

RESEARCH PAPER



Assessing the phenotypic and molecular selection indices for grain yield improvement in maize (Zea mays L.)

Marjan Jannatdoust¹, Reza Darvishzadeh^{2*} and Hadi Alipour³

1. Graduate Ph.D., Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.

2. Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran (* Corresponding author: <u>r.darvishzadeh@urmia.ac.ir</u>)

3. Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran

Comprehensive abstract

Introduction

Maize as a tropical cereal is a main source of food for humans and livestock, as well as biofuels and fiber in some regions of the world. Increasing maize production is one of the main priorities of the country, Iran. One of the elements of increasing production is development of new high-yielding cultivars. To improve a complex trait such as grain yield that has low heritability, indirect selection by other traits or developing a suitable index based on several traits can be used. The objective of the present study was to prepare appropriate selection indices in maize to improve grain yield. In this regad, linear phenotypic selection index (LPSI) and linear molecular selection index (LMSI) were calculated using the combination of morphological traits and informative ISSR molecular markers.

Materials and methods

The plant materials of this research were 97 maize genotypes that were cultivated in a randomized complete block design with six replications in the research field of the Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran. Morphological traits were measured from the tasseling stage to the physiological maturity. Sixty ISSR primer combinations were used to prepare the molecular profile of the studied maize genotypes. To select the suitable genotypes, two indices including linear phenotypic selection index and linear molecular selection index were used, and the efficiency of the indices was compared with the estimation of different ceriteria such as the rate of genetic gain and response to selection.

Research findings

The results of the linear phenotypic selection index showed that the highest rate of genetic gain based on the index (ΔG) was observed for chlorophyll content (99.15) and the lowest one for number of ears per plant (0.01). The expected genetic gain for all studied traits (ΔH) and response to selection was estimated at 163.2234 and 0.774, respectively. Based on the linear molecular selection index, the highest rate of genetic gain (ΔG) was observed for leaf area (99.31) and the lowest one was observed for number of ears per plant (0.02). The expected genetic gain for all studied traits (ΔH) and response to selection was also estimated at 50.972 and 0.774, respectively. The results showed that the correlation between index and breeding value (r_{HI}) in the LPSI index was relatively favorable (less than one), and in the LMSI index was optimal (one), but both correlations were significant at 0.05 probability level according to the t-test. However, the efficiency of selection based on the index (ΔH) was 163.22 for the LPSI index and 50.97 for the LMSI index. On the other hand, the degree of genetic gain of trait (ΔG) was different depending on the type of index. For example, the ratio of genetic gain



 (ΔG) derived from molecular to phenotypic index for the number of ears per plant and grain yield (2.00 and 1.28, respectively) was higher than the other traits. Also, the best genotype based on both indices was genotype number of 61.

Conclusion

According to the results obtained from the present study and the review of sources in this field, it seems that it is possible to benefit from the advantages of development of the LMSI index in the breeding programs in early generations, but in advanced generations, it is better to select genotypes using the LPSI index, in which case the cost of molecular evaluations will be reduced.

Keywords: Indirect selection, Marker-trait regression, Molecular index, Phenotypic index

Received: May 8, 2023

Accepted: August 6, 2023

Cite this article:

Jannatdoust, M., Darvishzadeh, R. and Alipour, H. 2023. Evaluation of phenotypic and molecular selection index for yield improvement in maize (*Zea mays* L.). *Cereal Research*, 13(2), pp. 145-161.



ارزیابی شاخصهای انتخاب فنوتیپی و مولکولی برای بهبود عملکرد دانه در ذرت (.) Zea mays

مرجان جنتدوست^۱، رضا درویشزاده^{۲*} و هادی علیپور^۳

۱ - دانش آموخته دکتری، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران ۲- استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران (* نویسنده مسئول: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir)

۳- دانشیار، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران

چکیدہ جامع

مقدمه: ذرت از جمله غلات مناطق گرمسیری و یک منبع اصلی تامین غذا برای انسان و دام و همچنین تهیه سوختهای زیستی و فیبر در برخی نقاط جهان است. افزایش تولید ذرت از اولویتهای اساسی کشور محسوب میشود. یکی از ارکان افزایش تولید، توسعه ارقام جدید پُرمحصول است. برای بهبود صفت پیچیدهای مانند عملکرد دانه که وراثت پذیری پایینی دارد، میتوان از انتخاب غیرمستقیم توسط صفات دیگر و یا شاخصهای انتخاب توسعه یافته بر اساس چند صفت استفاده کرد. هدف از مطالعه حاضر تهیه شاخصهای گزینش مناسب در ذرت در راستای بهبود عملکرد دانه بود. در این راستا، شاخص انتخاب فنوتیپی خطی (LPSI) و شاخص انتخاب مولکولی خطی (LMSI) با استفاده از ترکیب صفات مورفولوژیک و نشانگرهای مولکولی ISSR آگاهی,خش محاسبه شد.

مواد و روشها: مواد گیاهی این پژوهش ۹۷ ژنوتیپ ذرت بود که در قالب طرح بلوکهای کامل تصادفی با شش تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه کشت شدند. اندازه گیری صفات مورفولوژیک از مرحله تاسلدهی تا رسیدگی فیزیولوژیک انجام گرفت. برای تهیه پروفیل مولکولی ژنوتیپهای ذرت مورد مطالعه از ۱۶ ترکیب آغاز گر ISSR استفاده شد. جهت انتخاب ژنوتیپهای مطلوب از دو شاخص شامل شاخص انتخاب فنوتیپی خطی و شاخص انتخاب مولکولی خطی استفاده و کارآیی شاخصها با برآورد پارامترهای مختلف مانند میزان پیشرفت ژنتیکی و پاسخ به گزینش حاصل از آنها مقایسه شد.

یافتههای تحقیق: نتایج بهدست آمده از شاخص انتخاب فنوتیپی خطی نشان داد که بالاترین میزان پیشرفت ژنتیکی بر مبنای شاخص (ΔG) برای صفت محتوای کلروفیل (۹۹/۱۵) و کم ترین آن برای صفت تعداد بلال در بوته (۰/۰۱) مشاهده شد. میزان بهره مورد انتظار از شاخص برای مجموع صفات مورد مطالعه (ΔH) و پاسخ به گزینش (RS) نیز بهترتیب ۱۶۳/۲۳۴ و /۷۷۴ برآورد شد. بر اساس شاخص انتخاب مولکولی خطی، بالاترین میزان پیشرفت ژنتیکی بر مبنای شاخص (ΔG) برای صفت مساحت برگ (۹۹/۳۱) و کم ترین مقدار آن برای صفت تعداد بلال در بوته (۲۰۰۱) مشاهده شد. از شاخص برای مجموع صفات مورد مطالعه (ΔH) و پاسخ به گزینش (RS) مشاهده شد. میزان بهره مورد انتظار از شاخص برای مجموع صفات مورد مطالعه (ΔH) و پاسخ به گزینش (RS) در این شاخص بهترتیب ۵۰/۹۷۲ و ۲۷۷۴ شد. نتایج نشان داد که مقدار همبستگی شاخص و ارزش اصلاحی (r_{HI}) در شاخص LPSI معنی دار و در حد نسبتاً مطلوب (کمتر از یک) و در شاخص LMSI معنی دار و در حد مطلوب (یک) بود، اما کارایی انتخاب از طریق شاخص (ΔΗ) برای شاخص LPSI برابر با ۱۶۳/۲۲ و برای شاخص LMSI برابر با ۵۰/۹۷ بود. از طرفی میزان پیشرفت ژنتیکی صفات با توجه به نوع شاخص متفاوت بود. به عنوان نمونه، نسبت میزان پیشرفت ژنتیکی برای صفات تعداد بلال در بوته و عملکرد از طریق شاخص مولکولی به فنوتیپی بیش تر از بقیه صفات و به ترتیب برابر با ۲/۰۰ و ۲/۰۰ به دست آمد. به ترین ژنوتیپ نیز بر اساس هر دو شاخص، ژنوتیپ شماره ۶۱ بود.

نتیجهگیری: با توجه به نتایج بهدست آمده از تحقیق حاضر و مرور منابع انجام شده در این زمینه، بهنظر میرسد که بتوان در پروژههای بهنژادی در نسلهای در حال تفرق اولیه از مزایای توسعه شاخص LMSI بهرهمند شد، اما در نسلهای پیشرفتهتر بهتر است گزینش ژنوتیپها را با شاخص LPSI انجام داد که در این صورت هزینه ارزیابیهای مولکولی هم کم خواهد شد.

واژههای کلیدی: انتخاب غیر مستقیم، رگرسیون نشانگر-صفت، شاخص انتخاب فنوتیپی، شاخص انتخاب مولکولی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۲/۱۸

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۵/۱۵

نحوه استناد به این مقاله:

جنتدوست، مرجان، درویشزاده رضا و علیپور، هادی. ۱۴۰۲. ارزیابی شاخصهای انتخاب فنوتیپی و مولکولی برای بهبود عملکرد دانه در ذرت (.Zea mays L.). *تحقیقات غلات*، ۱۲(۲): ۱۴۵–۱۴۵.

