

DOR: 20.1001.1.15625540.1401.24.2.1.4

ایجاد گروه‌های هتروتیک برای به‌نژادی گیاهان زراعی دورگ با تاکید بر گیاهان علوفه‌ای

Developing heterotic groups for hybrid breeding in crop plants with emphasizing on forage crops

آقافخر میرلوحی^۱، مژگان ابطیحی^۲ و محمدمهدی مجیدی^۳

چکیده

میرلوحی، آ.، م. ابطیحی و م.م. مجیدی. ایجاد گروه‌های هتروتیک برای به‌نژادی گیاهان زراعی دورگ با تاکید بر گیاهان علوفه‌ای. نشریه علوم زراعی ایران. ۲۴. ۱۱۷: (۲) - ۹۳.

بهره‌گیری از هتروزیس و ایجاد ارقام دورگ (هیبرید) از پیشرفت‌های شاخص در به‌نژادی گیاهی محسوب شده و هدف اصلی آن انتخاب ژنوتیپ‌های والدینی مطلوب برای حصول حداکثر میزان هتروزیس است. به دلیل طولانی بودن مدت زمان مورد نیاز برای تولید ارقام دورگ و ساختگی پرمحصول که گران قیمت نیز هستند، پیشگویی دقیق گروه‌های هتروتیک حاصل از لاین‌های خویش آمیخته برای تولید ارقام دورگ برتر اولویت بالایی دارد. فاصله ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های والدینی مهم‌ترین عامل در تعیین هتروزیس بوده و احتمال ظهور هتروزیس را افزایش می‌دهد. تعیین فاصله ژنتیکی یک روش کارآمد است که روش‌های متداول را برای گروه‌بندی تعداد زیادی لاین خویش آمیخته حاصل از منابع ژرم پلاسمی مختلف به گروه‌های هتروتیک تقویت می‌کند. علاوه بر فاصله ژنتیکی والدین، میزان هتروزیس مشاهده شده به شرایط محیطی نیز بستگی دارد. تنش‌های محیطی ممکن است بر نمود والدین، نمود نتاج دورگ و رابطه میان فاصله ژنتیکی والدین و هتروزیس نتاج اثرگذار باشند، بنابراین بسته به نوع صفت و مواد ژنتیکی مورد مطالعه، میزان هتروزیس می‌تواند افزایش یا کاهش یابد. در شرایط تغییر اقلیم و محدودیت آب و با در نظر گرفتن تنوع ژنتیکی بالا در جوامع گیاهان علوفه‌ای که آن‌ها را مستعد سازگاری به دامنه وسیعی از شرایط محیطی می‌سازد، اصلاح و ایجاد ارقام متحمل به خشکی که عملکرد مناسبی داشته باشند، اقدام موثری در راستای توسعه و احیای مراتع کشور محسوب می‌شود. در این رابطه یکی از مهم‌ترین راهکارها استفاده از منابع ژنتیکی متنوع برای انتخاب والدین به منظور استفاده از پدیده هتروزیس و اصلاح ارقام ترکیبی مطلوب می‌باشد. کارایی نشانگرهای مولکولی در گزینش والدین و اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود ارقام ترکیبی در گیاهان علوفه‌ای، مبین وجود اثرات هتروتیک در ارقام ترکیبی بوده و ضرورت استفاده از نشانگرهای مولکولی در انتخاب والدین پلی‌کراس برای حصول حداکثر عملکرد و تحمل به تنش‌های محیطی در نسل‌های بعدی را نشان می‌دهد.

واژه‌های کلیدی: ارقام ترکیبی، تنش خشکی، فاصله ژنتیکی، گیاهان علوفه‌ای، نشانگرهای مولکولی و هتروزیس

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۷/۲۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۱/۲۵

۱- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان (مکاتبه کننده) (پست الکترونیک: mirlohi@iut.ac.ir)

۲- پژوهشگر پسادکتری دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان

۳- استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان

مقدمه

بهره‌گیری از هتروزیس در ایجاد ارقام دورگ (هیبرید) و ساختگی از پیشرفت‌های شاخص در اصلاح نباتات محسوب می‌شود. هتروزیس یک پدیده طبیعی است که در آن نتاج دورگ حاصل از تلاقی افرادی با فاصله ژنتیکی زیاد در مقایسه با والدین خود، از نظر ویژگی‌های ظاهری و کارکرد فیزیولوژیک برتری داشته و در اکثر موجودات یوکاریوتی از جمله گیاهان، حیوانات و قارچ‌ها مشاهده شده است (Srivastava et al., 2020). هتروزیس در گیاهان به معنای افزایش بنیه، عملکرد، رشد سریع، افزایش مقاومت به آفات و بیماری‌ها و تحمل شرایط نامساعد محیطی است که در گیاهان دورگ حاصل از تلاقی لاین‌های خویش آمیخته مشاهده شده و نتیجه عدم تشابه در ساختار گامت‌های والدینی می‌باشد (Fujimoto et al., 2018; Srivastava et al., 2020). شول (Shull, 1914) برای نخستین بار واژه هتروزیس را در گیاه ذرت پیشنهاد داد که برگرفته از دو واژه heteros به معنی متفاوت و osis به معنی شرایط است.

امروزه ارقام دورگ در بسیاری از گیاهان زراعی دگرگشن به دلیل بهره‌مندی از مزایای هتروزیس، نه تنها در افزایش عملکرد، بلکه در بسیاری از جنبه‌های دیگر از جمله تحمل بیشتر به تنش‌های محیطی رایج بوده و بخش عمده این گیاهان با استفاده از بذور دورگ تولید می‌شود. هتروزیس پدیده‌ای پیچیده در طبیعت است که تحت تاثیر عوامل ژنتیکی کمی و کیفی، محیطی و برهمکنش آن‌هاست. در استفاده از هتروزیس باید نه تنها توجه کرد که دورگ F_1 حاصل برتر از والدین خویش آمیخته است، بلکه از ارقام دورگ تجاری (شاهد) و یا آزادگرده افشان (OP) که منشا لاین‌های خویش آمیخته بوده‌اند نیز برتر هستند.

اساس ژنتیکی هتروزیس

فرضیه‌های متداول توجیه‌کننده سازوکار ژنتیکی

هتروزیس نه تنها شامل برهمکنش آللی نظیر فرضیه‌های فوق غالبیت، غالبیت کامل، غالبیت ناقص است، بلکه مشتمل بر برهمکنش بین ژنی نظیر اپیستازی نیز می‌شود (Labroo et al., 2021) (شکل ۱).

۱- نظریه فوق غالبیت یا هتروزیگوسیتی هتروزیس

اولین نظریه هتروزیس بطور مستقل بوسیله شول (Shull, 1908) و ایست (East, 1908) پیشنهاد شد. به نظر شول (Shull, 1908)، عمل دورگ‌گیری با ایجاد حالت هتروزیگوسیتی باعث تحریک فعالیت‌های فیزیولوژیک موجود شده و این فعالیت‌ها در اثر خویش آمیختگی متوالی، به علت افزایش هموزیگوسیتی در نتاج، کاهش می‌یابد. این نظریه مفهوم کاملاً تازه‌ای بر پایه برهمکنش آلل‌ها در یک لوکوس بوده و با مفهوم ساده غالبیت که شامل دو آلل است، مغایرت دارد. با توجه به فرضیه فوق غالبیت، هتروزیگوسیتی به خودی خود می‌تواند مطلوب باشد. این فرضیه از نظر مفهومی با این ایده سازگار است که عدم تشابه ژنتیکی و ترکیبات آلل‌ها، به ویژه هنگامی که در مکان‌های ژنی مختلف یک فرد هتروزیگوت جفت شوند، سودمند بوده و هتروزیس را ایجاد می‌کنند. عقیده بر این است که فنوتیپ حاصل از ژنوتیپ هتروزیگوت به دلیل وجود تنوع در هر لوکوس خاصیت بافری داشته، به گونه‌ای که به شرایط اکولوژیکی متغیر سازگاری نشان داده و میزان بقای موجود در این حالت بالا می‌باشد (Labroo et al., 2021; Liu et al., 2020; Yu et al., 2021).

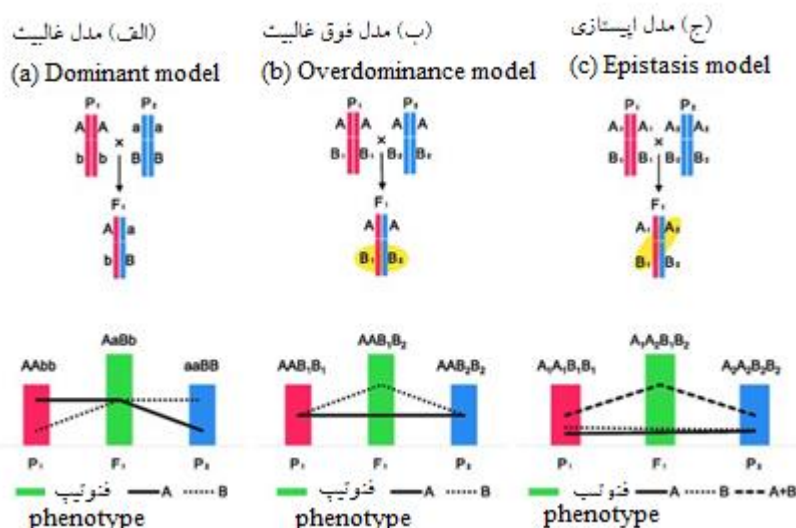
۲- نظریه غالبیت هتروزیس

نظریه غالبیت هتروزیس بطور مستقل توسط چند تن از محققان گسترش یافت. در این نظریه به طور کلی تصور می‌شود که تراکم ژن‌های غالب و مطلوب والدین در F_1 باعث بوجود آمدن پدیده هتروزیس می‌شود. دانشمندی که پیرو نظریه غالبیت هتروزیس هستند، عقیده دارند که افراد جوامع گیاهان دگرگشن

۳- برهمکنش ژن‌ها و هتروزیس

امروزه در توجیه هتروزیس برهمکنش بین آللی یا اپیستازی نیز در نظر گرفته می‌شود که نسبت به دو نظریه قبل اهمیت کمتری دارد. اپیستازی شامل تمام اثراتی است که یک ژن در یک مکان ژنی روی ژن‌های سایر مکان‌های ژنی می‌گذارد. گروهی برای این عقیده هستند که بین ژن‌ها برهمکنش مفیدی وجود دارد، به ویژه هنگامی که ژن‌ها بصورت هتروزیگوت هستند، وجود برهمکنش بین مکان‌های ژنی می‌تواند دلیل بروز هتروزیس باشد (Liu et al., 2020; Fujimoto et al., 2018; Yu et al., 2021).

دارای ژنوتیپ‌های هتروزیگوت کاملاً متفاوت بوده و در ریخته اثری بسیاری از افراد ژن‌های مغلوب، مضر، نیمه کشنده و یا کشنده وجود دارد که توسط ژن‌های غالب پوشانده شده‌اند. وقتی که این افراد به صورت خویش آمیخته در می‌آیند، هموزیگوسیتی افزایش یافته و انواع نامطلوب هموزیگوس مغلوب ظاهر می‌شوند. بطور نظری می‌توان با تولید لاین‌هایی که ساختار ژنتیکی افراد آن برای کلیه ژن‌ها هموزیگوت غالب باشد، این برتری را همواره حفظ کرد، ولی در عمل به دلیل پیچیدگی ساختار ژنتیکی و اثرات متفاوت ژن‌ها این موضوع تقریباً غیر ممکن است (Liu et al., 2020; Fujimoto et al., 2018; Yu et al., 2021).



