور انحصاری توسط توالی آن القا می‌گردد (کلوری و نوتردام، ۲۰۱۱). تغییرات مولکولی مهمی تحت شرایط خاص در سلول‌های زنده رخ می‌دهد که یکی از آن شرایط خاص تنش‌های محیطی است (تورهان و باسر، ۲۰۰۴). تنش شوری یکی از مهمترین عوامل محدودکننده محیطی در تولید گندم است. گیاه برای مقابله با شرایط تنش‌زا، از جمله تنش شوری، مکانیسم‌های مختلفی را به کار می‌گیرد که از مهمترین آنها در سطح مولکولی، تغییر در بیان پروتئین‌ها است (دوروتی و رامانجولو، ۲۰۰۵).

تعداد توالی‌های موجود در UniProt<sup>۵</sup> هم‌اکنون به ۲۵۰۳۲۲۷۲۱ پروتئین رسیده است، از طرفی زیست‌شناسان هم با استفاده از ابزارهای بیوانفورماتیکی به همان نسبت سعی در تفسیر این اطلاعات انبوه دارند (کانتلی و همکاران، ۲۰۲۱). بنابراین فراخوانی این داده‌ها و تجزیه و تحلیل آن‌ها نه تنها اطلاعات با ارزشی از خصوصیات ساختاری و عملکردی پروتئین‌ها ارائه می‌دهد بلکه هزینه کارهای آزمایشگاهی را نیز تا حد زیادی کاهش می‌دهد (باتمن و همکاران، ۲۰۰۴). UniPortKB/Swiss-Port<sup>۶</sup> توالی‌های پروتئینی با کیفیت مناسب و دسترسی آزاد به همراه اطلاعات عملکردی آنها را ارائه می‌دهد (بوت و همکاران، ۲۰۱۶). یافتن ارتباط فیلوژنیک میان ژن‌ها و توالی پروتئین‌ها، (فلیسنر و همکاران، ۲۰۰۵) بررسی خصوصیات فیزیکیوشیمیایی و بیوشیمیایی (هانگ و همکاران، ۲۰۱۱)، عملکردی (مولدر و همکاران، ۲۰۰۵)، دمین‌ها (زدوبنو و آپیلر، ۲۰۰۱)، موتیف‌ها<sup>۱</sup> (کوویلون، ۲۰۰۵)، تاخوردگی‌ها<sup>۲</sup> (چانگ و بالدی، ۲۰۰۶)، تغییرات پس از ترجمه<sup>۳</sup> (هیلو و همکاران، ۲۰۰۷)، هم‌ردیفی توالی اسیدهای آمینه<sup>۴</sup> (آرنولد و همکاران، ۲۰۰۶) استفاده شده است. اکثر مدل‌های دمین پروتئینی در پایگاه‌های داده‌ای همچون Pfam<sup>۷</sup> (فین و همکاران، ۲۰۱۰) و (لتونیک و همکاران، ۲۰۰۶) SMART<sup>۸</sup> جمع‌آوری شده‌اند. روش‌های

5 Scaffold sequence signatures

6. Simple modular architecture research tool

7. Nuclear Magnetic Resonance

1. Motif

2. Fold

3. Post-translational modification

4. Protein sequence alignments

**جدول ۱. لیست پروتئین‌های پاسخ دهنده به تنش شوری در گندم**

نام پروتئین	شماره دسترسی	نقش
Cold-responsive LEA/RAB-related COR Protein	Q9M4T9	کاهش اثرات سمی ROS ها
Putative Glycine decarboxylase subunit	Q8L807	کاهش اثرات سمی ROS ها
Group3 late embryogenesis abundant protein	A7VL25	کاهش اثرات سمی ROS ها
Fructose-bisphosphate aldolase	Q9S9J9	فتوستتزر
Triosephosphat-isomerase	Q9FS79	متابولیسم کربن و انرژی
Nucleic acid binding protein 1	Q41834	سنتز پروتئین، رشد و تقسیم سلولی
Ras-related protein RIC1	B3TLR9	کاهش اثرات سمی ROS ها
Temperature stress-induced lipocalin	Q8S9H0	کاهش اثرات سمی ROS ها
Cu/Zn superoxide dismutase	O24400	کاهش اثرات سمی ROS ها
ATP synthase beta subunit	Q41534	متابولیسم کربن و انرژی
Glutathione S-transferase DHAR2	M7ZKX9	کاهش اثرات سمی ROS ها
Oxygen-evolving enhancer protein 2, (OEF, 2) chloroplastic	Q00434	سنتز پروتئین، رشد و تقسیم سلولی
L-ascorbate peroxidase	Q945R5	کاهش اثرات سمی ROS ها
Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit	Q9SAW6	متابولیسم کربن و انرژی
2-Cys Peroxiredoxin BAS1, Chloroplastic	Q96468	کاهش اثرات سمی ROS ها
RuBisCo large Subunit-binding protein	P08823	متابولیسم کربن و انرژی
Hsp 70-HSp 90 organizing protein	F8RP11	کاهش اثرات سمی ROS ها
Calmodulin	Q7DMG9	کاهش اثرات سمی ROS ها
Aquaporin	A9UEB8	کاهش اثرات سمی ROS ها
Plasma membrane intrinsic protein	A7J2I3	کاهش اثرات سمی ROS ها
Rust resistance kinase Lr10	P93604	کاهش اثرات سمی ROS ها
Plasma membrane ATPase	P83970	کاهش اثرات سمی ROS ها
Ubiquitin- activating enzyme E11	P20973	کاهش اثرات سمی ROS ها
Chlorophyll a-b binding protein, chloroplastic	P04784	فتوستتزر

عملکرد پروتئین‌ها ست. تعیین زیرخانواده‌های پروتئینی نیز با استفاده از CDD امکان‌پذیر است (مارچلر-باثر، ۲۰۱۱). عبدلی نسب و هم‌کاران (۱۳۹۹) پروتئین‌های LEA درگیر در تحمل به تنش خشکی در جو و برنج را مورد تجزیه بیوانفورماتیکی قرار دادند. با نرم‌افزار ClustalW درخت فیلوژنی پروتئین‌ها رسم شد. اطلاعات مربوط به خصوصیات توالی‌ها، موتیف، پیش‌بینی جایگاه درون سلولی و بررسی فعالیت بیولوژیکی و مولکولی صورت گرفت. گروه‌بندی پروتئین‌ها آنها را در هفت گروه مجزا قرار داد که دهیدرین‌ها بیشترین تعداد توالی‌ها را در بر گرفتند.

در این پژوهش، تعدادی از پروتئین‌های گندم که در مکانیسم‌های مرتبط با تنش شوری دخیل هستند و قبلاً با رهیافت پروتئومیک شناسایی شده‌اند، انتخاب و جهت بررسی بیوانفورماتیکی مورد استفاده قرار می‌گیرند هدف اصلی در این پژوهش تعیین خصوصیات فیزیکی شیمیایی، تعیین دمین‌های پروتئینی، هم‌ردیفی پروتئین‌ها با پروتئین‌های شناخته شده در پایگاه‌های اطلاعاتی پروتئینی جهت شناخت عملکرد و ساختار پروتئین و نیز شناسایی نواحی درون‌غشایی و نیز تغییرات پس ترجمه‌ای پروتئین‌های درگیر در تنش شوری گندم می‌باشد.

**مواد و روش‌ها**

در این پژوهش، ابتدا تعدادی از پروتئین‌های درگیر در تنش شوری گندم که با روش پروتئومیک شناسایی شده بودند گزینش گردید (یدیز و تامام، ۲۰۰۷). برای مطالعه اطلاعات پروتئینی، پایگاه‌های اطلاعاتی UniProt/Kb، NCBI/Protein<sup>۱</sup> و PDB مورد بررسی قرار گرفت و در نهایت پروتئین‌های مشترک از داده پایگاه UniProt/Kb استخراج گردید و لیست آنها در جدول ۱ ارائه شده است.

خصوصیات فیزیکی شیمیایی این پروتئین‌ها با استفاده از نرم‌افزار ProtParam تعیین شد. این برنامه تخمین ویژگی‌های فیزیکی شیمیایی پروتئین به روش *in silico* را امکان‌پذیر می‌سازد (هوفر، ۲۰۱۱). این نرم‌افزار پارامترهای پروتئینی شامل وزن مولکولی، نقطه ایزوالکتریک، شاخص ناپایداری و نیمه عمر پروتئین‌ها را به صورت تئوری و براساس خواص ذاتی اسیدهای آمینه تشکیل‌دهنده آنها محاسبه می‌کند (نوبل و بایلی، ۲۰۰۹).

به منظور بررسی تغییرات پس ترجمه‌ای پروتئین‌ها از جستجو در داده پایگاه ثانویه PROSITE توسط نرم‌افزار ScanProsite استفاده شد. این نرم‌افزار توالی پروتئینی را با الگوهای موجود در PROSITE مقایسه کرده و موتیف، الگو یا پروفایل‌های موجود در توالی و تغییرات پس ترجمه‌ای محتمل را پیش‌بینی می‌کند (هیلو و همکاران، ۲۰۰۷). توالی‌های پروتئینی با فرمت FASTA به نرم‌افزار معرفی شد. گزینه Exclude motifs with a high probability of occurrence به منظور کنار گذاشتن نواحی پر تکرار از بررسی انتخاب شد. این نرم‌افزار امکان مقایسه پروتئین با فهرستی از الگوهای موجود در پایگاه اطلاعاتی PROSITE را فراهم کرده و در خروجی الگوهای شناسایی شده را با عبارت Hit by Pattern و پروفایل‌های شناسایی شده را با عبارت Hit by Profile نمایش می‌دهد.

شناسایی دمین‌های پروتئینی برای تعدادی از پروتئین‌های مشابه از بین پروتئین‌های پاسخ دهنده به تنش شوری صورت گرفت. در این پژوهش نرم‌افزار CDD (Conserved Domain Database) برای شناسایی دمین‌ها استفاده شد. این برنامه توسط NCBI پشتیبانی شده و تعدادی از دمین‌های مهم پروتئینی را در خود دارد. توالی کامل پروتئین مورد نظر با فرمت FASTA به این برنامه معرفی گردید. قبل از انجام جست‌وجو گزینه Expect Value Threshold که به طور پیش فرض روی ۰/۰۱ تنظیم شده است به ۰/۰۵ تغییر داده شد تا امکان شناسایی دمین‌های بیشتری فراهم گردد. با مراجعه به نتایج تصویری و متنی در خروجی برنامه و با توجه به E-Value ارائه شده برای هر دمین معنی‌دار بودن دمین‌های ارائه شده از نظر آماری مشخص شد (مارچلر-بایر، ۲۰۱۱).

## نتایج و بحث

### تعیین خصوصیات فیزیوشیمیایی پروتئین‌ها

پروتئین‌های مورد مطالعه بر اساس نقشی که در تنش شوری ایفا می‌کردند به چهار گروه اصلی پروتئین‌های درگیر در کاهش اثرات سمی ROS، رشد و تقسیم سلولی، فتوسنتز و متابولیسم کربن و انرژی تقسیم‌بندی شدند. با تجزیه و تحلیل نتایج ارائه شده توسط نرم‌افزار ProtParam به منظور تعیین خصوصیات فیزیوشیمیایی پروتئین‌ها که در جداول ۱ تا ۴ آورده شده است

می‌توان دریافت در بین پروتئین‌های درگیر در کاهش اثرات سمی ROS، Hsp70-Hsp90 organizing protein دارای کمترین نیمه عمر بوده و نیمه عمر ۳ دقیقه در سلول بعد از تولید را دارد. این پروتئین به دلیل داشتن شاخص ناپایداری کمتر از ۴۰ پایدار است. این پروتئین جزو پراکسیدازها است. بسیاری از تنش‌های زیستی و غیرزیستی موجب تولید رادیکال‌های فعال اکسیژن می‌شوند. آنتی‌اکسیدان‌ها و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی باعث مهار رادیکال‌های آزاد در سلول‌ها می‌شوند که پراکسیدازها یکی از آنها هستند و نقش مهمی در متابولیسم  $H_2O_2$  ایفا می‌کنند (شیگئوکا و همکاران، ۲۰۰۲).

پروتئین Hsp 70-Hsp90 organizing protein بیشترین وزن مولکولی را در بین پروتئین‌های درگیر در کاهش اثرات سمی ROS دارد. این پروتئین ناپایدار بوده و نیمه عمر آن در سلول به بیشتر از ۲۰ ساعت می‌رسد (جدول ۱). پروتئین‌های شوک حرارتی به عنوان محافظان مولکولی عمل می‌کنند. اساساً این پروتئین‌ها در تا خوردن و جابجایی پروتئین درون سلولی و همچنین هدایت پروتئین‌ها به سمت مواضع نهایی آن‌ها شرکت دارند. پروتئین‌های شوک گرمایی نقش تعیین کننده در حفاظت گیاه علیه تنش برای برگرداندن پروتئین‌ها به شکل طبیعی اولیه آنها و در نتیجه هموستازی سلول بر عهده دارند (فلرر و همکاران، ۲۰۱۱). سوپراکسید دیسموتاز Cu-Zn (SOD) پروتئینی با پایداری نسبتاً زیاد است که نیمه عمری بالاتر از ۲۰ ساعت در سلول زنده دارد (جدول ۱). سوپراکسید دیسموتاز به شکل یک هومودیمر بوده و جایگاه فعال هر زیر واحد، دارای دو یون می باشد که یکی روی و دیگری مس است. ساختار سوپراکسید دیسموتاز Cu-Zn به خوبی عملکرد این آنزیم و نیز تعاملات بین زیر واحدهای آن را نمایش می‌دهد (بانچی و همکاران، ۲۰۰۲). سوپراکسید دیسموتاز Cu-Zn یک آنزیم با محافظت شدگی بالا می‌باشد که رادیکال‌های سوپراکسید ( $O_2$ ) را از سیتوپلاسم حذف می‌کند. فعالیت گزانتین اکسیداز روی گزانتین باعث تولید سوپراکسید می‌شود که یک فعالیت آنزیمی می‌باشد (راخیت و چاکراباتی، ۲۰۰۶). این آنزیم به عنوان اولین خط دفاعی در مقابل رادیکال‌های سوپراکسید عمل کرده و آنها را به پراکسید هیدروژن تبدیل می‌کند. کالمودولین پروتئینی پایدار است که نیمه عمر بیشتر از ۲۰ ساعت دارد (جدول ۱). این پروتئین به عنوان گروهی از حسگرهای کلسیم، بسیاری از سیگنال‌ها را دریافت و آن‌ها را به



membrane ATPase نیز با وزن مولکولی ۱۰۴/۶۸ کیلو دالتون، پروتئینی پایدار و با نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول است (جدول ۱-۳). و یکی از مهمترین پروتئین‌های تراغشایی موجود در غشای پلاسمایی گیاهان می‌باشد که در ایجاد و کنترل انتقالات از عرض غشا نقش مهمی ایفا می‌کند. این آنزیم با استفاده از انرژی هیدرولیز ATP یون  $H^+$  را فعالانه به فضای آپوپلاستی هدایت می‌کند. عمل پمپ کردن پروتون به خارج، باعث ایجاد شیب الکتروشیمیایی در عرض غشا گردیده و این اختلاف غلظت یون زمینه لازم را برای فعالیت سایر ناقلین غشایی فراهم می‌آورد و باعث جذب مواد ضروری، دفع یون، آلاندها و سایر ترکیبات سمی از سلول می‌شود (توتجا و سوپوری، ۲۰۰۸).

Ubiquitin- activating enzyme E11 پروتئینی پایدار با وزن مولکولی ۱۱۷ کیلو دالتون است (جدول ۱) و از طریق اتصال به پروتئین‌های مشخصی که در طی تنش تولید شده‌اند، نهایتاً موجب تجزیه این پروتئین‌ها توسط کمپلکس پروتئازوم می‌شود. نقش یوبی کوئیتینه شدن در افزایش تحمل گیاهان به تنش‌های غیر زنده از قبیل تنش خشکی و شوری به اثبات رسیده است (استون، ۲۰۱۹).

در بین پروتئین‌های درگیر در سنتز پروتئین، رشد و تقسیم سلولی پروتئین OEF2 پایدار بوده و نیمه عمر بالاتر از ۲۰ ساعت دارد (جدول ۲). این پروتئین در تنظیم متابولیسم کربوهیدرات‌ها، اسیدهای آمینه، نیتروژن و انرژی و نیز مسیر حذف رادیکال‌های فعال اکسیژن دخیل می‌باشد (کاروسو و همکاران، ۲۰۰۸). پروتئین Nucleic acid binding protein-1 پروتئینی ناپایدار بوده و نیمه عمری بالاتر از ۲۰ ساعت دارد (جدول ۲).

مسیرهای سیگنالینگ پایین دست از طریق اتصال و فعال‌سازی اهداف مختلف هدایت می‌کند (توتجا و سوپوری، ۲۰۰۸).

آکواپورین با وزن مولکولی ۲۱/۲۱ کیلودالتون پروتئینی پایدار است که نیمه عمر بالاتر از ۲۰ ساعت در سلول دارد (جدول ۱). آکواپورین‌ها، گروهی از پروتئین‌های مولد غشایی هستند که در غشای پلاسمایی یا تونوپلاست جای گرفته و از طریق ایجاد منافذ سلولی جذب آب را تسهیل می‌کنند. آکواپورین‌ها نقش اساسی در انتقال آب بین سلول‌ها دارند و در تنظیم جذب آب تحت تنش شوری نقش ایفا می‌کنند. پروتئین غشایی Plasma membrane intrinsic protein با وزن مولکولی ۲۹/۸۹ کیلو دالتون پروتئین پایداری است که نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول دارد (جدول ۱-۳) و از پروتئین‌های دخیل در کاهش اثرات سمی ROSها در گندم می‌باشد. سازگاری به تنش شوری نیازمند ایجاد تغییراتی در جریان آب درون گیاه است و پروتئین‌های غشایی اجزای اصلی تنظیم کننده روابط آبی گیاه هستند. این پروتئین‌ها با ایجاد منافذ مخصوص آب، جذب اسمزی را تسهیل می‌کنند که به عنوان جایگزین برای انتشار آب از طریق غشاهای دو لایه لیپیدی است و در نتیجه نفوذپذیری غشا به آب افزایش می‌یابد (تیرمان و همکاران، ۲۰۰۲). پروتئین Rust resistance kinase Lr10 از اجزای آبشارهای پروتئین کینازی است که از تنظیم کننده‌های بسیار حفاظت شده در انواع فرایندهای سلولی مانند تمایز، تکثیر، رشد و مرگ می‌باشند و نقش مهمی در پاسخ به تنش‌های زیستی و غیرزیستی و پاسخ‌های هورمونی از جمله علامت رسانی ROS ایفا می‌کنند (جوناک و همکاران، ۲۰۰۲). این پروتئین با وزن مولکولی ۷۱/۰۲ کیلو دالتون، پروتئینی ناپایدار بوده و در سلول نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت دارد (جدول ۱). پروتئین Plasma

**جدول ۲.** خصوصیات فیزیکی شیمیایی پروتئین‌های درگیر در کاهش اثرات سمی ROSها در گندم تحت تنش شوری

نام پروتئین	وزن مولکولی (kD)	pI	II	نیمه عمر
2-Cys Peroxiredoxin BAS1, Chloroplastic	۲۳/۲۹	۵/۴۸	۲۹/۹۱	۳Min
Hsp 70-HSP 90 Organizing protein	۶۵/۰۹	۵/۷۸	۴۰/۷۰	> ۲H
Putative glycine decarboxylase subunit	۲۱/۲۴	۴/۹۹	۴۰/۱۲	> ۲H
Cu/Zn superoxide dismutase	۲۰/۲۵	۵/۳۵	۲۳/۹۶	> ۲H
Calmodulin	۱۶/۸۳	۴/۱۱	۲۳/۲۳	> ۲H
Aquaporin	۲۱/۲۱	۹/۳۰	۲۱/۶۳	> ۲H
Plasma membrane intrinsic protein	۲۹/۸۹	۹/۲۶	۳۲/۹۶	> ۲H
Rust resistance kinas Lr 10	۷۱/۰۲	۶/۳۴	۴۴/۵۷	> ۲H
Plasma membrane ATPase	۱۰۴/۶۸	۶/۳۸	۳۶/۱۹	> ۲H
Ubiquitin- activating enzyme E11	۱۱۷/۰۰	۵/۱۶	۳۵/۰۹	> ۲H

**ادامه جدول ۲. خصوصیات فیزیوشیمیایی پروتئین‌های درگیر در سنتز پروتئین، رشد و تقسیم سلولی در گندم تحت تنش شوری**

نام پروتئین	وزن مولکولی (kD)	pI	II	نیمه عمر
Oxygen- evolving enhancer protein 2(OEF2)	۲۷/۲۶	۸/۸۴	۳۲/۵۶	> ۲h
Nucleic acid binding protein 1	۳۱/۱۱	۴/۶۰	۵۲/۹۸	> ۲h
Tubulin alpha chain	۴۹/۷۴	۴/۸۹	۳۶/۵۲	> ۲h

**جدول ۳. خصوصیات فیزیوشیمیایی پروتئین‌های درگیر در فتوسنتز در گندم تحت تنش شوری**

نام پروتئین	وزن مولکولی (kD)	pI	II	نیمه عمر
Fructose- biphosphate aldolase	۳۸/۳۸	۷/۰۱	۲۸/۴۴	> ۲h
UDP- Sulfoquinovose synthase, chloroplastic	۵۳/۱۱	۸/۴۱	۳۷/۷۴	> ۲h
Chlorophyll a-b binding protein, chloroplastic	۲۸/۲۶	۵/۶۷	۲۸/۹۹	> ۲h

ا- b binding protein, Chloroplastic پروتئینی پایدار با وزن مولکولی ۲۸/۲۶ کیلو دالتون است (جدول ۳) که در واکنش‌های نوری فتوسنتز دخیل می‌باشد. این پروتئین در پایداری فتوسیستم II نقش دارد و جزئی از کمپلکس فتوسیستم II می‌باشد.