مقدمه

ذرت نسبت به سایر غلات، در محدودهٔ جغرافیایی و محیطی وسیعتری، از خط استوا تا مناطق شمالی و جنوبی با عرض جغرافیایی ۵۰۰ درجه، از سطح دریا تا ارتفاع بیش از ۲۰۰۰ متری، و در شرایط آب و هوایی با بارندگی شدید تا نیمهخشک و خنک تا بسیار گرم رشد می کند (Cazal et al., 2017). تقاضا برای ذرت در سال می کند (Cazal et al., 2017). تقاضا برای ذرت در سال حال توسعه، سهم مهمی در این افزایش تقاضا داشتند Quantitative کمی (ین افزایش تقاضا داشتند (raits; QTs). صفات کمی (مشاهده هستند که در ژنومهای گیاهی یا جانوری توزیع شدهاند و بین خود و با محیط تعامل دارند و فنوتیپهای گیاهی و Mather and یا تولید می کنند (Palice, 1971; Falconer and MaCkay, 1996; . (Cerón-Rojas and Crossa, 2018).

در انتخابهای مرسوم در فرایند اصلاح گیاهان، بهترین گزینه با مقادیر ژنوتیپی بالا (مشاهده نشده) با این فرض که این مقادیر ژنوتیپی متناسب با مقادیر فنوتیپی مشاهده شده هستند، انتخاب می شوند. در سال ۱۹۳۶ اسمیت (Smith, 1936) مقالهای بهنام "عملکرد متمایز برای انتخاب گیاه" منتشر کرد که در آن روشی آماری برای انتخاب والدین در چرخههای بعدی انتخاب، بر اساس ترکيب خطي چندين صفت کمّی ($I = \beta' y$) ارايه شده است (Cerón-Rojas and Crossa, 2022). این روش، بهبود چندین صفت را که در تنوع افزایشی، وراثت پذیری، اهمیت اقتصادی و نیز در همبستگی میان فنوتیپها و ژنوتیپهای در زمینه اصلاح گیاه و حیوان متفاوت هستند، امكان پذير مى سازد (-Hazel et al., 1994; Cerón Rojas and Crossa, 2022). هيزل و لاش (Rojas and Lush, 1942)، این روش انتخاب را انتخاب بر اساس "امتياز كل" ناميدند، در حالى كه هيزل (Hazel, 1943)، آن را "شاخص انتخاب" و سرون-روجاس و كروسا (Cerón-Rojas and Crossa, 2018)، آن را "شاخص انتخاب فنوتيپي خطي (Linear phenotypic selection index; LPSI)" نامگذاری کردند. اسمیت (Smith, 1936)، اولین کسی بود که تئوری شاخص انتخاب فنوتیپی خطی تک مرحلهای (LPSI) را با دو فرض زیر توصيف كرد: ۱- مقادير ژنوتيپي كه شايستگي خالص ژنتیکی را تشکیل میدهند، کاملاً از اثرات افزایشی ژنها

تشکیل شدهاند و ۲- LPSI و شایستگی ژنتیکی خالص دارای توزیع نرمال دو متغیره هستند (Cerón-Rojas and Crossa, 2020).

شاخصهای انتخاب بهعنوان ترکیبی خطی از صفات فنوتیپی مورد علاقه هستند که در آن ضریب مربوط به هر صفت با به حداکثر رساندن همبستگی بین شایستگیهای فنوتیپی و ژنوتیپی با توجه به وزن آنها بهدست میآید. شاخص انتخاب Smith-Hazel را شاخص بهینه نیز Bernardo, 2010; Hidalgo-Contreras et) مى نامند (al., 2021). برای تخمین بردار ضرایب برای شاخص بهینه، باید از ارزش اقتصادی صفات و ماتریسهای واریانس- کوواریانس فنوتیپی و ژنوتیپی بین صفات اطلاع داشت (Hidalgo-Contreras et al., 2021). بعداً شاخصهای انتخاب متفاوتی در اصلاح نباتات پیشنهاد شدند که عموماً از تخمین پارامترهای ژنتیکی یا میانگین فنوتيپي بهدست آمده با استفاده از تجزيه و تحليل واريانس ساخته مي شوند (Moreira et al., 2019). زمانی که بر آوردهای دقیق واریانس و کوواریانس در دسترس باشد، شاخص Smith-Hazel ارجحیت دارد Hazel, 1943; Strefeler and Wehner, 1986;) Htwe et al., 2020). چند مطالعه، مزايای انتخاب همزمان برای چند صفت را با استفاده از شاخصهای انتخاب فنوتیپی خطی گزارش کردهاند (Branlard et al., 1992; Karthikeya Reddy and Babariya, LPSI نظريه (2020; Iqbal et al., 2022). اهداف نظريه پیشبینی شایستگی ژنتیکی خالص (Net genetic merit)، به حداکثر رساندن پاسخ به انتخاب (merit response) و سود ژنتیکی مورد انتظار در هر صفت (Expected genetic gains per trait) یا پاسخ به انتخاب چندمتغيره (چندصفتی) (Multi-trait selection response) و ارائه یک قانون عینی (واقع گرایانه) برای بهنژادگر جهت ارزیابی و انتخاب والدین برای چرخه بعدی انتخاب بر اساس چندین صفت است. پاسخ به انتخاب، ميانگين نتاج والدين منتخب (Selected parents) است، در حالی که سود ژنتیکی مورد انتظار در هر صفت یا پاسخ به انتخاب چندمتغیره (چندصفتی)، میانگین جمعیت هر صفت تحت انتخاب نتاج والدين منتخب (Progeny of Cerón-Rojas and) است (the selected parents .(Crossa, 2018

در سیر تکامل توسعه شاخصهای انتخاب، چند سالی است شاخص انتخاب مولکولی خطی (Linear marker selection index; LMSI) در راستای عملیاتی کردن گزینش به کمک نشانگر در فرایند اصلاح گیاهان پیشنهاد شده است (Lande and Thompson, 1990)، که از مقادیر امتیاز فنوتیپی و نشانگرهای مولکولی بهطور مشترک برای پیشبینی شایستگی ژنتیکی خالص استفاده می کند. LMSI اطلاعات مربوط به نشانگرهای مرتبط با مکان صفت کمّی (QTL) و مقادیر فنوتیپی صفات را برای پیشبینی شایستگی خالص ژنتیکی نامزدها برای انتخاب ترکیب میکند، زیرا شناسایی همه QTLهایی که بر صفات مهم اقتصادى تأثير مى گذارند، ممكن نيست Lande and Thompson, 1990; Li, 1998;) Dekkers and Settar, 2004; Dekkers, 2007; Cerón-Rojas and Crossa, 2022; Crossa et al., LSI در کب (Combined LSI) برای پیش بینی LSI (2022). یک ترکیب خطی از مقادیر فنوتیپی و ($H_q=\mathrm{w}'\mathrm{g}_{\mathrm{a}}$) H امتيازهای نشانگرها (LMSI) يا مقادير فنوتيپی و GEBVها که در اصطلاح LGSI مرکب (Combined LGSI) نامیده می شود، لازم است (LGSI Crossa, 2022). كارايي شاخص انتخاب مولكولي خطي به عوامل مختلفی مانند تعداد و تراکم نشانگرهای مرتبط با QTL، اندازه جمعیت، وراثتیذیری صفت، واریانسهای ژنتیکی افزایشی توضیح داده شده توسط نشانگرها و دقت اثر تخمینی جایگزینی ژن بستگی دارد (Dekkers and .(Dentine, 1991; Cerón-Rojas and Crossa, 2022 پاسخ به انتخاب و همبستگی بین شاخص و شایستگی ژنتیکی خالص، پارامترهای شاخص اصلی هستند. آنها همچنین معیارهایی هستند که برای مقایسه کارایی هر شاخص خطی در پیشبینی شایستگی ژنتیکی خالص استفاده می شوند (Cerón-Rojas and Crossa, 2020).

در سالهای اخیر، گسترش کاربرد شاخص انتخاب مولکولی، موجب افزایش دقت انتخاب و سود ژنتیکی شده است (Randhawa *et al.*, 2013; Gill *et al.*, 2021) و در این مطالعه، شاخص انتخاب فنوتیپی خطی (LPSI) و شاخص انتخاب مولکولی خطی (LMSI) با استفاده از ترکیب صفات مهم موفولوژیک ذرت و نشانگرهای مولکولی ISSR آگاهی،خش تهیه و میزان پیشرفت ژنتیکی و پاسخ به گزینش حاصل از آنها برآورد و باهم مقایسه شد. هدف

از مطالعه تهیه و معرفی شاخصهای گزینش مناسب در ذرت در راستای بهبود عملکرد دانه بود.