شکل ۱- اساس ژنتیکی پدیده هتروزیس

Fig. 1. Genetic basis of heterosis

الف: مدل غالبیت: آلل‌های غالب (A و B) باعث بازدارندگی یا تکمیل آلل‌های مغلوب (a و b) می‌شوند، ب: مدل فوق غالبیت: هتروزیگوسیتی (B1/B2) در مکان‌های ژنی کلیدی موثر بر هتروزیس باعث نمود برتر می‌شود، ج: مدل اپیستازی: برهمکنش ژن‌های غیرآللی والدین (A2 و B1) باعث هتروزیس می‌شود
(a) The dominance model; dominant alleles (A and B) suppress or complement the recessive alleles (a and b), (b) The overdominance model; heterozygosity (B1 /B2) at the key locus contributes to heterosis leading to superior performance, (c) The epistasis model; non-allelic genes (A2 and B1) inherited from the parental lines interact and contribute to heterosis

روابط آن با ژنوم هسته‌ای در هتروزیس تاثیر گذار هستند. بدین ترتیب که بخشی هرچند اندک، از هتروزیس ناشی از عوامل خارج هسته می‌باشد. نقش

سیتوپلاسم و برهمکنش هسته-سیتوپلاسم در هتروزیس عوامل وراثتی موجود در سیتوپلاسم بویژه عوامل کلروپلاستی (cpDNA) و میتوکندریایی (mtDNA) و

میتوکندری در بروز هتروزیس نخستین بار توسط مک دنیل و سارکیسیان (McDaniel and Sarkissian, 1996) گزارش شد. وجود برهمکنش بین هسته و سیتوپلاسم می تواند در ایجاد هتروزیس موثر باشد که نمونه بارز از همکاری هسته و سیتوپلاسم در نرغیمی سیتوپلاسمی قابل مشاهده است. با استفاده از تلاقی های برگشتی، می توان هسته متفاوت را در سیتوپلاسم بیگانه جایگزین کرد و مطالعه لاین های آلوپلاسم حاصل، مفهوم تاثیر هسته و برهمکنش بین سیتوپلاسم و هسته در ارتباط با هتروزیس را تایید می کند (Srivastava et al., 2020). نتایج تحقیقات نشان داده است که این اثر سیتوپلاسم ممکن است ناشی از تنظیم بیان ژن هسته ای بواسطه پیام های تولید شده از اندامک های سیتوپلاسمی تحت تأثیر عوامل محیطی باشد. به علاوه گزارش شده است که هتروزیگوسیتی و افزایش فعالیت ژن های درگیر در بیوسنتز کلروپلاست و میتوکندری در تکامل این اندامک ها و تولید پروتئین های مورد نیاز آنها نقش اساسی دارد و در نتیجه با افزایش کارایی فتوسنتز و هتروزیس، عملکرد در نتاج دورگ مرتبط است (Labroo et al., 2021).

فیتوهورمون ها

فیتوهورمون ها به عنوان تنظیم کنندگان اصلی رشد و عملکرد گیاه نقش مهمی در بروز هتروزیس دارند. در این رابطه نقش اسید جیبرلیک در رابطه با هتروزیس سرعت رشد و ارتفاع بوته در گیاهان کلزا، ذرت، سورگوم، گندم و برنج نشان داده شده است. در این مطالعات نتاج دورگ از محتوای اسید جیبرلیک بالاتر و رشد ساقه بیشتری نسبت به لاین های خویش آمیخته والدی برخوردار بودند. به علاوه همبستگی مثبت و معنی داری میان سطح بیان هتروتیک ژن های بیوسنتز کننده اسید جیبرلیک، محتوای اسید جیبرلیک و هتروزیس رشد ساقه مشاهده شده است. بیان ژن های بیوسنتز کننده اسید جیبرلیک نیز بصورت غیرافزایشی و غالباً بصورت فوق غالبیت گزارش

شده است (Wu et al., 2021). بنابراین اسید جیبرلیک ممکن است به عنوان یک واسطه بین عوامل موثر در هتروزیس، به ویژه هتروزیگوسیتی ژنتیکی و بروز هتروزیس در دورگ ها عمل کند. در واقع در حالت هتروزیگوسیتی بیان ژن های رمزکننده آنزیم های محرک ساخت اسید جیبرلیک افزایش می یابد. افزایش بیان ژن های بیوسنتز اسید جیبرلیک طیف وسیعی از ویژگی های مورفولوژیک و فیزیولوژیک را تقویت می کند که منجر به بروز هتروزیس می شود (Zanewich and Rood, 2020).

علل اپی ژنتیکی

امروزه مشخص شده است که علل اپی ژنتیکی از جمله متیلاسیون DNA، تغییر ساختار کروماتین، استیل شدن هیستون و تغییر در بیان RNA های کوچک در بروز هتروزیس نقش دارند (Zhou, 2021; Yu et al., 2021). تغییرات اپی ژنتیکی با تنظیم نسخه برداری و بیان ژن نقش مهمی در بروز فنوتیپی گیاهان ایفا می کنند. در این میان نقش متیلاسیون DNA در بروز هتروزیس بیشتر از سایر تغییرات اپی ژنتیکی مورد مطالعه قرار گرفته است (Raju et al., 2018; Yu et al., 2021). این نظریه بر اساس رابطه میان متیلاسیون DNA و تغییر بیان ژن ها استوار است. تظاهر هتروزیس با متیلاسیون DNA بطور عمده با بازدارندگی روند رونویسی ژن های تنظیم کننده دخیل در افزایش خویش آمیختگی یا با ترویج بیان ژن های دخیل در هتروزیس انجام می شود (Srivastava et al., 2020). مطالعات انجام شده روی کلزا، برنج و آراییدوبسیس نشان دهنده افزایش نرخ متیلاسیون DNA در دورگ های F₁ در مقایسه با لاین های خویش آمیخته والدی در توالی های سه گانه CG، CHG و CHH، ژن های رمزکننده پروتئین ها و مناطق پوشانده شده با siRNA است (Fujimoto et al., 2018).

فاصله ژنتیکی

با در نظر گرفتن این نکته که هتروزیس نتیجه عدم

تشابه در ساختار گامت‌های والدی است، فاصله ژنتیکی ژنوتیپ‌های والدی مهم‌ترین عامل تعیین‌کننده میزان هتروزیس است که احتمال ظهور هتروزیس را افزایش می‌دهد (Hallauer et al., 2010; Yu et al., 2021). بر اساس نظریه‌های ژنتیک کمی و با در نظر گرفتن کلیه مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی، بین هتروزیس مشاهده شده در سطح دورگ و فاصله ژنتیکی والدین آن، رابطه خطی وجود دارد. در صورتی که ژنوتیپ‌ها تفاوت ژنتیکی زیادی در سطح DNA داشته باشند، هتروزیس بیشتری در دورگ حاصل از تلاقی این ژنوتیپ‌ها مورد انتظار است (Reif et al., 2012; Zhao et al., 2015; Fujimoto et al., 2018). در واقع هتروزیس تابع تفاوت در فراوانی آللی والدین در مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات و هتروزیگوسیتی بوده و آن نیز تابع تنوع ژنتیکی والدین است. هرچه تعداد لوکوس‌های متفاوت بین ژنوتیپ‌های والدی بیشتر باشد، دورگ حاصل از تعداد لوکوس هتروزیگوت بیشتر و از هتروزیس بیشتری برخوردار خواهد (Fu et al., 2014; Zhao et al., 2015). همبستگی مشاهده شده بین فاصله ژنتیکی و هتروزیس به نوع نشانگر استفاده شده، مواد ژنتیکی مورد مطالعه، پیوستگی میان نشانگرها و مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات، پوشش کامل ژنوم توسط نشانگرها، اثرات غالبیت قوی، عدم وجود اپیستازی و وراثت‌پذیری بالای صفات بستگی دارد (Reif et al., 2003 and 2012; Makumbi et al., 2011; Harvrentova et al., 2021). نتایج مطالعات در انواع گیاهان نشان داده است که فاصله ژنتیکی مبتنی بر نشانگرهای مولکولی با هتروزیس همبستگی قابل توجهی دارد (Wu et al., 2021). نتایج تحقیقات در کلزا نشان داده که فاصله ژنتیکی والدین براساس نشانگرهای SRAP، SSR و SNP به طور معنی‌داری با عملکرد دورگ‌ها پیوسته بوده و هتروزیس اجزای عملکرد دانه می‌تواند به وسیله نشانگرهای مولکولی

پیش‌بینی شود (Tian et al., 2017). نتایج مطالعات در برخی دیگر از گیاهان نظیر جو نشان داده است که بین فاصله ژنتیکی بر اساس نشانگر مولکولی و هتروزیس عملکرد، ارتباط مثبت وجود ندارد (Torabi et al., 2005). در آزمایشی روی برنج، بین فاصله ژنتیکی والدین و هتروزیس اجزای عملکرد همبستگی غیرمعنی‌دار و برای عملکرد دانه همبستگی معنی‌داری گزارش شده است (Yadaw et al., 2000). مطالعات انجام شده در ذرت و گندم نشان دهنده ارتباط معنی‌دار بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگرهای مولکولی SSR و SNP و هتروزیس برای صفات زراعی در دورگ‌های حاصله است (Tomkowiak et al., 2019; Nie et al., 2019). Tamkowiak et al., 2020 با مقایسه کارایی نشانگرهای مولکولی AFLP، SSR و RAPD نشان دادند که نشانگر مولکولی SSR دارای کارایی زیادی برای ارزیابی تنوع ژنتیکی و پیش‌بینی هتروزیس است در حالیکه بین فاصله ژنتیکی بر اساس نشانگرهای مولکولی RAPD و AFLP و هتروزیس نتایج ارتباط منطقی مشاهده نشد.

اگرچه فواصل ژنتیکی بین والدین مهم‌ترین عامل موثر بر میزان هتروزیس و نمود نتایج است، میزان هتروزیس مشاهده شده به عوامل دیگری نظیر نحوه گرده‌افشانی گیاه، سطح پلوئیدی، نوع صفت مورد مطالعه، مرحله رشدی گیاه و شرایط محیطی از جمله تنش خشکی، تنش گرما، شدت نور و غلظت دی‌اکسید کربن اتمسفر نیز بستگی دارد (Betran et al., 2003; Einfeldt et al., 2005; Solomon, 2007; Srivastava et al., 2020).

اثر تنش‌های محیطی بر میزان هتروزیس

شرایط محیطی بر نمود والدین و نمود نتایج اثرگذار است و بسته به نوع صفت و مواد ژنتیکی مورد مطالعه می‌تواند موجب افزایش یا کاهش میزان هتروزیس شود (Betran et al., 2003; Solomon et al., 2007). با توجه به اینکه سطوح بیان ژن‌ها در شرایط مختلف

محیطی مختلف رخ می‌دهد، افزایش یا کاهش میزان هتروزیس با افزایش شدت تنش قابل انتظار است (Xu et al., 2016; Giunta et al., 2018). تنش خشکی که ناشی از کمبود آب در محدوده ریشه گیاه است، مهم‌ترین تنش غیر زیستی محدود کننده رشد و عملکرد در گیاهان زراعی است که روی کلیه فرآیندهای رشد گیاه تاثیر گذار است (Abtahi et al., 2018b, 2019b). نتاج دورگ به دلیل هتروزیگوسیتی و وجود تنوع در هر مکان ژنی، قادرند در شرایط مختلف محیطی واکنش‌های متفاوتی داشته و نسبت به محیط‌های متغیر، چه در سطح مزرعه و چه در سطح منطقه، سازگاری نشان بدهند. بنابراین نتاج دورگ انعطاف‌پذیری بیشتری در برابر کاهش عملکرد در شرایط تنش خشکی نسبت به والدین از خود نشان می‌دهند (Rauf et al., 2015). نتایج تحقیقات نشان داده است که افزایش هتروزیگوسیتی موجب افزایش عملکرد و افزایش پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی می‌شود (Einfeldt et al., 2005). توانایی بهتر دورگ‌ها برای حفظ همئوستازی سلولی و عملکرد کامل متابولیک گیاه، حتی در شرایط تنش خشکی، مطمئناً بسیار سودمند بوده و باعث افزایش هتروزیس در گیاهان تحت تنش در مقایسه با گیاهانی که در شرایط بدون تنش قرار دارند، می‌شود (Holá et al., 2017). افزایش هتروزیس صفات تحت تاثیر تنش‌های محیطی به دلیل همبستگی‌های آشکاری که می‌توان بین مقادیر بالاتر اثرات غالبیت به عنوان یکی از سازوکارهای فرضی درگیر در هتروزیس و هتروزیس برای صفات زراعی در شرایط تنش ایجاد کرد، امیدوار کننده هستند. در واقع تنش‌های محیطی باعث القای بیان ژن‌های خاصی با الگوهای بیان ژن غیرافزایشی در نتاج دورگ می‌شود (Akrami and Arzani, 2019). بنابراین یک راهکار مهم در به‌نژادی گیاهان برای تحمل به تنش خشکی، بهره‌گیری از پدیده هتروزیس است (Jatoi et al., 2014; Abtahi et al., 2019a) در مطالعات انجام شده در گندم

افزایش هتروزیس عملکرد دانه، اجزای عملکرد، محتوای آب نسبی برگ و هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش خشکی گزارش شده و استفاده از پدیده هتروزیس به عنوان راهکار ژنتیکی موثر در افزایش عملکرد دانه، افزایش پایداری عملکرد و بهبود تحمل به تنش خشکی معرفی شده است (Solomon et al., 2007; Jatoi et al., 2014; Singh et al., 2015). نتایج تحقیقات انجام شده در ذرت نشان داده است که هتروزیس برای افزایش عملکرد، افزایش سازگاری به شرایط مختلف محیطی و افزایش تحمل به تنش خشکی وجود دارد. در این تحقیقات افزایش هتروزیس عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Betran et al., 2003; Makumbi et al., 2011). در یک آزمایش روی نتاج دورگ برنج، افزایش هتروزیس صفات شاخص پایداری کلروفیل، محتوای آب نسبی برگ، طول ریشه و وزن خشک ریشه در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Ganapathy and Ganesh, 2008).