دسته چهارم از پروتئین‌های پاسخ‌دهنده به تنش شوری در گندم، پروتئین‌های درگیر در متابولیسم کربن و انرژی است. ATP synthase beta subunit پروتئین پایداری است که نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول‌های زنده دارد (جدول ۴). این پروتئین در کلروپلاست و میتوکندری یافت می‌شود و نقش اصلی را در تامین انرژی بر عهده دارد. زیرواحد بتا کلروپلاستی پروتئینی پایدار است و نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول دارد در حالیکه زیر واحد گاما همین پروتئین نه تنها مولکولی ناپایدار است بلکه نیمه عمر آن نیز فقط ۳ دقیقه در سلول می‌باشد (جدول ۴). زیر واحد گاما پروتئین ATP- سینتاز میتوکندریایی پروتئینی ناپایدار و با نیمه عمر کمتر از ۲۰ ساعت در سلول است (جدول ۴). مجموعه ATP Synthase نقش مرکزی را در انتقال انرژی در سلول‌های زنده ایفا می‌کند.

پروتئین RubisCo large subunit- binding protein پروتئینی پایدار و با نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول می‌باشد (جدول ۴). این پروتئین دارای زیرواحد RuBisCo large subunit- binding protein subunit alpha, Chloroplastic است که پروتئینی پایدار و با نیمه عمر ۳ دقیقه در سلول می‌باشد. رویبیسکو، آنزیم کلیدی چرخه کالوین است و واکنش تبدیل دی-ریبولوز ۱ و ۵ بیس فسفات و دی‌اکسید کربن به دو مولکول ۳- فسفودی‌گلیسران را کاتالیز می‌کند. تنش‌های محیطی می‌توانند موجب غیرفعال شدن قابل برگشت یا غیر قابل برگشت رویبیسکو

این پروتئین به عناصر پاسخ‌دهنده به تنش‌های اسمزی متصل شده، باعث بیان چندین ژن می‌شود که در نهایت با اعمال تغییرات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک باعث ارائه پاسخ مناسب به تنش محیطی اعمال شده، می‌شود. آلفا توبولین پروتئینی پایدار با نیمه عمر بیشتر از ۲۰ ساعت می‌باشد (جدول ۲). ابرخانواده پروتئینی توبولین که از زیرخانواده‌های  $\alpha$ ،  $\beta$  و  $\delta$ - توبولین تشکیل شده است شامل پروتئین‌های بسیار حفاظت شده‌ای است که اجزای ساختاری و عملکردی اصلی میکروتوبول‌های یوکاریوتی را تشکیل می‌دهند (فیندرسن و همکاران، ۲۰۱۴).

از دیگر پروتئین‌های درگیر در تنش شوری که دچار تغییر بیان می‌شود می‌توان به Fructose- biphosphate aldolase اشاره نمود. این پروتئین در فتوسنتز نقش داشته و نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول دارد (جدول ۳) و در لوله آزمایش نیز پایدار است. این آنزیم واکنشی را کاتالیز می‌کند که نتیجه آن تشکیل ribulose-5- phosphate می‌باشد. سپس 5- ribulose phosphate فسفریله شده و RuBP را تشکیل می‌دهد و توسط RuBisCo استفاده شده و دوباره فاز اول که همان تثبیت کربن است، انجام می‌شود (تاموی و همکاران، ۲۰۰۳).

UDP- سالفوکوئینووز سینتاز پروتئینی پایدار بوده و نیمه عمر بیشتر از ۲۰ ساعت در سلول دارد (جدول ۳). گلیکو پپتید اسیدی، سالفوکوئینووسیل دی‌اسیل گلیسرول<sup>۱</sup> (SQDG) در غشاهای فتوسنتزی وجود دارد و متمایز از گلیکوپپتیدهای غیرباردار دیگر مثل مونوگالاکتو سیل دی‌اسیل گلیسرول و دی‌گالاکتوسیل دی‌اسیل گلیسرول است و نه تنها در میان موجودات فتوسنتز کننده هوازی، بلکه در بین موجودات فتوسنتز کننده غیرهوازی هم وجود دارد (Sato et al., 2003). Chlorophyll

1.Sulfoquinovosyl diacylglycerol

حاصل از بررسی آنزیم تریوز فسفات ایزومراز با نرم‌افزار ScanProsite در جدول ۶ ارائه شده است. در این پروتئین یک الگو و یک پروفایل تشخیصی داده شد.

در پروتئین تریوز فسفات ایزومراز یک دمین شنا سایی شده است. این دمین با عنوان TIM-like beta/ alpha barrel domains از خانواده triosephosphate isomerase می‌باشد. این دمین از ۲۵۰-۲۰۰ اسید آمینه تشکیل شده است و سایت فعال این آنزیم در مرکز شبکه است. مطالعات نشان می‌دهد که یک لیزین در نزدیکی محل فعال آنزیم، برای عملکرد آنزیم بسیار مهم است (ناگاراگان و ناناچار، ۲۰۲۰).

#### پروتئین Putative glycine decarboxylase subunit

نتایج حاصل از بررسی پروتئین Putative glycine decarboxylase subunit با نرم‌افزار ScanProsite در جدول ۷ ارائه شده است. در این پروتئین یک الگو و یک پروفایل تشخیصی داده شد.

جدول ۷ و نتایج حاصل از بررسی پروتئین Putative glycine decarboxylase subunit با نرم‌افزار CDD را نشان می‌دهد. در این پروتئین یک دمین شناسایی شده است. این دمین با عنوان glycine cleavage system protein GcvH از خانواده Biotinyl- lipoyl- domains می‌باشد. خانواده بیوتین کربوکسیلازها از گروهی از آنزیم‌ها تشکیل شده‌اند که از یک گروه پروتئینی متصل به بیوتین، به عنوان کوفاکتور استفاده می‌کنند (جیتراپاکدی و والاسی، ۲۰۰۳).

#### پروتئین Cu/Zn superoxide dismutase

مکان سلولی این پروتئین‌ها بیانگر آن است که نقش بسیار مهم آنتی اکسیدانی در اندامک‌های سلولی که منبع اصلی ROS هستند، ایفا می‌کنند (ها شیموتو و همکاران، ۲۰۰۹). نتایج حاصل از بررسی این پروتئین با نرم‌افزار ScanProsite در جدول ۸ ارائه شده است.

دمین شنا سایی شده با عنوان Copper/zinc superoxide dismutase (SOD) از خانواده Cu/Zn superoxide dismutase می‌باشد.

شوند. رویسکو غیرفعال شده غیرقابل برگشت بوسیله نسخه‌های جدید سنتز شده جایگزین می‌شود. به نظر می‌رسد که به واسطه ناپایدار بودن زیرواحدهای رویسکو، بیان آن‌ها در گیاه تحت تنش افزایش یابد. میزان بیان زیرواحد بزرگ رویسکو در شرایط تنش شوری افزایش می‌یابد. زیرواحدهای بزرگ رویسکو می‌توانند توسط گونه‌های اکسیژنی فعال تشکیل شده در جایگاه اتصال یون فلزی شکسته شوند (هاجدوچ و همکاران، ۲۰۰۱). پروتئین Ribulose -1,5 -bisphosphate carboxylase/ oxygenase small subunit پروتئینی ناپایدار و با نیمه عمر بیشتر از ۲۰ ساعت در سلول می‌باشد (جدول ۴). این پروتئین مربوط به زیرواحد کوچک رویسکو است که در متابولیسم کربن نقش دارد.

آنزیم تریوز فسفات ایزومراز کلروپلاستی پروتئینی پایدار با نیمه عمر بیش از ۲۰ ساعت در سلول می‌باشد (جدول ۴). تریوز فسفات ایزومراز واکنش تبدیل دو طرفه دی هیدروکسی استون فسفات و دی گلیسرآلدئیدتری فسفات را کاتالیز می‌کند.

#### بررسی تغییرات پس ترجمه‌ای و دمین‌های پروتئینی

##### آلفا توبولین

توبولین‌ها اجزای اصلی میکروتوبول‌ها هستند. این پروتئین‌ها دایمرهایی از دو زیر واحد مرتبط ( $\beta, \alpha$ ) می‌باشند. با بررسی پروتئین  $\alpha$ -توبولین به وسیله نرم‌افزار ScanProsite الگویی به نام Tubulin subunits alpha, beta and gamma signature شنا سایی شد (جدول ۵). این الگو در زیرواحدهای توبولین وجود دارد. توبولین‌ها به دو مولکول GTP از دو طرف خود متصل می‌شوند (جایگاه‌های E و N). در جایگاه  $E^{13}$ , GTP در طول اتصال به میکروتوبول هیدرولیز می‌شود. نزدیک این جایگاه ناحیه‌ای ثابت و غنی از گلیسین (GGGTGSG) در دو زنجیره وجود دارد و برای کنترل دسترسی به نوکلئوتیدها در جایگاه اتصال آنها الزامی است (حسی و همکاران، ۱۹۸۷).

نتایج حاصل از بررسی این پروتئین با نرم‌افزار CDD در شکل ۱ نمایش داده شده است. دمین شناسایی شده با نام PLN00221 زنجیره مربوط به  $\alpha$ -توبولین را نشان می‌دهد که از ابتدا تا انتهای توالی کشیده شده است.

##### پروتئین تریوز فسفات ایزومراز

تریوز فسفات ایزومراز یک دایمر است که از دو زیرواحد مشابه تشکیل شده است. هر زیر واحد دارای ۲۵۰ اسید آمینه است. نتایج

#### جدول ۴. خصوصیات فیزیکوشیمیایی پروتئین‌های درگیر در متابولیسم کربن و انرژی در گندم تحت تنش شوری

نام پروتئین	وزن مولکولی (kD)	pI	II	نیمه عمر
ATP synthase beta subunit	۵۹/۲۴	۵/۵۶	۳۳/۵۴	> ۲h
ATP synthase gamma subunit, chloroplastic	۱۳/۰۲	۴/۶۴	۵۰/۹۰	۳min
ATP synthase gamma subunit, mitochondrial	۳۵/۵۷	۹/۰۹	۵۹/۲۵	> ۲h
RuBisCo large subunit- binding protein	۵۷/۵۲	۴/۸۳	۲۷/۴۰	> ۲h
RuBisCo large subunit- binding protein subunit alpha, chloroplastic	۵۷/۳۹	۴/۸۳	۲۷/۷۸	۳min
Triosephosphate- isomerase	۲۶/۸۰	۵/۳۸	۲۶/۸۷	> ۲h
Ribulose- 1,5 -bisphosphate carboxylase/-oxygenase small subunit	۱۸/۵۳	۸/۸۳	۴۷/۰۹	> ۲h

#### جدول ۵. الگوها و پروفایل‌های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین Alpha tubulin

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل‌های شناسایی شده
Tubulin alpha chain (451 aa)	Tubulin subunits alpha, beta and gamma signature: TUBULIN Position: (142-148)	-

#### جدول ۶. الگوها و پروفایل‌های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین تریوز فسفات ایزومراز

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل‌های شناسایی شده
Triosephosphat- isomerase (253 aa)	Triosephosphat isomerase active site: TIM-1 Position: (164-174)	Triosephosphat isomerase (TIM) family profile: TIM-2 Position: (4- 247)

#### جدول ۷. الگوها و پروفایل‌های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین Putative glycine decarboxylase subunit

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل‌های شناسایی شده
Putative glycine decarboxylase subunit (201 aa)	2-oxo acid dehydrogenases acyltransferase component lipoyl binding site: LIPOYL Position: (81-110)	Biotinyl/lipoyl domain profile: BIOTINYLL- LIPOYL Pstion: (56-141)

#### جدول ۸. الگوها و پروفایل‌های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین Cu/Zn superoxide dismutase

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل‌های شناسایی شده
Cu/Zn superoxide dismutase (201 aa)	Copper/Zinc superoxide dismutase signature 1: SOD-CU-ZN-1 Position: (91-101) Copper/Zinc superoxide dismutase signature 2: SOD-CU-ZN-2 Position: (185-196)	-

#### پروتئین کالمودولین

دمین شناسایی شده دمین متصل شونده به کلسیم می‌باشد و دارای ساختار مارپیچ حلقه‌ای<sup>۴</sup> است و به طور کلی به عنوان سوپراخانواده پروتئین Calmodulin شناخته می‌شوند. یافته‌ها نشان می‌دهد (لیو و ژائو، ۱۹۹۸). کالمودولین در ساختار خود دارای ۴ ناحیه اتصال به  $Ca^{2+}$  با دمین Calmodulin است.

سوپراکسید دیسموتازها، متالو- پروتئین‌های فراگیر هستند که با کاتالیزاسیون محلول سوپراکسید در اکسیژن مولکولی و پراکسید هیدروژن از آسیب رادیکال‌های آزاد به واسطه اکسیژن جلوگیری می‌کنند. دامنه N ترمینال دمین شناسایی شده، در آزادسازی یون مس متصل شده در دامنه C ترمینال نقش دارد (Skopp *et al.*, 2019).

#### پروتئین Fructose- bisphosphate aldolase

براساس نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل الگوها و پروفایل‌ها توسط نرم‌افزار ScanProsite برای پروتئین فروکتوز- بیس فسفات آلدولاز یک الگو شناسایی شد. این نتایج در جدول ۱۰ ارائه شده است.

براساس نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل الگوها و پروفایل‌ها توسط نرم‌افزار ScanProsite برای پروتئین کالمودولین، یک پروفایل و یک الگو شناسایی شد. این نتایج در جدول ۹ ارائه شده است.

#### جدول ۹. الگوها و پروفایل‌های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین کالمودولین

1. Helix- loop- helix

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل های شناسایی شده
Calmodulin (149 aa)	EF- hand calcium-binding domain: EF- HAND- 1 Position: (21-33, 57-69, 94-106,130-142)	EF- hand calcium-binding domain profile: EF- HAND- 2 Position: (8-43, 44-79, 81-116, 117-149)

### جدول ۱۰. الگوها و پروفایل های شناسایی شده توسط نرم افزار ScanProsite در پروتئین Fructose- biphosphate aldolase

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل های شناسایی شده
Fructose- biphosphate aldolase 6, cytosolic (358 aa)	Fructose- biphosphate aldolase class- I active site: ALDOLASE-CLASS-I Position: (217-227)	-

در این دمین برای اتصال به پروتئین وجود دارد که با آمینو اسیدهای هیدروفوبیک واکنش می‌دهد (وانگ و همکاران، ۲۰۰۴).

در پروتئین فروکتوز- بیس فسفات آلدولاز یک دمین شناسایی شده است. این دمین با عنوان Fructose- biphosphate aldolase (PLN02455) TIM superfamily از خانواده TIM می‌باشد. براساس تحقیقات روسلان و همکاران (روسلان و همکاران، ۲۰۱۷). مشخص شد که دمین شناسایی شده، یک دمین کاتالیتیکی متعلق به گروه کلاس 1 آلدولاز است که در انتهای N پروتئین حاوی ۱۰ اسید آمینه می‌باشد که در سایت فعال فروکتوز- بیس فسفات محافظت شده است.

### پروتئین Hsp 70- Hsp 90 Organizing Protein

پروتئین‌های شوک حرارتی در زمره چپرون‌های مولکولی بوده و باعث پایداری و بهبود پیچ خوردگی دوباره پروتئین‌هایی می‌گردد که در طی تنش‌های گوناگون باز و تجزیه شده‌اند. این پروتئین‌ها نقش تعیین کننده در حفاظت گیاه علیه تنش برای برگرداندن پروتئین‌ها به شکل طبیعی اولیه آنها و در نتیجه هموستازی سلول بر عهده دارند (وانگ و همکاران، ۲۰۰۴). نتایج حاصل از بررسی این پروتئین با نرم‌افزار ScanProsite در جدول ۱۱ ارائه شده است.

در پروتئین شوک حرارتی دمین شناسایی شده با عنوان STII متعلق به خانواده STII می‌باشد. حفاظت شدگی دمین شناسایی شده، دلالت بر نقش حیاتی آن در کارکرد بیولوژیکی دارد. یک شیار

### جدول ۱۱. الگوها و پروفایل های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین Hsp 70- Hsp 90 organizing

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل های شناسایی شده
Hsp70-Hsp 90 organizing protein (581 aa)	-	TPR repeat profile: TPR Position: (2-35, 36-69, 70-103, 253-286, 287-320, 332-365, 392-425, 426-459) TPR repeat region circular profile: TPR- REGION Position: (2-103, 253-493)

### جدول ۱۲. الگوها و پروفایل های شناسایی شده توسط نرم‌افزار ScanProsite در پروتئین 2-Cys proxiredoxin BAS1, chloroplastic

نام پروتئین	الگوهای شناسایی شده	پروفایل های شناسایی شده
2-Cys proxiredoxin BAS1, chloroplastic (210 aa)	-	Thioredoxin domain profile: THIOREDOXIN-2 Position: (18-177)

**پروتئین 2- Cys proxiredoxin BAS1, chloroplastic**  
نتایج حاصل از بررسی این پروتئین با نرم‌افزار ScanProsite در جدول ۱۲ ارائه شده است. پراکسی ردوکسین‌ها که به اختصار Prxs هم نامیده می‌شوند، یک خانواده پروتئینی فراگیر از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند که سطح پراکسید تولید شده توسط سیتوکین‌ها را کنترل کرده و در نتیجه ترانسسانی پیام را میانجیگری می‌کنند. Prxs به طور عمده در اندامک‌هایی نظیر کلروپلاست و میتوکندری مکان‌یابی شده‌اند. Prxs پراکسیدازهای مبتنی بر تیول هستند که قادر به مهار  $H_2O_2$  می‌باشند. این آنزیم‌ها، کنترل و آغاز سیگنال‌دهی سلولی موثر بر فتوسنتز، بیان ژن‌های هسته‌ای وابسته به کلروپلاست و میتوکندری و فعال سازی آنزیم‌های چرخه کالوین را بر عهده دارند (دیتز، ۲۰۰۸). مورگان و ویل در مطالعه‌ای بیان کردند (مورگان و ویل، ۲۰۰۷)، اعضای خانواده Prxs، پروتئین چند منظوره‌ای را رمزگذاری می‌کنند که می‌توانند به عنوان تنظیم‌کننده انتقال علامت، چپرون‌های مولکولی و تنظیم‌کننده پاسخ به آسیب به DNA تحت تنش اکسیداتیو در مخمر و گیاهان عمل کنند.