مواد و روشها مواد گیاهی و ارزیابی فنوتیپی

در این پژوهش بذرهای ۹۷ ژنوتیپ ذرت (جدول ۱)، از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی خراسان رضوی و دانشگاه رازی کرمانشاه تهیه شد. واکنش فنوتیپی هر یک از ژنوتیپهای مورد مطالعه، در قالب طرح بلوکهای کامل تصادفی با شش تکرار در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه در شرایط گلدانی مورد ارزیابی قرار گرفت. صفات آگرو- مورفولوژیک مورد مطالعه شامل وزن دانه در بوته (گرم)، ارتفاع بوته (سانتیمتر)، ارتفاع بوته تا بلال (سانتیمتر)، طول و عرض برگ (سانتیمتر)، سطح برگ، شاخص سطح برگ، تعداد بلال در بوته، میزان کلروفیل (شاخص SPAD)، وزن چوب بلال (گرم)، قطر ابتدای چوب بلال (سانتیمتر)، قطر وسط چوب بلال (سانتیمتر)، طول چوب بلال (سانتیمتر)، وزن خشک بوته (گرم)، تاریخ ظهور گل نر (روز) و تاریخ ظهور بلال اول (روز) بودند که در ۹۷ ژنوتیپ ذرت در هر شش تکرار اندازه گیری شدند. در این آزمایش هر گلدان حاوی یک بوته به منزله یک تکرار در نظر گرفته شد.

ارزيابي ژنوتيپي

از ۱۶ ترکیب آغازگر ISSR برای تهیه پروفیل مولکولی ژنوتیپهای ذرت استفاده شد. بدین منظور در مرحله چهار برگی، نمونهبرداری از برگها انجام و نمونهها به فریزر با دمای ۸۰ – درجه سلسیوس منتقل شدند. Cetyl Trimethyl (CTAB ژنومی با روش CTAB (Ctaber) شمکاران (Ammonium Bromide)، مطابق با جنتدوست و همکاران (Jannatdoust *et al.*, 2014) استخراج شد. سنجش کیفیت DNA، از طریق الکتروفورز ژل آگارز یک سنجش کیفیت IDNA، از طریق الکتروفورز ژل آگارز یک درصد و ارزیابی کمیّت آن با دستگاه اسپکتوفتومتری درصد و ارزیابی کمیّت آن با دستگاه اسپکتوفتومتری درصد و ارزیابی کمیّت آن با دستگاه اسپکتوفتومتری در مول موجهای ۲۶۰، در طول موجهای پلی مراز (Polymerase chain reaction; PCR) نشانگر مولکولی ISSR (جدول ۲)، مطابق با غفاریآذر و (Ghaffari Azar *et al.*, 2018) انجام شد.

		Table	1. Maize genotypes used	in the c	current research		
Code	Genotype	Code	Genotype	Code	Genotype	Code	Genotype
1	Tenptato (White- First class)	26	20*1399	51	P3L2	76	K12264/ 5-1
2	K1263-1388	27	S2/QPM/SUKMA (Indonesia)	52	P14L1 Kahia	77	R=59
3	36-N/M-K3653/2	28	K19/1	53	P1913	78	K615/1
4	89-4*	29	K166 B/89	54	P9L3 Kahia	79	B73
5	9/K1911	30	163*/6/15	55	P15 L16 Kahia	80	OH43/1042 (Paternal)
6	74*/1388	31	KE70012/ 1-12 -1388	56	P11L7	81	R59 (Paternal)
7	8/K1911	32	A679/420N89	57	P14L2	82	Super sweet-1387 Basin
8	25*/89	33	K18-B /1392 (Indonesia- Colombia)	58	P14L2	83	Challenged 1389/st
9	K1264 /1	34	66*1388	59	P10L5	84	Sweet white/ 1390
10	48*1390	35	70*1388	60	P16L6 Kahia	85	52*Sweet
11	13/K19/1	36	14*/89	61	P16L4 Kahia	86	Popcorn-53 or 54 (Line)
12	11K1910	37	6*/88	62	P15L4	87	W37a
13	5/K1911	38	3K19/1	63	P1L4 (Dialell- Karaj)	88	KS13
14	4/K1911	39	K1263/1 (Sterilized)	64	P11L6	89	R319
15	7/K1911	40	1387/193/ Chase*	65	P9L6	90	R59 (Paternal)
16	6/K19/1	41	K615/1	66	P13L3	91	W153R
17	2K1911	42	39*89(Sibcer)	67	P3L11	92	K1533 Popcorn
18	55-N- K3640/S	43	16*/89	68	P3L1	93	R59*R (Double cross- maternal)
19	43*89 (Red cob corn)	44	115*13981(White cob corn)	69	P10L7	94	B73(RFC or CMS)
20	172*/89	45	138*/89	70	P16L12 Kahia	95	1264/ 1
21	67*/88	46	K19*/1392 (Isolate)	71	P1L15 Kahia	96	MO17
22	23*89	47	P13L2	72	P19L5 Kahia	97	ZK472221
23	10/K 19/1	48	P19L17 Kahia	73	P10L9		
24	1*/89 (Red cob corn)	49	P15L16	74	K615/1		
25	34*/1399	50	P6L1	75	OH43/1-42		

جدول ۱- ژنوتیپهای ذرت مورداستفاده در تحقیق حاضر ماهمهمه مسیقی ماه بنا استفاده در تحقیق حاضر

Cerón-Rojas) با مستفاده کردند (LPSI سیمنوان ضرایب LPSI سیمنواده کردند (and Crossa, 2018) وزنهای اقتصادی مشخص باشند، LPSI را می توان وزنهای اقتصادی مشخص باشند، LPSI را می توان بهصورت زیر برآورد کرد (رابطه ۱): (۱) $I = \sum_{i=1}^{t} w_i h_i^2 y_i$ اما وقتی که وزنهای اقتصادی ناشناخته هستند، LPSI I = $\sum_{i=1}^{t} h_i^2 y_i$ (۲) $I = \sum_{i=1}^{t} h_i^2 y_i$ در این روابط wi h_i^2 و i y بهترتیب وزن اقتصادی، Cerón-). (Rojas and Crossa, 2018) شاخص انتخاب فنوتيپي خطي (LPSI)

شاخص انتخاب فنوتیپی خطی (LPSI)، ترکیبی خطی از مقدار چندین صفت با وزن بهینه و قابل مشاهده است که امکان افزودن شایستگی اضافی را در یک صفت بهمنظور جبران نقص جزئی در صفت دیگر فراهم میکند (Agent Addition (Hazel, 1943; Cerón-Rojas and Crossa, 2018; (Juliana *et al.*, 2022 RIndSel , یر اساس صفات آگرو- مورفولوژیک مورد مطالعه در نرمافزار (RindSel) Pacheco *et*) انجام گرفت (Index Selection with R) (Hazel and Lush, 1942) انجام (Index lection with R) اسمیت و همکاران (Smith *et al.*, 1981) از وراثتپذیری صفات یا حاصل ضرب وراثت پذیری در وزن اقتصادی صفات

 Table 2. Characteristics of the ISSK primers used in the development of selection indices in maize genotypes												
Drimer	Primer sequence	Annealing	Multiplied	Polymorphic	Band size (Minimum-							
 Filler	(3'→5')	Temperature (°C)	bands	bands	Maximum)(bp)							
UBC890	VHV(GT)7	56	7	7	600-1700							
B9	(GGT)2CAAG	35	4	3	500-1000							
A12	(GA)6CC	42	5	5	600-1700							
UBC807	(AG)8T	46	5	3	300-2500							
UBC811	(GA)8	48	2	2	750-1000							
UBC812	(GA)8A	42	7	7	600-1700							
UBC820	(GT)8C	52	6	6	500-1500							
UBC825	(AC)7T	52	3	3	300-2000							
UBC827	(AC)8G	54	7	7	750-2200							
UBC835	(AG)8YC	52	3	3	750-2500							
UBC841	(GA)8YC	41	6	6	350-1000							
UBC 848	(CA)8RG	55	7	7	450-1600							
UBC867	(GGC)6	40	3	3	500-1000							
UBC884	HBH(AG)7	40	3	3	550-650							
UBC885	(AC)8YT	40	4	4	500-1000							
A7	(AG)10T	52	4	4	500-1000							

جدول ۲- مشخصات آغازگرهای ISSR مورد استفاده در توسعه شاخصهای انتخاب در ژنوتیپهای ذرت

شد. برای تهیه این فایل، نشانگرهای آگاهیبخش (Informative markers) با تجزیه ارتباطی در نرمافزار TASSEL3.0 شناسایی شدند. برای کنترل شناسایی نشانگرهای دروغین در تجزیه ارتباطی، تجزیه ساختار جمعیت و تجزیه خویشاوندی بهترتیب با نرمافزار Structure و TASSEL انجام گرفت. فایل Structure مورد استفاده در ساخت شاخص انتخاب مولکولی خطی، با تجزیه رگرسیون برای هر صفت بهصورت جداگانه و با در نظر گرفتن نشانگرهای آگاهیبخش پیوسته با ژنهای کنترلکنندهٔ صفت بهعنوان متغیر x و میانگین فنوتیپی صفت بهعنوان متغیر y یا متغیر پیوسته با نرمافزار SPSS16.0 تهیه شد. در ادامه با استفاده از دادههای فنوتیپی، یروفیل دادههای مولکولی، وزن اقتصادی صفات (همگی برابر یک در نظر گرفته شدند)، اطلاعات حاصل از تجزیه ارتباطی و تجزیه رگرسیون (فایل QTL-Score)، شاخص انتخاب مولکولی خطی ساخته شد. در واقع هدف LMSI پیشبینی شایستگی ژنتیکی خالص هر فرد و انتخاب افراد داراى بالاترين شايستكى ژنتيكى خالص براى اصلاح برترین است. در زمینهٔ LMSI، شایستگی ژنتیکی خالص را می توان به صورت زیر نوشت (رابطه ۳): $\mathbf{H} = \mathbf{w}'\mathbf{g} + \mathbf{w}_2'\mathbf{s} = \begin{bmatrix} \mathbf{w}' & \mathbf{w}_2' \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{g} \\ \mathbf{s} \end{bmatrix} = \mathbf{a}'\mathbf{z} \ (\mathbf{\tilde{r}})$

