دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری
پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی

# کاربرد گزینش متغیر گیبز (GVS) برای مطالعه کنترل ژنتیکی تحمل به تنش کم آبی در گندم

**پرویز صفری[۱]، سیده فاطمه دانیالی[۱]، مهدی رحیمی[۲] و احمد مهدوی میقان[۳]**

۱- دانش‌آموخته دکتری، گروه به نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی، دانشکده کشاورزی ، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران
۲- گروه بیوتکنولوژی، پژوهشگاه علوم و تکنولوژی پیشرفته و علوم محیطی، دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان، ایران،
(نویسنده مسوول: mehdi83ra@yahoo.com)
۳- دانشجوی دکتری اصلاح نباتات، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

تاریخ دریافت: ۹۶/۳/۲۲ تاریخ پذیرش: ۹۷/۱/۱۴
صفحه: ۱۶۸ تا ۱۷۷

**چکیده**

**خشکی مهم‌ترین تنش غیرزیستی است که تولید و کیفیت محصول گندم را در ایران تحت‌تاثیر قرار می‌دهد. اطلاعات درباره کنترل ژنتیکی توارث تحمل به تنش خشکی عملکرد دانه برای تعیین نوع برنامه اصلاحی و تولید ارقام متحمل ضروری است. این امر اصلاح‌گران را قادر می‌سازد تا مناسب‌ترین راه‌کار را برای اصلاح صفت انتخاب کنند. در این مطالعه، استنباط بیزی با به کارگیری روش گزینش متغیر گیبز (GVS) برای شناسایی مهم‌ترین اثرات ژنتیکی مرتبط با تحمل به خشکی و شرایط عادی در چارچوب روش تجزیه میانگین نسل‌ها مورد استفاده قرار گرفت. به همین منظور آزمایش‌هایی شامل دو جفت تلاقی با ارقام حساس و متحمل (هامون × دریا و سپاهان × مروارید) و نسل‌های حاصل از تلاقی آنها برای دو سال به صورت کرت‌های خرد شده در دو شرایط آبیاری مطلوب و قطع آبیاری از زمان گرده افشانی بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شدند. برای مطالعه توارث صفت در تجزیه میانگین نسل‌ها از آزمون مقیاس مشترک استفاده می‌شود. محدود بودن درجات آزادی به تعداد پارامترهای موجود در مدل و امکان برآورد بیش از حد یا کمتر از حد اثرات اصلی و اپیستازی از معایب این روش هستند. یک روش جایگزین برای رفع این محدودیت‌ها استفاده از استنباط بیزی و روش‌های گزینش مدل مثل GVS است. GVS با برآورد احتمالات پسین در بر گرفتن پارامترهای مدل، شناسایی اثرات برخوردار از بیشترین قدرت تمایز در مدل را امکان‌پذیر می‌سازد. نتایج نشان‌دهنده کنترل توارث عملکرد دانه در شرایط تنش و غیرتنش توسط عمل ژنی افزایشی، غالبیت و اپیستازی بودند. بنابراین استفاده از روش‌هایی مانند گزینش دوره‌ای و به دنبال آن روش شجره‌ای که تمام اثرهای ژنی را در بردارند می‌تواند روشی سودمند برای بهبود تحمل به تنش خشکی باشد. از آن‌جایی که عمل ژنی افزایشی، غالبیت و اپیستازی در توارث عملکرد دانه مؤثر بودند، روش‌هایی که از تمام اثرهای ژنی استفاده می‌کنند مثل تولید بذر هیبرید ممکن است در بهبود عملکرد گندم در شرایط مختلف مؤثر باشد.**