و تقسیم سلولی ضروری است. پروتئین تریوز فسفات ایزومراز کلروپلاستی به علت نیاز به انرژی جهت سمیت زدایی و بازسازی آسیب‌های ناشی از تخریب اکسیداتیو، نقش مهمی در تحمل به تنش شوری در گندم دارد. پروتئین Putative glycine decarboxylase به عنوان یکی از آنزیم‌های چرخه گلی اکسالات و نیز به دلیل مشارکت در بیوسنتز اسیدآمینه‌ها، از پروتئین‌های مهم برای افزایش توان تحمل گیاه گندم به تنش شوری می‌باشد. پروتئین Cn/Zn superoxide dismutase، پروتئینی با ۲۰۱ اسیدآمینه و وزن مولکولی ۲۰kDa می‌باشد. تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیکی نشان داد که این پروتئین دارای دو الگو به نام‌های SOD- CU- ZN- 1 و SOD- CU- ZN- 2 و یک دمین به نام Copper/ Zinc superoxide dismutase می‌باشد و از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مهم در تحمل به تنش شوری در گندم می‌باشد. بنابراین به نظر می‌رسد که تنش شوری تاثیر چشمگیری در تغییرات بیان پروتئین‌های مربوط به دفاع آنتی‌اکسیدانی داشته و به سبب آن یکی از مهمترین عوامل محدودکننده رشد گیاهی در گندم محسوب می‌شود. پروتئین فروکتوز بین فسفات آلدولاز به عنوان یکی از آنزیم‌های موثر در کاهش اثرات سمی ROSها، از پروتئین‌های مهم در تحمل گیاه گندم به تنش شوری می‌باشد. پروتئین شوک حرارتی Hsp 70- Hsp 90 organizing protein، پروتئینی است با ۵۸۱ اسیدآمینه و وزن مولکولی ۶۵kDa که از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مهم در تحمل تنش شوری در گندم می‌باشد. پروتئین 2-Cys peroxiredoxin BAS1، پروتئینی است با ۲۱۰ اسیدآمینه و وزن مولکولی ۲۳kDa که در تحمل به تنش شوری در گندم موثر می‌باشد.

پروتئین chloroplastic و 2-Cys proxiredoxin BAS1 توسط این نرم‌افزار یک دمین شناسایی شده است. این دمین با عنوان Peroxiredoxin Typical 2-Cys PRX subfamily (PRX) family از خانواده Thioredoxin-like می‌باشد. تیوردوکسین در گندم، جو و لگوم‌هایی چون Medicago truncatula، به عنوان پروتئین تنظیمی مرکزی در بذرها، عمل می‌نماید. اسیدآمینه والین، بیشترین اسیدآمینه موجود در این پروتئین می‌باشد (لی و همکاران، ۲۰۰۹).

### نتیجه گیری

خصوصیات فیزیکی شیمیایی پروتئین‌های درگیر در تنش شوری نشان داد این تنش طیف وسیعی از پروتئین‌ها با ویژگی‌های بسیار متفاوت از هم را در بر می‌گیرد و شامل پروتئین‌های با وزن مولکولی سنگین و سبک، پایدار و ناپایدار، دارای نیمه عمر طولانی و کوتاه و دارای نقطه ایزوالکتریک متفاوت از هم می‌شود. خواص فیزیکی شیمیایی پروتئین‌ها اطلاعات خوبی از چگونگی عملکرد آنها در سیستم زنده ارائه می‌کند. امروزه با مهندسی پروتئین اسید آمینه‌های آبریز و آبدوست می‌توان بار یونی، پیوند هیدروژنی و نیروهای واندروالسی و در نهایت ساختار فضایی پروتئین را تغییر داده و از این تغییرات در تحمل گیاهان به تنش های مختلف محیطی بهره برد.

پروتئین آلفا توبولین به عنوان یک مونومر دارای یک الگو به نام TUBULIN و یک دمین به نام PLN00221 می‌باشد. توبولین، بخش عمده میکروتوبول‌ها را ایجاد می‌کند که برای رشد

### منابع

- Bateman, A., Coin, L., Durbin, R., Finn, R. D., Hollich, V., Griffiths-Jones, S., Khanna, A., Marshall, M., Moxon, S., & Sonnhammer, E. L. (2004). The Pfam protein families database. *Nucleic Acids Research*, 32: 138-141.
- Boutet, E., Lieberherr, D., Tognolli, M., Schneider, M., Bansal, P., Bridge, A.J., Poux, S., Bougueleret, L., & Xenarios, I. (2016). UniProtKB/Swiss-Prot, the manually annotated section of the UniProt KnowledgeBase: how to use the entry view. *Plant bioinformatics: methods and protocols*, pp.23-54.
- Abdullinasab, M., & Mortezaei, M. (2021). Bioinformatics study of LEA proteins involved in tolerance to drought stress in barley (*Hordium vulgare* L.) and rice (*Oryza sativa* L.). *Agricultural Biotechnology Journal*, 13(1), 159-182. doi: 10.22103/jab.2021.15483.1208
- Arnold, K., Bordoli, L., Kopp, J., Schwede, T. (2006). The SWISS-MODEL workplace: A web-based environment for protein structure homology modeling. *Bioinformatics*, 22(2), 195-201.
- Banci, L., Bertini, I., Cramaro, F., Del Conte, R., & Silvia Viezzoli, M. (2002). The solution structure of reduced dimeric copper zinc superoxide dismutase. *European Journal Biochemistry*, 269: 1905-1915.

- Cantelli, G., Cochrane, G., & Brooksbank, C. (2021). The universal protein knowledgebase in 2021. *Nucleic Acids Research*, *49*(12), 6811-6816. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa1100>.
- Caruso, G., Cavaliere, C., Guarino, C., Gubbiotti, R., Foglia, P., & Lagana, A. (2008). Identification of changes in *Triticum durum* L. leaf proteome in response to salt stress by two-dimensional electrophoresis and MALDI-TOF mass spectrometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, *391*: 381-390.
- Chang, J., & Baldi, P. (2006). A machine learning information retrieval approach fold recognition. *Bioinformatics*, *22*(12), 1456-1463.
- Claverie, J.M., & Notredame, C. (2011). *Bioinformatics for Dummies*, 2<sup>nd</sup> Edition 18. Wiley Pub.
- Dietz, K.J. (2008). Redox signal integration: from stimulus to networks and genes. *Plant Physiology*, *133*: 459-468.
- Dorothea, B., & Ramanjulu, S. (2005). Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *24*(1): 23-58.
- Fellerer, C., Schongrubler, K., Soll, J., & Schwenkert, S. (2011). Cytosolic HSP90 cochaperones HOP and FKBP interact with freshly synthesized chloroplast preproteins of *Arabidopsis*. *Molecular Plant*. doi: 10.1093/mp/ssr037. Epub 2011 May 18.
- Findeisen, P., Muhlhausen, S., Dempewolf, S., Hertzog, J., Zietlow, A., Carlomango, T., & Kollmar, M. (2014). six subgroups and extensive recent duplications characterize the evolution of the eukaryotic tubulin protein family. *Genome Biology*, *6*(9): 2274-2288.
- Finn, R. D., Bateman, A., Clements, J., Coggill, P., Eberhardt, R.Y., & Eddy, S.R. (2014). Pfam: the protein families database. *Nucleic Acids Research*, *42*, 222-30.
- Fleissner, R., Metzler, D., & Van Haeseler, A. (2005). Simultaneous statistical multiple alignment and phylogeny reconstruction. *Systematic Biology*, *54*(4), 548-561.
- Glaser, F., Pupko, T., Paz, I., Bell, R.E., Bechor-Shental, D., Martz, E., & Ben-Tal, N. (2003). ConSurf: Identification of functional regions in proteins by surface-mapping of phylogenetic information. *Bioinformatics Application Note*, *19*(1), 163-164.
- Hajduch, M., Rakwal, R., Agrawal, G.k., Yonekura, M., & Pretova, A. (2001). High-resolution two-dimensional electrophoresis separation of proteins from metal-stressed rice (*Oryza sativa* L.) leaves: Drastic reductions/fragmentation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and induction of stress-related proteins. *Electrophoresis*, *22*, 2824-2831.
- Hashimoto, M., Toorchi, M., Matsushita, K., Iwasaki, Y., & Komatsu, S. (2009). Proteome analysis of rice root plasma membrane and detection of cold stress responsive proteins. *Protein and Peptide Letters*, *16*, 685-697.
- Hesse, J., Thierauf, M., & Ponstingl, H. (1987). Tubulin sequence region beta 155-174 is involved in binding exchangeable guanosine triphosphate. *Journal of Biology Chemistry*, *262*, 15472-15475.
- Hoffer, I. (2011). How much protein do parenteral amino acid mixtures provide? *The American Journal of Clinical Nutrition*, *94*, 1396-1398.
- Hulo, N., Bairoch, A., Bulliard, V., Cerutti, L., Cuče, B., De Castro, E., Lachaize, C., Langendijk-Genevaux, P.S., & Sigrist, C.J.A. (2007). The 20 years of PROSITE. *Nucleic Acids Res.* *36* (Database issue): D245-9. doi:10.1093/nar/gkm977
- Jitrapakdee, S., & Wallace, J.C. (2003). The biotin enzyme family: conserved structural motifs and domain rearrangements. *Current Protein and Peptide Science*, *4*(3), 217-229.
- Jonak, C., Okresz, L., Bogre, L., & Hirt, H. (2002). Complexity, cross talk and integration of plant MAP kinase signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, *5*, 415-424.
- Letunic, I., Copley, R.R., Plis, B., Pinkert, S., Schultz, J., & Boork, P. (2006). SMART 5: Domains in the context of genomes and networks. *Nucleic Acids Research*, *34*(1), 257-260.
- Li, Y.C., Ren, J.P., Cho, M.J., Zhou, S.M., Kim, Y.B., & Buchanan, B.B. (2009). The level of expression of thioredoxin is linked to fundamental properties and applications of wheat seeds. *Molecular Plant*, *3*: 430-441.
- Liu, J., & Zhu, J.-K. (1998). A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science*, *280*(5371), 1943-1945.
- Marchler-Bauer, A., Anderson, J.B., Chitsaz, F., Derbyshire, M.K., DeWeese-Scott, C., Fong, J.H., Geer, L.Y., Geer, R.C., Gonzales, N. R., & Gwadz, M. (2009). CDD: specific functional annotation with the Conserved Domain Database. *Nucleic Acids Research*, *37*, 205-210.
- Morgan, B.A., & Veal, E.A. (2007). Functions of typical 2-Cys peroxiredoxins in yeast. *Subcell Biochemistry*, *44*, 253-256.
- Mulder, N.J., Apweiler, R., Attwood, T.K., Bairoch, A., Binns, D., Bradley, P., Bork, P., Bucher, P., Cerutti, L., Copley, R., Courcelle, E., Das, U.,

- Durbin, R., Fleischmann, W., Gough, J., Haft, D., Harte, N., Hulo, N., Kahn, D., Kanapin, A., Krestyaninova, M., Lonsdale, D., Lopez, R., Letunic, I., Madera, M., Maslen, J., McDowall, J., Mitchell, A., Nikolskaya, A.N., Orchard, S., Pagni, M., Ponting, C.P., Quevillon, E., Selengut, J., Sigrist, C.J.A., Silventoinen, V., Studholme, D.J., Vaughan, R., & Wu, C.H. (2005). Inter Pro, progress and status in 2005. *Nucleic Acids Research*, 33(1), 201-205.
- Nagarajan, D., Nanajkar, N. 2020. Encyclopedic Review Article. *Wiki Journal of Science*. doi: 10.15347/wjs/2020.004.
- Noble, J., & Bailey, M. (2009). Quantitation of protein. *Methods in Enzymology*, 463, 73-95.
- Quevillon, E., Silventoinen, V., Pillai, S., Harte, N., Mudler, N., Apweiler, R., & Lopez, R. (2005). InterProScan: protein domains identifier. *Nucleic Acids Research*, 33, 116-120.
- Rakhit, R., & Chakrabarty, A. (2006). Structure, folding, and misfolding of Cu-Zn superoxide dismutase in amyotrophic lateral sclerosis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)- Molecular Basis of Disease*, 1762 (11- 12), 1025-1037.
- Roslan, H.A., Hossain, M.D., & Gerunsin, J. (2017). Molecular and 3D- Structural Characterization of Fructose-1, 6-Bisphosphate Aldolase Derived From Metroxylon Sagu. *Brazilian archives of Biology and Technology*.
- Skopp, A., Stefanie, D., boyd, M., Liu. L., Duane, D., & Winkler, D. (2019). Copper-zinc superoxide dismutase (Sod 1) activation terminates interaction between its copper chaperone (Ccs) and the cytosolic metal-binding domain of the copper importer Ctr1. *BioMetals*. doi.org/10.1007/s 10534-0914-00206-3.
- Shigeoka, S., Ishikawa, T., Tamoi, M., Miyagawa, Y., Tekeda, T., Yabuta, T., Yabuta, Y., & Yoshimura, K. (2002). Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. *Journal Experimental Botany*, 53(372), 1305-1319.
- Sato, K., Sato, M., & Nakano, A. (2003). Rer1p, a retrieval receptor for ER membrane proteins, recognizes transmembrane domains in multiple modes. *Molecular Biology of the Cell*, 14(9), 3605-16. DOI: 10.1091/mbc.e02-12-0777.
- Stone, S. (2019). Role of the ubiquitin proteasome system in plant response to obiotic stress. *International Review of Cell and Molecular Biology*, 343, 65-110.
- Tammam, A.M.F., & Hemeda, M. (2008). Study of salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar banysaifl. *Australian Journal of Crop Science*, 1(3), 115-125.
- Tamoi, M., Nagaoka, M., Yabuta, Y., & Koizumi, N. (2003). Osmotic stress tolerance of transgenic tobacco expressing a gene encoding a membrane-located receptor-like protein from tobacco plants. *Plant Physiology*, 131, 454-462.
- Turhan, H., & Baser, I. (2004). *In vitro* and *vivo* water stress in sunflower, *Helianthus annuus* L. *Helia*, 27, 227-236.
- Tuteja, N., & Sopory, S.K. (2008). Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3(8), 525-536.
- Tyerman, S. D., Niemiets, C. M., & Bramley, H. (2002). Plant aquaporins: Multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant, Cell and Environment*, 21, 173-194.
- Wang, W., Vinocur, B., Soseyov, O., & Altman, A. (2004). Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science*, 9, 244-252.
- Yildiz, M. (2007). Two-dimensional electrophoretic analysis of Soluble leaf proteins of a salt sensitive (*Triticum aestivum*) and a salt tolerant (*Triticum aestivum*) cultivar in response to NaCl stress. *Journal of Intergrative Plant Biology*, 49(7), 975-981.
- Zdobnov, E.M., & Apweiler, R. (2001). InterProScan-an integration platform for the signature-recognition methods in InterPro. *Bioinformatics*, 17(9), 847-848.



**REVIEW ARTICLE**

# Strategies of Barley Improvement under water stress: Responses, Approaches and Management

Zohre Hajibarat<sup>1</sup>, Abbas Saidi<sup>1\*</sup>, Mohammad Reza Ghaffari<sup>2</sup>, Mehrshad Zienalabedini<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Molecular Cell Biology, Faculty of Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran.

<sup>2</sup>Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Department of Systems and Synthetic Biology, Karaj, Iran. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Iran

**Correspondence**

Abbas Saidi

Email: [abbas.saidi@gmail.com](mailto:abbas.saidi@gmail.com)

**How to cite**

Hajibarat, Z., Saidi, A., Ghaffari, M. R., & Zienalabedini, M. (2024). Strategies of Barley Improvement under water stress: Responses, Approaches and Management. *Crop Biotechnology*, 13(45), 77-98.

**ABSTRACT**

Plants use a variety of strategies to cope with abiotic stress, depending on the species and the growth of the plant. Abiotic stresses such as drought is the most important stress that affects yield of agricultural products. In addition, drought stress is one of the main limiting factors in plant growth, it can also inhibit respiration, photosynthesis, and thus affects the growth and physiological metabolism of plants. Plants activate several mechanisms such as morphological and structural changes as well as the expression of drought-resistant genes, the synthesis of hormones and osmotic regulators to reduce drought stress. Drought accelerates grain leaf senescence, altering the expression of thousands of genes and ultimately affecting grain protein content and grain yield. However, the genotypic variability exists for drought induced disruption and tolerance in barley. In this review, the approaches can help for improving barley genotypes in response to drought stress through breeding and physiological traits, genetic engineering, and marker-assisted selection (MAS). We detected genes and proteins involved in response to drought-tolerance using proteomics, transcriptomics and metabolomics approaches. Also, the introduced Quantitative Traits Loci (QTLs) related to yield and Stay green and physiological traits found in this study can be used for MAS in barley improvement for drought tolerance in the future. In particular, comparative studies of genetically diverse germplasm exposed to adverse conditions such as drought provide valuable insights into plant responses to stress and create information on biochemical pathways involved in adaptation to environmental limitations. Proper evaluation of omics data can help the biomarker discovery.

**KEY WORDS**

Barley, Omics, Physiological Traits, Seed Filling, Marker-Assisted Selection.

نشریه علمی

## زیست فناوری گیاهان زراعی

«مقاله مروری»

# استراتژی‌های اصلاح جو تحت تنش خشکی: پاسخ‌ها، رویکردها و مدیریت

زهره حاجی‌برات<sup>۱</sup>، عباس سعیدی<sup>۱\*</sup>، محمدرضا غفاری<sup>۲</sup>، مهرشاد زین‌العابدینی<sup>۲</sup>

### چکیده

گیاهان بسته به نوع و رشد گیاه، از استراتژی‌های مختلفی برای مقابله با استرس غیر زنده استفاده می‌کنند. تنش خشکی یکی از مهمترین تنش‌های غیر زنده می‌باشد که بر عملکرد محصولات کشاورزی تأثیر می‌گذارد. علاوه بر این، تنش خشکی یکی از اصلی‌ترین عوامل محدود کننده در رشد گیاه است و می‌تواند تنفس و فتوسنتز را مهار کند و بنابراین بر رشد و متابولیسم فیزیولوژیکی گیاهان تأثیر گذارد. گیاهان چندین مکانیسم مانند تغییرات مورفولوژیک کنند. خشکی پیری برگ را تسریع و بیان هزاران ژن را تغییر داده و بر میزان پروتئین دانه و عملکرد دانه تأثیر می‌گذارد. با این حال، تنوع ژنوتیپی برای تحمل ناشی از خشکی در جو وجود دارد. در این بررسی، این رویکردها می‌توانند به بهبود ژنوتیپ‌های جو در پاسخ به تنش خشکی از طریق اصلاح و صفات فیزیولوژیکی، مهندسی ژنتیک و انتخاب به کمک نشانگر (MAS) کمک کنند. ژن‌ها و پروتئین‌های دخیل در پاسخ به تحمل خشکی را با استفاده از پروتئومیکس، ترنسکریپتومیکس و رویکردهای متابولومیکس در این مطالعه آورده شد. همچنین، QTL (مکان صفات کمی) های معرفی شده مربوط به عملکرد و صفات سبزماندگاری و فیزیولوژیکی موجود در این مطالعه می‌توانند برای بهبود جو در تحمل خشکی در آینده استفاده شوند. ابزارهای امیکس قدرتمندی برای تجزیه و تحلیل واکنش‌های گیاه به محرک‌های مختلف محیطی وجود دارد. به‌ویژه مطالعات مقایسه‌ای ژرم‌پلاسماهای متنوع ژنتیکی که در معرض شرایط نامطلوب مانند خشکی قرار می‌گیرند، بینش‌های ارزشمندی را در مورد پاسخ‌های گیاه به تنش ارائه می‌دهند و ارزیابی مناسب داده‌های امیکس می‌تواند به فرآیند کشف نشانگرهای زیستی کمک کند.

### واژه‌های کلیدی

جو، امیکس، صفات فیزیولوژیکی، پر شدن بذر، انتخاب به کمک نشانگر.

<sup>۱</sup>گروه زیست سلولی مولکولی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران.  
<sup>۲</sup>گروه زیست‌شناسی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.

نویسنده مسئول:

عباس سعیدی

رایانامه: [abbas.saidi@gmail.com](mailto:abbas.saidi@gmail.com)

استناد به این مقاله:

حاجی‌برات، زهره؛ سعیدی، عباس؛ غفاری، محمدرضا و زین‌العابدینی، مهرشاد (۱۴۰۳). استراتژی‌های اصلاح جو تحت تنش خشکی: پاسخ‌ها، رویکردها و مدیریت. فصلنامه علمی زیست فناوری گیاهان زراعی، ۱۴(۴۵)، ۷۷-۹۸.