که در آن، $g' = [g_1 \ \cdots \ g_q]$ بردار ارزش اصلاحی، $W' = [w_1 \ \cdots \ w_t]$ بردار وزنهای اقتصادی مرتبط با g، $[0_1 \ \cdots \ 0_t] = w'_2$ یک بردار

مفروضات اصلي براي توسعهٔ نظريهٔ LPSI به شرح زير است (Smith, 1936): بردار مقادير ژنوتيپي g (ميانگين مقادیر فنوتیپی در جمعیت (بزرگ) محیطها، یا ساختار ژنتیکی یک ارگانیسم یا سلول) که بهطور کامل از اثرات افزایشی ژنها تشکیل شده است و بنابراین، ارزش اصلاحی گیاه یا حیوان است و The net genetic merit)، کل ارزش ژنوتییی فردی (Total individual genotypic Hazel and Lush, 1942;) ($H_q = w'g_q$) است (value Kempthorne and Nordskog, 1959; Cerón-Rojas and Crossa, 2022). رگرسیون H روی y خطی است Kempthorne and Nordskog, 1959; Cerón-) Rojas and Crossa, 2022)، و مىتوان مقادير H و y را در قالب یک مدل رگرسیون خطی چندگانه نوشت، که در آن H و y بهترتیب متغیرهای وابسته و مستقل و هر دو تصادفي هستند (Cerón-Rojas and Crossa, 2022). برای پیشبینی H، باید مقادیر ضرایب رگرسیون LPSI را برآورد کرد تا مقادیر LPSI به بهترین وجه افرادی را که دارای بالاترین مقادیر H هستند، مشخص کند .(Smith, 1936; Cerón-Rojas and Crossa, 2022)

شاخص انتخاب مولکولی خطی (LMSI): شاخص بر اساس ترکیب صفات آگرو- مورفولوژیک با نشانگرهای Index) RIndSel (Selection with R Pacheco *et al.*,) ساخته شد (Selection with R 2017). برای این منظور، نخست فایل QTL-Score تهیه

۱۵۲

شاخصهای انتخاب فنوتیپی و مولکولی برای بهبود عملکرد ذرت

 $s' = [s_1 \dots s_t]$ مفر که با بردار امتیازهای نشانگر $[s_1 \dots s_t] = s_1$ مرتبط است، s_i أمین امتیاز نشانگر است. s_i مربط $[w' w'_2] = [g' s'] = I طلاعات ارائه شده توسط$ امتیاز نشانگر را میتوان در برنامههای اصلاحی برایافزایش دقت پیش بینی شایستگی ژنتیکی خالص افرادتحت انتخاب استفاده کرد. LMSI امتیازات فنوتیپی ونشانگر را برای پیش بینی H در هر چرخه انتخاب ترکیبمیکند و میتواند به صورت زیر نوشته شود:

$$\begin{split} I_{M} &= \beta'_{y}y + \beta'_{s}s = \begin{bmatrix} \beta'_{y} & \beta'_{s} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} y'\\s \end{bmatrix} = \beta't \quad (\texttt{f}) \\ \texttt{Dresson} \\ \texttt{Dr$$

سود ژنتیکی مورد انتظار LMSI در هر صفت طبق رابطه (۵) محاسبه شد که در آن، k_I دیفرانسیل انتخاب استاندارد T_M = Var $\begin{bmatrix} y \\ s \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P & S \\ S & S \end{bmatrix}$ LMSI و ستاندارد JMSI در P) Z_M = Var $\begin{bmatrix} g \\ s \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} C & S \\ S & S \end{bmatrix}$ واریانس کواریانس فنوتیپی، ژنوتیپی و مولکولی) میباشد. $\hat{E}'_{M} = k_{I} \frac{\hat{\beta}'\hat{Z}_{M}}{\sqrt{\hat{\beta}'\hat{T}_{M}\hat{\beta}}}$

RIndSel که محاسبات شاخص با آن انجام گرفت، یک نرمافزار قدرتمند کاملاً خودکار با زبان ${
m R}$ تحت جاوا است که بهصورت رایگان در دسترس میباشد و شاخصهاى مختلفى مانند شاخص انتخاب فنوتيبى خطى Base linear phenotypic selection index;) پايه (BLPSI)، شاخص انتخاب فنوتيپي خطي (LPSI)، شاخص انتخاب ژنومی خطی (Linear genomic selection index; LGSI) و غیرہ را بهراحتی و کارآمد محاسبه مىكند كه براى انتخاب كانديداها بهعنوان والدين برای چرخه بعدی انتخاب مفید هستند (Cerón-Rojas and Crossa, 2022). این نرمافزار نتایج یارامترهای شاخص تخمین زده شده را در دو فایل اکسل (بهعنوان alloutSmith.csv و outSmith.csv، که نمونه "Smith" نشاندهنده LPSI مورد استفاده برای تجزیه و تحلیل است) و یک فایل متنی (outextSmith.txt) ارائه مىدهد. فايل "alloutSmith.csv" حاوى ارزش شاخص و میانگین صفات ژنوتیپها است، در حالی که فایل "outSmith.csv" حاوى ارزش شاخص و ميانگين صفات ژنوتیپهای منتخب بههمراه سود ژنتیکی مورد انتظار هر

صفت است (Cerón-Rojas and Crossa, 2022). فایل "outextSmith.txt" حاوی تمام اطلاعات شامل ماتریس واریانس- کواریانس فنوتیپی و ژنتیکی، کواریانس شاخص با ارزش اصلاحی، واریانس ارزش اصلاحی، پاسخ به Cerón-) با ارزش اصلاحی، پاسخ به انتخاب، ضرایب صفات در شاخص و غیره است (-Cerón) انتخاب، ضرایب صفات در شاخص و غیره است (-Rojas and Crossa, 2022 کاربران در آدرس https://data.cimmyt.org/dataset.xhtml?persisten ایل دسترس است.

نتايج و بحث

شاخص انتخاب فنوتيپي خطي

نتایج حاصل از شاخص LPSI نشان داد که صفات شاخص سطح برگ و قطر ابتدای چوب بلال بهترتیب بالاترین ضرایب مثبت و منفی را دارا بودند (جدول ۳). مثبت بودن علامت ضرایب هر صفت مورفولوژیک در شاخص، دلیل بر اثر افزاینده آن صفت و منفی بودن آن دلیل بر اثر کاهشی صفت مورد نظر در شاخص است (Tahmasbali et al., 2021). ضرایب مثبت و منفی با توجه به رابطه برآورد ضرایب در شاخص فنوتیپی خطی قابل توجیه هست. برای برآورد ضرایب جهت ساخت این شاخص، ماتریس واریانس- کواریانس فنوتیپی و ماتریس واريانس-كواريانس ژنتيكي بههمراه ارزش اقتصادي صفات استفاده می شود. کواریانس بزرگ بین صفات در علامت ضرایب مؤثر است. اگر محاسبات به صورت نظری برای دو صفت انجام شود، این مساله بهراحتی قابل استنتاج است. بالاترین میزان پیشرفت ژنتیکی بر مبنای شاخص (Δ) برای صفت محتوای کلروفیل (۹۹/۱۵) و کمترین برای صفت تعداد بلال (۰/۰۱) مشاهده شد. میزان بهره مورد انتظار از شاخص برای مجموع صفات مورد مطالعه و پاسخ به انتخاب بهترتیب ۱۶۳/۲۲۳۴ و ۰/۷۷۴ برآورد شد. بهترین افراد بر مبنای شاخص LPSI، افراد با شماره ۲۸ Smith index =) $\forall 9$ (Smith index = 1094.70) Smith) ۶۱ (Smith index = 936.50) ۶۵ (991.68 index=936.03) و 37 (Smith index=936.03) بودند (جدول ۴). فقط در صفت میزان کلروفیل، میانگین افراد برگزیده کمتر از میانگین کل افراد بود. کاهش شاخص كلروفيل در افراد منتخب احتمالاً مىتواند بهعلت افزايش سطح برگ و اندازه سلول و کاهش تراکم کلروفیل در سطح برگ باشد.

	جدول ۱- صرایب صفات در شاخص انتخاب (Smith) LPSI (Smith) در درت Table 3. Traits coefficients in LPSI selection index (Smith) in maize																
	Trait coefficient $(b_i)^{\dagger}$																
GWP	PH	PHE	LL	LA	LAI	EPP	Ch	CDW	CDBP	CDMP	CL	DFEE	r_{HI} σ_{H}^{2}	$\sigma_{\rm H}^2$	(i=10%)	ΔH	RS
0.61	0.21	3.50	0.38	-20.88	64778.32	-28.62	-0.24	1.78	-80.24	32.03	2.79	3.29	0.857^{*}	11710.559	1.76	163.2234	0.774

* Significant at the 5% probability level.