**واژه‌های کلیدی: آزمون مقیاس مشترک، استنباط بیزی، تجزیه میانگین نسل‌ها**

## مقدمه

کمبود آب مهم‌ترین عامل محدودکننده تولید و رشد گیاهان زراعی در سراسر جهان است. گندم مهم‌ترین گیاه زراعی ایران و از سازگارترین گیاهان به شرایط مختلف محیطی از جمله نواحی کم آب است و درک تاثیر کم آبی بر عملکرد و رشد گندم، گامی مؤثر در توسعه ارقامی با عملکرد زیاد و پایدار است (۲۳). گندم از جمله محصولات استراتژیک در کشور است که تولید و پایداری عملکرد آن از اهمیت بسزایی برخوردار است .مطالعات ژنتیکی و دانستن نوع عمل ژن در بیان یک صفت و قدرت ترکیب‌پذیری در روش‌های اصلاحی جوامع گیاهی از اهمیت ویژهای برخوردار است (۹). کارایی هر برنامه اصلاحی در صورت فراهم بودن اطلاعات در مورد کنترل ژنتیکی صفت مورد نظر افزایش می‌یابد. این امر اصلاح‌گران را قادر می‌سازد تا مناسب‌ترین راه‌کار را برای اصلاح صفت انتخاب کنند. یک ابزار ساده و قدرتمند برای مطالعه توارث ژنتیکی صفات استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها است که در آن داده‌های فنوتیپی مربوط به نسل‌های در حال تفرق حاصل از لاین‌های خالص والدی و متضاد از هم مورد استفاده قرار می‌گیرند. در مطالعه‌ای برآورد اثر ژن‌های کنترل‌کننده صفات مهم گندم به روش تجزیه میانگین نسل‌ها به روش معمول (حداقل مربعات) در شرایط تنش رطوبتی و نرمال نشان داده شد که صفت ارتفاع بوته در شرایط بدون تنش و صفات طول سنبله اصلی و وزن هزار دانه در هر دو شرایط محیطی توسط اثرات فوق غلبه‌ی ژن‌ها کنترل می‌شدند (۱).

آزمون مقیاس مشترک[۱] توصیف شده توسط متر و جینکز (۲۱) برای ارزیابی اثرات اصلی و اپیستازی در تجزیه میانگین نسل‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد. مبحث گزینش مدل بر اساس روش استنباط بیزی را می‌توان به‌عنوان روش جایگزین برای رفع محدودیت استفاده از آزمون مقیاس مشترک در نظر گرفت (۲). روش‌های گزینش مدل بیزی راه‌کاری مؤثر و قدرتمند برای گزینش مهم‌ترین اثرات مدل برای هر صفت را فراهم می‌کنند. روش بیزی با تنظیم تابع درستنمایی[۲] برای مشاهدات فنوتیپی و اختصاص توزیع‌های پیشین[۳] به تمام پارامترهای ناشناخته هر مدل اجرا می‌شود. این فرآیند توزیع پسین[۴] پارامترهای ناشناخته را نتیجه می‌دهد که شامل تمام اطلاعات موجود برای تفسیر ساختار ژنتیکی صفت است. به‌منظور انجام استنباط بیزی، از الگوریتم‌های زنجیر مارکوف مونت کارلو[۵] (MCMC) برای نمونه‌برداری از توزیع پسین استفاده می‌شود (۲۶). در گزینش مدل بیزی، مسئله اصلی گزینش پارامترهای موجود در مدل است. در حقیقت به الگوریتم‌هایی نیاز است که فضای مدل را جستجو کنند، بر مهم‌ترین مدل تمرکز کنند و برآوردهای احتمالات پسین مدل را فراهم کنند. روش‌های MCMC متعددی برای گزینش متغیر پیشنهاد شده‌اند که عبارتند از جستجوی تصادفی گزینش متغیر[۶] (SSVS) (۱۳)، Reversible jump

1- Joint scaling test
2- Likelihood function
3- Prior distribution
4- Posterior distribution
5- Markov Chain Monte Carlo
6- Stochastic Search Variable

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]
[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

Metropolis (۱۵)، رویکرد گزینش مدل کارلین و چیب (۴)، الگوریتم نمونه‌بردار گزینش متغیر کائو و مالیک (۲۰) و گزینش متغیر گیبز[1] (GVS) (۸،۷). GVS توسط دلاپورتاس و همکاران (۸،۷) معرفی شد. هدف اصلی GVS شناسایی اثراتی است که بیشترین قدرت تمایز را در مدل دارند و مهم‌تر از سایر اثرات هستند. افزون بر این با به کارگیری GVS احتمالات پسین در بر گرفتن[2] پارامترهای مدل را می‌توان به طور موثری برآورد کرد. توانایی بالای GVS برای شناسایی سریع اثرات مهم در مدل به دلیل استفاده از بردار دودویی[3] و الگوریتم MCMC مؤثر (الگوریتم نمونه‌بردار Gibbs) است.