## مقدمه

شرایط تنش، گرده‌افشانی و پر شدن دانه در جو به منبع ذخایر کربوهیدراتی بستگی دارد که عمدتاً در ساقه ذخیره شده و طی پر شدن دانه به دانه‌ها منتقل می‌شوند (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). با توجه به کاهش سریع فتو سنتز پس از گلدهی، محدود کردن سهم جذب فعلی در پر شدن دانه در شرایط خشکی، ساقه به طور بالقوه می‌تواند بیش از ۵۰ درصد از عملکرد دانه را به همراه داشته باشد. به طور کلی، پر کردن بذر به تامین کربن از دو منبع بستگی دارد: کربوهیدرات‌های پس از گرده‌افشانی که مستقیماً به دانه منتقل می‌شوند (فتو سنتز جاری) و انتقال مجدد مواد ذخیره‌سازی از ساقه (Esmailpour-Jahromi *et al.*, 2012; Saidi *et al.*, 2021). جو دارای مکانیسم‌های کارآمدتری در برابر کمبود آب نسبت به سایر غلات است و نسبت به سایر غلات تحمل خشکی نسبی بالاتری دارد. در مناطق کم بارش، وجود تنش خشکی در طول رشد گیاه معمول است. از آنجایی که تولید این محصول به دلیل تنش خشکی در پایان فصل و دماهای بالا محدود می‌شود، محققان در پی شناسایی ارقامی با پتانسیل عملکرد بالا و ویژگی‌های فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی مناسب برای مقابله با تنش خشکی هستند (Obidiegwu *et al.*, 2015). تنش خشکی می‌تواند فتوسنتز گیاه را کاهش دهد و در نتیجه با کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش سنتز رویب سکو و افزایش تخریب پروتئین آن و کاهش قابل توجه کلروفیل و پیری برگ، عملکرد دانه را کاهش دهد (Farooq *et al.*, 2017). چندین آزمایش نشان داده‌اند که پاسخ روزنه اغلب با رطوبت خاک مرتبط است و این نشان‌دهنده آن است که انجام اتولوژی تا حد زیادی به سیگنال‌های شیمیایی بین ریشه و ساقه و ABA وابسته است (Hasanuzzaman *et al.*, 2013; Farooq *et al.*, 2014; Gaur *et al.*, 2015).

ظرفیت فتوسنتزی، کارایی استفاده از کربن و تنفس باعث تفاوت در تجمع منبع ذخیره کربوهیدرات در ساقه گندم در بین ژنوتیپ‌ها می‌شود (Xue *et al.*, 2008). به این ترتیب، وارسته‌های متحمل گندم می‌توانند با استفاده از انتقال مجدد کربن به عنوان منبع ثانویه، رابطه‌ای بین جذب کربن دی‌اکسید (منبع) و عملکرد دانه (ذخیره) تحت تنش خشکی ایجاد کنند (Schnyder 1993; Blum 1998; Gebbing & Schnyder, 1999). نشان داده‌است که پس از گرده‌افشانی، هیدرولیز فروکتان به ساکارز و فروکتوز برای حفظ سرعت پر شدن دانه افزایش می‌یابد،

جو چهارمین محصول غلات از لحاظ تولید در جهان پس از گندم، ذرت و برنج است (FAO, 2020). استفاده از دانه غلاتی مانند جو به عنوان مدل مناسبی برای استفاده در مطالعات مرتبط به خشکی است. همچنین سادگی ژنوم جو نسبت به غلات دیگر و در دسترس بودن توالی ژنوم آن اطلاعات ارزشمندی را در اختیار اصلاحگران مولکولی قرار داده است (Ghaffari *et al.*, 2016). تنش خشکی یکی از مهمترین عوامل محدود کننده محیط برای رشد و بهره‌وری گیاه به ویژه در زمان گلدهی و پر شدن دانه جو است. تنش خشکی بعد از عوامل بیماری‌زا، دومین عامل اصلی کاهش عملکرد دانه است (Liliane and Charles, 2020). در شرایط خشکی، اهمیت ذخایر ساقه و انتقال مجدد به دلیل فتوسنتز محدود افزایش می‌یابد و سهم آنها در تولید محصول نهایی قابل توجه خواهد بود (Sehgal *et al.*, 2018). از آنجایی که بافت ساقه جو منبع غالب در مراحل اولیه پر شدن بذر به دلیل ذخیره کربوهیدرات است، منبع کربنی مهمی برای پر شدن دانه است و در شرایط رطوبت کافی می‌تواند تقریباً ۲۰ درصد عملکرد دانه را تامین کند. در شرایط تنش خشکی انتهایی، انتقال مجدد کربوهیدرات‌ها از منابع ذخیره شده در ساقه جو به دانه‌ها می‌تواند حدود ۴۰ درصد عملکرد دانه را افزایش دهد. برای بررسی مکانیسم مولکولی ذخیره ساقه در پاسخ به شرایط تنش خشکی می‌توان از صفات فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و صفات مولکولی استفاده کرد. دانشمندان نمی‌توانند ارقام مقاوم به تنش را برای تحمل تنش‌های مختلف به تنهایی با استفاده از روش‌های مرسوم مانند اصلاح رها سازی کنند (Bita and Gerats, 2013). این وضعیت از سه مشکل مربوط به ماهیت تنش خشکی ناشی می‌شود. ۱) غربالگری ارقام متحمل به خشکی به شرایط محیطی مانند آب و هوا، شیمی خاک و بافت خاک بسیار حساس است. ۲) با شروع تنش خشکی، تمام بافت‌های گیاهی تحت تأثیر قرار می‌گیرند که منجر به پاسخ‌های متعدد و کنترل ژنتیکی پیچیده خشکی می‌شود و ۳) توزیع بارندگی در طول چرخه رشد گیاه ناهمگن است و گیاهان ممکن است در طول مراحل رویشی یا زایشی با خشکی مواجه شوند که اساساً با چالش‌های متفاوتی روبرو هستند (Hussain *et al.*, 2018). بنابراین، صفات سازگار با خشکی در محیط‌های خاص ممکن است متفاوت باشد و اساس ژنتیکی پاسخ‌های گیاه به خشکی شامل بسیاری از عملکردهای ژنتیکی است که با در دسترس بودن آب تنظیم می‌شوند. در

به طور طبیعی کاهش می‌یابد. بنابراین، فتوسنتز جاری کاهش می‌یابد و گیاه برای پر کردن دانه‌ها به کربوهیدرات نیاز دارد و از طریق ذخیره ساقه و انتقال مجدد کربن و نیتروژن تامین می‌شود (Zia *et al.*, 2020). درک بهتر پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مولکولی ارقام متحمل به تنش خشکی و طراحی استراتژی‌هایی برای توسعه ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی در برنامه‌های اصلاحی مفید خواهند بود (Sandhu and Kumar, 2017). برای افزایش تحمل جو به تنش، برخی از صفات را می‌توان در شرایط تنش مانند فاکتورهای عملکرد مانند زیست توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت، و صفات فیزیولوژیکی محتوای کلروفیل، بیوسنتز فروکتان، راندمان انتقال مجدد، نسبت انتقال مجدد، طول میانگره، عمودی و سیستم‌های ریشه‌دهی جانبی و ظرفیت فتوسنتزی در طی پر شدن دانه، تجمع پرولین و قندهای محلول و اسمولالیت در طول گلدهی بهبود بخشید (شکل ۲). تجزیه و تحلیل مکان صفات کمی به طور موثر فرآیندهای انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش را افزایش می‌دهد (Hütsch *et al.*, 2019; Ndlovu *et al.*, 2021). تجزیه و تحلیل مکان صفات کمی بر اساس شناسایی همبستگی‌های آماری بین یک صفت فنوتیپی کمی و نشانگرهای مولکولی خاص در ژنوم است (Rao *et al.*, 2012). تنش خشکی ممکن است منجر به کاهش سطح برگ و وزن خشک و افزایش رشد ریشه شود. در طول دوره پر شدن دانه جو، تنش خشکی منجر به کاهش تعداد سنبله‌های بارور و کاهش تعداد کل پنجه‌ها می‌شود. گیاهان همچنین با تسریع رشد خود برای کوتاه کردن دوره رشد، کاهش زمان پر شدن دانه‌های جو، که منجر به بلوغ محصول می‌شود، با تنش خشکی سازگار می‌شوند (Hammad *et al.*, 2014).

ژرم پلاسما بانک ژن، پتانسیل زیادی برای شناسایی آلل‌های جدید برای تحمل به استرس دارد. در مطالعه‌ای نشان داده شد که مجموعه متنوعی از ۲۱۴ ژنوتیپ از بانک ژن ملی هند برای تحمل به خشکی در شرایط هیدروپونیک و مزرعه غربالگری شدند. پاسخ تنش جمعی از نظر فنوتیپ بهتر ریشه، صفات فیزیولوژیکی و زراعی که ژنوتیپ‌های IC113045، EC578521، IC582699، EC492318، EC578711، EC667420، IC393949، IC393949 و IC393949، IC393949 و IC3939420، IC393949، IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980، IC39394980 و IC39394980 دارای تنوع آلی می‌باشند. تنوع آلی بیشتر ژن کاندید، *Hordeum*

به‌ویژه زمانی که فتوسنتز فعلی تحت تنش آبی به شدت مختل می‌شود. تنظیم پیچیده ژن‌های مسیر فروکتان و وضعیت کلی گلوکز گیاه تحت تنش خشکی مشاهده شده است (Yang *et al.*, 2020). محصولات جو که در مناطق نیمه خشک رشد می‌کنند ممکن است در طول رشد، به ویژه در هنگام گلدهی و پرشدن بذر، دچار کم‌آبی شوند، که این امر آنها را بیشتر به کربوهیدرات‌های محلول در آب وابسته می‌کند. کربوهیدرات‌های محلول در آب عبارتند از فروکتان، گلوکوزو ساکارز. فروکتان‌ها مهم‌ترین کربوهیدرات‌های ذخیره شده هستند (Hübner *et al.*, 2015; Goggin and Setter, 2004). مطالعات قبلی نشان داده‌است که ماده خشک پداتکل در چندین رقم تحت تیمار تنش خشکی کاهش یافته است، در حالی که ارقام متحمل به خشکی مقدار ماده خشک بیشتری را نشان می‌دهند (Ehdai *et al.*, 2006).

به منظور تبیین مبنای مولکولی تنوع ژنوتیپی در غلظت کربوهیدرات‌های محلول در آب، از روش ریزآرایه برای آنالیز ساقه استفاده شد. لاین جو غلظت‌های متفاوتی از کربوهیدرات‌های محلول در آب را نشان داد (Badigannavar *et al.*, 2018). با بررسی ژن‌های دخیل در مسیرهای متابولیک، آنها دریافتند که سطح بیان تعدادی از آنزیم‌های کلیدی کربوهیدرات مرتبط با متابولیسم کربوهیدرات‌های محلول در آب با غلظت ساقه مرتبط است (Zhang *et al.*, 2020). با توجه به این واقعیت که ذخیره ساقه منبع مهمی برای پر کردن دانه در شرایط تنش خشکی است، مکانیسم‌های مولکولی مرتبط با ذخیره ساقه برای انتقال مجدد تحت تنش به خوبی شناخته نشده است. هدف از این مقاله شناسایی مکان‌های صفات کمی مرتبط با صفات فیزیولوژیکی و عملکرد و مکان‌های صفات کمی مرتبط با سبز ماندن در مراحل پر شدن دانه جو می‌باشد. همچنین، می‌توانیم از داده‌های امیکس ماند پروتئومیکس، ترنس کریپتومیکس و متابولومیکس و به دنبال آن شناسایی عملکرد مکان‌های صفات کمی مرتبط با صفات مربوطه در برنامه‌های اصلاحی جو در آینده استفاده کنیم.

### صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی

سازگاری با تنش خشکی در جو عمدتاً به انعطاف‌پذیری صفات مورفولوژیکی آن (به عنوان مثال، تولید زیست توده، رشد گیاه، تعداد پنجه) نسبت داده می‌شود. پارامترهای فیزیولوژیکی مانند محتوای نسبی آب و محتوای کلروفیل در شرایط تنش نیز توسط تفاوت‌های ژنتیکی تعیین می‌شوند. تحت تنش خشکی، به دلیل پیری طبیعی برگ‌ها در طول تنش خشکی و اثرات آن، جذب جاری

(Marchetti *et al.*, 2019) و همچنین برآورد اهمیت آن‌ها برای پاسخ عملکرد به خشکی شده است (Mikołajczak *et al.*, 2020).

### بیوستز فروکتان و ژن‌های دخیل در مسیر بیوستز آن

فروکتان‌ها بخش عمده‌ای از منبع ذخیره کربوهیدرات را تشکیل می‌دهند و در شرایط تنش به میزان قابل توجهی در قسمت‌های رویشی غلات افزایش می‌یابند. فروکتان‌ها توسط فروکتوزیل ترانسفرازها بیوستز می‌شوند. آنزیم‌های دخیل در بیوستز فروکتان عبارتند از ساکارز: ساکارز: ۱- فروکتوزیل ترانسفراز (SST-1) و ساکارز: فروکتان: ۶- فروکتوزیل ترانسفراز (SFT-6) (Nagaraj *et al.*, 2004). افزایش بیان ژن‌های SST-1 و SFT-6 توسط تنش اسمزی در ساقه گندم گزارش شده است (Xue *et al.*, 2008). ذخیره‌سازی طولانی‌مدت فروکتان‌ها در میانگه‌های ساقه به‌عنوان مکان‌های ذخیره‌سازی اولیه تقریباً تا دوره پر شدن دانه میانی رخ می‌دهد (Schnyder, 1993). اهمیت انتقال مجدد این ذخایر ساقه تحت تنش خشکی و گرمایی زمانی آشکار می‌شود که سیستم‌های فتوسنتزی کارایی خود را در طول دوره پر شدن دانه از دست می‌دهند (Blum, 1998). هنگامی که تقاضا برای پر کردن دانه افزایش می‌یابد و ساکارز محدود می‌شود، فروکتان تجزیه می‌شود تا فروکتوز و ساکارز بیشتری آزاد شود. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره شده نیاز به هیدرولیز فروکتان دارد که توسط اگزوهیدرولازهای فروکتان (FEHs)، عمدتاً فروکتان-۱- اگزوهیدرولازها (FEHs-1) کاتالیز می‌شود. احتمالاً اگزوهیدرولازهای فروکتان‌ها و فروکتوزیل ترانسفرازها در سطح رونویسی کنترل می‌شوند (Wendelboe-Nelson and Morris, 2012; Boutheina *et al.*, 2022). بیان کردند که در شرایط تنش خشکی انتهایی، ژن FEH w3-1 در حدود ۲۰ تا ۲۵ روز پس از گرده‌افشانی در ساقه‌های گندم افزایش بیان نشان داد (Boutheina *et al.*, 2022). یک مطالعه نشان داد که ژن FEH w3-1 عامل اصلی انتقال مجدد فروکتان ساقه است و نشانگر پلی‌مورفیک تکثیر شده FEH w3-1 به‌عنوان یک نشانگر مفید برای انتخاب انتقال مجدد فروکتان در ساقه گندم برای اصلاح در پاسخ به تنش پایانی معرفی شد (Zhang *et al.*, 2020). تحت شرایط تنش خشکی، فتوسنتز محدود می‌شود و فروکتان تجزیه می‌شود. ساکارز توسط محصولات ساکارز فسفات سنتاز و ساکارز ۶-فسفات فسفاتاز از محصولات

vulgare aleurone 1 (HVA1) و توالی پروموتور آن در زیر مجموعه‌ای از توده‌های مقاوم به خشکی و حساس مورد مطالعه قرار گرفت. ژن HVA1 شش SNP و یک ایندل را در نواحی ژنی نشان داد در حالی که سه SNP و یک ایندل در نواحی پروموتوری مشاهده شد. دو آلل از ژن HVA1، یکی در غیربومی و دیگری در ژنوتیپ بومی، با تحمل به خشکی مرتبط بودند (Manju *et al.*, 2023). در شرایط تنش کم‌آبی، که حاوی ژن HVA1 جو در گیاه برنج بیش بیان شده است نسبت به گیاهان شاهد تحمل استرس بیشتری دارد (Rohila *et al.*, 2002).

براساس مطالعه‌ای که بر روی برخی از صفات کشاورزی و فیزیولوژیکی در لاینهای اینبرد نوترکیب (RIL) برخی از شاخص‌های مربوط به بهره‌وری گیاه را شناسایی شدند. گیاهان در معرض سه وضعیت آبی قرار گرفتند: آبیاری نرمال در ۷۰٪ میزان آب موجود (AWC)، استرس خشکی خفیف در ۳۵٪ میزان آب موجود و استرس خشکی شدید در ۱۰٪ میزان آب موجود. نتایج این مطالعه نشان داد که خشکی به طور قابل توجهی بیشتر صفات مورفو فیزیولوژیکی را تحت تأثیر قرار می‌دهد و منجر به کاهش شدید عملکرد و صفات مورد مطالعه می‌شود. تفاوت معنی‌داری در کارایی مصرف آب بین شرایط خشکی شدید و خفیف مشاهده نشد. بنابراین، تیمار استرس خفیف به‌عنوان مناسب‌ترین سطح آب در مطالعه ما در نظر گرفته شد. ژنوتیپ‌هایی با بیشترین سنبله و خوشه، بالاترین وزن هزار دانه و بازده بیولوژیکی در تمام شرایط تنش آب به بازده دانه بالاتر رسیده‌اند. بنابراین، این صفات می‌توانند به‌عنوان ابزار مفید در برنامه‌های اصلاح در نظر گرفته شوند (Istanbuli *et al.*, 2020).

اگرچه جو بهاره نسبت به سایر غلات نسبتاً به خشکی متحمل است. عملکرد آن در مواجهه با کمبود آب ۴۱ تا ۷۵ درصد گزارش شده است (Samarah, 2005; Sanchez-Díaz *et al.*, 2002). تاکنون، توسعه فنوتیپ تحمل به خشکی در جو عمدتاً بر روی روش‌های منفرد یا ترکیبی از حداکثر دو رویکرد روش‌شناختی متمرکز بوده‌است که معمولاً فقط امکان ارزیابی صفات منفرد را فراهم می‌کند (Cseri *et al.*, 2013; Rischbeck *et al.*, 2017). اخیراً توجه به ارزیابی جامع ماهیت تحمل به خشکی چند صفتی، با استفاده از ترکیبی از روش‌های فنوتیپ چندگانه که امکان برآورد پاسخ‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به خشکی، شناسایی صفات مربوط به تحمل به خشکی را می‌دهد



امکان اندازه‌گیری کمی و کیفی تعداد زبادی از پروتئین‌هایی که مستقیماً درگیر هستند را می‌دهد (Du Plessis et al., 2011).

رویکردهای پروتئومیکس اطلاعاتی را در مورد غلظت پروتئین، اصلاح پس از ترجمه، برهم‌کنش پروتئین-پروتئین، عملکردهای تنظیمی ژن‌های کدگذاری شده توسط ژن‌ها و ساختار مرتبط با تحمل استرس ارائه می‌کنند. از آنجایی‌که سطوح mRNA با سطوح پروتئین همبستگی خوبی ندارد، شناسایی پروتئومیکس اطلاعات از دست رفته در DNA یا mRNA را تکمیل می‌کند. رشد جو و پر شدن دانه در غلات به کربن ذخیره شده و ذخیره کربوهیدرات‌ها در بافت‌های رویشی یا در ساقه قبل و بعد از مرحله گلدهی بستگی دارد. از روش پروتئومیکس برای تجزیه و تحلیل اثرات تنش خشکی بر الگوی پروتئوم ساقه طی گرده‌افشانی و پرکردن بذر در ارقام گندم N14 و N49 استفاده شد (Bazargani et al., 2011).

نتایج نشان داد که اثرات تنش خشکی مسیر سنتز پروتئین را برای افزایش رشد ساقه و انتقال مجدد ذخیره ساقه به میزان بیشتری در رقم N49 با ظرفیت انتقال مجدد بسیار بالاتر در این رقم تغییر داد. علاوه بر این، پروتئین‌های مربوط به مدیریت سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و آسیب اکسیداتیو در N49 در طول پیری باعث محافظت از سلول‌های ساقه و حفظ انتقال مجدد در ساقه تحت تنش خشکی شد. این نتایج بینشی جدید در مورد مکانیسم‌های کلی برای تحمل به خشکی جو از طریق تنظیم پروتئین‌های مرتبط با انتقال مجدد ذخیره ساقه ارائه می‌دهد.

مطالعه قبلی آنالیز پروتئومیکس برگ دو ژنوتیپ جو (Arta و Keel) تحت تنش خشکی نشان داد (Rollins et al., 2013). هر دو ژنوتیپ از نظر ژنتیکی متنوع بودند، اما هر دو به یک اندازه با محیط‌های خشکی سازگار شدند. این مطالعه اطلاعاتی در مورد تغییرات مولکولی و فنوتیپی تحت تنش خشکی ارائه کرد. به طور کلی تنش خشکی نسبت به صفات فیزیولوژیکی، اثرات قوی تری بر صفات مورفولوژیکی (مانند تغییر در عملکرد دانه، تغییر در زیست توده، تغییر تعداد سنبله، تغییر در محتوای نسبی آب و تغییر در شاخص عملکرد فتوسنتزی) دارد. تحت تنش خشکی، پروتئوم برگ تغییرات معنی‌داری در فراوانی پروتئین نسبت به شاهد نشان نداد. این نتایج تعداد زیادی ترنسکریپتوم را تحت تنش خشکی نشان داد (Rollins et al., 2013). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که جو با استفاده از مکانیسم‌های اجتنابی باعث کاهش رشد گیاه به منظور حفظ هموستاز سلولی می‌شود.