[†] GWP, Grain weight per plant; PH, Plant height; PHE, Plant height up to ear; LL, Leaf length; LA, Leaf area; LAI, Leaf area index; EPP, No. of ear per plant; Ch, Chlorophyll content; CDW, Cob wood weight; CDBP, Wood diameter in the beginning of cob; CDMP, Wood diameter in the middle of cob; CL, Cob length; DFEE, Appearance date of the first ear; r_{HI} , Correlation between index and additive value; σ_{H}^2 , Variance of breeding value; K, Standard selection differential; $\Delta H = Kr_{HI}\delta_{H}$, Amount of expected gain from the index for the total of traits; RS, Response to selection; i=Selection intensity.

	Table 4. L	PSI selecti	ion index	(Smith) f	or maize ge	enotypes	(Zea ma	ys L.) with	ISSR mo	lecular ma	ırker			
	Trait [†]													
Individual	GWP	PH	PHE	LL	LA	LAI	EPP	Ch	CDW	CDBP	CDMP	CL	DFEE	Smith index
28	20.34	209.79	123.8	80.83	518.08	0.17	2	37.07	11.79	2.86	2.35	13.8	85.21	1094.70
76	60.29	185.43	79.28	60.94	426.87	0.15	2	39.07	19.09	2.77	2.35	14.32	83.33	991.68
65	61.17	179.07	75	62.93	369.90	0.13	1.99	36.13	20.20	2.72	2.48	16.12	77.98	936.50
61	73.73	203.83	84.15	72.56	543.74	0.18	2	43.75	29.01	3.32	2.85	17.53	76	933.73
62	82.17	182.32	70.3	63.06	459.56	0.16	2.17	41.32	21.73	2.93	2.62	16.5	81	932.03
Mean of selected individuals	59.54	192.09	86.51	68.06	463.63	0.16	2.03	39.47	20.36	2.92	2.53	15.65	80.70	
Mean of all individuals	44.63	149.30	59.88	57.10	317.26	0.11	1.79	50.81	14.62	2.59	2.32	13.12	77.99	
Selection differential	14.91	42.79	26.63	10.97	146.37	0.05	0.24	-11.35	5.74	0.33	0.21	2.53	2.71	
Expected genetic gain based on index for each trait (5%)	16.52	32.51	22.69	9.15	91.34	0.03	0.01	99.15	4.18	0.25	0.25	2.26	3.49	

جدول ۴- شاخص انتخاب (Smith) LPSI برای ژنوتیپهای ذرت (.Zea mays L) با استفاده از نشانگر مولکولی ISSR به معاد مواده از نشانگر مولکولی LPSI برای ژنوتیپهای درت (.Lea mays L) با استفاده از نشانگر مولکولی ISSR

[†] GWP, Grain weight per plant; PH, Plant height; PHE, Plant height up to ear; LL, Leaf length; LA, Leaf area; LAI, Leaf area index; EPP, No. of ear per plant; Ch, Chlorophyll content; CDW, Cob wood weight; CDBP, Wood diameter in the beginning of cob; CDMP, Wood diameter in the middle of cob; CL, Cob length; DFEE, Appearance date of the first ear.

شاخص انتخاب مولكولي خطي (LMSI)

با تجزیه رگرسیون نشانگر - صفت (نشانگرهای شناسایی شده بهعنوان متغییر پیشگو و ارزش فنوتیپی صفت به عنوان متغییر پاسخ)، ضرایب نشانگرهای آگاهی بخش شناسایی شده با رویکرد مدل خطی مخلوط برآورد شد (جدول ۵). اطلاعات ارایه شده در جدول ۵ (QTL-Score) در کنار دادههای فنوتیپی و دادههای نشانگر (ماتریس صفر و یک ژنوتیپ- نشانگر) و ارزش اقتصادی صفات برای ساخت شاخص انتخاب مولكولى ضرورى است. بالاترين میزان پیشرفت ژنتیکی بر مبنای شاخص (Δ) برای نسبت سطح برگ (۹۹/۳۱) و کمترین مقدار برای تعداد بلال (۰/۰۲) مشاهده شد. میزان بهره مورد انتظار از شاخص برای مجموع صفات و پاسخ به انتخاب بهترتیب ۵۰/۹۷۲ و ۰/۷۷۴ برآورد شد. بهترین افراد بر مبنای شاخص LMSI، افراد با شماره ۸۸ (LMSI index = 1304.58)، ۱۶)، ۱۶ LMSI index =) $\Delta \beta$.(LMSI index = 1203.16) 1.7, (LMSI index = 1083.91) 91, (1161.12) (LMSI index=1079.1) بودند (جدول ۶).

عملکرد، یک صفت کمی است و بهبود عملکرد دانه از طريق انتخاب مستقيم زمانبر است. انتخاب غيرمستقيم با شاخصهای انتخاب امیدوار کنندهتر است (Modarresi, et al., 2004). شاخصهای انتخاب ممکن است بهعنوان پایهای برای بهبود همزمان بیش از یک صفت یا برای افزایش اثربخشی انتخاب برای یک صفت با ترکیب اطلاعات روی یک یا چند صفت ثانویه استفاده شوند (Pesek and Baker, 1970). شاخصهای انتخاب، توابع خطی از صفات مختلف هستند و برتری یا پایینتر بودن نسبی ژنوتیپها را برای همه صفات بهطور همزمان نشان مىدھند (Bernardo, 2010; Smiderle et al., 2019). شاخص انتخاب از بهترین روشهای اصلاحی برای بهبود ژنتیکی چندین صفت بهطور همزمان در گیاهان زراعی است (Mahdy et al., 2022). عمرانی و همکاران (Emrani et al., 2008)، نشان دادند که در هر دو شرایط معمول و تنش نیتروژن، انتخاب لاینهای مورد مطالعه بر اساس شاخص برداشت و شاخص برداشت نيتروژن بالاتر، سبب به گزينی لاينهای پُرمحصول می شود. در مطالعه ایشان ضریب سرعت رشد در شرایط معمول و تنش در هر دو شاخص اسمیت- هیزل و پسک-بیکر منفی بود. خاوری خراسانی و مهدی پور (Khavari Khorasani and Mahdi Poor, 2018)، در بررسی

شاخصهای انتخاب برای بهبود ژنتیکی عملکرد دانه در ذرت در شرایط آبیاری مطلوب و تنش کمآبی، از پنج شاخص انتخاب بهینه (اسمیت- هیزل) و یک شاخص انتخاب پایه (پسک- بیکر (Pesk-Baker) برای غربالگری ژنوتیپهای ذرت استفاده کردند. در مطالعه آنها شاخص اسمیت هیزل در هر دو محیط غیر تنش و تنش، نسبت به سایر شاخصها بیشترین سودمندی نسبی را نشان داد. توی و همکاران (Htwe et al., 2020) در برنج اعلام کردند که تعداد پنجه، درصد دانه پُر و تعداد سنبلچه در خوشه همبستگی ژنتیکی مثبت و معنی داری با عملکرد و نیز اثر مستقیم مثبت بر عملکرد دانه داشتند. همچنین شاخص انتخاب بر اساس ترکیب تعداد پنجه، درصد دانه پُر، تعداد سنبلچه در خوشه و عملکرد دانه در بوته، بیشترین پیشرفت ژنتیکی و کارایی نسبی را بههمراه داشت. در ارزیابی شاخصهای انتخاب توسط سرون-روجاس و همکاران (Cerón-Rojas et al., 2023)، پاسخ به انتخاب در ذرت و گندم بهترتیب ۱۵۶۷/۱۳ و ۱۲۹۱/۵ بود، در حالی که همبستگیها بهترتیب ۰/۸۷ و ۰/۸۵ برآورد شد. برای سایر وزنهای اقتصادی، پاسخ به انتخاب ۰/۷۹ و ۲/۶۷ بود، در حالی که همبستگیها بهترتیب ۰/۵۸ و ۰/۸۲ بودند. آنها تابع سود را گزینه مناسبی برای تعیین وزن اقتصادی در بهنژادی گیاهی عنوان کردند.

هيزل و لوش (Hazel and Lush, 1942)، بيان کردند که برتری انتخاب بر اساس شاخص با افزایش تعداد صفات (Characters) تحت انتخاب افزایش می یابد. رابينسون و همكاران (Robinson et al., 1951)، در ذرت افزایش تدریجی در کارایی شاخصهای انتخاب را با گنجاندن ویژگیهای اضافی در فرمول شاخص، ثبت کردند. بریم و همکاران (Brim et al., 1959) در سویا، رابينسون و همكاران (Robinson et al., 1951) و سوانتارادون و همکاران (Suwantaradon et al., 1975)، اسمیت و همکاران (Smith et al., 1981) در ذرت، ایگل و فرى (Eagles and Frey, 1974) در يولاف (جو دوسر)، گراویس و مکنیو (Gravois and McNew, 1993)، ربيعي و همكاران (Rabiei et al., 2004) و صبوری و همکاران (Sabouri et al., 2008) در برنج و عشقى و همكاران (Esheghi et al., 2011) و شاه و همکاران (Shah et al., 2016) در گندم، با استفاده از انتخاب شاخص، پاسخ مورد انتظار بیشتری برای صفات در مقایسه با انتخاب مستقیم گزارش کردند.