یی و همکاران (۳۳) از روش گزینش مدل بیزی برای شناسایی QTL اپیستازی برای صفت چاقی در تلاقی‌های آزمایشی حاصل از دو لاین اینبرد موش استفاده کردند. آنها یک الگوریتم MCMC موثر را با استفاده از الگوریتم‌های نمونه‌بردار Gibbs و Metropolis- Hasting برای به دست آوردن توزیع پسین پیشنهاد دادند و نشان دادند که رویکرد گزینش بیزی یک راه‌حل جامع برای مکان‌یابی QTL اپیستاتیک در کل ژنوم است. یی و همکاران (۳۴) روش گزینش مدل بیزی برای مکان‌یابی QTL اپیستاتیک در تلاقی‌های آزمایشی را به مدل‌های برخوردار از اثرات محیطی و اثرات متقابل ژن × محیط تعمیم دادند و یک الگوریتم MCMC جدید برای بررسی توزیع پسین پارامترهای ناشناخته پیشنهاد دادند. آنها همچنین از مزیت استفاده از دانش پیشین درباره ساختار ژنتیکی برای افزایش احتمال پسین برای مدل‌های احتمالی استفاده کردند. بالستر و همکاران (۲) برای مطالعه کنترل ژنتیکی مقاومت به لکه برگی خاکستری در ذرت با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها از استنباط بیزی بر اساس روش تجزیه انقباض[4] پیشنهادی زو (۳۲) استفاده کردند و کنترل ژنتیکی مقاومت به این بیماری را به اثرات افزایشی نسبت دادند و روش یاد شده را برای مدیریت مدل‌های پیچیده، روشی ممتاز معرفی کردند چرا که توانایی تنظیم اثرات افزایشی، غالبیت، اپیستازی و واریانس آنها را در یک مدل ساده دارا است.

هدف از انجام این مطالعه بررسی کاربرد روش گزینش متغیر گیبز (GVS) برای شناسایی و برآورد مهم‌ترین اثرات ژنی برای توجیه مدل‌های مربوط به عملکرد دانه در شرایط تنش و غیر تنش بود.

## مواد و روش‌ها

### طرح و مواد گیاهی

نسل‌های $F_2$، $F_3$، $BC_1S_1$ و $BC_2S_1$ (در سال اول و دوم) و $F_4$، $BC_1S_2$ و $BC_2S_2$ (در سال دوم) به همراه والدین برای انجام آزمایش در مزرعه پژوهشی دانشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته کرمان کشت شدند. آزمایش‌ها به صورت کرت‌های خرد شده در دو شرایط آبیاری مطلوب و قطع آبیاری از زمان گرده‌افشانی بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شدند. تیمار آبیاری در کرت‌های اصلی شامل دو سطح (آبیاری و قطع آبیاری) و نسل‌ها در کرت‌های فرعی با شش و نه سطح (به ترتیب برای سال اول و دوم) قرار گرفتند. جهت تهیه بستر کشت، شخم نسبتاً عمیقی در اواسط فروردین زده شد و سپس عملیات دیسک زنی اجرا شد. ابعاد کرت‌های آزمایشی در سال اول (۱۳۹۴) ۳ × ۶/۳ متر و در سال دوم (۱۳۹۵) ۳ × ۸/۳ متر بود. در هر دو سال فاصله بین تکرارها ۱/۵ متر بود. در وسط هر کرت مزرعه‌ای یک راهرو برای ایجاد سهولت رفت و آمد و اندازه‌گیری در نظر گرفته شد و به این ترتیب هر کرت به دو قسمت برای کشت تقسیم شد. طول هر ردیف کشت ۹۰ سانتی‌متر بود که در آن ۱۷ بذر با فاصله ۵ سانتی‌متر کشت شدند. فاصله بین ردیف‌ها ۱۵ سانتی‌متر بود. در ابتدا و انتهای ردیف‌های کشت هر کرت ردیف‌هایی به عنوان حاشیه کشت شدند. برای تلاقی دوم در سال اول ردیف‌های خالی کرت‌ها با ارقام والدی پر شدند. واحدهای آزمایشی تعداد ردیف‌های متفاوتی داشتند که بستگی به یکنواختی هر نسل داشت. برای نسل‌های بدون تفرق $P_1$ و $P_2$ دو ردیف کشت شدند و برای نسل $F_2$ در سال اول برای تلاقی اول ۵ ردیف (۷۵ بوته در هر کرت اصلی) و برای تلاقی دوم ۲ ردیف (۳۰ بوته در هر کرت اصلی) و در سال دوم برای تلاقی اول ۴ ردیف (۶۰ بوته در هر کرت اصلی) و برای تلاقی دوم ۵ ردیف (۷۵ بوته در هر کرت اصلی) کشت شدند. تعداد خانواده‌های مورد استفاده برای نسل‌های مختلف در جدول ۱ ارایه شده‌اند. عملیات کاشت در اواسط فروردین به‌صورت دستی انجام شد. پس از کشت تا زمان گرده‌افشانی، آبیاری در هر دو شرایط تیمار آبیاری و قطع آبیاری به‌طور یکسان انجام شد. مقدار نیتروژن مورد نیاز گیاه از منبع اوره به مقدار ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار استفاده شد. پخش کود همراه با آب آبیاری در طی دو مرحله انجام گرفت. وجین علف‌های هرز به دفعات مورد نیاز به‌صورت دستی انجام گرفت و برداشت محصول در اوایل شهریور به‌صورت دستی انجام شد. مواد گیاهی مورد استفاده در این آزمایش شامل نسل‌های مختلف حاصل از دو جفت تلاقی ارقام گندم بهاره (هامون × دریا (C1) و سپاهان × مروارید (C2)) بود. بذر ارقام والدی از بانک بذر موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شدند. دریا و مروارید، حساس و والدین هامون و سپاهان متحمل به شوری و خشکی هستند.