(Harris et al., 2007; Jordan et al., 2012). مزیت صفت سبز ماندن افزایش عملکرد دانه در طول تنش آبی در چندین محصول مانند گندم، سورگوم، جو، برنج و ذرت است (Seiler et al., 2014; Borrell et al., 2014). این افزایش عملکرد مربوط به صفاتی مانند تاخیر در پیری برگ، کارایی فتوسنتزی، کاهش سطح برگ، سرعت و مدت پر شدن دانه، جذب کربوهیدرات و انتقال نیتروژن از برگ‌ها در طول تنش خشکی است (Cattivelli et al., 2008). ژنوتیپ‌های سبز ماندن بازده فتوسنتزی بالایی را تحت تنش آبی، بهبود تعداد دانه و در نتیجه عملکرد بالا نشان دادند (Dolferus 2014; Jagadish et al. 2015). شناسایی صفات سبز ماندن در سایر محصولات غلات، نشان داده است که عملکرد را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد و این امر منجر به تلاش برای شناسایی و ترکیب صفات مشابه در جو شده است. در اینجا مکان صفات کمی جدید سبز ماندن مرتبط با پاسخ به تنش خشکی در جو را گزارش می‌کنیم (جدول ۱).

## رویکردها پروتئومیکس

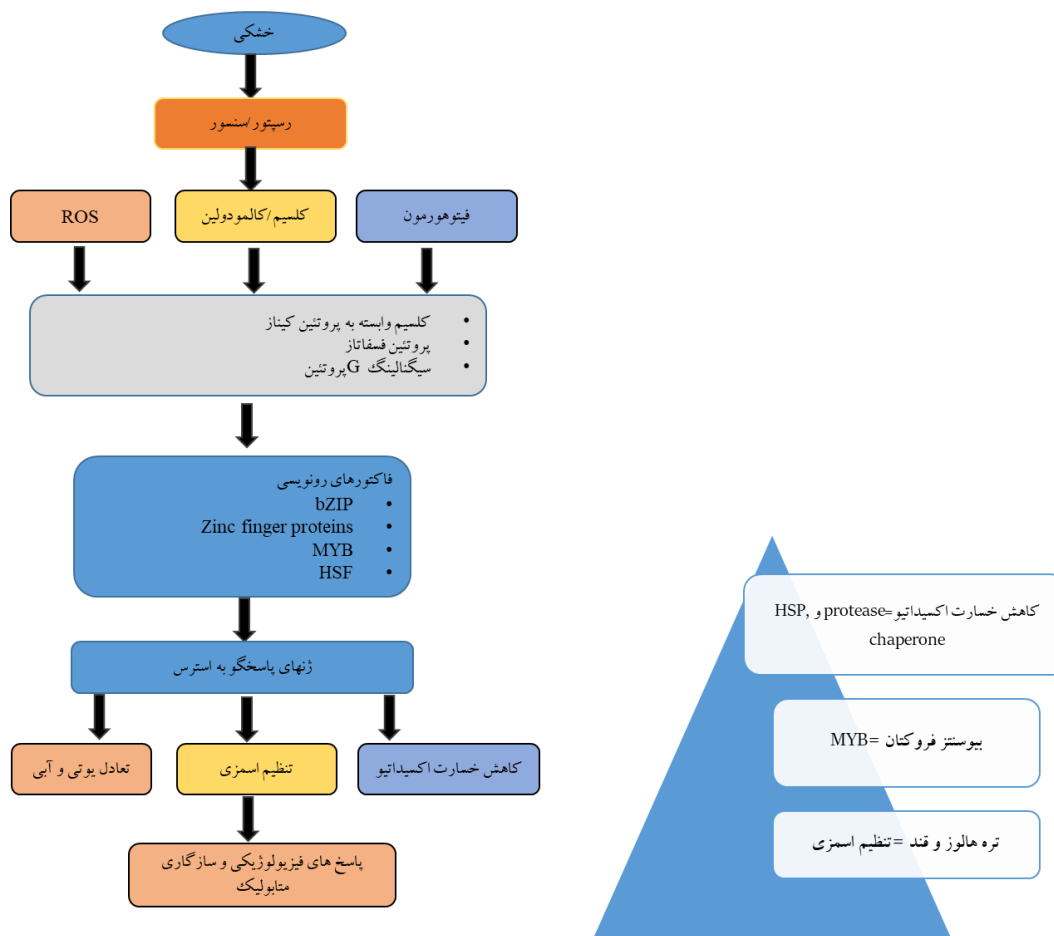
یکی از مشکلات عمده پیش روی اصلاح‌کنندگان گیاهان برای برنام‌های اصلاحی محصولات، محدودیت ذخایر ژن در محصولات بومی است. شناسایی ژن‌های بالقوه در گیاهان می‌تواند نقش عمده‌ای در بهبود صفات زراعی ایفا کند. این اطلاعات را می‌توان به طور گسترده از پیشرفت‌های زیست‌شناسی مولکولی از جمله ژنومیکس و پروتئومیکس به دست آورد. ژن‌های تازه شناسایی شده را می‌توان با استفاده از اصلاح گیاهان برای افزایش بهره‌وری محصول در یک محصول مطلوب گنجانده. استفاده از فناوری‌های امیکس مانند پروتئومیکس و متابولومیکس در کشاورزی، سازگاری و پیش‌بینی در فرآیندهای اصلاح نباتات، تولید محصولات غذایی با کیفیت بالا را که در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی مقاوم بوده و ارزش غذایی بالایی دارند، فراهم می‌کند (Chaudhary et al., 2019). تجزیه و تحلیل امیکس بخشی از یک رویکرد زیست‌شناسی سیستمی برای درک برهم‌کنش‌های پیچیده بین ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌ها در فنوتیپ است. در نتیجه، درک یکپارچه به تجزیه و تحلیل ژنومی و پروتئین متکی بر تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیک است. پروتئین‌ها مولکول‌های بیولوژیکی هستند که مسئول تمام عملکردهای سلولی موجودات زنده هستند. پروتئومیکس تکنیکی است که

سنتز نشاسته در سطح رونوشت، تبدیل ساکارز به نشاسته را ترویج می‌کند. تره هالوز ۶ فسفات یک عامل کلیدی در واسطه انتقال فاز از مدل سازی به پر کردن دانه است. تره هالوز ۶ فسفات واسطه بیوسنتز ترهالوز است، یک متابولیت سیگنال ضروری در گیاهان که رشد را به متابولیسم کربن مرتبط می‌کند. تره هالوز ۶ فسفات به عنوان یک مولکول سیگنال برای در دسترس بودن کربن بالا و در تنظیم تعدادی از فرآیندهای رشد در گیاهان شناخته شده است (Paul et al., 2008; Hajibarat et al., 2023). تره هالوز ۶ فسفات به عنوان یک مولکول سیگنال برای در دسترس بودن کربن بالا و در تنظیم تعدادی از فرآیندهای رشد در گیاهان شناخته شده است (Meitzel et al., 2021). پاسخ گیاه به تنش خشکی در طول استرس ژنها و پروتئین‌های مربوط به سیگنالینگ افزایش می‌یابد (شکل ۱).

در مطالعه‌ای، تجزیه و تحلیل فنولوژیک و مورفوفیزیولوژیک را با دو رقم گندم در شرایط بدون تنش و تنش خشکی انجام دادیم. پس از ارزیابی و تعیین رقم مقاوم به تنش خشکی (پیشگام)، تغییرات پروتئینی آن در برگ پرچم توسط ژل دوبعدی و MALDI-TOF-TOF MS شناسایی شد. بیان افتراقی ۳۳ پروتئین پاسخگو به تنش که اثر قابل توجه تنش خشکی را بر پروتئوم برگ پرچم گندم متحمل و استفاده از آن از مسیرهای سیگنال دهی مختلف و فرآیندهای مولکولی در پاسخ به تنش رطوبتی نشان می‌دهد. تنش خشکی فراوانی برخی پروتئین‌های دخیل در فتوسنتز (زیر واحد بزرگ روبیسکو و ایزوفرم روبیسکو اکتیواز A)، متابولیسم کربوهیدرات (FBA)، متابولیسم لیپید (AspSI) و دو پروتئین ناشناخته را به طور قابل توجهی افزایش داد. از آنجایی که بیشترین فراوانی و سطح بیان در پروتئین‌های افزایش بیان یافته مشاهده شد، آنها می‌توانند نقش‌های عمده‌ای در تحمل به تنش خشکی داشته باشند. فراوانی برخی از پروتئین‌ها به طور قابل توجهی با استرس خشکی که در فتوسنتز (زیر واحد کوچک روبیسکو)، متابولیسم کربوهیدرات (موتاز فسفولگلیسرات)، متابولیسم انرژی (پیروفسفاتاز معدنی محلول) و پروتئین چاپرونین CPN20 دخیل است، کاهش یافت (Nazari et al., 2020). تفاوت در سطوح پروتئوم ممکن است بینشی در مورد تحمل بالای گندم نان در برابر تنش‌های غیرزیستی ارائه دهد. پروتئومیکس به عنوان یک ابزار مکمل، می‌تواند برای شناسایی ژن‌ها یا پروتئین‌های کاندید برای تحمل تنش خشکی در غلات مفید باشد.

تجزیه و تحلیل پروتئومیکس مقایسه‌ای بر روی ژنوتیپ جو وحشی (XZ5) متحمل به خشکی و XZ54 حساس به خشکی) و 38 پروتئین متحمل به خشکی را شناسایی کردند که در گروه‌های عملکردی فتوسنتز، پاسخ به استرس، متابولیسم، انرژی و بیوسنتز اسید آمینه قرار گرفتند. از ۳۸ پروتئین بیان شده، ۲۰ پروتئین در XZ54 کاهش بیان داشتند که نشان‌دهنده اهمیت (پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و متابولیسم انرژی) در تحمل به خشکی است (Wang et al., 2015). مطالعه‌ای به منظور شناسایی پروتئین‌های مقاوم به خشکی گیاهی، گونه‌های جو مانند انگلستان (Golden Promise) به عنوان ارقام حساس و عراق (بصره) به عنوان ارقام متحمل انجام شد. آنالیز پروتئوم بر روی پروتئین‌های برگ و ریشه در شرایط کنترل و خشکی انجام شد. بیست و چهار برگ و ۴۵ پروتئین ریشه توسط MALDI-TOF MS شناسایی شد. الگوهای بیان نسی پروتئین‌های شناسایی شده به تعدادی گروه مجزا تقسیم شدند. رقم بصره با بیان پروتئین‌های مرتبط با تولید سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن و تاخوردگی پروتئین مشخص شد. برعکس، آنزیم‌های فتوسنتزی به طور نامناسبی تنظیم شدند (Wendelboe-Nelson and Morris, 2012). به طور کلی، افزایش تحمل به خشکی رقم بصره به دلیل افزایش تنظیم گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط خشکی است. این اطلاعات نشان می‌دهد که پروتئین‌ها و متابولیت‌ها ممکن است نقش مهمی در برنامه‌های اصلاح جو برای افزایش عملکرد گیاه در شرایط خشکی نهایی ایفا کنند. پروتئین‌های پاسخگو به خشکی را می‌توان به عنوان نشانگر برای اصلاح جو استفاده کرد. برخی از واسطه‌های پروتئینی که در القای سنتز فروکتان با واسطه Suc نقش دارند، از جمله اجزای سیگنال‌دهنده کلسیم، پروتئین خانواده EF متصل به کلسیم و پروتئین کینازهای وابسته به کلسیم (CDPKs) و در سیگنال‌دهی هورمونی و استرس محیطی نقش دارند. اتصال کلسیم در حرکت روزنه‌ها، تعادل کربن/نیتروژن، هموستاز مواد مغذی، سیگنال‌دهی ABA و جوانه‌زنی بذر و سیگنال‌های دفاعی نقش دارند. یک ماده مغذی و یک مولکول سیگنال‌دهنده برای کنترل رشد و نمو در یوکاریوت‌ها. سیگنال‌دهی گلکز در آرکیدوپسیس با مسیرهایی از جمله مسیرهای سیگنال‌دهی هگزوکیناز و پروتئین G و مسیرهای وابسته به گلیکولیز ادغام می‌شود (Huang et al., 2015). متابولیت‌های مرتبط با خشکی در طول انتقال مجدد متابولیک و انتقال مجدد ساقه از جمله قندها و اسیدهای آلی افزایش می‌یابد (Yang et al., 2016). T6P با فعال کردن آنزیم‌های کلیدی در





شکل ۱. ژن‌ها و پروتئین‌های مربوط به سیگنالینگ در طول استرس  
**Figure 1.** Genes and proteins related to signaling during stress

به‌ویژه جو استفاده کرد. پروفایل‌های ترنسکرپتوم برخی از ژن‌های کلیدی را شناسایی کردند که پاسخ صفات کیفیت عملکرد به تنش خشکی را مانند پروتئین کیناز،  $\beta$ -گلوکوزیداز و چاپرون تنظیم می‌کنند. ژنوتیپ متحمل تغییر کمتری در صفات کیفی و ظرفیت بالاتر در کاهش تنش با استفاده از سیستم مهار گونه‌های فعال اکسیژن داشته و میزان محتوای محلول در کربوهیدرات ذخیره شده در طول بافت رویشی در پر کردن بذر کاهش معنی‌داری نشان نداد (Hong *et al.*, 2020).

کمبود آب ممکن است به دلیل کاهش وزن دانه و تعداد سنبله، عملکرد را تا ۵۰ تا ۶۰ درصد کاهش دهد. ژنوتیپ‌های حساس صفات مربوط به عملکرد مانند زنده ماندن گرده، تعداد خوشه و وزن دانه را در شرایط تنش کاهش دادند (Barnabás *et al.*, 2008). بر اساس یک مطالعه، ژنوتیپ‌های ND476 (متحمل) و ZX978 (حساس) به ترتیب ۳۴۵۱ و ۴۰۸۸ ژن با

### ترنسکرپتومیکس

توالی یابی RNA یک روش جدید قدرتمند برای روشن کردن رابطه بین ژنوتیپ و فنوتیپ است. این تکنیک به طور گسترده در تحقیقات ژنتیکی گیاهان، به ویژه آنالیز رونوشت، که برای تشخیص ژن‌های با بیان افتراقی (DEGs) در فرآیندهای بیولوژیکی مختلف با اهداف مختلف استفاده می‌شود، بکار گرفته می‌شود. پروفایل رونویسی مکانیسم‌های پاسخ به خشکی در مرحله پر شدن دانه بسیار محدود است. بسیاری از مطالعات رونویسی بر روی جو و سایر غلاتی که به تنش خشکی پاسخ می‌دهند، انجام شده است، اما بیشتر آنها بر روی اندام‌های رویشی، عمدتاً برگ‌ها و ریشه‌ها در مرحله پر شدن دانه تحت تنش خشکی انجام شده است (Zeng *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2017). برای شناسایی ژن‌ها با بیانی افتراقی (DEG)، می‌توان از مهندسی ژنتیک و اصلاح نژاد برای پاسخ به تنش‌های خشکی در غلات

میزان افزایش بیان بتائین آلدئید دهیدروژناز و فاکتور رونویسی هومئوباکس در Otis در مقایسه با Baronesse بیشتر بود. (۴) میزان کاهش پروفایل‌های بیان ژن برای پروتئین‌های مرکز واکنش فتوسنتز (PSII) (D1 و D2) در Otis در مقایسه با Baronesse کم بود. به طور کلی، پاسخ‌های رونویسی کلی در Otis مقاوم به خشکی کم بود اما ژن‌هایی که می‌توانند تحمل به خشکی در ژنوتیپ متحمل القا شده‌اند یا افزایش بیان نشان دادند و این تفاوت‌ها می‌تواند برای تحمل به خشکی در جو مهم باشد (Harb et al., 2020).

تجزیه و تحلیل مقایسه‌ای ما از خوشه نارس از یک رقم برنج مقاوم به خشکی (Nagina 22) و یک رقم حساس به خشکی (IR64) که تحت کنترل (با آبیاری نرمال) و تنش کمبود آب/خشکی (تیمار اعمال شده در مرحله زایشی) رشد کرده است. شرایط برخی از ژن‌ها/مسیرهای جدید پاسخ‌دهنده به استرس را که مسئول تحمل تنش خشکی در مرحله زایشی هستند، آشکار کرد. نتایج نقش مهم‌تری ژن‌های تنظیم شده (۶۷۰۶) در خوشه N22 در تنش خشکی مرحله زایشی را در مقایسه با (۵۵۹۰) در IR64 نشان داد. افزایش بیان ژن‌های مرتبط با متابولیسم نشاسته/ساکارز، سنتز متابولیت‌های ثانویه، فاکتورهای رونویسی، متابولیسم گلوکوتایون، اسید لینولئیک و فنیل آلانین در N22 به طور قابل توجهی بیشتر از خوشه IR 64 بود. تنش خشکی به شدت بر رشد و نمو برنج تأثیر می‌گذارد، به ویژه در مرحله زایشی، که منجر به اختلال در فرآیندهای متابولیک، کاهش دانه بندی/پر شدن دانه، کاهش کیفیت دانه، کاهش بهره‌وری و عملکرد پایین می‌شود. تنش خشکی باعث تولید گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) می‌شود و میزان بالای ROS بر انتقال سیگنال، فعالیت روزنه‌ها، فتوسنتز، رشد گیاه و مجموعه بذر تأثیر می‌گذارد (Kaur et al., 2023). با این حال، برای مقابله با تنش خشکی، گیاهان دارای یک سری مسیرهای دفاعی هستند، مانند آنزیمی (سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، کاتالاز (CAT) و آسکوربات پراکسیداز (APX)) و غیر آنزیمی (کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها، آسکوربات و گلوکوتایون) آنتی‌اکسیدان‌ها برای از بین بردن ROS استفاده می‌شوند (Kumar et al., 2022; Kaur et al., 2022). با این حال، در مورد تنظیم تنش خشکی مرحله تولید مثل در برنج، به ویژه در مورد مسیرهای انتقال سیگنال و برهمکنش آنها با ژن‌ها/مسیرهایی که بر رشد بذر و عملکرد دانه تأثیر می‌گذارند، اطلاعات کمی وجود دارد.

بیان افتراقی (DEGs) تولید کردند. بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی مربوط به ریبوزوم، متابولیسم نشاسته و ساکارز، و مسیرهای بیوسنتز فنیل پروپانوئید در مرحله پر شدن دانه غالب بود. بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی در سنتز ریبوزوم، سیگنالینگ MAPK و مسیرهای متابولیسم گوگرد در ژنوتیپ ZX978 نقش دارند. بنابراین، بسیاری از ژن‌ها با بیان افتراقی مربوط به متابولیسم ساکارز در پر کردن دانه در ژنوتیپ متحمل برای حفظ عملکرد دانه است. تنش خشکی بر محصول سورگوم در تمام مراحل رشد تأثیر می‌گذارد. پروفایل رونویسی در مرحله پر شدن دانه بیشترین تأثیر را بر عملکرد دانه داشت (Fracasso et al., 2016). یک گزارش در سطح ترانسکریپتومیک با تعداد بالاتر ژن‌ها با بیان افتراقی مشاهده شده در ژنوتیپ حساس IS20351 و نه در ژنوتیپ متحمل IS22330 تایید شد، که نشان می‌دهد ژنوتیپ حساس ژن‌های بیشتری را برای تکمیل دوره پر شدن خود بیان می‌کند، اما رقم متحمل نیازی به افزایش بیان ژن ندارد، بلکه بیان و انرژی خود را برای تکمیل دوره رشد خود ذخیره می‌کند. علاوه بر این، تجزیه و تحلیل رونوشت می‌تواند برای تشخیص ژن‌های دخیل در پاسخ به تنش خشکی در طول پر شدن بذر استفاده شود.