تحقيقات غلات/ دوره سيزدهم/ شماره دوم/ تابستان ١۴٠٢

	Table 5. The coefficients of identified QTLs for each of the studied traits in maize													
GWP		PH		PHE		LL		LA	LA LAI			EPP		
Marker	ß	β Marker β Marker				Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß	
820(1200)	9.21	B9(700)	-14.35	B9(700)	-7.92	890(900)	-4.31	B9(700)	-38.34	B9(700)	-0.01	890(1000)	-0.19	
825(1000)	3.88	812(1000)	-26.44	812(1000)	-18.95	884(650)	4.21	884(650)	15.79	884(650)	0	825(1000)	0.38	
841(350)	-18.94			848(750)	7.2	884(550)	5.17	884(550)	50.36	884(550)	0.02			
885(600)	18					812(1400)	-2.41	812(1300)	-14.04	812(1300)	0			
						812(1300)	0.48							
Ch		CDW		CDBP		CDMP		CL		DFEE				
Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß	Marker	ß			
B9 (700)	16.22	812(600)	2.83	812(1000)	-0.34	890(1300)	0.08	812(1400)	2.3	807(460)	-2.65			
848(550)	-8.49	885(600)	4.03	885(600)	0.14	812(1000)	-0.36	825(1000)	1.4	812(1500)	2.18			
A7(600)	64.01	885(500)	-2.78			812(600)	0.07	827(1700)	-1.74	841(350)	4.16			
								867(750)	-2.35	A7(600)	2.38			
								885(600)	1.81					
								885(500)	-1.53					

جدول ۵- ضرایب QTL شناسایی شده برای هر یک از صفات مورد بررسی در ذرت able 5. The coefficients of identified OTLs for each of the studied traits in mair

GWP, Grain weight per plant; PH, Plant height; PHE, Plant height up to ear; LL, Leaf length; LA, Leaf area; LAI, Leaf area index; EPP, No. of ear per plant; Ch, Chlorophyll content; CDW, Cob wood weight; CDBP, Wood diameter in the beginning of cob; CDMP, Wood diameter in the middle of cob; CL, Cob length; DFEE, Appearance date of the first ear.

			Tuole	0. Lindi se	neetion mae			B.) genotype		t molee didi	marker			
Individual	GWP	PH	PHE	LL	LA	LAI	EPP	Ch	CDW	CDBP	CDMP	CL	DFEE	LMSI index
88	30.89	58.65	28.6	59.69	344.80	0.11	1.32	36.25	12.39	2.27	2.28	12.5	79.64	1304.58
16	46.24	128	45.45	42.59	256.61	0.09	2	34.57	13.54	2.28	2.15	11.73	83	1203.16
56	59.87	160.87	55.42	50.83	261.98	0.09	1	37.39	20.83	2.85	2.35	16.37	80.17	1161.12
61	73.73	203.83	84.15	72.56	543.74	0.18	2	43.75	29.01	3.32	2.85	17.53	76	1083.91
102	12.20	166.71	58.8	53.70	290.95	0.10	1.99	46.28	13.25	2.25	2.07	14.5	80.49	1079.1
MSI	44.59	143.61	54.48	55.87	339.62	0.11	1.66	39.65	17.80	2.59	2.34	14.53	79.86	
MAI	44.63	149.30	59.88	57.10	317.26	0.11	1.79	50.81	14.62	2.59	2.32	13.12	77.99	
SD	-0.04	-5.68	-5.39	-1.22	22.36	0.01	-0.13	-11.17	3.18	0.01	0.02	1.40	1.87	
ΔG	21.13	34.32	23.70	9.26	99.31	0.03	0.02	43.12	2.90	0.27	0.05	1.66	2.79	
Index par	rameter	r _{HI}	$\delta_{\rm H}^2$	Κ	ΔH	RS								
Valu	ue	1.0	838.743	1.76	50.972	0.774								

جدول ۶- شاخص انتخاب LMSI برای ژنوتیپهای ذرت (.Zea mays L.) با نشانگر مولکولی ISSR Table 6. LMSI selection index for maize (*Zea mays* L.) genotypes with ISSR molecular marker

GWP, Grain weight per plant; PH, Plant height; PHE, Plant height up to ear; LL, Leaf length; LA, Leaf area; LAI, Leaf area index; EPP, No. of ear per plant; Ch, Chlorophyll content; CDW, Cob wood weight; CDBP, Wood diameter in the beginning of cob; CDMP, Wood diameter in the middle of cob; CL, Cob length; DFEE, Appearance date of the first ear.MSI, Mean of selected individuals; MAI, Mean of all individuals; SD, Selection differential; ΔG , Expected genetic gain based on index for each trait (5%); r_{HI}, Correlation between index with additive value; δ_{H}^2 , Variance of breeding value; K, Selection differential in standard unit; ΔH , Expected genetic gain from the index for all traits; RS, Response to selection.

شاخصهای انتخاب فنوتیپی و مولکولی برای بهبود عملکرد ذرت

در مطالعهٔ کارتیکیاردی و باباریا (Karthikeya Reddy and Babariya, 2020)، توسعه شاخص انتخاب برای بهبود عملکرد گندم نان با چهار صفت عملکرد دانه در بوته، تعداد دانه در سنبله اصلی، وزن دانه در سنبله اصلی و عملکرد زیستی در بوته کارایی نسبی بالایی را نشان داد. طهماسبی (Tahmasbali *et al.*, 2021)، در توتون شرقی نشان دادند که انتخاب بر مبنای دو شاخص Smith-Hazel و Brim، با داشتن بالاترین همبستگی با ارزش اصلاحی و داشتن سودمندی نسبی بالای گزینش، سودمندتر است. چندین محقق (Zhang and Smith, 1992, 1993; Gimelfarb and Lande, 1994, 1995; Cerón-Rojas and Crossa, 2022)، به مفید بودن توسعه LMSI در جمعیتهای اینبرد با اندازههای جمعیت بزرگ و صفات با وراثتپذیری پایین، زمانی که تنها یک صفت و نمره مولکولی مرتبط با آن در نظر گرفته می شود، اشاره کردهاند.

مقدار همبستگی شاخص و ارزش اصلاحی (r_{HI}) در شاخص (LPSI (Smith) نسبتاً مطلوب (کمتر از یک) و در شاخص LMSI در حد مطلوب (یک) بود. هر دو همبستگی بر اساس آزمون t در سطح پنج درصد معنی دار بودند، اما کارایی انتخاب از طریق شاخص (ΔH) برای شاخص LMSI، ۱۶۳/۲۲ و برای شاخص LMSI، ۵۰/۹۷ بود. در این آزمایش، جمعیت مورد مطالعه لاین های خالص بود. در جمعیت لاین های خالص به علت خود گشنی

مكرر تثبيت اثرات ژنى و تقليل اثرات غالبيت اتفاق افتاده است. احتمالاً بهاین دلیل کارایی انتخاب از طریق LMSI پایین تر از LPSI است. مورآ و همکاران (LPSI al., 2000, 2007) دریافتند که شاخص LMSI فقط در آزمایشهای نسل اولیه از LPSI مؤثرتر است و LMSI بهدلیل ارزیابی با نشانگرهای مولکولی دارای هزینه اضافی است (Cerón-Rojas and Crossa, 2022). با توجه به نتایج این آزمایش و مرور منابع می توان نتیجه گیری کرد که در برنامههای اصلاحی در نسلهای در حال تفرق اولیه بهتر است از مزایای شاخص LMSI بهرهمند شد و در نسلهای پیشرفتهتر، گزینش را با توسعه LPSI انجام داد که در این صورت هزینه ارزیابیهای مولکولی هم کاهش خواهد یافت. از طرفی میزان پیشرفت ژنتیکی صفات بسته به نوع شاخص متفاوت بود. بهعنوان نمونه نسبت ييشرفت ژنتیکی از طریق شاخص مولکولی به فنوتیپی برای صفات تعداد بلال در بوته و عملكرد بيشتر از بقيه صفات و بهترتیب برابر ۲/۰۰ و ۱/۲۸ بود (جدول ۷). بنابراین برای صفات با ژنتیک پیچیدہ که شدیداً تحت تأثیر محیط و اثر متقابل ژنوتیپ × محیط قرار می گیرند، بهبود از طریق انتخاب احتمالاً با شاخص مولكولي مطلوبتر از فنوتييي باشد. این مساله حتّی با تغییر نوع نشانگر از تصادفی (که در این آزمایش استفاده شد)، به نشانگرهای عملکردی مانند SNP می تواند نمود بیش تری پیدا کند.