علاوه بر هتروزیس، فاصله ژنتیکی والدین و هتروزیس نتاج نیز تحت تاثیر شرایط محیطی قرار می‌گیرد. در تحقیقات انجام شده در ذرت گزارش شده است که همبستگی میان فاصله ژنتیکی والدین و هتروزیس عملکرد دانه نتاج دورگ در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد (Betran et al., 2003; Makumbi et al., 2011). در یک تحقیق در گندم، همبستگی منفی و معنی‌داری بین فاصله ژنتیکی والدین و نمود نتاج برای صفات عملکرد دانه و تعداد دانه در خوشه در شرایط بدون تنش خشکی گزارش شد، در حالی که در شرایط تنش خشکی این همبستگی‌ها معنی‌دار نبود (Solomon et al., 2007). نتایج یک آزمایش روی نتاج دورگ گیاه آفتابگردان حاکی از وجود همبستگی معنی‌دار میان فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگر مولکولی AFLP و هتروزیس محتوای کلروفیل، وزن طبق و عملکرد بذر در شرایط عدم تنش خشکی و همبستگی معنی‌دار میان فاصله ژنتیکی والدین

و هتروزیس تعداد برگ، روز تا گرده‌افشانی و رسیدگی و وزن بخش هوایی در شرایط تنش خشکی بوده و میزان هتروزیس برای کلیه صفات بجز قطر ساقه و محتوای آب نسبی برگ در تنش خشکی کاهش یافت (Darvishzadeh, 2012). بیشتر تحقیقات صورت گرفته در زمینه تاثیر تنش خشکی بر هتروزیس روی صفات مورفولوژیک و زراعی متمرکز بوده و تحقیق در باره ارزیابی فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاهان در شرایط تنش و تجزیه و تحلیل الگوهای بیان ژن دورگ/والد در شرایط تنش خشکی کمتر انجام شده است (Holá et al., 2017). در سطح مولکولی مطالعات انجام شده در گیاهان ذرت، جو و برنج نشان دهنده تغییرات القا شده در بیان اختصاصی ژن‌های رمز کننده پروتئین در سطح رونویسی در اثر تنش خشکی است (Ereful et al., 2016). مطالعات دیگر شامل بررسی بیان برخی از miRNAها در ذرت در شرایط تنش خشکی (Kong et al., 2010)، ارزیابی سطوح مختلف متیلاسیون در ژنوتیپ‌های والدینی حساس و متحمل به تنش خشکی در برنج و دورگ‌های F_1 حاصل از تلاقی آن‌ها (Gayacharan and Joel, 2013) و تغییر در الگوهای بیان پروتئین‌ها در ژنوتیپ‌های والدینی حساس و متحمل به تنش خشکی در کلزا و دورگ‌های F_1 آن‌ها در شرایط تنش خشکی (Mohammadi et al., 2013) می‌باشد. با اینحال تاکنون مطالعات جامعی در زمینه ارتباط هتروزیس با تحمل به تنش خشکی بر اساس جنبه‌های مولکولی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی به صورت جامع انجام نشده است.

گروه‌های هتروتیک

هدف اصلی در برنامه‌های به‌نژادی دورگ‌ها، شناسایی ژنوتیپ‌های والدینی مناسب برای حصول حداکثر میزان هتروزیس است. با توجه به اینکه روش‌های تولید دورگ‌های پرمحصول گران قیمت و زمان‌بر می‌باشد، روش‌های جدید مبنی بر ایجاد

جمعیت‌های پایه برای شناسایی لاین‌های خویش آمیخته ایجاد کننده دورگ‌های برتر و پیشگویی عملکرد دورگ‌ها و در واقع پیشگویی نتایج دورگ‌گیری بدون نیاز به انجام تلاقی میان لاین‌های خویش آمیخته و بررسی دورگ‌های حاصل از آن‌ها از اهمیت خاصی برخوردار است (Flint-Garsia et al., 2009). نخستین اقدامات انجام شده در این رابطه به سال ۱۹۲۲ برمی‌گردد. در آن زمان به‌نژادگران متوجه شدند که عملکرد دورگ‌های حاصل از تلاقی ارقام ذرت با دو نوع آندوسپرم متفاوت (ذرت دندان اسبی و ذرت سخت) و از دو منشأ جغرافیایی مختلف (مناطق شمالی و جنوبی آمریکا) بیشتر از عملکرد دورگ‌های حاصل از تلاقی ارقام ذرت با آندوسپرم مشابه بود. این موضوع نشان داد که تلاقی میان والدین مجزا از نظر ژنتیکی یا جغرافیایی باعث بروز عملکرد و هتروزیس بیشتری می‌شود و بدین صورت موضوع ایجاد گروه‌های هتروتیک برای بهره‌برداری موثرتر از هتروزیس شکل گرفت (Richey, 1922).

از دیدگاه لی (Lee, 1995) گروه هتروتیک نشان دهنده گروهی از ژنوتیپ‌ها است که در تلاقی با ژنوتیپ‌های مربوط به گروه‌های دیگر هتروزیس بیشتری را در مقایسه با تلاقی با اعضای گروه خود نشان می‌دهند. ملچینگر و گامبر (Melchinger and Gumber, 1998) نیز گروه هتروتیک را بصورت گروهی از ژنوتیپ‌ها که ترکیب‌پذیری و واکنش مشابهی را در تلاقی با ژنوتیپ‌های متمایز ژنتیکی نشان می‌دهند، تعریف کردند. در منابع مختلف برتری تلاقی‌های بین گروهی نسبت به درون گروهی در اصطلاح تظاهر هتروزیس (Heterosis expression) نامیده شده است. امروزه گروه‌بندی هتروتیک به معنی شناسایی گروه‌های ژرم پلاسمی متفاوت ژنتیکی است که در تلاقی با یکدیگر دورگ‌های برتر ایجاد می‌کنند. انتساب لاین‌ها به گروه‌های هتروتیک با اجتناب از

تولید و ارزیابی تعداد زیادی از تلاقی‌هایی که نهایتاً حذف خواهند شد، باعث بهره برداری موثرتر از هتروزیس و ذخایر توارثی در برنامه‌های اصلاح دورگ‌ها می‌شود (Oyetunde *et al.*, 2020). اگرچه با تلاقی لاین‌های خویش‌آمیخته متعلق به یک گروه هتروتیک نیز امکان ایجاد دورگ‌های برتر وجود دارد، اما در تلاقی لاین‌های خویش‌آمیخته متعلق به دو گروه هتروتیک مختلف احتمال بیشتری برای ایجاد دورگ‌های برتر وجود دارد. بر همین اساس موضوع الگوهای هتروتیک عنوان شد که به دو گروه هتروتیک که هتروزیس و عملکرد بالایی را در تلاقی با یکدیگر نشان می‌دهند، اطلاق می‌شود (Voget *et al.*, 2020). به‌نژادگران در هنگام تولید ارقام دورگ حداقل از دو خزانه ژنی استفاده می‌کنند و لاین‌های استخراج شده از این دو خزانه به عنوان والدین در تلاقی‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند. به این ترتیب هر خزانه به عنوان یک گروه هتروتیک و مجموعه این دو خزانه به عنوان الگوی هتروتیک در نظر گرفته می‌شوند. به عنوان مثال الگوهای هتروتیک ریدیلودنت × لنکستر شور کراپ و فلینت × لنکستر شور کراپ به عنوان دو الگوی هتروتیک مهم ذرت در اروپا، چین و بسیاری از کشورهای جهان مورد استفاده قرار می‌گیرند. در مطالعه‌ای روی ذرت، دورگ‌های بین گروهی حاصل از تلاقی دو گروه ریدیلودنت و لنکستر شور کراپ در مقایسه با دورگ‌های درون گروهی، افزایش عملکردی معادل ۲۱ درصد داشتند. نتایج این قبیل آزمایشات ضرورت تعیین گروه‌ها و الگوهای هتروتیک را در برنامه‌های به‌نژادی دورگ‌ها نشان می‌دهد (Acquaah, 2012). فن و همکاران (Fen *et al.*, 2009) کارایی گروه‌بندی هتروتیک را به صورت درصد دورگ‌های پرمحصول برتر به‌دست‌آمده از تعداد کل تلاقی‌های انجام شده بین گروه‌های هتروتیک تعریف نمودند. با این حال، کارایی گروه‌بندی هتروتیک به درصد لاین‌های

خویش‌آمیخته طبقه‌بندی‌شده موجود، امکان به دست آوردن الگوهای هتروتیک مناسب در بین گروه‌های شناسایی‌شده و وجود تنوع ژنتیکی قابل ملاحظه در بین ژنوتیپ‌های طبقه‌بندی‌شده نیز بستگی دارد (Oyetunde *et al.*, 2020).

روش‌های ایجاد گروه‌ها و الگوهای هتروتیک

گروه‌های هتروتیک در ابتدا به صورت تجربی از طریق انتخاب لاین‌ها برای تلاقی و سپس ارزیابی مزرعه‌ای دورگ‌های حاصل از تلاقی آن‌ها ایجاد شدند، به گونه‌ای که عملکرد دورگ‌های حاصل از تلاقی معیار اصلی انتساب لاین‌های خویش‌آمیخته به گروه‌های هتروتیک بود. امروزه توسعه گروه‌ها و الگوهای هتروتیک بر اساس استفاده از اطلاعات شجره‌ای، تلاقی‌های دای آلل و ترکیب پذیری، تلاقی لاین × تستر و نشانگرهای مولکولی انجام می‌شود (Oyetunde *et al.*, 2020).

۱- اطلاعات شجره‌ای

جمعیت‌های متمایز ژنتیکی که بر اساس زمان، فواصل جغرافیایی و اطلاعات شجره‌ای جدا شده‌اند کاندیدهای مناسبی برای ایجاد گروه‌های هتروتیک هستند. این روش به بررسی روابط میان ژنوتیپ‌ها بر اساس ضرایب هم‌خونی (احتمال اینکه آلل‌های دو فرد از یک جد مشترک منشأ گرفته باشند) می‌پردازد. بر اساس این روش تلاقی بین افراد غیر خویشاوند یا تلاقی بین افرادی که جد مشترک ندارند، از ایجاد هم‌خونی جلوگیری می‌کند. کاهش هم‌خونی باعث افزایش هتوزیگوسیتی و افزایش ظهور آلل‌های غالب مطلوب و افزایش پاسخ به انتخاب در صفات مهم اقتصادی می‌شود. گروه‌بندی اولیه ژرم پلاس ذرت آمریکا به دو گروه ریدیلودنت و لنکستر شور کراپ از مثال‌های موفق این روش می‌باشد. اگرچه استفاده از اطلاعات شجره‌ای برای گروه‌بندی ژنوتیپ‌ها بر اساس فاصله ژنتیکی و انتخاب ژنوتیپ‌های متمایز مناسب است، این اطلاعات در رابطه با

کلیه گونه‌های گیاهی در دسترس نیست و تنها در مورد ارقام جدید با سابقه مشخص فراهم است و در بعضی موارد نیز اطلاعات ناقص یا با اشتباه همراه هستند (Betran et al., 2003; White et al., 2020).