برای اجرای صحیح نمونه‌برداری و حذف اثرات حاشیه‌ای، بوته‌های واقع در ردیف‌های ابتدایی و انتهایی هر کرت مزرعه‌ای و همچنین بوته‌های ابتدا و انتهای هر ردیف کشت در نظر گرفته نشدند و اندازه‌گیری‌ها برای عملکرد دانه (گرم در بوته) با برداشت ۱۰ بوته از هر ردیف انجام گرفت. پیش از انجام تجزیه‌ها، آزمون نرمال بودن توزیع باقیمانده‌ها برای صفت اندازه‌گیری شده انجام گرفت. برای انجام تجزیه مرکب آزمایش‌ها، تصادفی کردن طرح‌های پایه در سال‌های مختلف به‌صورت جداگانه انجام شد و برای اطمینان از یکنواختی یا همگنی اشتباه‌های آزمایشی از آزمون بارتلت استفاده شد. تجزیه واریانس مرکب (۱۴) با استفاده از برنامه آماری SAS 9.0 (۲۸) انجام شد و سپس با توجه به معنی‌داری اثر متقابل نسل × سال به‌طور جداگانه برای هر

1- Gibbs Variable Selection 2- Posterior inclusion probabilities 3- Binary 4- Shrinkage analysis

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

سال تجزیه واریانس برای شناسایی تفاوت‌های معنی‌دار میان نسل‌ها برای صفت تحت مطالعه انجام گرفت. با توجه به معنی‌داری اثر متقابل نسل × تیمار، تجزیه‌های بعدی به‌طور جداگانه در هر سطح تنش انجام شد.

جدول ۱- تعداد خانواده‌ها برای نسل‌های مختلف

Table 1. The number of families for different generations

| نسل‌ها | هامون × دریا (C1) | | سپاهان × مروارید (C2) | |
|---|---|---|---|---|
| | ۱۳۹۴ | ۱۳۹۵ | ۱۳۹۴ | ۱۳۹۵ |
| $F_3$ | ۳۰ | ۲۰ | ۱۷ | ۲۰ |
| $F_4$ | – | ۲۰ | – | ۱۵ |
| $BC_1S_1$ | ۲۰ | ۱۳ | ۱۶ | ۱۵ |
| $BC_2S_1$ | ۲۰ | ۱۲ | ۱۵ | ۱۴ |
| $BC_1S_2$ | – | ۱۶ | – | ۱۵ |
| $BC_2S_2$ | – | ۱۶ | – | ۱۵ |