جدول ۷- نسبت میزان پیشرفت ژنتیکی هر صفت (ΔG) و بهره مورد انتظار برای مجموع صفات (ΔH) با استفاده از شاخص انتخاب مولکولی نسبت به شاخص انتخاب فنوتیپی در ذرت

Table 7. The ratio of the genetic gain for each trait (ΔG) and the expected gain for all traits (ΔH) using the	e
molecular index to phenotypic index in maize	

Trait [†]	GWP	PH	PHE	LL	LA	LAI	EPP	Ch	CDW	CDBP	CDMP	CL	DFEE	$\frac{\Delta H_{LMSI}}{\Delta H_{LPSI}}$
$\frac{\Delta G_{LMSI}}{\Delta G_{LPSI}}$	1.28	1.06	1.04	1.01	1.09	1.00	2.00	0.43	0.69	1.08	0.20	0.73	0.80	0.31

[†] GWP, Grain weight per plant; PH, Plant height; PHE, Plant height up to ear; LL, Leaf length; LA, Leaf area; LAI, Leaf area index; EPP, No. of ear per plant; Ch, Chlorophyll content; CDW, Cob wood weight; CDBP, Wood diameter in the beginning of cob; CDMP, Wood diameter in the middle of cob; CL, Cob length; DFEE, Appearance date of the first ear.

نتایج نشان داد که همبستگی شاخص و ارزش اصلاحی (۲۹۱) در شاخص LPSI نسبتاً مطلوب (کم تر از یک) و در شاخص LMSI در حد مطلوب (یک) بود، اما کارایی انتخاب از طریق شاخص (ΔΗ) برای شاخص LPSI ۱۶۳/۲۲ و برای شاخص Δ۰/۹۲، بود. از طرفی میزان پیشرفت ژنتیکی صفات بسته به نوع شاخص متفاوت

در این مطالعه دو شاخص انتخاب فنوتیپی خطی (LPSI; Smith) و شاخص انتخاب مولکولی خطی (LMSI) روی یک جمعیت ذرت متشکل از ۹۷ ژنوتیپ بر اساس صفات مورفولوژیک و نشانگرهای مولکولی ISSR تهیه و بر اساس معیارهای مختلف باهم مقایسه شدند.

نتیجہگیری کلی

بود. بهعنوان نمونه، نسبت میزان پیشرفت ژنتیکی برای رعایت اخلاق در نشر صفات تعداد بلال در بوته و عملكرد از طريق شاخص نویسنده (گان) اعلام میکنند که در نگارش این مقاله بهطور كامل از اخلاق نشر از جمله سرقت ادبی، سوء رفتار، مولکولی به فنوتیپی بهترتیب ۲/۰۰ و ۱/۲۸ و بیشتر از جعل دادهها و یا ارسال و انتشار دوگانه، پیروی کردهاند. سایر صفات بود. در مجموع با توجه به نتایج بهدست آمده همچنین این مقاله حاصل یک کار تحقیقاتی اصیل بوده و از این مطالعه و مرور منابع در این زمینه، پیشنهاد می شود که در پروژههای اصلاحی در نسلهای در حال تفرق اولیه، تاکنون بهطور کامل به هیچ زبانی و در هیچ نشریه یا از مزایای شاخص LMSI بهرمند شد و در نسلهای همایشی چاپ و منتشر نشده و هیچ اقدامی نیز برای انتشار ییشرفته، گزینش را با توسعه LPSI انجام داد که در این آن در هیچ نشریه یا همایشی صورت نگرفته و نخواهد صورت هزینه ارزیابیهای مولکولی هم کم خواهد شد. گرفت.

اجازه انتشار مقاله

نویسنده (گان) با چاپ این مقاله به صورت دسترسی باز موافقت کرده و کلیه حقوق استفاده از محتوا، جدولها، شکلها، تصویرها و غیره را به ناشر واگذار میکنند. تضاد منافع

نویسنده (گان) تایید میکنند که این تحقیق در غیاب هر گونه روابط تجاری یا مالی که میتواند بهعنوان تضاد منافع بالقوه تعبیر شود، انجام شده است.

References

- **Bernardo, R. 2010.** Breeding for Quantitative Traits in Plants, 2nd Edition. Stemma Press, Woodbury, MN, USA.
- Branlard, G., Pierre, J. and Rousset, M. 1992. Selection indices for quality evaluation in wheat breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 84, pp. 57-64. <u>https://doi.org.10.1007/BF00223981</u>.
- Brim, C.A., Johnson, H.W. and Cockerham, C.C. 1959. Multiple selection criteria in soybeans. *Agronomy Journal*, 51, pp. 42–46. <u>https://doi.org/10.2134/agronj1959.00021962005100010015x</u>.
- Cerón-Rojas, J.J. and Crossa, J. 2018. Linear selection indices in modern plant breeding. (eBook). Springer. <u>https://doi.org/10.1007/978-3-319-91223-3</u>.
- Cerón-Rojas, J.J. and Crossa, J. 2020. Combined multi-stage linear genomic selection indices to predict the net genetic merit in plant breeding. *G3*: *Genes, Genomes, Genetics,* 10(6), pp. 2087-2101. <u>https://doi.org/10.1534/g3.120.401171</u>.
- Cerón-Rojas J.J. and Crossa J. 2022. The statistical theory of linear selection indices from phenotypic to genomic selection. *Crop Science*, 62, pp. 537-563. <u>https://doi.org/10.1002/csc2.20676</u>.
- Cerón-Rojas, J.J., Gowda, M., Toledo, F., Beyene, Y., Bentley, A.R. Crespo-Herrera, L., Gardner, K. and Crossa, J. 2023. A linear profit function for economic weights of linear phenotypic selection indices in plant breeding. *Crop Science*, pp. 1-13. https://doi.org/10.1002/csc2.20882.
- Crossa, J., Cerón-Rojas, J.J., Martini, J.W.R., Covarrubias-Pazaran, G., Alvarado, G., Toledo, F.H. and Govindan, V. 2022. Theory and Practice of Phenotypic and Genomic Selection Indices. In: Reynolds, M.P. and Braun, H.J. (Eds.). Wheat Improvement. Springer, Cham. pp. 593-616. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_32.
- **Dekkers, J.C.M. 2007.** Prediction of response to marker-assisted and genomic selection using selection index theory. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 124, pp. 331-341. https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2007.00701.x.
- **Dekkers, J.C.M. and Settar, P. 2004.** Long-term selection with known quantitative trait loci. In: Janick, J. (Es.). Plant Breeding Reviews. Part 1. Long-Term Selection: Maize. Vol. 24. John Wiley and Sons, Inc. pp. 311-335. https://doi.org/10.1002/9780470650240.ch14.
- Dekkers, J.C.M. and Dentine, M.R. 1991. Quantitative genetic variation associated with chromosomal markers in segregating populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 81, pp. 212-220. https://doi.org/10.1007/BF00215725.f.
- Eagles, H.A. and Frey, K.J. 1974. Expected and actual gains in economic value of oat lines from five selection methods. *Crop Science*, 14, pp. 861–864. https://doi.org/10.2135/cropsci1974.0011183X001400060026x.