۲- ترکیب‌پذیری

اطلاع از ترکیب‌پذیری ژنوتیپ‌ها برای انتخاب والدین مناسب به منظور ایجاد دورگ‌های برتر و بهره‌برداری از پدیده هتروزیس ضروری است. عملکرد زیاد یا کم لاین‌های والدینی بخودی خود دلیل این نیست که لاین‌های والدینی ترکیب شونده‌های خوب یا ضعیفی هستند. در واقع برای صفاتی که کنترل ژنتیکی پیچیده‌ای ندارند، متوسط عملکرد والدین پیشگویی خوبی از عملکرد دورگ حاصله است، اما در مورد صفات پیچیده‌تر مانند عملکرد دانه، کارایی پیشگویی هتروزیس دورگ بر اساس عملکرد لاین‌های والدینی، به دلیل وجود اثرات غالبیت، اندک است (Boeven et al., 2015). به علاوه در ایجاد ارقام دورگ وقوع ترکیبات آللی جدید باعث ایجاد فنوتیپ‌های جدید در نتاج می‌شود. بنابراین تعیین ترکیب‌پذیری والدین مهم‌تر از عملکرد والدین است. ترکیب‌پذیری ژنوتیپ‌ها بر اساس آزمون نتاج نیمه خویشاوند (تاپ کراس، پلی کراس و آزادگرده‌افشانی) تعیین می‌شود. ژنوتیپ‌هایی با ترکیب‌پذیری بیشتر در مقایسه با ژنوتیپ‌هایی با ترکیب‌پذیری کمتر، دورگ‌هایی با عملکرد بیشتر تولید می‌کنند (Betran et al., 2003; Reif et al., 2012). بررسی ترکیب‌پذیری در تعیین ارزش اصلاحی والدین و انتخاب لاین‌های والدی مناسب برای دورگ‌گیری، ایجاد گروه‌های هتروتیک، تخمین هتروزیس و تولید ارقام دورگ مفید است (Reif et al., 2012). تلاقی‌های دای آلل بهترین روش برای برآورد ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی لاین‌های والدینی و انتساب لاین‌ها به گروه‌های هتروتیک است. نحوه گروه‌بندی لاین‌ها بر اساس ترکیب‌پذیری به صورت زیر است:

۱) مقادیر ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت بین جفت لاین‌های خویش‌آمیخته مورد مطالعه نشان دهنده اطلاق لاین‌های خویش‌آمیخته به گروه‌های هتروتیک مختلف است.

۲) مقادیر ترکیب‌پذیری خصوصی منفی بین جفت لاین‌های خویش‌آمیخته مورد مطالعه نشان دهنده اطلاق لاین‌های خویش‌آمیخته به گروه‌های هتروتیک مشابه است.

در مجموع روش‌های مبتنی بر ترکیب‌پذیری در گروه‌بندی هتروتیک موثر بوده و بصورت تجربی جهت انتخاب لاین‌های والدینی استفاده شده است، ولی زمانی که تعداد زیادی از والدین در یک برنامه به‌نژادی قرار داشته باشند، تعیین ترکیب‌پذیری وقت‌گیر و پرهزینه است. از طرف دیگر این معیارها اغلب به وسیله اشتباهات آزمایشی کنترل نشده متاثر می‌شوند (Kolliker et al., 2005; Reif et al., 2012).

۳- تلاقی لاین × تستر

استفاده از تلاقی‌های لاین × تستر از دیگر روش‌های متداول در انتساب لاین‌ها به گروه‌های هتروتیک است. ملچینگر (Melchinger, 1999) پیشنهاد نمود که در صورت وجود تعداد زیاد لاین‌های خویش‌آمیخته و دسترسی به تسترهای مناسب، نمود حاصل از تلاقی لاین‌ها با تسترها به عنوان ضابطه اصلی در گروه‌بندی لاین‌ها به گروه‌های هتروتیک محسوب می‌شود. تسترها ژنوتیپ‌هایی با ترکیب‌پذیری خوب هستند که به گروه‌های هتروتیک مشخصی تعلق دارند. در واقع تسترها به منظور ارزیابی عملکرد دورگ‌های حاصل از تلاقی لاین‌های یک گروه هتروتیک با لاین‌های مربوط به گروه هتروتیک دیگر و اطلاق لاین‌های خویش‌آمیخته جدید به گروه‌های هتروتیک مناسب برای تولید دورگ‌ها و ارقام ترکیبی پرمحصول مورد استفاده قرار می‌گیرند. یک تستر کارآمد باید بتواند لاین‌های خویش‌آمیخته را به درستی رتبه‌بندی کند به نحوی که ترکیبات مختلف لاین‌های

خویش آمیخته برای حصول دورگ‌های کارا در دسترس باشد (Annor *et al.*, 2020). در برنامه‌های به‌نژادی ارقام دورگ، لاین‌ها و جمعیت‌های هموزیگوس مغلوب با فراوانی کم آلل‌های مطلوب تسترهای مناسبی محسوب می‌شوند و با استفاده از این تسترها، لاین‌های جدید با فراوانی زیاد ژن‌های مطلوب قابل شناسایی خواهند بود، اما در صورتی که هدف شناسایی بهترین ترکیبات تلاقی با بیشترین میزان ترکیب‌پذیری خصوصی باشد، تسترهای با فراوانی زیاد آلل‌های مطلوب، یعنی تسترهای برتر، مورد استفاده قرار خواهند گرفت. در این صورت لاین‌های خویش آمیخته‌ای که بیشترین مقدار ترکیب‌پذیری خصوصی را با تستر نشان دهند، به عنوان بهترین ترکیبات تلاقی و والدین ارقام دورگ برتر انتخاب می‌شوند. بر این اساس تسترهای مورد استفاده باید از بهترین لاین‌های برتر برنامه‌های به‌نژادی که معمولاً والدین دورگ‌های پرمحصول رایج هستند، انتخاب و به عنوان والدین نر در تلاقی با لاین‌ها مدنظر قرار گیرند. مثال‌های بارز این روش، لاین‌های M017 و B73 از ژرم پلاسسم ذرت در آمریکا است که به دو گروه هتروتیکی مختلف تعلق داشته و به عنوان پرکاربردترین تسترها در گروه‌بندی لاین‌ها در بیشتر کشورهای معتدل جهان استفاده می‌شوند (Kamara *et al.*, 2021). در این روش انتساب لاین‌ها به گروه‌های هتروتیکی مختلف بر اساس اثرات مثبت یا منفی ترکیب‌پذیری خصوصی در تلاقی با تستر (Menkir *et al.*, 2004) با در نظر گرفتن دو تستر A و B به شرح زیر صورت می‌گیرد:

۱) لاین‌هایی که در تلاقی با تستر اول (A) عملکرد بالا و ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت و با تستر دوم (B) عملکرد پایین و ترکیب‌پذیری خصوصی منفی داشته باشند، متعلق به گروه هتروتیکی A هستند.

۲) لاین‌هایی که در تلاقی با تستر اول

عملکرد پایین و ترکیب‌پذیری خصوصی منفی و در تلاقی با تستر دوم عملکرد بالا و ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت داشته باشند، متعلق به گروه هتروتیکی B هستند.

۳) لاین‌هایی که در تلاقی با هر دو تستر عملکرد بالا و ترکیب‌پذیری خصوصی مثبت داشته باشند، متعلق به گروه هتروتیکی AB هستند.

۴) لاین‌هایی که در تلاقی با هر دو تستر عملکرد پایین و ترکیب‌پذیری خصوصی منفی داشته باشند، متعلق به گروه هتروتیکی D هستند.

تلاقی‌های لاین $\times$ تستر روش موثری در انتخاب والدین برتر برای تولید دورگ‌های پرمحصول ذرت بر مبنای ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی است (Kamara *et al.*, 2021).

۴- نشانگرهای مولکولی

استفاده از نشانگرهای مولکولی روشی آسان و اقتصادی جهت طبقه‌بندی تعداد زیادی لاین خویش آمیخته حاصل از منابع ژرم پلاسمی مختلف گروه‌های هتروتیکی بوده و از دهه ۱۹۹۰ نقش مهمی را در شناسایی گروه‌های هتروتیکی ایفا نموده است. بر اساس این روش دوری ژنتیکی معیار قرار گرفتن لاین‌های خویش آمیخته در گروه‌های هتروتیکی بوده و تلاقی لاین‌هایی از گروه‌های هتروتیکی مختلف احتمال ایجاد دورگ‌های برتر را افزایش خواهد داد (Harvrentova *et al.*, 2021).

نحوه گروه‌بندی لاین‌ها بر اساس ارزیابی تنوع ژنتیکی ژرم پلاسسم با استفاده از نشانگرهای مولکولی، گروه‌بندی ژرم پلاسسم بر اساس فاصله ژنتیکی، انتخاب ژنوتیپ‌های نماینده از هر گروه هتروتیکی برای انجام تلاقی‌ها، ارزیابی نتایج تلاقی‌ها همراه با والدین و انتخاب بهترین ترکیبات تلاقی به عنوان الگوهای هتروتیکی مناسب است.

نکته قابل توجه در ایجاد گروه‌های هتروتیکی بر اساس نشانگرهای مولکولی این است که درون

علوفه‌ای- مرتعی و از منابع اصلی تامین علوفه محسوب می‌شوند و در اراضی غیر کشاورزی نیز در حفاظت محیط زیست، تجدید حیات و زیبایی محیط نقش مهمی را ایفا می‌کنند.

در علف‌های چمنی علوفه‌ای به علت اثرات سوء ناشی از خویش‌آمیزی، امکان ایجاد لاین‌های خویش‌آمیخته و تولید ارقام دورگ وجود ندارد و ایجاد ارقام ترکیبی جهت بهره‌برداری از هتروزیس برای افزایش عملکرد و سازگاری به شرایط محیطی، از روش‌های اصلی به‌نژادی این گیاهان می‌باشد (Abtahi et al., 2018a; Voget et al., 2020). یک رقم ترکیبی از تلاقی تصادفی تعدادی ژنوتیپ و لاین خالص یا کلون با قدرت ترکیب‌پذیری عمومی بالا ایجاد می‌شود. اساس رقم ترکیبی به منظور بهره‌برداری از هتروزیس حاصل از ترکیب ژنوتیپ‌های برتر، ضمن اجتناب از کاهش قدرت رشد ناشی از خویش‌آمیزی نزدیک از طریق محدود نمودن تعداد نسل‌های تکثیر بذری، طراحی شده است. نسل اول رقم حاصله (Syn1) دارای بیشترین هتروزیس بوده و نسل‌های بعدی که معمولاً در اختیار زارعین قرار می‌گیرند، به‌علت پس‌روی ناشی از خویش‌آمیزی، هتروزیس کمتری دارند (Welu, 2015).

با توجه به اینکه توسعه ارقام ترکیبی پرمحصول گران قیمت بوده و زمان‌بر می‌باشد، شناسایی و انتخاب والدین مناسب برای ایجاد ارقام برتر و پیش‌بینی و تخمین تلاقی‌های برتر و در واقع پیشگویی هتروزیس قبل از ارزیابی‌های مزرعه‌ای و حتی قبل از انجام تلاقی‌ها، باعث بهره‌برداری موثرتر از هتروزیس، صرفه‌جویی در زمان و هزینه‌ها و افزایش کارایی برنامه‌های به‌نژادی در تولید ارقام ترکیبی می‌شود (Riday et al., 2003; Amini et al., 2011; Abtahi et al., 2018a). در اکثر گیاهان علوفه‌ای گروه‌های هتروتیک به نحوی که در ذرت دیده شده، شناسایی نشده‌اند (Voget et al., 2020)، با این وجود

گروه‌های هتروتیک، بیشترین میزان تشابه ژنتیکی و بین گروه‌های هتروتیک مختلف، بیشترین تفاوت ژنتیکی وجود داشته باشد (Oyetunde et al., 2020).

گروه‌بندی‌های انجام شده با نشانگرهای مولکولی عموماً تطابق خوبی با گروه‌بندی‌های انجام شده بر اساس اطلاعات شجره‌ای دارند. نشانگرهای مولکولی به دلیل فراوانی، خنثی بودن، پوشش بیشتر ژنوم و عدم تاثیرپذیری از محیط، نقش موثری را در انتخاب والدین ایفا می‌کنند. انتخاب بر اساس نشانگر باعث کوتاه شدن دوره اصلاحی، کاهش هزینه‌های فنوتایپینگ و افزایش کارایی برنامه‌های به‌نژادی می‌شود. بر این اساس محققان در صدد پیش‌بینی هتروزیس با استفاده از نشانگرهای مولکولی برای تشخیص والدین مناسب هستند (Kadam and Lorenz, 2018).