جو نیز مانند بسیاری از غلات تحت تأثیر منفی تنش خشکی قرار می‌گیرد. اما جو به دلیل ژنوم ساده و همچنین افزایش ماهیت مقاوم به تنش در مقایسه با برنج و گندم، به عنوان مدلی برای رمزگشایی تحمل به خشکی در غلات در نظر گرفته شده است. در مطالعه‌ای، پروفایل‌های ترانسکریپتومی و هورمونی به همراه چندین ویژگی بیوشیمیایی بین ژنوتیپ‌های جو متحمل به خشکی (Otis) و حساس به خشکی (Baronesse) تحت تنش خشکی برای شناسایی تفاوت‌های مولکولی و بیوشیمیایی بین ژنوتیپ‌ها مقایسه شد. کاهش ناشی از خشکی در محتوای آب نسبی برگ، فتوسنتز خالص و تجمع زیست توده در Otis در مقایسه با Baronesse نسبتاً کم بود. پروفایل‌های هورمونی تفاوت معنی داری را برای اکثر ترکیبات غیر از GA20 و سیس-زاتین-۱-گلوکوزید (c-ZOG) نشان داد، که سطوح آن در Otis در مقایسه با Baronesse تحت خشکی بسیار افزایش یافت. تفاوت‌های عمده‌ای که از تجزیه و تحلیل ترانسکریپتوم مشاهده شد عبارتند از: (۱) تعداد کلی ژن‌ها با بیان افتراقی در Otis مقاوم به خشکی در مقایسه با Baronesse حساس به خشکی نسبتاً کم بود. (۲) یک ژن بیوسنتز موم (CER1) و فاکتورهای رونویسی NAC به طور خاص در Otis ایجاد شد اما در Baronesse القا نشد. (۳)

**متابولومیکس**

حفظ تولید اکسین (۱ سید ایندولاکرلیک) می‌شود. متابولیت‌های کوپر تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفتند و تنها متابولیسم پورین به طور قابل توجهی تغییر کرد (Michaletti et al., 2018).

متابولومیک ابزار قدرتمندی برای تجزیه و تحلیل واکنش‌های گیاه به محرک‌های مختلف محیطی شد. به‌ویژه مطالعات مقایسه‌ای ژرم‌پلاسماهای متنوع ژنتیکی که در معرض شرایط نامطلوب مانند خشکی قرار می‌گیرند، بینش‌های ارزشمندی را در مورد پاسخ‌های گیاه به تنش از پیش تعیین‌شده ارائه می‌دهند و اطلاعات مسیره‌های بیوشیمیایی را ارائه می‌دهند که در سازگاری با محدودیت‌های محیطی شرکت می‌کنند. ارزیابی مناسب داده‌های پروتئومی و متابولومیک می‌تواند به فرآیند کشف نشانگرهای زیستی کمک کند. محتوای L-پرولین که یک نشانگر زیستی شناخته شده برای کمبود آب است، در نمونه پس از ۲۰ روز توقف آب (P5) به طور قابل توجهی در مقایسه با شاهد (P1) بیشتر بود، اما این افزایش در نمونه مشاهده نشد. سایر نمونه‌های کمبود آب تغییرات پرولین با کمبود شدید آب در بسیاری از گونه‌های گیاهی همراه است (Witt et al., 2012; Pirzad et al., 2011)، اما این تغییرات مختص ژنوتیپ بوده و به میزان تنش آبی نیز مرتبط است (Bowne et al., 2012). پرولین به عنوان یک املاح سازگار ضروری برای تنظیمات اسمزی شناخته شده است. از ساختارهای سلولی در هنگام تنش آبی محافظت می‌کند و همچنین نقش مهمی در مهار ROS (گونه‌های فعال اکسیژن) ایفا می‌کند (Zadehbagheri et al., 2014)، بنابراین اثرات نامطلوب تنش خشکی بر متابولیسم گیاه را کاهش می‌دهد. بنابراین منطقی است که نتیجه‌گیری کنیم که اختلالات در متابولیسم اسید آمینه مشاهده شده در این مطالعه به دلیل تجزیه پروتئین افزایش یافته ناشی از ژن‌های مربوطه با تنظیم پایین است. اسید گلوتامیک (Glu) می‌تواند گروه‌های آمینه را برای متابولیسم نور تنفسی و همچنین اورنیتین برای تولید آرژنین (Arg) برای جذب و تقسیم کربن و نیتروژن تامین کند (Díaz et al., 2005). شرایط تنش آب بر تعادل بین جذب کربن فتوسنتزی و استفاده از فتوسنتزی‌ها تأثیر می‌گذارد و باعث تغییرات در مخازن قند می‌شود (Michaletti et al., 2018).

در یک مطالعه، اثرات تنش خشکی بر پروتئوم و متابولوم اندام هوایی گیاهچه‌های جوان گندم در شرایط خشکی بررسی شد. بنابراین، پروتئین‌های دخیل در متابولیسم کربوهیدرات و همچنین فروکتوز-بیس فسفات آلدولاز و فروکتوکیناز-۲ و متابولیت‌های فسفریله شده بیان بیشتری در ژنوتیپ متحمل نشان دادند و نقش

تنش خشکی باعث تغییرات زیادی در متابولیسم گیاه مانند مشکلات فعالیت آنزیمی، نیاز زیاد به متابولیت‌های مختلف و سطوح بالای گونه‌های فعال اکسیژن یا مشتقات آنها می‌شود (Gururani et al., 2015). در نتیجه، تنش خشکی ساختار سلولی را تغییر می‌دهد و عملکردهای کلیدی فیزیولوژی گیاه را مختل می‌کند. در میان تغییرات شدید، ظرفیت فتوسنتزی محدود می‌شود، باروری و تولید مثل مختل می‌شود و عملکرد محصول کاهش می‌یابد (Krasensky et al., 2012). متابولومیکس می‌تواند سهم قابل توجهی در تجزیه و تحلیل بیولوژیکی تنش در گیاهان داشته باشد و این پتانسیل را دارد که مکانیسم‌های تحمل به خشکی در گیاهان را فعال کند. مطالعات کمی و کمی متابولیت‌های گیاهی تحت تنش خشکی نه تنها توصیفی هستند، بلکه ممکن است مکانیسم‌های ژنتیکی و بیوشیمیایی عمیقی را در پاسخ به گیاهان تحت تنش نشان دهند و همچنین توانایی گیاهان را برای تحمل تنش متمایز کنند (Parida et al., 2018).

اکثر مطالعات متابولیک بر روی مقایسه پاسخ ژنوتیپ‌های حساس به استرس و متحمل متمرکز شده‌اند. در اکثر مطالعات، نقش اسیدهای آمینه به عنوان محافظ اسمز تایید شده است، اما اهمیت سایر متابولیت‌ها از جمله اسیدهای آلی، قندها و ترکیبات فنلی در تنش‌های غیرزیستی برای گیاهان مختلف نیز مطرح شده است. به طور کلی، گیاه تولید پرولین را تحت تنش فعال می‌کند، در حالی که کاتابولیسم پرولین در طی بازیابی تنش افزایش می‌یابد (Ghatak et al., 2018). مطالعه قبلی نشان داده‌است که ژنوتیپ‌های متحمل و حساس با جمع‌آوری فلاونوئیدها و ترکیبات گلیکوسرفولیبییدها به استرس پاسخ می‌دهند (Yuan et al., 2018). در شرایط تنش خشکی، گونه‌های مختلف گیاهی مانند جو معمولاً سطح L-پرولین را همراه با سایر متابولیت‌ها از جمله محافظ‌های اسمزی مختلف مانند مانیتول افزایش می‌دهند (Wu et al., 2017). با توجه به اینکه ژنوتیپ جو متحمل، بیشترین افزایش را در سطوح بالاتر متابولیت‌ها به جز مانیتول و کاهش سطح مالئوز در مقایسه با محتوای پایدار در سایر ژنوتیپ‌ها نشان داد. تجزیه و تحلیل متابولیسم دو ژنوتیپ گندم بهاره (حساس به خشکی) و کوپر (متحمل به خشکی) نشان داد که اسیدهای آمینه، اسیدهای آلی و قندها به عنوان متابولیت‌های اصلی به دلیل تنش آبی به‌وفور تغییر می‌کنند. به ویژه افزایش سطح اسیدهای آمینه پرولین، متیونین، آرژنین، لیزین، آروماتیک و زنجیره شاخه‌ای را در ژنوتیپ بهاره نشان داد. به نظر می‌رسد تجمع تریپتوفان باعث

پیچیده است که با مکانیسم‌های مختلفی کنترل می‌شود. اسید آبسزیک (ABA) یک فیتوهورمون کلیدی است که در سازگاری با تنش‌های محیطی و تنظیم رشد گیاه نقش دارد. این باعث بسته شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی می‌شود و با از دست دادن تورگ آغاز می‌شود. علاوه بر این، ABA هدایت هیدرولیکی آب را افزایش می‌دهد، تجزیه کلروفیل را ترویج می‌کند و منجر به پیری برگ می‌شود (Wu *et al.*, 2017; Fahad *et al.*, 2018). پروتئازها و پروتئین‌های یوبیکوئیتین در تخریب پروتئین‌ها نقش دارند. یک مثال عالی، توصیف پس‌زمینه ژنتیکی مقاومت به خشکی است زیرا سازگاری ژنتیکی قابل توجهی در طیف وسیعی از محیط‌ها و سطح بالایی از تحمل به خشکی دارد (Fan *et al.*, 2016; Mora *et al.*, 2015). برای دستیابی به این هدف می‌توان صفات مختلف فرآیندهای فیزیولوژیکی در شرایط خشکی را بررسی کرد.

### مکان‌های صفات کمی مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد

تغییرات صفات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی منجر به تحمل خشکی با مبنای ژنتیکی مولکولی می‌شود. از نشانگرهای مولکولی می‌توان برای شناسایی ژن‌هایی استفاده کرد که به صفات کمی مانند عملکرد، کیفیت محصول و پاسخ فیزیولوژیکی گیاه به کم آبی پاسخ می‌دهند. مکان‌های صفات کمی می‌توانند به اصلاحگران در بهبود ژنوتیپ‌ها کمک کنند (Singh *et al.*, 2021). اکثر مطالعات بر روی پارامترهای وضعیت آب گیاه متمرکز شده‌اند که منجر به شناسایی مکان‌های صفات کمی برای محتوای نسبی آب (RWC) و سپس برای تنظیم اسمزی (OA)، پتانسیل اسمزی (OP) و محتوای آب (WC) می‌شود (Wójcik-Jagła *et al.*, 2013; Fan *et al.*, 2015; Mora *et al.*, 2016). نشانگرهای مولکولی که این QTL را تعریف می‌کنند ممکن است به عنوان یک ابزار مؤثر برای انتخاب ژنوتیپ بر اساس QTL‌های شناسایی شده و برای اعتبارسنجی مؤثرتر اثر سبزمندان در شرایط خشکی استفاده شوند.

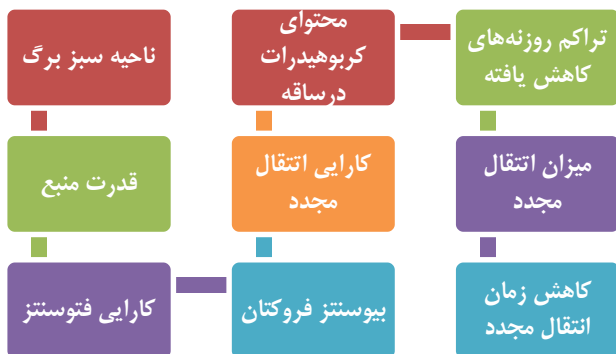
مطالعه‌ی قبلی نشان داد که تعداد کمتری از مکان‌های صفات کمی دخیل در نسبت ریشه به اندام هوایی (RSRQ)، طول ریشه (RLQ) و وزن خشک ریشه (RDWQ) برای نمونه‌ها در شرایط خشکی در میان کروموزوم‌های 1H، 2H، 3H، 4H، 5H و 7H را

کلیدی در پر شدن دانه گندم داشتند. همچنین، پروتئین‌های مرتبط با فتوسنتز و پروتئین‌های ذخیره کربوهیدرات، مانند پروکسیروودوکسین و آنزیم‌های آنتی اکسیدان، در پاسخ به تنش خشکی و پاسخ‌های دفاعی افزایش یافت (Stallmann *et al.*, 2020). در مطالعه‌ی ای، ترکیبی از ترنسکریپتومیکس، پروتئومیکس، آنالیز فیتوهورمونومی و داده‌های فیزیولوژیکی را برای شناسایی تفاوت بین گیاهان نوع وحشی و موتانت (hvd14) در شرایط خشکی انجام شد. نتایج این مطالعه نشان داد که حساسیت به خشکی hvd14 با القای کمتر ژن‌ها یا پروتئین‌های پاسخ‌دهنده به اسید آبسزیک، محتوای اسید جامونیک کمتر، محتوای بیشتر گونه‌های اکسیژن فعال، و مکانیسم‌های بیوسنتزی نسبت به گیاهان نوع وحشی مرتبط است. علاوه بر این، مجموعه‌ای از عوامل رونویسی (TFs) شناسایی شد که منحصراً در جو نوع وحشی ناشی از خشکی بودند. استفاده از موتانت hvd14 به ما این امکان را داد که مجموعه‌ای از ژن‌های وابسته به استرینگولاکتون را شناسایی شود که از طریق مدیریت طیف گسترده‌ای از فرآیندهای مولکولی، نقش احتمالی در پاسخ به خشکی جو دارند. یافته‌های ما نیاز به تحقیقات آینده را برای روشن کردن نقش دقیق استرینگولاکتون‌ها در تنظیم این فرآیندها از طریق مطالعات بر روی کنترل‌کننده‌های سطح بالاتر، از جمله فاکتورهای رونویسی، در شرایط عادی و تنش خشکی، برجسته می‌کند (Daszkowska-Golec *et al.*, 2023). به این ترتیب، ما چارچوبی را برای درک بهتر مکانیسم‌های کنترل سلول‌های گیاهی در برابر تنش خشکی، با بینش مولکول‌هایی که می‌توانند در پروژه‌های اصلاح جو یا انتقال ژن استفاده شوند، پیشنهاد می‌کنیم. اطلاعات متابولومیک نیز نتایج مربوط به پروتئومیکس را تکمیل می‌کند.

### استراتژی‌های اصلاح گیاه

توسعه ارقام جدید برای تحمل به خشکی نیاز به یک استراتژی پیچیده دارد و معیارهای انتخاب سنتی محدودیت‌هایی دارد. چندین رویکرد می‌توانند ژن‌های جدیدی را شناسایی کنند که تحمل به خشکی را از طریق نقشه‌یابی QTL برای صفات فیزیولوژیکی، مطالعات ارتباط گسترده ژنومی، ویرایش ژنومی/مهندسی ژنتیک ممکن سازند. تحمل به خشکی، یک صفت کمی

سبزماندن را در کروموزوم 5H جو شناسایی کرده‌اند (Sayed *et al.*, 2021). در مقابل، تعداد مطالعات محدودی مکانهای صفات کمی را برای کربوهیدرات‌های محلول در آب و محتوای پروتئین شناسایی کرده‌اند (Hassan *et al.*, 2018). علاوه بر این، برخی از مطالعات بر روی کارایی فتوسنتزی تحت تنش خشکی مکان‌های صفات کمی مربوط به پارامترهای فلورسانس کلروفیل، محتوای کلروفیل یا فعالیت فتوشیمیایی فتوسنتز II را شناسایی کرده‌اند (Dewez *et al.*, 2018). اخیراً، مکان‌های صفات کمی (3H chro, mos و 7H) متابولیت‌های متعددی را تحت تنش به خود اختصاص داده‌اند. یک مطالعه قبلی ۱۰ مکان صفت کمی (QTL) را برای سبزماندن شناسایی کرد که روی کروموزوم‌های 3H, 4H, 5H, 6H و 7H قرار دارند. از این ۱۰ QTL، شش مکان مربوط به گرمای انتهایی بود. تشخیص نشانگرهای مولکولی مرتبط با سبزماندن و انتخاب به کمک نشانگر (MAS) جایگزین مناسبی برای توسعه ارقام سبزماندن در سورگوم، گندم و جو وجود دارد (Joshi *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2007). در این مطالعه را می‌توان برای انتخاب به کمک نشانگر در بهبود جو برای تحمل به خشکی در آینده استفاده کرد.



شکل ۲. صفات مربوط به بهبود عملکرد در طی پر شدن بذر تحت تنش خشکی.

Figure 2. Traits related to yield improvement during seed filling under drought stress.

### مهندسی ژنتیک، ویرایش ژنومی و اکتیو بار سنجی عملکردی ژن‌های جداسازی شده

مهندسی ژنتیک نقش کلیدی در معرفی این مکانیسم‌ها و مسیرها دارد. بینش جامع مکانیسم‌ها و مسیرهای تنظیمی گیاهانی که به تنش خشکی پاسخ می‌دهند، از جمله ترکیبی از

شناسایی کردند (Kebede *et al.*, 2019). در جو وحشی، آل‌های مربوط به عملکرد دانه در شش ناحیه ژنومی کروموزوم‌های 2H, 5H و 7H قرار دارند. جایگاه‌های کمی برای رسیدگی زودرس، گلدهی اولیه و تعداد دانه در بوته روی کروموزوم 2H، برای تعداد سنبله در بوته در کروموزوم 5H و نسبت ریشه به ساقه روی کروموزوم ۱H شناسایی شده است. به طور کلی، QTL مرتبط با خشکی در جو روی کروموزوم‌های 2H, 3H, 4H, 6H, 7H و 5H قرار دارد. بنابراین، جستجو برای ژن‌های جدید در جو برای تحمل به خشکی باید محدود شود و بر روی این کروموزوم‌های اولویت‌دار متمرکز شود (Kebede *et al.*, 2019).

مکان‌های صفات کمی مربوط به خشکی برای محتوای آنتی‌اکسیدانی محلول در چربی  $\alpha$ -توکوفرول شناسایی شده‌اند (Templer *et al.*, 2017; Piasecka *et al.*, 2017; Mora *et al.*, 2016). مطالعه‌ای نشان داد که ۷۷ مکان صفات کمی مهم با ۱۶ صفت فنوتیپی در مرحله رویش و ۸۵ مکان صفات کمی مربوط به ۱۳ صفت فنوتیپی در مرحله زایشی برای صفاتی مانند سطح برگ، تعداد برگ سبز، عملکرد دانه، شاخص برداشت و طول ساقه برخوردار بودند (Moualeu-Ngangué *et al.*, 2020). در اینجا، ما چندین QTL مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد را ارائه کردیم (جدول ۱). بنابراین، بسیاری از ژن‌های بیان شده تنش ممکن است اثرات کوچکی در بهبود تحمل تنش داشته باشند. مکان‌های صفات کمی زیادی شناسایی شده‌اند که مربوط به پتانسیل اسمزی (OPQ)، کربوهیدرات محلول در آب (WSCQ) و افزایش کربوهیدرات محلول در آب در ۱۰۰ درصد محتوای نسبی آب (DWSC100Q) بر روی کروموزوم‌های 2H, 3H و 7H می‌باشند (Diab *et al.*, 2004). بنابراین معرفی این مکان‌های صفات کمی سبزماندن در جو احتمالاً برای توسعه ارقام با عملکرد دانه پایدار با کیفیت فوق‌العاده علیرغم تنش خشکی سود قابل توجهی خواهد داشت.