- Emrani, S., Rezai, A. and Arzani A. 2008. Comparison of selection indices for yield and related traits of barley under nitrogen stress and non-stress conditions. *Journal of Crop Production and Processing*, 11(42), pp. 183-194. [In Persian]. https://dorl.net/dor/20.1001.1.22518517.1386.11.42.16.5.
- Esheghi, R., Javid, O. and Samira, S. 2011. Genetic gain through selection indices in hulless barley. *International Journal of Agriculture and Biology*, 13, pp. 191-197.
- Falconer, D.S. and Mackay, T.F.C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th Edition. Longman, New York, 464 p.
- Gazal, A., Nehvi, F.A., Lone, A.A., Dar, Z.A. and Wani, M.A. 2017. Smith Hazel selection index for the improvement of maize inbred lines under water stress conditions. *International Journal of Pure and Applied Bioscience*, 5(1), pp. 72-81.
- Gill, H.S., Halder, J., Zhang, J., Brar, N.K., Rai, T.S., Hall, C., Bernardo, A., Amand, P.S., Bai, G., Olson, E., Ali, S., Turnipseed, B. and Sehga, S.K. 2021. Multi-trait multi-environment genomic prediction of agronomic traits in advanced breeding lines of winter wheat. *Frontiers of Plant Science*, 12, 709545. <u>https://doi.org/10.3389/fpls.2021.709545</u>.
- Gimelfarb, A. and Lande, R. 1994. Simulation of marker-assisted selection in hybrid populations. *Genetic Research*, 63, pp. 39-47. <u>https://doi.org/10.1017/S0016672300032067</u>.
- Gimelfarb, A. and Lande, R. 1995. Marker-assisted selection and marker-QTL associations in hybrid populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 91, pp. 522-528. <u>https://doi.org/10.1007/BF0022298</u>.
- Ghaffari Azar, A., Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Kahrizi, D., Darvishi, B. and Bernoosi, I. 2018. Identification of inter simple sequence repeat regions associated with agro-morphological traits in maize genome. *Cereal Research*, 8(1), pp. 97-109. [In Persian]. https://doi.org/10.22124/c.2018.8211.1322.
- Gravois, K.A. and McNew, R.W. 1993. Genetic relationships among and selection for rice yield and yield components. *Crop Science*, 33, pp. 249-252. https://doi.org/10.2135/cropsci1993.0011183X003300020006x.
- Hazel, L.N. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28, pp. 476-490. https://doi.org/10.1093/genetics/28.6.476.
- Hazel, L.N. and Lush, J.L. 1942. The efficiency of three methods of selection. *Journal of Heredity*, 33(11), pp. 393-399. <u>https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a105102</u>.
- Hazel, L.N., Dickerson, G.E. and Freeman, A.E. 1994. The selection index: Then, now, and for the future. *Journal* of *Dairy Science*, 77, pp. 3236-3251. <u>https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(94)77265-9.</u>
- Hidalgo-Contreras, J.V., Salinas-Ruiz, J. and Eskridge, K.M. 2021. Molecular markers and causal structure among traits using a Smith-Hazel index and structural equation models. *Agronomy*, 11, 1953. <u>https://doi.org/10.3390/agronomy11101953</u>.
- Htwe, N.M., Aye, M. and Thu, C.N. 2020. Selection index for yield and yield contributing traits in improved rice genotypes. *International Journal of Engineering Research and Development*, 11(2), pp. 86-91.
- Iqbal, M., Semagn, K., Céron-Rojas, J.J., Crossa, J., Jarquin, D., Howard, R., Beres, B.L., Strenzke, K., Ciechanowska, I. and Spaner, D. 2022. Identification of spring wheat with superior agronomic performance under contrasting nitrogen managements using linear phenotypic selection indices. *Plants*, 11, 1887. <u>https://doi.org/10.3390/plants11141887</u>.
- Jannatdoust, M., Darvishzadeh, R. and Ebrahimi, M.A. 2014. Studying genetic diversity in confectionary sunflower (*Helianthus annuus* L.) by using microsatellit markers. *Crop Biotechnology*, 4(6), pp. 61-72. [In Persian]. <u>https://dorl.net/dor/20.1001.1.22520783.1393.4.6.6.0</u>.
- Juliana, P., He, X., Poland, J., Roy, K.K., Malaker, P.K., Mishra, V.K., Chand, R., Shrestha, S., Kumar, U., Roy, C., Gahtyari, N.C., Joshi, A.K., Singh, R.P. and Singh, P.K. 2022. Genomic selection for spot blotch in bread wheat breeding panels, full-sibs and half- sibs and index-based selection for spot blotch, heading and plant height. *Theoretical and Applied Genetics*, 135, pp. 1965-1983. <u>https://doi.org/10.1007/s00122-022-04087-y</u>.
- Karthikeya Reddy, S.G.P. and Babariya, C.A. 2020. Selection indices for yield improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding*, 11(1), pp. 314-317. <u>https://doi.org/10.37992/2020.1101.056</u>.
- Kempthorne, O. and Nordskog, A.W. 1959. Restricted selection indices. *Biometrics*, 15(1), pp. 10-19. https://doi.org/10.2307/2527598.

- Khavari Khorasani, S. and Mahdi Poor A. 2018. Genetic improvement of grain yield by determination of selection index in single cross hybrids of maize (*Zea mays* L.). *Plant Genetic Research*, 5(1), pp. 1-18. [In Persian]. https://doi.org/10.29252/pgr.5.1.1.
- Lande, R. and Thompson, R. 1990. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics*, 124, pp. 743-756. <u>https://doi.org/10.1093/genetics/124.3.743</u>.
- Li, Z. 1998. Molecular Analysis of Epistasis Affecting Complex Traits. In: Paterson, A.H. (Ed.). Molecular Dissection of Complex Traits. CRC Press, Boca Raton. pp.119-130.
- Mahdy, R.E., Althagafi, Z.M.A., Al-Zahrani, R.M., Aloufi, H.H.K., Alsalmi, R.A., Abeed, A.H.A., Mahdy, E.E. and Tammam, S.A. 2022. Comparison of desired genetic gain selection indices in late generations as an insight on superior family formation in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Agronomy, 12(8), 1738. https://doi.org/10.3390/agronomy12081738.
- Mather, K. and Jinks, J.L. 1971. Biometrical Genetics: The Study of Continuous Variation. Springer, New York. <u>https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3404-8</u>.
- Modarresi, M., Assad, M.T. and Kheradnam, M. 2004. Determining selection indices in corn hybrids (*Zea mays* L.) to increase grain. *Journal of Water and Soil Science*, 7(4); pp. 71-82. [In Persian]. https://dorl.net/dor/20.1001.1.24763594.1382.7.4.7.7.
- Moreau, L., Lemarié, S., Charcosset, A. and Gallais, A. 2000. Economic efficiency of one cycle of marker-assisted selection efficiency. *Crop Science*, 40, pp. 329-337. https://doi.org/10.2135/cropsci2000.402329x.
- Moreau, L., Hospital, F. and Whittaker, J. 2007. Marker-Assisted Selection and Introgression. In: Balding, D.J., Bishopm, M. and Cannings, C. (Eds.). Handbook of Statistical Genetics. 3rd Edition. John Wiley and Sons, Ltd. New York, pp. 718-751. <u>https://doi.org/10.1002/9780470061619.ch21</u>.
- Moreira, S.O., Kuhlcamp, K.T., de Souza Barros, F.L., Zucoloto, M. and Godinho, T.O. 2019. Selection index based on phenotypic and genotypic values predicted by REML/BLUP in Papaya. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 41(1), e-079. <u>https://doi.org/10.1590/0100-29452019079</u>.
- Pacheco, A., Pérez, S., Alvarado, G., Ceron, J., Rodríguez, F., Crossa, J. and Burgueño, J. 2017. RIndSel: Selection Indices for Plant Breeding. hdl:11529/10854, CIMMYT Research Data and Software Repository Network, V1.
- **Pesek, J. and Baker, R.J. 1970.** An application of index selection to the improvement of self pollinated species. *Canadian Journal of Plant Science*, 50, pp. 267-276. https://doi.org/10.4141/cjps70-051.
- Rabiei, B., Valizadeh, M., Ghareyazie, B. and Moghaddam, M. 2004. Evaluation of selection indices for improving rice grain shape. *Field Crops Research*, 89, pp. 359-367. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.02.016.
- Randhawa, H.S., Asif, M., Pozniak, C., Clarke, J.M., Graf, R.J., Fox, S.L., Humphreys, D.G., Knox, R.E., DePauw, R.M., Singh, A.K., Cuthbert, R.D., Hucl, P. and Spaner, D. 2013. Application of molecular markers to wheat breeding in Canada. *Plant Breeding*, 132, pp. 458-471. https://doi.org/10.1111/pbr.12057.
- Robinson, H.F., Comstock, R.E. and Harvey, P.H. 1951. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection. *Agronomy Journal*, 43, pp. 282-287. https://doi.org/10.2134/agronj1951.00021962004300060007x.
- Sabouri, H., Rabiei, B. and Fazlalipour, M. 2008. Use of selection indices based on multivariate analysis for improving grain yield in rice. *Rice Science*, 15, pp. 303–310. https://doi.org/10.1016/S1672-6308(09)60008-1.
- Shah, S., Mehta, D. R. and Raval, L. 2016. Selection indices in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding*, 7(2), pp. 459-463. <u>https://doi.org/10.5958/0975-928X.2016.00059.4</u>.
- Smiderle, É.C., Furtini, I.V., da Silva, C.S.C., Botelho, F.B.S., Resende, M.P.M., Botelho, R.T.C., Filho, J.M.C., de Castro, A.P. and Utumi, M.M. 2019. Index selection for multiple traits in upland rice progenies. *Revista de Ciências Agrárias*, 42(1), pp. 4-12. https://doi.org/10.19084/RCA18059.
- Smith, H.F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics*, 7, pp. 240-250. https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1936.tb02143.x.
- Smith, O., Hallauer, A.R. and Russell, W.A. 1981. Use of index selection in recurrent selection programs in maize. *Euphytica*, 30, pp. 611-618. <u>https://doi.org/10.1007/BF00038788</u>.

- Suwantaradon, K., Eberhart, S.A., Mock, J.J., Owens, J.C. and Guthrie, W.D. 1975. Index selection for several agronomic traits in the BSSS2 maize population. *Crop Science*, 15(6), pp. 827-833. <u>https://doi.org/10.2135/cropsci1975.0011183X001500060025x</u>.
- Strefeler, M.S. and Wehner, T.C. 1986. Estimates of heritabilities and genetic variances of three yield and five quality traits in three fresh-market cucumber populations. *The Journal of the American Society for Horticultural Science*, 111(4), pp. 599-605. https://doi.org/10.21273/JASHS.111.4.599.
- Tahmasbali, M., Darvishzadeh, R. and Fayaz Moghaddam, A. 2021. Evaluation of oriental tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) genotypes using selection indices under the presence and absence of broomrape. *Iranian Journal of Field Crops Research*, 52(3), pp. 189-207. [In Persian]. https://doi.org/10.22059/IJFCS.2020.300277.654707.
- Zhang, W. and Smith, C. 1992. Computer simulation of marker-assisted selection utilizing linkage disequilibrium. *Theoretical and Applied Genetics*, 83, pp. 813-820. https://doi.org/10.1007/BF00226702.
- Zhang, W. and Smith, C. 1993. Simulation of marker-assisted selection utilizing linkage disequilibrium: The effects of several additional factors. *Theoretical and Applied Genetics*, 86, pp. 492–496. <u>https://doi.org/10.1007/BF00838565.</u>