از مهم‌ترین کاربردهای نشانگرهای مولکولی در برنامه‌های تولید ارقام دورگ، تعیین میزان تفاوت‌های ژنتیکی میان لاین‌های خویشاوند و غیر خویشاوند، تعیین گروه‌های هتروتیک و انتساب لاین‌های خویش‌آمیخته به گروه‌های هتروتیک موجود، مطالعه مکان‌های ژنی دخیل در هتروزیس و شناسایی ترکیبات والدینی مناسب و پیشگویی عملکرد دورگ براساس تفاوت ژنتیکی والدین می‌باشد (Tomkowiak et al., 2020; Yu et al., 2021). در نتایج چندین تحقیق روی ذرت و برنج به کارایی بالای نشانگرهای مولکولی AFLP، RFLP و SSR جهت بررسی تنوع ژنتیکی، ایجاد گروه‌های هتروتیک و پیش‌بینی هتروزیس عملکرد دانه اشاره شده است (Reif et al., 2003; Aguiar et al., 2008).

استفاده از گروه‌های هتروتیک در به‌نژادی گیاهان علوفه‌ای

نظریه گروه‌های هتروتیک نخستین بار در ذرت مطرح شد، اما امروزه استفاده از آن در به‌نژادی سایر گیاهان از جمله علف‌های چمنی علوفه‌ای توسعه یافته است. علف‌های چمنی از مهم‌ترین گیاهان

نتایج مطالعات نشان دهنده وجود آثار هتروزیس برای عملکرد و صفات کیفی مثل محتوای پروتئین خام، قابلیت هضم، محتوای الیاف و محتوای کربوهیدرات‌های محلول در نتاج دورگ گونه‌های مختلف گیاهان داکتی‌لیس، بروموس، فستوکا و چچم است (Casler *et al.*, 2005; Humphreys, 1989; Posselt, 2003; Wang *et al.*, 2016) (جدول ۱). بر اساس مطالعات صورت گرفته در علف‌های چمنی و بقولات علوفه‌ای، فاصله ژنتیکی بین ژنوتیپ‌های والدی با هتروزیس و نمود ارقام دورگ و ارقام ترکیبی در ارتباط است که این موضوع بر ضرورت بهره‌گیری از نشانگرهای مولکولی در انتخاب والدین و گروه بندی ژنوتیپ‌های والدینی به گروه‌های هتروتیکی برای حصول حداکثر هتروزیس تاکید دارد (Posselt, 2003; Veronesi *et al.*, 2003) (جدول ۱). با این وجود به نظر می‌رسد که امکان استفاده از نشانگرهای مولکولی در پیش بینی نمود نتاج به نوع گیاه، نوع نشانگر، صفات مورد بررسی و شرایط محیطی بستگی داشته باشد. در یونجه تولید ارقام دورگ با تلاقی ژرم پلاسماهای ژنتیکی متفاوت از طریق تشخیص گروه‌های هتروتیکی برای بهره‌برداری از هتروزیس پیشنهاد شده است. بر این اساس الگوی واضح هتروتیکی از تلاقی دای آلل نه کلون از گونه *sativa* و پنج کلون از گونه *falcata* شناسایی شده است (Riday and Brummer, 2002). نتایج بعضی مطالعات در یونجه نشان داده است که نشانگرهای مولکولی جهت تمایز گروه‌های هتروتیکی از توان بالایی برخوردار هستند. به علاوه وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین فاصله ژنتیکی ژرم پلاسما والدینی بر اساس نشانگر RAPD و عملکرد نتاج یونجه و سودمندی نشانگرهای مولکولی برای انتخاب والدین متنوع در این گیاه گزارش شده است، به گونه‌ای که نتاج حاصل از تلاقی والدین با تفاوت مولکولی وسیع، تعداد ساقه، ارتفاع بوته و عملکرد علوفه خشک بیشتری نسبت به نتاج حاصل از تلاقی والدین با تفاوت

مولکولی محدود داشتند (Tucak *et al.*, 2014). در آزمایش تاناکا و همکاران (Tanaka *et al.*, 2013) بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگر مولکولی SSR با هتروزیس عملکرد علوفه نتاج پلی کراس در گیاه تیموتی ارتباط مثبت وجود داشت. در آزمایش جویس و همکاران (Joyce *et al.*, 1999) روی شیدر، همبستگی مثبتی بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس صفات مورفولوژیک و هتروزیس عملکرد ماده خشک نتاج ملاحظه شد. در آزمایشی روی گیاه باهیاگراس، هتروزیس را برای تمام صفات مورفولوژیک-زراعی مشاهده شد و میزان آن وابسته به میزان تفاوت ژنتیکی والدین پلی کراس اعلام شد (Marcón *et al.*, 2019). در این آزمایش به وجود ارتباط معنی‌دار بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگرهای مولکولی SSR و ISSR و عملکرد علوفه، ارتفاع بوته، رشد مجدد بهاره و پاییزه در نتاج پلی کراس اشاره شده و سودمندی نشانگرهای مولکولی برای پیش بینی هتروزیس صفت عملکرد علوفه مورد تاکید قرار گرفت. بولاریک و همکاران (Bolaric *et al.*, 2005) و برازوسکاس (Brazauskas, 2011) در آزمایش روی گیاه چچم گزارش دادند که جمعیت‌های متمایز از نظر جغرافیایی می‌توانند شروع خوبی برای ایجاد گروه‌های هتروتیکی باشند. در مطالعات مختلف روی گیاه چچم به کارایی بالای نشانگرهای مولکولی در تمایز گروه‌های هتروتیکی و وجود همبستگی مثبت بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگر AFLP و ارتفاع بوته و عملکرد ماده خشک نتاج اشاره و انتخاب بر اساس فاصله ژنتیکی نشانگرهای مولکولی به عنوان روشی مناسب برای بهبود عملکرد علوفه خشک در نتاج پلی کراس چچم چندساله معرفی شده است (Kolliker *et al.*, 2005; Ghesquiere *et al.*, 2014). وگت و همکاران (Voget *et al.*, 2020) نیز شناسایی گروه‌های هتروتیکی با استفاده از نشانگرهای مولکولی را برای اصلاح دورگ‌های کارآمد در چچم ضروری

دانستند. در گیاه فستوکا بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگرهای EST-SSR و AFLP و تعداد ساقه، قطر یقه، عملکرد بذر و عملکرد علوفه نتاج پلی کراس همبستگی مثبت و با صفات روز تا خوشه‌دهی و روز تا گرده‌افشانی همبستگی منفی گزارش شده است. در این مطالعات وجود همبستگی مثبت بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس صفات مورفولوژیک با صفات روز تا گرده‌افشانی، ارتفاع بوته و طول برگ پرچم نتاج پلی کراس گزارش شده است (Amini *et al.*, 2011; Amini *et al.*, 2016). در آزمایشی روی نتاج دورگ داکتی‌لیس بین فاصله ژنتیکی والدین بر اساس نشانگر SSR با تعداد پنجه همبستگی مثبت و معنی‌دار، با طول ساقه همبستگی منفی و معنی‌دار و با عملکرد علوفه همبستگی مثبت و غیر معنی‌دار گزارش شده است (Zhao *et al.*, 2014).

تاکنون بیشتر مطالعات انجام شده در باره هتروزیس در گیاهان علوفه‌ای روی افزایش رشد یا عملکرد متمرکز بوده و مطالعات اندکی در زمینه اثر تنش خشکی بر رابطه میان فاصله ژنتیکی والدین و هتروزیس نتاج و رابطه بین هتروزیس عملکرد و تحمل به تنش صورت گرفته است (Fujimoto *et al.*, 2018).

نتایج یک آزمایش روی گیاه داکتی‌لیس نشان داد که نمود نتاج پلی کراس این گیاه در شرایط مختلف رطوبتی وابسته به نوع و سطح تفاوت ژنتیکی والدین پلی کراس است. در این تحقیق تفاوت مولکولی بالا بین والدین بر اساس نشانگرهای ISSR و SRAP برای پیش‌بینی نمود کلیه صفات مورفولوژیک، زراعی و مولفه‌های جوانه‌زنی بذر و رشد گیاهچه در هر دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی بسیار موثر بود، به گونه‌ای که وجود تفاوت مولکولی بیشتر در بین والدین منجر به افزایش معنی‌دار درصد جوانه‌زنی و رشد گیاهچه، دیررسی، افزایش عملکرد و پایداری عملکرد در نتاج حاصل از پلی کراس شد (شکل‌های ۲ و ۳). در این تحقیق رابطه میان تفاوت فنوتیپی والدین و نمود نتاج بسته به نوع صفت و شرایط محیطی متفاوت بود. در شرایط بدون تنش تفاوت فنوتیپی بالا بین والدین برای پیش‌بینی نمود اکثر صفات با وراثت‌پذیری بالا موثر بود و باعث افزایش میانگین صفات گردید، ولی تنش خشکی برای اکثر صفات مورد مطالعه موجب غیر معنی‌دار شدن رابطه میان تفاوت فنوتیپی والدین و نمود نتاج شد (Abtahi *et al.*, 2018a). نتایج یک آزمایش نشان داد که تنوع مولکولی بالا بین والدین بر



شکل ۲- مقایسه عملکرد علوفه نتاج حاصل از پلی کراس ژنوتیپ‌های والدی با تنوع مولکولی زیاد و کم (HMD و LMD) در شرایط بدون تنش خشکی

Fig. 2. Comparison of forage yield in polycross progenies from parental genotypes with high and low molecular diversity (HMD and LMD) under normal conditions (Abtahi *et al.*, 2018a)



شکل ۳- مقایسه عملکرد علوفه نتاج حاصل از پلی کراس ژنوتیپ‌های والدی با تنوع مولکولی زیاد و کم (HMD و LMD) در شرایط تنش خشکی

Fig. 3. Comparison of forage yield in polycross progenies from parental genotypes with high and low molecular diversity (HMD and LMD) under water stress conditions (Abtahi *et al.*, 2018a)

به‌نژادی را تسریع کند. با این حال به نظر می‌رسد که امکان بهره‌گیری از نشانگرها در پیش‌بینی نمود نتاج به نوع گیاه، نوع نشانگر و صفات مورد بررسی بستگی داشته باشد. استفاده از نشانگرهایی که با ژن‌ها یا مکان‌های مشخصی پیوسته هستند، در مقایسه با نشانگرهای تصادفی، می‌تواند در انتخاب والدین دارای هتروزیس بیشتر، سودمندتر باشد. در مقایسه با نشانگرهای مولکولی، صفات مورفولوژیک بیشتر تحت تاثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرند. بنابراین انتخاب والدین بر اساس صفات مورفولوژیک تا حدی غیر قابل اطمینان و غیر کارآمد برای تمایز ژنوتیپ‌های نزدیک و پیش‌بینی هتروزیس برای صفاتی با کنترل ژنتیکی پیچیده می‌باشد. نتایج این پژوهش حاکی از آن است که موفقیت در تهیه ارقام ترکیبی علف‌های چمنی علوفه‌ای منوط به انتخاب صحیح والدین با سطوح تنوع مناسب است. انتخاب والدین مناسب بر اساس تنوع نشانگرهای مولکولی و بهره‌گیری از تنوع وسیع آنها به‌منظور بروز هتروزیس از مهم‌ترین راهکارها برای اصلاح ارقام ترکیبی برتر از نظر عملکرد علوفه و تحمل به تنش می‌باشد.

اساس نشانگرهای ISSR و SRAP برای پیش‌بینی نمود کلیه صفات فیزیولوژیک در هر دو شرایط بدون تنش و تنش خشکی و همچنین افزایش تحمل به تنش خشکی نتاج پلی کراس در گیاه داکتی‌لیس بسیار موثر بود. نتایج این تحقیق نشان داد که افزایش تنوع مولکولی والدین باعث افزایش تحمل به خشکی و همچنین کاهش حساسیت به تنش خشکی در نتاج حاصل از پلی کراس می‌شود (Abtahi *et al.*, 2019a).