### مکان‌های صفات کمی مربوط به سبزماندن

مطالعه قبلی، همبستگی مثبتی را بین سبزماندن و مدت پر شدن دانه نشان داده است که نقش سبزماندن را در حفظ مرحله پر شدن دانه در جو تحت تنش خشکی تایید می‌کند. مطالعات محدودی در مورد سبزماندن در جو انجام شده است، اما مکان‌های صفات کمی برای صفات سبزماندن در جو بسیار کم است. چندین مطالعه مکان‌های صفات کمی مربوط به

کارایی و سهولت بیشتری نسبت به جهش‌زایی و غربالگری تصادفی سنتی ایجاد کند. تلاقی‌های ژنتیکی را می‌توان با انتقال برای تولید جهش با ویژگی‌های فنوتیپی متمایز در لاینها ایجاد کرد. از طریق لینکاژ بین جهش‌ها و جابجایی نقاط شکست، ژن‌های خاصی را می‌توان به کروموزوم‌های خاص اختصاص داد. به عنوان مثال، جهش *eibi1* از جو وحشی جدا شد و به خشکی بسیار حساس است (Chen *et al.*, 2004). در نتیجه، انتقال ژن‌های جهش‌یافته را به کروموزوم‌های خاص مرتبط می‌کنند. در مورد ژن‌هایی که با تجزیه و تحلیل‌های دو والدینی معمولی، مطالعات ارتباط ژنتیکی، مطالعات ارتباط گسترده ژنومی، یا جهش‌یافته‌هایی با تعداد آلل‌های جهش‌یافته شناسایی می‌شوند، رویکردهای ژنتیکی معکوس مانند TILLING برای تایید ژن‌های جدا شده مورد نیاز است. با استفاده از این ابزارهای ژنتیکی معکوس، می‌توان ژن‌های موجود در جهش‌یافته‌های مورد نظر را از نظر عملکردی ارزیابی کرد. استفاده از تراسریخته‌ها به عنوان ابزاری برای ژنتیک عملکردی روش رایجی است (Hensel *et al.*, 2011). در جو، با استفاده از مهندسی ژنتیک برای تکثیر، کاهش، حذف یا بیان بیش از حد یک ژن مورد نظر استفاده شد. روش تداخل فرآیندی ساده است که طی آن یک ژن جهش‌یافته با نوع وحشی خود جایگزین می‌شود تا عملکرد خود را بازیابی کند. تداخل RNA (RNAi) و خاموش کردن ژن ناشی از ویروس (VIGS) اثر کمی یک ژن را با استفاده از روش‌های خاموش کردن ژن پس از رونویسی وابسته به همسانی اندازه‌گیری می‌کند (Hein *et al.*, 2005). ویرایش ژنوم در جو با CRISPR/Cas9، به عنوان مثال، افزایش بیوسنتز ویتامین E توسط جهش‌های حذفی ژن‌های HGGT و HPT (Zeng *et al.*, 2020)، کاهش محتوای لیگنین HvCOMT1 (Li *et al.*, 2021)، و افزایش استرس غیر زنده با ایجاد جهش HvITPK1 به دست آمد. علاوه بر این، جهش‌یافته‌هایی با محتوای کم D hordein که می‌توانند منبع ژرم پلاسما جدیدی برای مطالعه عملکرد D hordein فراهم کنند و ممکن است امکان اصلاح ارقام جدید با کیفیت بذر بهتر را فراهم کنند (Li *et al.*, 2020).

روش‌های امیکس مانند متابولومیکس و پروتئومیکس، برای توسعه یک ژنوتیپ مقاوم به تنش ضروری است. جو می‌تواند در پاسخ به تنش خشکی با استفاده از یک یا چند ژن درگیر شناسایی شده زنده بماند. فاکتورهای رونویسی مانند NAC، MYB، WRKY، CBF و MYB نقش کلیدی در ژنوتیپ‌های متحمل به خشکی دارند (Dezhsetan *et al.*, 2018). انتقال این فاکتورهای رونویسی به ژنوتیپ‌های جو می‌تواند پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی را بهبود بخشد. در جو، تبدیل HvMYB به جو می‌تواند به عنوان تنظیم‌کننده مثبت تحمل به خشکی مورد استفاده قرار گیرد. مطالعه قبلی نشان داده است که بیان بیش از حد HvMYB1 در ژنوتیپ‌ها منجر به افزایش بیان ژن تا بیست برابر در مقایسه با ژنوتیپ وحشی در پاسخ به خشکی می‌شود (Alexander *et al.*, 2019). بیان برخی از ژن‌های جو مانند فاکتورهای اتصال C-repeat (HvCBF4) و WRKYs (HvWRKY38) در گیاهان تراسریخته باعث تحمل بالاتری نسبت به تنش خشکی شد (Gürel *et al.*, 2016). بیان ژن‌های DREB/CBF تحت هر دو پروموتور، تحمل به خشکی جو تراسریخته را بهبود بخشید (Yang *et al.*, 2020). بر اساس نتایج یک مطالعه، بیان HvSNAC1 در جو باعث افزایش تحمل به خشکی شد که نشان می‌دهد این ژن می‌تواند ابزاری برای بهبود جو در شرایط خشکی باشد (Al Abdallat *et al.*, 2014). پروتئین LEA گروهی از پروتئین‌ها است که به دلیل ماهیت آبدوست بودن و تجمع زیاد در طول خشکی بذر و در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی توصیف می‌شود (Bhatnagar-Mathur *et al.*, 2008). درک میزان بیان HVA1 در طول تنش خشکی ممکن است برای اصلاح جو با افزایش تحمل به خشکی مفید باشد. HVA1، یک ژن از LEA3 (پروتئین فراوان در اواخر جنین زایی)، با استرس آب مرتبط است (Yao *et al.*, 2017). بیولوژی سیستم و ابزارهای بیوانفورماتیک برای تشخیص ژن‌ها، پروتئین‌ها و صفات فیزیولوژیکی برای بهبود ژنوتیپ جو متحمل به تنش خشکی مفید خواهد بود.

تجزیه و تحلیل ژنتیکی با استفاده از جهش‌یافته‌ها برای درک عملکرد ژن در تحقیقات پایه و کاربردی ضروری است. یک فناوری ویرایش ژن هدفمند می‌تواند جهش ژن هدف را با

#### جدول ۱. QTL‌های مربوط به صفات فیزیولوژیکی و عملکرد برای بهبود عملکرد.

Table 1. QTLs related to physiological and yield traits for yield improving.

علامت صفت	طبقه بندی صفت	صفات مشابه	نمادهای چاپ شده	نام صفت	کروموزوم
-----------	---------------	------------	-----------------	---------	----------

1H	تعداد دانه	QKer.pil-1H	GN, KNO, grain number per p...	عملکرد	GRNB
1H	عملکرد دانه	QYld.pil-1H	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
1H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-1H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
1H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-1H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	عملکرد دانه	QYld.pil-2H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
2H	عملکرد دانه	QYld.pil-2H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-2H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
2H	وزن دانه	QTgw.pil-2H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
3H	عملکرد دانه	QYld.pil-3H	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.4	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-3H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
3H	ظرفیت تنظیم اسمزی	QOa.TaEr-3H	OA, osmotic adjustment, osm...	استرس غیرزیستی	OSADJCAP
4H	عملکرد دانه	QYld.pil-4H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
4H	عملکرد دانه	QYld.pil-4H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
4H	شاخص برداشت	QHi.pil-4H.1	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
4H	شاخص برداشت	QHi.pil-4H.2	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-4H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
4H	وزن دانه	QTgw.pil-4H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.3	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.4	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	عملکرد دانه	QYld.pil-5H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.4	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.1	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.2	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-5H.3	-	استرس غیرزیستی	LFWP
5H	ظرفیت تنظیم اسمزی	QOa.TaEr-5H	OA, osmotic adjustment, osm...	استرس غیرزیستی	OSADJCAP
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.4	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
5H	وزن دانه	QTgw.pil-5H.3	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
6H	پتانسیل آب برگ	QOp.TaEr-6H	-	استرس غیرزیستی	LFWP
7H	عملکرد بیومس	QMas.pil-7H	BMS, BMY, BY, biomass, dry ...	عملکرد	BIOMYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.1	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.2	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	عملکرد دانه	QYld.pil-7H.3	GY, YLD, yield	عملکرد	GRYLD
7H	شاخص برداشت	QHi.pil-7H.1	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
7H	شاخص برداشت	QHi.pil-7H.2	HI, HID, PNHVID, panicle ha...	عملکرد	HVID
7H	وزن دانه	QTgw.pil-7H.2	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT
7H	وزن دانه	QTgw.pil-7H.1	100-kernel weight, 300-kern...	عملکرد	SDWT

## تعیین ژنوتیپ با استفاده از توالی‌یابی و مطالعات گسترده ژنومی

در سال‌های اخیر، رویکردهای جدید ژنوتایپینگ تعداد زیادی نشانگر را توسعه دادند که تجزیه و تحلیل ارتباط را به ابزاری بسیار جذاب و قدرتمند تبدیل کرده‌است. پیشرفت‌های اخیر در فناوری‌های نسل بعدی توالی‌یابی (NGS) شناسایی تعداد زیادی از SNP ها را با کاهش پیچیدگی ژنوم، که با آنزیم‌های محدودکننده مانند تعیین ژنوتیپ با استفاده از توالی‌یابی (GBS) به دست می‌آید، آسان‌تر کرده‌است. با استفاده از این رویکرد، هزاران نشانگر SNP را می‌توان برای هر هفت کروموزوم جو با هزینه کم برای هر ژنوتیپ شناسایی کرد. علاوه بر این، ژنوم‌های مرجع بسیار خوبی برای جو در حال حاضر در دسترس هستند که امکان مکان‌یابی هر SNP و تعیین هرگونه ژنوتیپ گمشده را فراهم می‌کند (Mascher *et al.*, 2017). تعداد زیاد SNP ها و توزیع مناسبی در سرتا سر ژنوم، احتمال شناسایی مناطق ژنومی گسترده‌تر مرتبط با تحمل به خشکی را افزایش می‌دهد.

مطالعات ارتباط گسترده ژنومی در مراحل مختلف رشد و نمو تحت تنش خشکی (جوانه‌زنی، مرحله زایشی، مرحله پس از گلدهی) انجام شده است و ارتباط‌های بسیار مهم و برخی مناطق ژنومی جدید دارای QTL که با ژن‌های مرتبط با مکانیسم‌های تحمل به خشکی هم‌زمان شده‌اند را شناسایی کرده‌اند (Thabe *et al.*, 2018t). Pham *et al.* (2019) از جمعیت مشتق شده از جو وحشی برای شناسایی مناطق آلل‌های جدید با استفاده از مطالعات ارتباط گسترده ژنومی استفاده شد و آلل وحشی مسئول افزایش زیست توده و ارزش فنوتیپی تحت تنش خشکی است. ویژگی پیچیده و کمی یک صفت مانند تحمل به خشکی به اطلاعات اضافی از مدل‌های مختلف مطالعات ارتباط گسترده ژنومی برای ایجاد مشخصات ژنتیکی کامل‌تر نیاز دارد. چندین QTL برای عملکرد زیست توده و تحمل به خشکی گیاهچه در یک مطالعه GWAS در جو زمستانه یافت شد (Wehner *et al.*, 2015). دو QTL پایدار در 5H در 86,880 سانتی‌مورگان برای طول میانگرمه و در 3H در 126,421 سانتی‌مورگان برای طول برگ پرچم در تیمار تنش خشکی شناسایی شدند. چهارده QTL با QTLهایی که قبلاً گزارش شده بود شناسایی شدند و بقیه جدید بودند (Jabbari *et al.*, 2018). سیستم ریشه یک جزء کلیدی برای بقا و بهره‌وری گیاه است. به ویژه، در شرایط تنش، رشد گیاهان با ساختار ریشه بهتر می‌تواند بهره‌وری را تضمین کند. مطالعه‌ای

بر روی بررسی تنوع فنوتیپی صفات منتخب ریشه و عملکرد در سیستم متنوعی از ژنوتیپ‌های جو بهاره انجام شد (Ogrodowicz *et al.*, 2023). با انجام مطالعه ارتباط گسترده ژنومی (GWAS)، چندین ارتباط را شناسایی شد که در زمینه تغییرات در صفات مربوط به ریشه و عملکرد در پاسخ به تغییرات طبیعی در رطوبت خاک ایجاد می‌شود. نتایج GWAS را بر اساس هر دو نشانگر پلی‌مورفیسم تک نوکلئوتیدی و بلوک‌های نشانگرهای عدم تعادل لینکاژی (LD) برای 11 صفت فنوتیپی مربوط به مورفولوژی گیاه، کیفیت دانه و سیستم ریشه در گروهی از جوی بهاره رشد تحت شرایط مزرعه‌ای گزارش شد. نتایج مطالعه قبلی نشان داد که دو بلوک مهم مبتنی بر عدم تعادل لینکاژی بر روی کروموزوم‌های 2H و 7H در بیان ساختار ریشه و صفات مرتبط با عملکرد وجود دارد. ناحیه روی بازوی کوتاه کروموزوم 2H را در بیان صفات مرتبط با ریشه و عملکرد شناسایی شد (Ogrodowicz *et al.*, 2023).

### نتیجه‌گیری

در طول 30 سال گذشته، درک مطلوبی از مکانیسم و سیگنال‌دهی مولکولی انتقال مجدد مواد از ساقه به دانه در شرایط تنش خشکی ایجاد شده است. تکنیک امیکس تعدادی از فرآیندهای تنظیمی و ژن‌های پاسخگو را شناسایی کرده است. برخی از این یافته‌ها ممکن است برای اصلاح مولکولی و رویکردهای تراریخته با هدف بهبود پارامترهایی مانند کارایی و عملکرد مواد مغذی ارزشمند باشند. غلات به عنوان یکی از مهمترین محصولات زراعی نقش مهمی در تامین غذای مردم جهان دارد. عملکرد دانه بالا، مهمترین هدف اصلاحی این گونه است. خشکی در مرحله پر شدن دانه، تأثیر زیادی بر رشد و بهره‌وری دانه دارد. هدف اصلاح‌کنندگان انتخاب ارقام با ظرفیت انتقال مجدد نیتروژن و کربن بالا و همچنین ژنوتیپ‌هایی با پتانسیل فتوسنتزی بالا است. محققان همچنین باید مبنای ژنتیکی پتانسیل عملکرد، کارایی فیزیولوژیکی (نرخ زیست توده و تجمع عملکرد دانه) و مکانیسم‌های تحمل به خشکی برای اصلاح ارقام را به عنوان استراتژی‌های موثر برای اصلاح و انتخاب با کمک نشانگرهای تحمل به خشکی درک کنند. ذخیره ساقه منبع مهم پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی است. اما رویدادهای مولکولی مرتبط با انتقال مجدد ذخایر ساقه تحت تنش به خوبی مورد مطالعه قرار نگرفته است. پروتئومیکس، متابولومیکس و ترنس کریپتومیکس



جدیدی را برای محصولاتی که دچار تنش خشکی شدند، فراهم می‌کند. زمانی که پیچیدگی مکانیسم‌های ژنتیکی زیربنایی این صفت بسیار زیاد است، شناسایی نشانگرهای زیستی را ممکن می‌سازد. این به افزایش پتانسیل نشانگرهای زیستی برای تبدیل شدن به ابزاری آسان برای پیشبرد اصلاح محصول کمک خواهد کرد.

### سپاسگزاری

از بنیاد ملی نخبگان به خاطر حمایت مالی و معنوی در اجرای پژوهش قدردانی می‌شود.

رویکردهای قدرتمندی برای مطالعه پاسخ گیاه به تنش هستند. این روش‌ها برای شناسایی ژن‌ها، پروتئین‌ها و متابولیت‌های پاسخ‌دهنده به خشکی در بافت‌های مختلف گیاهی از جمله برگ‌ها، غلاف برگ و دانه‌ها استفاده شده‌اند. بر اساس اطلاعات موجود می‌توان گفت که در مراحل پایانی رشد و پرشدن دانه در شرایط تنش گیاهی از انتقال مجدد ساقه ذخیره شده و همچنین تامین کربن و نیتروژن مورد نیاز از طریق تجزیه پروتئین‌های موجود در برگ‌ها ممکن می‌شود تا برای انتقال مجدد نیتروژن برای پر کردن دانه استفاده شود. ما پیشنهاد می‌کنیم که با استفاده از صفات فیزیولوژیکی و مکان صفات کمی پاسخگو به تنش خشکی و عملکرد و سبز ماندن می‌توان برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل استفاده نمود. اصلاح به کمک امیکس بینش

### منابع

- Al Abdallat, A. M., Ayad, J. Y., Abu Elenein, J. M., Al Ajlouni, Z. & Harwood, W. A. (2014). Overexpression of the transcription factor HvSNAC1 improves drought tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular Breeding*, 33, 401–414. doi: 10.1007/s11032-013-9958-1
- Alexander, RD, Wendelboe-Nelson, C & Morris, PC. (2019). 'The barley transcription factor HvMYB1 is a positive regulator of drought tolerance', *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 142, pp. 246-253. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.07.014>
- Badigannavar, A., Teme, N., de Oliveira, AC., Li, G., Vaksmann, M., Viana, VE., Ganapathi, TR., & Sarsu, F. (2018). Physiological, genetic and molecular basis of drought resilience in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 23(4):670-88.
- Barnabás, B., Jäger, K. & Fehér, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment*, 31:11–38.
- Bazargani, M.M., Sarhadi, E., Bushehri, A.A.S., Matros, A., Mock, H.P., Naghavi, M.R., Hajihoseini, V., Mardi, M., Hajirezaei, M.R., Moradi, F. & Ehdaie, B., (2011). A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. *Journal of proteomics*, 74(10), 1959-1973.
- Bhatnagar-Mathur, P., Vadez, V. & Sharma, K.K. (2008). Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: retrospect and prospects. *Plant Cell Reports*, 27, 411-424. doi: 10.1007/s00299-007-0474-9
- Bitra, C, & Gerats T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*, 31(4), 273.
- Borrell, A.K., Mullet, J.E., George-Jaeggli, B., van Oosterom, E.J., Hammer, G.L., Klein, P.E. & Jordan, D.R. (2014). Drought adaptation of stay-green sorghum is associated with canopy development, leaf anatomy, root growth, and water uptake. *Journal of experimental botany*, 65(21), 6251-6263.
- Boutheina, D., Amel, M., Sami, K., Fatma, B. S., & Bassem, M. (2022). Agricultural water management practices in mena region facing climatic challenges and water scarcity. *Water Conservation & Management (WCM)*, 6(1), 39-44.
- Bowne, J. B., Erwin, T. A., Juttner, J., Schnurbusch, T., Langridge, P., Bacic, A., & Roessner, U. (2012). Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level. *Molecular plant*, 5(2), 418-429.
- Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Mare C., Tondelli A. & Stanca A.M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrative view from breeding to genomics, *Field Crop. Research*, 105, 1–14.
- Chaudhary, J., Khatri, P., Singla, P., Kumawat, S., Kumari, A., Vikram, A., Jindal, S.K., Kardile, H., Kumar, R., Sonah, H. & Deshmukh, R., (2019). Advances in omics approaches for abiotic stress tolerance in tomato. *Biology*, 8(4), 90.
- Chen M., Wang Q.Y., Cheng X.G., Xu Z.S., Li L.C., Ye X.G., Xia L.Q. & Ma Y.Z. (2007).

- GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants, *Biochem. Bioph. Res. Co.* 353, 299-305.
- Chen, G., Sagi, M., Weining, S., Krugman, T., Fahima, T., Korol, A. B., & Nevo, E. (2004). Wild barley eib1 mutation identifies a gene essential for leaf water conservation. *Planta*, 219, 684-693.
- Chen, J., Tang, L., Shi, P., Yang, B., Sun, T., Cao, W. & Zhu, Y., (2017). Effects of short-term high temperature on grain quality and starch granules of rice (*Oryza sativa* L.) at post-anthesis stage. *Protoplasma*, 254, 935-943.
- Crossa, J., Pérez-Rodríguez, P., Cuevas, J., Montesinos-López, O., Jarquín, D., De Los Campos, G., ... & Varshney, R. K. (2017). Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. *Trends in plant science*, 22(11), 961-975.
- Cseri, A., Sass, L., Torjék, O., Pauk, J., Vass, I. & Dudits, D. (2013). Monitoring drought responses of barley genotypes with semi-robotic phenotyping platform and association analysis between recorded traits and allelic variants of some stress genes. *Aust. J. Crop Sci.* 7, 1560-1570.
- Daszkowska-Golec, A., Mehta, D., Uhrig, R. G., Braszewska, A., Novak, O., Fontana, I. M., ... & Marzec, M. (2023). Multi-omics insights into the positive role of strigolactone perception in barley drought response. *BMC Plant Biology*, 23(1), 445.
- Dewez, D., Goltsev, V., Kalaji, H.M. & Oukarroum, A., (2018). Inhibitory effects of silver nanoparticles on photosystem II performance in *Lemna gibba* probed by chlorophyll fluorescence. *Current plant biology*, 16, 15-21.
- Dezhsetan, S., Behnamian, M., Fathi Ajirlou, S., Ebrahimi, M. A., & Yazdani, B. (2018). Identification, classification and bioinformatics expression analysis of NAC transcription factor gene family in *Hordeum vulgare* cv. Morex genome. *Crop Biotechnology*, 8(21), 17-35.
- Diab, A.A., Teulat-Merah, B., This, D., Ozturk, N.Z., Bensch, D. & Sorrells, M.E., (2004). Identification of drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags in barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 109, 1417-1425.
- Díaz, P., Borsani, O., Marquez, A. N. T. O. N. I. O., & Monza, J. O. R. G. E. (2005). Nitrogen metabolism in relation to drought stress responses in cultivated and model *Lotus* species. *Lotus Newsletter*, 35(1), 83-92.
- Du Plessis, S.S., Kashou, A.H., Benjamin, D.J., Yadav, S.P. & Agarwal, A. (2011). Proteomics: a subcellular look at spermatozoa. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 9, 1-12.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A & J. G. Waines. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. 46: 735-746.
- Esmailpour-Jahromi, M., Ahmadi, A., Lunn, J.E., Abbasi, A., Poustini, K. & Joudi, M. (2012). Variation in grain weight among Iranian wheat cultivars: the importance of stem carbohydrate reserves in determining final grain weight under source limited conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 6(11), 1508-1515.
- Fahad, S., Ihsan, M.Z., Khaliq, A., Daur, I., Saud, S., Alzamanan, S., Nasim, W., Abdullah, M., Khan, I.A., Wu, C. & Wang, D. (2018). Consequences of high temperature under changing climate optima for rice pollen characteristics-concepts and perspectives. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(11), 1473-1488.
- Fan, Y., Shabala, S., Ma, Y., Xu, R. & Zhou, M. (2015). Using QTL mapping to investigate the relationships between abiotic stress tolerance (drought and salinity) and agronomic and physiological traits. *BMC Genomics* 16:43. doi: 10.1186/s12864-015-1243-8.
- Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S.S. & Siddique, K.H. (2017). Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(2), 81-102.
- Fracasso, A., Trindade, L.M. & Amaducci, S. (2016). Drought stress tolerance strategies revealed by RNA-Seq in two sorghum genotypes with contrasting WUE. *BMC Plant Biology*, 16(1), pp.1-18.
- Gaur, P.M., Samineni, S., Krishnamurthy, L., Varshney, R.K., Kumar, S., Ghanem, M.E., Beebe, S.E., Rao, I.M., Chaturvedi, S.K., Basu, P.S. & Nayyar, H. (2014). High temperature tolerance in grain legumes.
- Ghaffari, M. R., Von Wirén, N., Humbeck, K., & Franken, P. (2016). Transcriptome analysis of leaf tissue in contrasting lines of barley for biomass formation at the reproductive stage. *Crop Biotechnology*, 6(13), 27-39. (In Persian).
- Ghatak, A., Chaturvedi, P. & Weckwerth, W., (2018). Metabolomics in plant stress physiology. *Plant genetics and molecular biology*, 187-236.
- Goggin, D.E. & T. L. Setter. (2004). Fructosyltransferase activity and fructan accumulation during development in wheat

- exposed to terminal drought. *Functional Plant Biology*, 31:11-21.
- González-Camacho, J. M., Ornella, L., Pérez-Rodríguez, P., Gianola, D., Dreisigacker, S., & Crossa, J. (2018). Applications of machine learning methods to genomic selection in breeding wheat for rust resistance. *The plant genome*, 11(2), 170104.
- Gürel, F., Öztürk, Z.N., Uçarlı, C. & Rosellini, D. (2016). Barley genes as tools to confer abiotic stress tolerance in crops. *Frontiers in plant science*, 7, 1137.
- Gururani, M.A., Venkatesh, J. & Tran, L.S.P. (2015). Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Molecular plant*, 8(9), 1304-1320.
- Hajibarat, Z., Saidi, A., Ghazvini, H., & Hajibarat, Z. (2023). Comparative analysis of physiological traits and gene expression patterns in nitrogen deficiency among barley cultivars. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 21(1), 110.
- Hammad, S.A. & Ali, O.A. (2014). Physiological and biochemical studies on drought tolerance of wheat plants by application of amino acids and yeast extract. *Annals of Agricultural Sciences*, 59(1), 133-145.
- Harb, A., Simpson, C., Guo, W., Govindan, G., Kakani, V. G., & Sunkar, R. (2020). The effect of drought on transcriptome and hormonal profiles in barley genotypes with contrasting drought tolerance. *Frontiers in plant science*, 11, 618491.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R. & Fujita, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9643-9684.
- Hassan, F.S.C., Solouki, M., Fakheri, B.A., Nezhad, N.M. & Masoudi, B. (2018). Mapping QTLs for physiological and biochemical traits related to grain yield under control and terminal heat stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24, 1231-1243.
- Hein, I., Barciszewska-Pacak, M., Hrubikova, K., Williamson, S., Dinesen, M., Soenderby, I. E., ... & Lacomme, C. (2005). Virus-induced gene silencing-based functional characterization of genes associated with powdery mildew resistance in barley. *Plant Physiology*, 138(4), 2155-2164.
- Hensel, G., Himmelbach, A., Chen, W., Douchkov, D. K., & Kumlehn, J. (2011). Transgene expression systems in the Triticeae cereals. *Journal of Plant Physiology*, 168(1), 30-44.
- Hong, Y., Ni, S.J. & Zhang, G.P. (2020). Transcriptome and metabolome analysis reveals regulatory networks and key genes controlling barley malting quality in responses to drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 152, 1-11.
- Huang, J. P., Tunc-Ozdemir, M., Chang, Y., & Jones, A. M. (2015). Cooperative control between AtRGS1 and AtHXX1 in a WD40-repeat protein pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 851.
- Hübner, S., Korol, A.B. & Schmid, K.J. (2015). RNA-Seq analysis identifies genes associated with differential reproductive success under drought-stress in accessions of wild barley *Hordeum spontaneum*. *BMC plant biology*, 15(1), 1-14.
- Hussain, H.A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S.A., Men, S. & Wang, L. (2018). Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in plant science*, 9, .393.
- Hütsch, B.W., Jahn, D. & Schubert, S. (2019). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205(1),.22-32.
- Istanbuli, T., Baum, M., Touchan, H., & Hamwiah, A. (2020). Evaluation of morpho-physiological traits under drought stress conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Photosynthetica*, 58(4).
- Jabbari, M., Fakheri, B. A., Aghnoum, R., Mahdi Nezhad, N., & Ataei, R. (2018). GWAS analysis in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) for morphological traits exposed to drought. *PLoS one*, 13(9), e0204952.
- Joshi, A.K., Kumari, M., Singh, V.P., Reddy, C.M., Kumar, S., Rane, J. & Chand, R. (2007). Stay green trait: variation, inheritance and its association with spot blotch resistance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 153, 59-71.
- Kaur, S., Bhardwaj, R. D., Kaur, J., & Kaur, S. (2022). Induction of defense-related enzymes and pathogenesis-related proteins imparts resistance to barley genotypes against spot blotch disease. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-15.
- Kaur, S., Seem, K., Duhan, N., Kumar, S., Kaundal, R., & Mohapatra, T. (2023). Transcriptome and physio-biochemical profiling reveals differential responses of rice cultivars at reproductive-stage drought stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(2), 1002.

- Kamal, N.M., Gorafi, Y.S.A., Abdelrahman, M., Abdellatef, E. & Tsujimoto, H. (2019). Stay-green trait: A prospective approach for yield potential, and drought and heat stress adaptation in globally important cereals. *International journal of molecular sciences*, 20(23), 5837.
- Kumar, S., Kumar, S., Krishnan, G. S., & Mohapatra, T. (2022). Molecular basis of genetic plasticity to varying environmental conditions on growing rice by dry/direct-sowing and exposure to drought stress: Insights for DSR varietal development. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1013207.
- Kebede, A., Kang, M. S., & Bekele, E. (2019). Advances in mechanisms of drought tolerance in crops, with emphasis on barley. *Advances in agronomy*, 156, 265-314.
- Krasensky, J. & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Lara, P., Onate-Sánchez, L., Abraham, Z., Ferrándiz, C., Díaz, I., Carbonero, P., & Vicente-Carbajosa, J. (2003). Synergistic activation of seed storage protein gene expression in Arabidopsis by ABI3 and two bZIPs related to OPAQUE2. *Journal of Biological Chemistry*, 278(23), 21003-21011.
- Li, L., Xing, J., Ma, H., Liu, F., & Wang, Y. (2021). In situ determination of guard cell ion flux underpins the mechanism of ABA-mediated stomatal closure in barley plants exposed to PEG-induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 187, 104468.
- Li, Y., Liu, D., Zong, Y., Jiang, L., Xi, X., Cao, D., ... & Liu, B. (2020). New D hordein alleles were created in barley using CRISPR/Cas9 genome editing. *Cereal Research Communications*, 48, 131-138.
- Liliane TN, Charles MS. 2020. Factors affecting yield of crops. *Agronomy-Climate Change & Food Security*. 15:9.
- Manju, Yadav, S. K., Wankhede, D. P., Saroha, A., Jacob, S. R., Pandey, R., ... & Kaur, V. (2023). Screening of barley germplasm for drought tolerance based on root architecture, agronomic traits and identification of novel allelic variants of HVA1. *Journal of Agronomy and Crop Science*.
- Marchetti, C.F., Ugena, L., Humplík, J.F., Polák, M., Cavar' Zeljkovi'c, S., Podle'sakov ' ' a, K., Fürst, T., De Diego, N. & Spíchal, L. (2019). A novel image-based screening method to study water-deficit response and recovery of barley populations using canopy dynamics phenotyping and simple metabolite profiling. *Front. Plant Sci.* 10, 1252. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01252>.
- Mascher, M., Richmond, T. A., Gerhardt, D. J., Himmelbach, A., Clissold, L., Sampath, D., ... & Stein, N. (2013). Barley whole exome capture: a tool for genomic research in the genus *Hordeum* and beyond. *The Plant Journal*, 76(3), 494-505.
- Meitzel, T., Radchuk, R., McAdam, E. L., Thormählen, I., Feil, R., Munz, E., ... & Borisjuk, L. (2021). Trehalose 6-phosphate promotes seed filling by activating auxin biosynthesis. *New Phytologist*, 229(3), 1553-1565.
- Michaletti, A., Naghavi, M.R., Toorchi, M., Zolla, L. & Rinalducci, S. (2018). Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Scientific reports*, 8(1), p.5710.
- Mikołajczak, K., Ogrodowicz, P., wiek-Kupczynska, H., Weigelt-Fischer, K., Mothukuri, S. R., Junker, A., Altmann, T., Krystkowiak, K., Adamski, T., Surma, M., Kuczynska, A. & Krajewski, P. (2020). Image phenotyping of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) RIL population under drought: selection of traits and biological interpretation. *Front. Plant Sci.* 11, 743. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00743>.
- Monteverde, E., Rosas, J. E., Blanco, P., Pérez de Vida, F., Bonnecarrère, V., Quero, G., ... & McCouch, S. (2018). Multienvironment models increase prediction accuracy of complex traits in advanced breeding lines of rice. *Crop Science*, 58(4), 1519-1530.
- Mora, F., Quitral, Y.A., Matus, I., Russell, J., Waugh, R. & Del Pozo, A. (2016). SNP-based QTL mapping of 15 complex traits in barley under rain-fed and well-watered conditions by a mixed modeling approach. *Frontiers in plant science*, 7, 909.
- Moualeu-Ngangué, D., Dolch, C., Schneider, M., Léon, J., Uptmoor, R. & Stützel, H., (2020). Physiological and morphological responses of different spring barley genotypes to water deficit and associated QTLs. *PloS One*, 15(8), p.e0237834.
- Nagaraj, V.J., Altenbach, D., Galati, V., Lüscher, M., Meyer, A.D., Boller, T. & Wiemken, A. (2004). Distinct regulation of sucrose: sucrose-1-fructosyltransferase (1-SST) and sucrose: fructan-6-fructosyltransferase (6-SFT), the key enzymes of fructan synthesis in barley leaves: 1-SST as the pacemaker. *New Phytologist*, 161(3), 735-748.
- Nazari, M., Moosavi, S. S., Maleki, M., & Jamshidi Goharrizi, K. (2020). Chloroplastic acyl carrier protein synthase I and chloroplastic 20 kDa

- chaperonin proteins are involved in wheat (*Triticum aestivum*) in response to moisture stress. *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 180-187.
- Ndlovu, E., Van Staden, J. & Maphosa, M. (2021). Morpho-physiological effects of moisture, heat and combined stresses on *Sorghum bicolor* [Moench (L.)] and its acclimation mechanisms. *Plant Stress*, 2, p.100018.
- Obidiegwu, J.E., Bryan, G.J., Jones, H.G. & Prashar, A., 2015. Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in plant science*, 6, 542.
- Ogrodowicz, P., Mikołajczak, K., Kempa, M., Mokrzycka, M., Krajewski, P., & Kuczyńska, A. (2023). Genome-wide association study of agronomical and root-related traits in spring barley collection grown under field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1077631.
- Parida, A.K., Panda, A. & Rangani, J. (2018). Metabolomics-guided elucidation of abiotic stress tolerance mechanisms in plants. In *Plant metabolites and regulation under environmental stress* (89-131). Academic Press.
- Paul, M. J., Primavesi, L. F., Jhurrea, D., & Zhang, Y. (2008). Trehalose metabolism and signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 417-441.
- Pham, A.T., Maurer, A., Pillen, K., Brien, C., Dowling, K., Berger, B., Eglinton, J.K. & March, T.J., (2019). Genome-wide association of barley plant growth under drought stress using a nested association mapping population. *BMC Plant Biology*. 19, 134.
- Piasecka, A., Sawikowska, A., Kuczyńska, A., Ogrodowicz, P., Mikołajczak, K., Krystkowiak, K., Gudyś, K., Guzy-Wróbelska, J., Krajewski, P. & Kachlicki, P. (2017). Drought-related secondary metabolites of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves and their metabolomic quantitative trait loci. *The Plant Journal*, 89(5), 898-913.
- Pirzad, A., Shakiba, M. R., Zehtab-Salmasi, S., Mohammadi, S. A., Darvishzadeh, R., & Samadi, A. (2011). Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- Rao, S.R., Qayyum, A., Razaq, A., Ahmad, M., Mahmood, I. & Sher, A., (2012). Role of foliar application of salicylic acid and l-tryptophan in drought tolerance of maize. *J. Anim. Plant Sci*, 22(3), 768-772.
- Rischbeck, P., Cardellach, P., Mistele, B., & Schmidhalter, U. (2017). Thermal phenotyping of stomatal sensitivity in spring barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(6), 483-493.
- Rohila, J.S., Jain, R.K. & Wu, R., (2002). Genetic improvement of Basmati rice for salt and drought tolerance by regulated expression of a barley *Hva1* cDNA. *Plant Sci*. 163,525-532.
- Rollins, J.A., Habte, E., Templer, S.E., Colby, T., Schmidt, J. & Von Korff, M. (2013). Leaf proteome alterations in the context of physiological and morphological responses to drought and heat stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of experimental botany*, 64(11), 3201-3212.
- Saidi, A., Hajibarat, Z. & Ghaffari, M.R., (2021). The role of effective factors in cell senescence and material remobilization in cereals. *Genetic Engineering and Biosafety Journal*, 10(1), pp.108-120.
- Samarah, N. H. (2005). Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agronomy for sustainable development*, 25(1), 145-149.
- Sanchez-Díaz, M., García, J.L., Antolín, M.C. & Araus, J.L., (2002). Effects of soil drought and atmospheric humidity on yield, gas exchange and stable carbon isotope composition of barley. *Photosynthetica* 40, 415-421. <https://doi.org/10.1023/A:1022683210334>.
- Sandhu, N. & Kumar, A. (2017). Bridging the rice yield gaps under drought: QTLs, genes, and their use in breeding programs. *Agronomy*, 7(2), p.27.
- Sayed, M.A., Nassar, S.M., Moustafa, E.S., Said, M.T., Börner, A. & Hamada, A. (2021). Genetic mapping reveals novel exotic and elite QTL alleles for salinity tolerance in barley. *Agronomy*, 11(9), 1774.
- Sehgal, A., Sita, K., Siddique, K.H., Kumar, R., Bhogireddy, S., Varshney, R.K., Hanumantha Rao, B., Nair, R.M., Prasad, P.V. & Nayyar, H. (2018). Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality. *Frontiers in plant science*, 9, 1705.
- Seiler, C., Harshvardhan, V.T., Reddy, P.S., Hensel, G., Kumlehn, J., Eschen-Lippold, L., Rajesh, K., Korzun, V., Wobus, U., Lee, J. & Selvaraj, G. (2014). Abscisic acid flux alterations result in differential abscisic acid signaling responses and impact assimilation efficiency in barley under terminal drought stress. *Plant physiology*, 164(4), 1677-1696.
- Singh, C.K., Singh, D., Sharma, S., Chandra, S., Tomar, R.S.S., Kumar, A., Upadhyaya, K.C. & Pal, M. (2021). Mechanistic association of quantitative trait locus with malate secretion in

- lentil (*Lens culinaris medikus*) seedlings under aluminium stress. *Plants*, 10(8), 1541.
- Stallmann, J., Schweiger, R., Pons, C. A., & Müller, C. (2020). Wheat growth, applied water use efficiency and flag leaf metabolome under continuous and pulsed deficit irrigation. *Scientific Reports*, 10(1), 10112.
- Templer, S.E., Ammon, A., Pscheidt, D., Ciobotea, O., Schuy, C., McCollum, C., Sonnewald, U., Hanemann, A., Förster, J., Ordon, F. & von Korff, M. (2017). Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense. *Journal of experimental botany*, 68(7), pp.1697-1713.
- Thabet, S.G., Moursi, Y.S., Karam, M.A., Graner, A. & Alqudah, A.M. (2018). Genetic basis of drought tolerance during seed germination in barley. *PLoS One* 13, e0206682.
- Thomas, H. & Howarth, C.J. (2000). Five ways to stay green. *Journal of experimental botany*, 51(suppl\_1), pp.329-337.
- Wang, L.Y., Liu, J.L., Wang, W.X. & Sun, Y. (2016). Exogenous melatonin improves growth and photosynthetic capacity of cucumber under salinity-induced stress. *Photosynthetica*, 54, 19-27.
- Wehner, G.G., Balko, C.C., Enders, M.M., Humbeck, K.K. & Ordon, F.F. (2015). Identification of genomic regions involved in tolerance to drought stress and drought stress induced leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biol.* 15, 125.
- Wendelboe-Nelson, C. & Morris, P.C., (2012). Proteins linked to drought tolerance revealed by DIGE analysis of drought resistant and susceptible barley varieties. *Proteomics*, 12(22), 3374-3385.
- Witt, S., Galicia, L., Liseč, J., Cairns, J., Tiessen, A., Araus, J. L., ... & Fernie, A. R. (2012). Metabolic and phenotypic responses of greenhouse-grown maize hybrids to experimentally controlled drought stress. *Molecular plant*, 5(2), 401-417.
- Wójcik-Jagła, M., Rapacz, M., Tyrka, M., Kościelniak, J., Crissy, K. & Żmuda, K. (2013). Comparative QTL analysis of early short-time drought tolerance in Polish fodder and malting spring barleys. *Theoretical and applied genetics*, 126, 3021-3034.
- Wu, C., Cui, K., Wang, W., Li, Q., Fahad, S., Hu, Q., Huang, J., Nie, L., Mohapatra, P.K. & Peng, S. (2017). Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice. *Frontiers in Plant Science*, 8, p.371.
- Yang, G., Wang, C., Wang, Y., Guo, Y., Zhao, Y., Yang, C., & Gao, C. (2016). Overexpression of ThVHAc1 and its potential upstream regulator, ThWRKY7, improved plant tolerance of Cadmium stress. *Scientific Reports*, 6(1), 18752.
- Yang, Y., Al-Baidhani, H.H.J., Harris, J., Riboni, M., Li, Y., Mazonka, I., Bazanova, N., Chirkova, L., Sarfraz Hussain, S., Hrmova, M. & Haefele, S. (2020). DREB/CBF expression in wheat and barley using the stress-inducible promoters of HD-Zip I genes: impact on plant development, stress tolerance and yield. *Plant biotechnology journal*, 18(3), 829-844.
- Yao, X., Wu, K., Yao, Y., Li, J., Ren, Y. & Chi, D. (2017). The response mechanism of the HVA1 gene in hullless barley under drought stress. *Italian Journal of Agronomy*, 12(4).
- Yuan, H., Zeng, X., Shi, J., Xu, Q., Wang, Y., Jabu, D., Sang, Z. & Nyima, T. (2018). Time-course comparative metabolite profiling under osmotic stress in tolerant and sensitive Tibetan hullless barley. *BioMed research international*, 2018.
- Zadehbagheri, M., Azarpanah, A., & Javanmardi, S. (2014). Proline metabolite transport an efficient approach in corn yield improvement as response to drought conditions. *Nature*, 566, 76-485.
- Zhang, P., Liu, Y., Li, M., Ma, J., Wang, C., Su, J. & Yang, D. (2020). Abscisic acid associated with key enzymes and genes involving in dynamic flux of water soluble carbohydrates in wheat peduncle under terminal drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 151, 719-728.
- Zia, R., Nawaz, M.S., Siddique, M.J., Hakim, S. & Imran, A. (2021). Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiological research*, 242, 126626.