چشم‌انداز کلی

در به‌نژادی گیاهان زراعی با هدف بهبود کمی و کیفی، طیف گسترده‌ای از روش‌ها و فنون مورد استفاده قرار گرفته است. اطلاع از سطح تنوع ژنتیکی و روابط بین ژنوتیپ‌ها، برای انتخاب والدین و انجام تلاقی‌های کارآمد و اتخاذ روش اصلاحی مناسب، ضروری است. نشانگرهای مولکولی امکان ارزیابی مستقیم تفاوت‌های ژنتیکی را بین جفت والدین فراهم کرده و به به‌نژادگر در تصمیم‌گیری برای انتخاب والدین تلاقی برای تولید یک رقم جدید کمک می‌کند. پیش‌بینی هتروزیس در سطح مولکولی نه تنها امکان تشخیص والدین را قبل از آزمون‌های پر هزینه برای تعیین قابلیت ترکیب‌پذیری فراهم می‌آورد، بلکه می‌تواند سرعت فرآیندهای

جدول ۱- مروری بر پژوهش‌های انجام شده در خصوص اثر فاصله ژنتیکی والدین بر هتروژیس صفات در گیاهان علوفه‌ای

Table 1. Review on researches on the relationship between parental genetic distance and heterosis for traits in forage crops

منبع	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج	روش انتخاب والدین	تعداد ارقام مورد ارزیابی	گونه گیاهی
Reference	Effects of parental genetic distance on progeny performance	Parental selection method	Number of evaluated genotypes	Plant species
Riday <i>et al.</i> , 2003	عدم همبستگی معنی‌دار با هتروژیس عملکرد علوفه Non significant correlation with forage yield	تنوع نشانگرهای AFLP و SSR SSR and AFLP markers based diversity	۹۱ هیبرید بین گونه‌ای از تلاقی دای آلل 91 F ₁ interspecies hybrids from diallel cross	یونجه Alfalfa (<i>Medicago sativa</i>)
Tucak <i>et al.</i> , 2014	افزایش ۱۹/۸۹ درصد علوفه تر، ۱۸/۵۱ درصد علوفه خشک، ۲۰/۵۴ درصد تعداد ساقه، ۱۵/۷۵ درصد ارتفاع بوته 19.89% increase in fresh forage, 18.51% dry forage, 20.54% number of stems, 15.75% plant height	تنوع نشانگر RAPD RAPD based diversity	۸۰ هیبرید درون گونه‌ای 80 F ₁ intraspecies hybrids	
Tanaka <i>et al.</i> , 2013 Marcon <i>et al.</i> , 2019	همبستگی معنی‌دار با هتروژیس عملکرد علوفه Significant correlation with heterosis for forage yield (r=0.45**)	تنوع نشانگر SSR SSR based diversity	۴۱ فامیل نیمه خویشاوند از تلاقی پلی کراس 41 half-sib families from polycross mating (Syn1)	تیموتی Timothy (<i>Phleum pratense</i>)
	۴۸ درصد هتروژیس عملکرد علوفه، ۸ درصد هتروژیس قدرت زنده ماندن، ۴۵ درصد رشد پاییزه، ۴۱ درصد رشد بهار، ۲۹ درصد مقاومت به سرما، ۱۷ درصد ارتفاع بوته، ۳۳ درصد قطر یقه، ۴۷ درصد طول و عرض برگ، ۶۲ درصد زمان گلدهی	تنوع نشانگر SSR و ISSR SSR and ISSR based diversity	۴۸ کلون تتراپلوئید 48 tetraploid clone	باهیا کراس Bahia grass (<i>Paspalum notatum</i>)

ادامه جدول ۱

منبع	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج	روش انتخاب والدین	تعداد ارقام مورد ارزیابی	گونه گیاهی
Reference	Effects of parental genetic distance on progeny performance	Parental selection method	Number of evaluated genotypes	Plant species
Kolliker <i>et al.</i> , 2005	افزایش ۳/۸ درصد علوفه خشک، ۶/۶۵ درصد ارتفاع بوته و ۱۲/۸۳ درصد زودرسی 3.8% increase in dry forage, 6.65% plant height, 12.83% earliness	تنوع نشانگر AFLP AFLP based diversity	۶۰ Syn2 و Syn1 فامیل نیمه‌خویشاوند از تلاقی پلی کراس 60 half-sib families (Syn ₁ and Syn ₂)	چچم Ryegrass (<i>Lolium perenne</i>)
Ghesquire <i>et al.</i> , 2014	افزایش ۶/۱ درصد عملکرد علوفه خشک 6.1% increase in forage dry weight	تنوع نشانگر AFLP AFLP based diversity	۳۰ فامیل نیمه‌خویشاوند از تلاقی پلی کراس 30 half-sib families from polycross mating (Syn ₁)	
Majdi and Mirlohi, 2011	افزایش ۲۵ درصد علوفه خشک، ۱۲ درصد تعداد ساقه، ۱۰ درصد قطر یقه 25% increase in dry forage, 12% number of stems, 10% in crown diameter	تنوع نشانگر EST-SSR EST-SSR based diversity	۲۴ Syn1 فامیل نیمه‌خویشاوند از تلاقی پلی کراس 24 half-sib families derived from polycross mating (Syn ₁)	فستوکا Fescue (<i>Festuca arundinacea</i> Schreb)
Amini <i>et al.</i> , 2011	افزایش ۷ درصد ارتفاع بوته، ۴/۵ درصد روز تا گرده افشانی افزایش ۱۶/۷۳ درصد ارتفاع بوته، ۱۰/۲۳ درصد وزن بذر، ۱/۹۶ درصد عرض برگ	تنوع نشانگر EST-SSR EST-SSR based diversity	۲۴ Syn1 فامیل نیمه‌خویشاوند از تلاقی پلی کراس 24 half-sib families derived from polycross mating (Syn ₁)	

ادامه جدول ۱

منبع	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج	روش انتخاب والدین	تعداد ارقام مورد ارزیابی	گونه گیاهی
Reference	Effects of parental genetic distance on progeny performance	Parental selection method	Number of evaluated genotypes	Plant species
Amini <i>et al.</i> , 2016	16.73% increase in plant height, 10.23% seed weight, 1.96% leaf width	EST-SSR based diversity	24 half-sib families from polycross mating (Syn ₁)	Orchardgrass (<i>Dactylis glomerata</i>)
	افزایش ۱۱/۱۹ درصد ارتفاع بوته، ۱۸/۳۶ درصد طول پدانکل، ۱۴/۵۶ درصد طول برگ	تنوع صفات مورفولوژیک-زراعی		
	11.19% increase in plant height, 18.36% panicle length, 14.56% leaf length	Phenologic and agro-morphologic traits		
Abtahi <i>et al.</i> , 2018a	افزایش ۱۷/۱۸ درصد علوفه خشک، ۸۸/۳۴ درصد وزن بذر، ۸۲/۶۶ درصد عرض برگ	تنوع نشانگر AFLP	۲۴Syn1 24 half-sib families from polycross mating (Syn ₁)	داکتی-لیس
	17.18% increase in forage dry weight, 88.34% seed weight, 82.66% leaf width	AFLP based diversity		
	افزایش ۸/۸۵ درصد روز تا گرده‌افشانی، ۱/۱۷ درصد ارتفاع بوته	Agro-morphologic based diversity		
	بدون تنش خشکی	تنوع نشانگر SRAP و ISSR	۲۴Syn1 24 half-sib families derived from polycross mating (Syn ₁)	
	Non drought stress	SRAP and ISSR based diversity		
	افزایش ۴۱ درصد جوانه‌زنی، ۳۴ درصد سرعت جوانه‌زنی، ۲۵ درصد طول گیاهچه، ۶۶ درصد وزن خشک گیاهچه، ۷۲ درصد ضریب آلومتریک، ۵۵ درصد علوفه خشک، ۳۶ درصد روز تا خوشه دهی، ۲۵ درصد ارتفاع بوته، ۳۹ درصد قطر یقه، ۱۴۷ درصد نسبت برگ به ساقه، ۴۰ درصد تعداد ساقه، ۴۱ درصد، ۱۳ درصد طول و عرض برگ، ۴۰ درصد شاخص خواب تابستانه			

ادامه جدول ۱

منبع	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج	روش انتخاب والدین	تعداد ارقام مورد ارزیابی	گونه گیاهی
Reference	Effects of parental genetic distance on progeny performance	Parental selection method	Number of evaluated genotypes	Plant species
تنش خشکی	41% increase in seed germination percentage, 34% germination rate, 25% seedling length, 66% seedling dry weight, 72% allometric coefficient, 55% forage dry matter yield, 36% days to flowering, 25% plant height, 39% crown diameter, 147% ratio of leaf to stem, 40% number of stem, 41 and 13% leaf length and width, 40% summer dormancy index.			
	Drought stress			
	افزایش ۱۳۳ درصد جوانه‌زنی، ۱۸۸ درصد سرعت جوانه‌زنی، ۶۸ درصد طول گیاهچه، ۱۴۵ درصد وزن خشک گیاهچه، ۸۷ درصد ضریب آلومتریک، ۱۷۸ درصد شاخص تنش جوانه‌زنی، ۶۹ درصد علوفه خشک، ۲۷ درصد روز تا خوشه دهی، ۳۵ درصد ارتفاع بوته، ۴۴ درصد قطر یقه، ۱۳۷ درصد نسبت برگ به ساقه، ۸۸ درصد تعداد ساقه، ۳۵ درصد، ۳۰ درصد طول و عرض برگ			
	133% increase in seed germination percentage, 188% germination rate, 68% seedling length, 145% seedling dry weight, 87% allometric coefficient, 178% germination stress index, 69% forage dry matter yield, 27% days to flowering, 35% plant height, 44% crown diameter, 137% ratio of leaf to stem, 88% number of stem, 35 and 30% leaf length and width			

ادامه جدول ۱

منبع Reference	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج Effects of parental genetic distance on progeny performance	روش انتخاب والدین Parental selection method	تعداد ارقام مورد ارزیابی Number of evaluated genotypes	گونه گیاهی Plant species
بدون تنش خشکی	Non drought stress افزایش ۱۷ درصد جوانه زنی، ۲۶ درصد سرعت جوانه زنی، ۲۳ درصد طول گیاهچه، ۲۴ درصد ضریب آلومتریک، ۱۲ درصد روز تا خوشه دهی، ۱۱ درصد ارتفاع بوته، ۴۲ درصد نسبت برگ به ساقه، ۲۰ درصد و ۱۸ درصد طول و عرض برگ، ۳۵ درصد شاخص خواب تابستانه 17% increase in seed germination percentage, 26% germination rate, 23% seedling length, 24% allometric coefficient, 12% days to flowering, 11% plant height, 42% ratio of leaf to stem, 20 and 18% leaf length and width, 35% summer dormancy index	تنوع صفات فنولوژیک و مورفولوژیک-زراعی Phenologic and agro-morphologic based diversity		
تنش خشکی	Drought stress افزایش ۷۸ درصد سرعت جوانه‌زنی، ۲۲ درصد طول گیاهچه، ۴۱ درصد شاخص تنش جوانه‌زنی، ۱۱ درصد روز تا خوشه‌دهی، ۹ درصد ارتفاع بوته 78% increase in germination rate, 22% seedling length, 41% germination stress index, 11% days to flowering, 9% plant height.			
بدون تنش خشکی Abtahi <i>et al.</i> , 2019a	Non drought stress افزایش ۴۵ درصد محتوای کلروفیل ۳۴ درصد نسبت کلروفیل، ۳۷ درصد کارتنوئید، ۱۳ درصد پرولین، ۴۹ درصد کربوهیدرات محلول، ۱۰ درصد محتوای نسبی آب، ۱۰۳ درصد شاخص تحمل تنش و ۱۲۶ درصد شاخص پایداری عملکرد	تنوع نشانگر SRAP و ISSR SRAP and ISSR based diversity	Syn1 ۲۴ فامیل نیمه‌خویشاوند از تلاقی پلی کراس 24 half-sib families from polycross mating (Syn ₁)	داکتی لیس Orchardgrass (<i>Dactylis glomerata</i>)

ادامه جدول ۱

منبع Reference	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج Effects of parental genetic distance on progeny performance	روش انتخاب والدین Parental selection method	تعداد ارقام مورد ارزیابی Number of evaluated genotypes	گونه گیاهی Plant species
تنش خشکی افزایش ۱۱۸ درصد محتوای کلروفیل، ۴۵ درصد نسبت کلروفیل a/b، ۵۰ درصد محتوای کاروتنوئید، ۱۶۲ درصد محتوای پرولین، ۵۴ درصد محتوای کربوهیدرات، ۳۳ درصد محتوای آب نسبی 118% increase in total chlorophyll content, 45% chlorophyll a/b, 50% carotenoid content, 162% proline content, 54% water soluble carbohydrate, 33% relative water content.	45% increase in total chlorophyll content, 34% chlorophyll a/b, 37% carotenoid content, 134% proline content, 49% water soluble carbohydrate, 10% relative water content, 103% stress tolerance index (STI), 126% yield stability index (YSI). Drought stress			
بدون تنش خشکی افزایش ۱۲ درصد محتوای کلروفیل، ۲۱ درصد محتوای کاروتنوئید، ۶۰ درصد محتوای پرولین، ۱۶ درصد محتوای کربوهیدرات، ۹ درصد محتوای آب نسبی 12% increase in total chlorophyll content, 21% carotenoid content, 60% proline content, 16% water soluble carbohydrate, 9% relative water content.	Non drought stress	تنوع صفات فنولوژیک و مورفولوژیک-زراعی Phenologic and agro-morphologic based diversity		
تنش خشکی افزایش ۴۹ درصد محتوای کلروفیل، ۱۱ درصد محتوای آب نسبی 49% increase in total chlorophyll content, 11% relative water content.	Drought stress			

ادامه جدول ۱

منبع	اثر فاصله ژنتیکی والدین بر نمود نتاج	روش انتخاب والدین	تعداد ارقام مورد ارزیابی	گونه گیاهی
Reference	Effects of parental genetic distance on progeny performance	Parental selection method	Number of evaluated genotypes	Plant species
Robina <i>et al.</i> , 2015	۶/۶۲ درصد هتروزیس محتوای پروتئین، ۱/۳۴ درصد هتروزیس قابلیت هضم، ۲۱/۴۴ درصد هتروزیس محتوای کربوهیدرات محلول	تنوع نشانگر SSR	۳۶ هیبرید درون گونه‌ای از تلاقی دای آلل	داکتی لیس
Zhao <i>et al.</i> , 2014	6.62% heterosis for protein content, 1.34% digestibility, 21.44% water soluble carbohydrate همبستگی معنی‌دار با هتروزیس تعداد پنجه، همبستگی معنی‌دار با هتروزیس طول ساقه، همبستگی غیر معنی‌دار با هتروزیس عملکرد علوفه	SSR based diversity تنوع نشانگر SSR SSR based diversity	36 F ₁ intraspecies hybrids from diallel cross ۵۸ هیبرید درون گونه‌ای حاصل از تلاقی دای آلل	Orchardgrass (<i>Dactylis glomerata</i>)
	Significant correlation with heterosis for number of tiller (r=0.83**), clum length (r=-0.89**), non significant correlation with heterosis for forage yield (r=-0.43ns) ۶۹/۲۱ درصد هتروزیس عملکرد علوفه، ۱۶۶/۳۳ درصد هتروزیس عرض برگ، ۳۷/۸۸ درصد طول برگ، ۵۱/۷۰ درصد قطر یقه، ۱۰/۶۳- درصد هتروزیس طول ساقه	تنوع صفات مورفولوژیک Phenotypic based diversity (morphologic traits)	58 F ₁ intraspecies hybrids derived from diallel cross	
Casler <i>et al.</i> , 2005	۱۴ درصد هتروزیس عملکرد علوفه، ۰/۵- درصد هتروزیس محتوای الیاف خام 69.21% heterosis for forage yield, 166.33% leaf width, 37.88% leaf length, 51.70% crown diameter, -10.63% clum length 14% heterosis for forage yield, -0.5% neutral detergent fiber	تنوع نشانگر RAPD RAPD based diversity	۲۱ هیبرید درون گونه‌ای از تلاقی دای آلل 21 F ₁ intraspecies hybrids from diallel cross	بروموس

سپاسگزاری

سرکار خانم دکتر فاطمه سعیدنیا که بیش از یک دهه در جمع آوری، ارزیابی و به‌نژادی علف‌های چمنی علوفه‌ای دانشگاه صنعتی اصفهان همکاری داشته‌اند، سپاسگزاری می‌شود.

از پشتیبانی دانشگاه صنعتی اصفهان که در اجرای این تحقیق نگارندگان را یاری دادند، قدردانی می‌شود. از آقایان دکتر رضا محمدی، مهندس بهرام عراقی و

منابع مورد استفاده

References

- Abtahi, M. 2019.** Selection the best combination of polycross parents, progeny performance prediction and genetic analysis of different traits in *Dactylis glomerata* under normal and drought stress conditions. Ph.D. Dissertation. Isfahan University of Technology, Iran. (In Persian with English abstract).
- Abtahi, M., M. M. Majidi and A. Mirlohi. 2019a.** Genotype selection for physiological responses of drought tolerance using molecular markers in polycross hybrids of orchardgrass. *Plant Breed.* 138: 937-946.
- Abtahi, M., M. M. Majidi, F. Saeidnia, S. Bahrami and A. Mirlohi. 2019b.** Genetic and physiological aspects of drought tolerance in *smooth bromegrass*. *Crop Sci.* 59: 2601-2607.
- Abtahi, M., M. M. Majidi and A. Mirlohi. 2018a.** Marker-based parental selection to improve performance of orchardgrass polycross populations under water deficit environments. *Euphytica*, 214: 232-253.
- Abtahi, M., M. M. Majidi and A. Mirlohi. 2018b.** Association analysis for seed yield, forage yield and traits related to drought tolerance in orchardgrass (*Dactylis glomerata*). *Crop Pasture Sci.* 69: 1150-1164.
- Acquaah, G. 2012.** Principles of Plant Genetics and Breeding. Wiley-Blackwell, Maryland, USA.
- Aguilar, C. G., I. Schuster, A. T. Amaral Junior, C. A. Scapim and E. S. N. Vieira. 2008.** Heterotic groups in tropical maize germplasm by test crosses and simple sequence repeat markers. *Genet. Mol. Res.* 7: 1233-1244.
- Akrami, M., and A. Arzani. 2019.** Inheritance of fruit yield and quality in melon (*Cucumis melo* L.) grown under field salinity stress. *Sci Rep.* 9: 7249. doi: 10.1038/s41598-019-43616-6.
- Amini, F., A. Mirlohi, M. M. Majidi, S. Shojaieefar and R. Kolliker. 2011.** Improved polycross breeding of tall fescue through marker-based parental selection. *Plant Breed.* 130: 701-707.
- Amini, F., A. Mirlohi and M. M. Majidi. 2016.** The possibility of use of AFLP molecular markers and phenotypic traits to increase forage yield in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) breeding. *J. Agric. Sci. Technol.* 18: 1419-1429.
- Annor, B., B. Badu-Apraku, D. Nyadanu, R. Akromah and M. A. B. Fakorede. 2020.** Identifying heterotic groups and testers for hybrid development in early maturing yellow maize (*Zea mays*) for sub-Saharan Africa. *Plant Breed.* 139: 708-716.
- Betran, F. J., J. M. Ribaut, D. Beck and D. G. Gonzales-De-Leon. 2003.** Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and non-stress environments. *Crop Sci.* 43: 797-806.
- Boeven, P. H. G., T. Wurschum, S. Weissmann, T. Miedaner and H. P. Maurer. 2015.** Prediction of hybrid performance for Fusarium head blight resistance in triticale ($\times$ *Triticosecale* Wittmack). *Euphytica*, 207: 1-16.

- Bolaric, S., S. Barth, A. E. Melchinger and U. K. Posselt. 2005.** Molecular genetic diversity within and among German ecotypes in comparison to European perennial ryegrass cultivars. *Plant Breed.* 124: 257–262.
- Brazauskas, G. 2011.** Nucleotide diversity and linkage disequilibrium in five *Lolium perenne* genes with putative role in shoot morphology. *Plant Sci.* 179: 194-201.
- Casler, M. D., M. Diaby and C. Stendal. 2005.** Heterosis and inbreeding depression for forage yield and fiber concentration in smooth brome grass. *Crop Sci.* 45: 44–50.
- Darvishzadeh, R. 2012.** Phenotypic and molecular marker distance as a tool for prediction of heterosis and F1 performance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Aust. J. Crop Sci.* 6: 732-738.
- East, E. M. 1908.** Inbreeding in corn. Reports of the Connecticut Agricultural Experiment Station for the Year 1907. 1908. New Haven. 419–428.
- Einfeldt, C. H. P., S. Ceccarelli, S. Grando, A. Gland-Zwerger and H. H. Geiger. 2005.** Heterosis and mixing effects in barley under drought stress. *Plant Breed.* 124: 350-355.
- Ereful, N. C., L. Y. Liu, E. Tsai, S. M. Kao, S. Dixit, R. Mauleon, K. Malabanan, M. Thomson, A. Laurena, D. Lee, I. Mackay, A. Greenland, W. Powell and H. Leung. 2016.** Analysis of allelic imbalance in rice hybrids under water stress and association of asymmetrically expressed genes with drought-response QTLs. *Rice*, 9: 50.
- Fen, X. M. Y. M. Zhang, W. H. Yao, H. M. Chen, J. Tan, C. X. Xu, X. L. Han, L. M. Luo and M. S. Kang. 2009.** Classifying maize inbred lines into heterotic groups using a factorial mating design. *Agron. J.* 101: 106–112.
- Flint-Garcia, S. A., E. S. Buckler, P. Tiffin, E. Ersoz and N. M. Springe. 2009.** Heterosis is prevalent for multiple traits in diverse maize germplasm. *PLOS One*, 4: e7433. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007433>.
- Fu, D., M. Xiao, A. Hayward, Y. Fu, G. Liu, G. Jiang and H. Zhang. 2014.** Utilization of crop heterosis: a review. *Euphytica*, 197: 161-173.
- Fujimoto, R., K. Uezono, S. Ishikura, K. Osabe, W. Peacock and E. Dennis. 2018.** Recent research on the mechanism of heterosis is important for crop and vegetable breeding systems. *Breed Sci.* 68: 145-158.
- Ganapathy, S. and S. K. Ganesh. 2008.** Heterosis analysis for physio-morphological traits in relation to drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agric. Sci.* 4: 623-629.
- Gayacharan, A. and A. J. Joel. 2013.** Epigenetic responses to drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 19: 379-387.
- Ghesquiere, A., H. Muylle and J. Baert. 2013.** Use of molecular marker information in the construction of polycrosses to enhance yield in a *Lolium perenne* breeding programme. In: Barth, S. and D. Milbourne (Eds.) *Breeding strategies for sustainable forage and turf grass improvement*, Springer Dordrecht Heidelberg London New York. USA.
- Giunta, F., P. De Vita, A. Mastrangelo, G. Sanna and R. Motzo. 2018.** Environmental and genetic variation for

yield-related traits of durum wheat as affected by development. *Front. Plant Sci.* 9: 8. Published online Jan 18, 2018. doi: 10.3389/fpls.2018.00008.

Hallauer, A. R., M. J. Carena, and J. B. Miranda. 2010. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa. USA.

Harvrentova, M., K. Ondreickova, P. Hozlar, V. Gregusova, D. Mihalik and J. Kraic. 2021. Formation of potential heterotic groups of oat using variation at microsatellite loci. *Plants*, 10: 2462. doi.org/10.3390/plants10112462.

Holá, D., M. Benešová, L. Fischer, D. Haisel, F. Hnilička, H. Hniličková. P. Jedelský, M. Kočová, D. Procházková, O. Rothová, L. Tumová and N. Wilhelmová. 2017. The disadvantages of being a hybrid during drought: A combined analysis of plant morphology, physiology and leaf proteome in maize. *Pols One*. e0176121.

Humphreys, M. O. 1989. Water-soluble carbohydrates in perennial ryegrass breeding. I. Genetic differences among cultivars and hybrid progeny grown as spaced plants. *Grass Forage Sci.* 44: 237-244.

Jatoi, W. A., M. J. Baloch, N. U. Khan, M. Munir, M. M. Khakwani, N. F. Vessar, S. A. Panhwar and S. Gul. 2014. Heterosis for yield and physiological trait in wheat under water stress conditions. *J. Animal Plant Sci.* 24: 252-261.

Joyce, T., Abberton, M., T. Michaelson and J. Forster. 1999. Relationship between genetic distance measured by RAPD-PCR and heterosis in inbred lines of white clover (*Trifolium repens* L.). *Euphytica*, 107: 159- 165.

Kadam, D. C. and A. J. Lorenz. 2018. Toward redesigning hybrid maize breeding through genomics-assisted breeding. *In: Bennetzen, J., S. Flint-Garcia, C. Hirsch, R. Tuberosa (Eds.) The Maize Genome*, Cham: Springer.

Kamara, M. M., N. A. Ghazy, E. Mansour, M. M. Elsharkawy, A. M. Kheir and K. M. Ibrahim. 2021. Molecular genetic diversity and line tester analysis for resistance to late wilt disease and grain yield in maize. *Agronomy*, 11: 898. doi: 10.3390/agronomy11050898.

Kolliker, R., B. Boller and F. Widmer. 2005. Marker assisted polycross breeding to increase diversity and yield in perennial ryegrass (*Lolium Perene* L.). *Euphytica*, 146: 55-65.

Kong, Y. M., A. A. Elling, B. Chen and X. W. Deng. 2010. Differential expression of microRNAs in maize inbred and hybrid lines during salt and drought stress. *Am J. Plant Sci.* 1: 69-76.

Labroo, M. R, Studer, A. J. and J. E. Rutkoski. 2021. Heterosis and hybrid crop breeding: A multidisciplinary review. *Front. Genet.* 12. doi: 10.3389/fgene.2021.643761.

Lee, M. 1995. DNA markers and plant breeding programs. *Adv. Agron.* 55: 265-344.

Liu, J., M. Li, Q. Zhang and X. Wei. 2020. Exploring the molecular basis of heterosis for plant breeding. *J. Integr. Plant Biol.* 62: 287-298.

Makumbi, D., J. F. Betra'n, M. Banziger and J. M. Ribaut. 2011. Combining ability, hetrosis and genetic diversity in tropical maize (*Zea mays* L.) under stress and non-stress conditions. *Euphytica*, 180: 143-162.

- Marcón, F., E. J. Martínez, G.R. Rodríguez, A. L. Zilli, E. A. Brugnoli and C. Acuña. 2019.** Genetic distance and the relationship with heterosis and reproductive behavior in tetraploid bahiagrass hybrids. *Mol. Breed.* 39: 89. doi: 10.1007/s11032-019-0994-3.
- Melchinger, A. E. 1999.** Genetic diversity and heterosis. *In:* Coors, J.G. and S. Pandey (Eds.). *The genetics and exploitation of heterosis in crops*, CCSA, ASA, and SSA: Madison, WI, USA.
- Melchinger, A. E. and R. K. Gumber. 1998.** Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. *In:* Larnkey, K.R. and J.E. Staub (Eds.). *Concepts and breeding of heterosis in crop plants*. Crop Science Society of America.
- Menkir, A., A. C. Melake-Berhan, I. Ingelbrecht and A. Adepoju. 2004.** Grouping of tropical mid-altitude maize inbred lines on the basis of yield data and molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* 108: 1582–1590.
- McDaniel, R. G. and I. V. Sarkissian. 1966.** Heterosis: complementation by mitochondria. *Science*, 152: 1640-2.
- Mohammadi, P. P., A. Moieni and S. Komatsu. 2013.** Comparative proteome analysis of drought-sensitive and drought-tolerant rapeseed roots and their hybrid F1 line under drought stress. *Amino Acids*. 43: 2137-2152.
- Nie, Y., W. Ji and S. Ma. 2019.** Assessment of heterosis based on genetic distance estimated using SNP in common wheat. *Agronomy*, 9: 66. doi:10.3390/agronomy9020066.
- Oyetunde, A., B. Badu-Apraku, O. J. Ario and C. O. Alake. 2020.** Efficiencies of heterotic grouping methods for classifying early maturing maize inbred lines. *Agronomy*, 10: 1198. doi: 10.3390/agronomy10081198.
- Posselt, U. K. 2003.** Heterosis in grasses. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 39: 48–53.
- Raju, S. K. K., M. Shao, Y. Wambolt and S. Mackenzie. 2018.** Epigenomic plasticity of *Arabidopsis msh1* mutants under prolonged cold stress. *Plant Direct*. 2: e00079. doi: 10.1002/pld3.79.
- Rauf, S., J. M. Al-Khayri, M. Zaharieva, P. Monneveux and F. Khalil. 2015.** Breeding strategies to enhance drought tolerance in crops. *In:* Al-Khayri, J., S.M. Jian, and D.V. Johnson. (Eds.). *Advances in plant breeding strategies; agronomic, abiotic and biotic stress traits*. Springer, Switzerland.
- Reif, J. C., V. Hahn and A. E. Melchinger. 2003.** Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize populations. *Crop Sci.* 43: 1275-1282.
- Reif, J. C., V. Hahn and A. E. Melchinger. 2012.** Genetic basis of heterosis and prediction of hybrid performance. *Helia*, 35: 1-8.
- Richey, F. D. 1922.** The experimental basis for the present status of corn breeding. *Agron. J.* 14: 1-17.
- Riday, H. and E. C. Brummer. 2002.** Forage yield heterosis in alfalfa. *Crop Sci.* 42: 716-723.
- Riday, H., E. Brummer, T. Campbell and D. Luth. 2003.** Comparisons of genetic and morphological distance with heterosis between *Medicago sativa* subsp. *sativa* and subsp. *falcata*. *Euphytica*, 131: 37-45.
- Shull, G. H. 1908.** The composition of a field of maize. *Reports of the American Breeders Association* 4: 296–301.
- Shull, G. H. 1914.** Duplicate genes for capsule form in *Bursa pastoris*. *Zeitschr Indukt Abstammungs- und Vererbungslehre* 12: 97–149.

- Singh, S. P., R. Srivastava and J. Kumar. 2015.** Male sterility systems in wheat and opportunities for hybrid wheat development. *Acta Physiol. Plant.* 37: 1713. doi: 10.1007/s11738-014-1713-7.
- Srivastava, R. K., O. Srikanth Bollam, V. Pujarula, M. Pusuluri, R. B. Singh, G. Potupureddi and R. Gupta. 2020.** Exploitation of heterosis in pearl millet: A Review. *Plants.* 9:807. doi:10.3390/plants9070807.
- Solomon, K. F., M. T. Labuschagne and C. D. Viljoen. 2007.** Estimates of heterosis and association of genetic distance with heterosis in durum wheat under different moisture regimes. *J. Agric. Sci.* 145: 239-248.
- Tanaka, T., H. Tamaki, K. Ashikaga, H. Fujii and T. Yamada. 2013.** Use of molecular marker diversity for forage yield increase in timothy (*Phleum pratense* L.) polycross breeding. *Plant Breed.* 132: 144-148.
- Tian, H. Y., S. A. Channa and S. W. Hu. 2017.** Relationships between genetic distance, combining ability and heterosis in rapeseed (*Brassica napus* L.). *Euphytica*, 213: 1. doi: 10.1007/s10681-016-1788-x.
- Tomkowiak, A., J. Bocianowski, M. Kwiatek and P. L. Kowalczewski. 2020.** Dependence of the heterosis effect on genetic distance, determined using various molecular markers. *Open Life Sci.* 15: 1-11.
- Tomkowiak, A., J. Bocianowski, D. Radzikowska and P. L. Kowalczewski. 2019.** Selection of parental material to maximize heterosis using SNP and SilicoDart markers in maize. *Plants*, 8: 349. doi: 10.3390/plants8090349.
- Torabi, S., M. Omid, A. A. Shahnejat-Boushehri and M. R. Ghannadha. 2005.** A comparison of genetic and morphological distance with heterosis by using RAPD markers in barley hybrids. *Iran. J. Agric. Sci.* 36: 493-501. (In Persian with English abstract).
- Tucak, M., S. Popovis, S. Grljusic, T. Cupic and S. Bolaric. 2014.** Implementation of molecular markers diversity in parental selection of alfalfa (*Medicago sativa* L.) germplasm. *Biotechnol. Equip.* 25: 2310-2314.
- Voget, M., S. Yates, T. Sykes, W. Luesink, M. Koch and B. Studer. 2020.** Developing heterotic groups for successful hybrid breeding in perennial ryegrass. *Agronomy*, 10: 1410-1421.
- Veronesi, F., D. Rosellini and E. Albertini. 2003.** The use of molecular markers in alfalfa breeding. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 39: 104-111.
- Wang, J., L. W. Pembleton, N. O. L. Cogan and J. W. Forster. 2016.** Evidence for heterosis in Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) based on inbreeding depression in F2 generation offspring from biparental crosses. *Agronomy*, 6: 49-59.
- Welu, G. 2015.** Synthetic varieties: history, development and applications in crop improvement. *Adv. Life Sci. Technol.* 32: 23-28.
- White, M. R., M. A. Mikel, N. de Leon and S. M. Kaeppler. 2020.** Diversity and heterotic patterns in North American proprietary dent maize germplasm. *Crop Sci.* 60:100-114.
- Wu, X., Y. Liu, Y. Zhang and R. Gu. 2021.** Advances in research on the mechanism of heterosis in plants. *Front. Plant Sci.* 12: 745726. doi: 10.3389/fpls.2021.745726.
- Xu, Q., C. Zhu, Y. Fan, Z. Song, S. Xing, W. Liu, J. Yan and T. Sanga. 2016.** Population transcriptomics uncovers the regulation of gene expression variation in adaptation to changing environment. *Sci. Rep.* 6, 25536.

doi: 10.1038/srep25536.

- Yadaw, O. P., E. W. Rattunde, F. R. Bidinger and V. Mahalakshmi .2000.** Heterosis in landracebased topcross hybrids of pearl millet across environments. *Euphytica*, 112: 285-295.
- Yu, D., X. Gu, S. Zhang, S. Dong, H. Miao, H. Gebretsadik and K. Bo. 2021.** Molecular basis of heterosis and related breeding strategies reveal its importance in vegetable breeding. *Hort. Res.* 8: 120. doi: 10.1038/s41438-021-00552-9.
- Zanewich, K. P. and S.B. Rood. 2020.** Gibberellins and heterosis in crops and trees: An integrative review and preliminary study with Brassica. *Plants*. 9: 139. doi: 10.3390/plants9020139.
- Zhao, Y., Mette, M. F. and J. C. Reif. 2015.** Genomic selection in hybrid breeding. *Plant Breed.* 134: 1-10.
- Zhao, Y. F., X. Q. Zhang, X. Ma, W. G. Xie and K. Huang. 2014.** Morphological and genetic characteristics of hybrid combinations of *Dactylis glomerata*. *Genet. Mol. Res.* 13: 2491-2503.
- Zhou, S., J. Zhang, J. Xu, F. Zhang, P. Li, Y. He, J. Wu, C. Wang, X. Wang, W. Zhang, K. Ning, Y. Pan, T. Liu, J. Zhao, L. Yin, R. Zhang, F. Gao, J. Zhao and L. Dong. 2021.** An epigenome-wide DNA methylation study of patients with COVID-19. *Ann. Hum. Genet.* 85: 221-234.

Developing heterotic groups for hybrid breeding in crop plants: with emphasizing on forage crops

Mirlohi, A.¹, M. Abtahi² and M. M. Majidi³

ABSTRACT

Mirlohi, A., M. Abtahi and M. M. Majidi. 2022. Developing heterotic groups for hybrid breeding in crop plants with emphasizing on forage crops. *Iranian Journal of Crop Sciences*. 24(2): 93-117. (In Persian).

Exploitation of heterosis in hybrid breeding and development of synthetic cultivars is an essential procedure in plant breeding programs. The main goal of hybrid breeding programs is to select desirable parental genotypes to maximize the expression of heterosis. However, since development of high yielding hybrids and synthetic cultivars are costly and time-consuming, the accurate prediction of heterotic groups of parental inbred lines for obtaining superior hybrid cultivars is of high priority. Generally, parental genetic distance is the most critical factor in determining the heterosis, from which one may expect to maximize its value. It is, hence, an efficient method which enhances conventional methods for categorizing a large number of inbred lines originated from diverse germplasm sources into heterotic groups. In addition to the parental genetic distance the relative rate heterosis also depends on environmental factors. Environmental stresses may variably influence the performance of parental lines and hybrids, and the relationship between parental distance and heterosis, thereby the rate of heterosis can either increase or decrease depending on traits and genetic materials. Under conditions of climate change, water is likely to become more limited in many areas of Iran agricultural lands. Considering that forage crops show high genetic diversity in their populations, which makes them adaptable to a wide range of environmental conditions, breeding these crops and developing drought-tolerant cultivars with high yield potential is an effective approach towards the development and rehabilitation of part of the country's degraded rangelands. In this way, one of the most important strategies is to use diverse genetic resources to select parents and take advantage of their differentiated diversity toward exploitation of heterosis for development of desirable hybrids and synthetic cultivars. The efficiency of molecular markers in parental selection and the effect of parental genetic distance on progeny performance in forage crops suggest the existence of heterotic effects in hybrids and synthetic cultivars and emphasizes the benefit of marker-assisted breeding for selecting polycross parents to achieve maximum yield and improve drought tolerance in successive generations.

Key words: Drought stress, Forage crops, Heterosis, Genetic distance, Molecular markers and Synthetic cultivars

Received: October, 2021 Accepted: February, 2022

1. Professor, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran (Corresponding author) (Email: mirlohi@iut.ac.ir)

2. Postdoctoral Researcher, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran

3. Professor, Isfahan University of Technology, Isfahan, Iran