$BC_1S_1$ و $BC_2S_1$ به ترتیب اولین خودباروی تلاقی برگشتی با والدهای اول و دوم و $BC_1S_2$ و $BC_2S_2$ به ترتیب دومین خودباروری تلاقی برگشتی با والدهای اول و دوم هستند

## استنباط بیزی

در گزینش متغیر، مجموعه مدل‌های تحت نظر را می‌توان توسط بردار نشانگرهای دودویی $\gamma \in \{0,1\}^p$ نشان داد. این بردار نشانگرهای دودویی مشخص می‌کند که کدام $p$ مجموعه متغیرهای ممکن در مدل وجود دارند. پیش‌بینی کننده خطی را می‌توان به‌صورت زیر نوشت (۲۵):

$$\eta = \sum_{j=1}^{p} \gamma_j x_j \beta_j \qquad (۱)$$

که در آن $x_j$ ماتریس ضرایب اثرات اصلی و اپیستازی دو ژنی و $\beta_j$ بردار پارامتر منعکس کننده اثرات مرتبط با عبارت $j$ام است.

در GVS درستنمایی هر مدل توسط $f(y \mid \beta,\gamma)$ و توزیع پیشین توسط $f(\beta,\gamma)=f(\beta \mid \gamma)f(\gamma)$ اختصاص داده می‌شود که در آن $f(\beta \mid \gamma)$ توزیع پیشین بردار پارامتر $\beta$ مشروط بر ساختار مدل $\gamma$ است و $f(\gamma)$ توزیع پیشین مدل متناظر است. افزون بر این، $\beta$ را می‌توان به دو بردار $\beta_\gamma$ و $\beta_{\setminus\gamma}$ متناظر با متغیرهای وارد شده یا خارج شده از مدل تفکیک کرد. تحت این رویکرد، توزیع پیشین را می‌توان به‌صورت زیر بازنویسی کرد:

$$f(\beta,\gamma)=f(\beta_\gamma \mid \gamma)f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma)f(\gamma) \qquad (۲)$$

از آنجا که از پیش‌بینی کننده خطی رابطه (۱) استفاده می‌شود، درستنمایی را می‌توان به‌صورت زیر ساده کرد:

$$f(y \mid \beta,\gamma)=f(y \mid \beta_\gamma,\gamma) \qquad (۳)$$

با توجه به موارد بالا، آشکار است که اجزای بردار $\beta_{\setminus\gamma}$ اثری بر درستنمایی مدل ندارند و از این جهت، توزیع پسین درون هر مدل $\gamma$ توسط رابطه زیر حاصل می‌شود:

$$f(\beta \mid \gamma,y)=f(\beta_\gamma \mid \gamma,y)\times f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma) \qquad (۴)$$

که در آن $f(\beta \mid \gamma,y)$ توزیع پسین واقعی مدل $\gamma$ است و $f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma,y)$ توزیع پیشین شرطی پارامترهای گنجانده نشده در مدل $\gamma$ است. $f(\beta_\gamma \mid \gamma)$ را می‌توان به عنوان توزیع پیشین واقعی مدل تفسیر کرد در حالی‌که توزیع $f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma)$ توزیع "پیشین کاذب[1]" نامیده می‌شود چرا که بردار پارامتر $\beta_{\setminus\gamma}$ هیچ اطلاعاتی از داده‌ها به‌دست نمی‌آورد و تاثیری بر توزیع پسین واقعی پارامترهای هر مدل، $f(\beta_\gamma \mid \gamma,y)$، ندارد. روند نمونه‌برداری توسط مراحل زیر خلاصه می‌شود (۲۵):

۱) پارامترهای موجود در مدل توسط توزیع پسین زیر نمونه‌برداری می‌شوند:

$$f(\beta_\gamma \mid \beta_{\setminus\gamma},\gamma,y) \propto f(y \mid \beta,\gamma)f(\beta_\gamma \mid \gamma)f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma) \qquad (۵)$$

۲) پارامترهای خارج شده از مدل از توزیع پیشین کاذب نمونه‌برداری می‌شوند:

$$f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma,y) \propto f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma) \qquad (۶)$$

۳) هر نشانگر متغیر $\gamma_j$ از یک توزیع برنولی با احتمال موفقیت $O_j/(1+O_j)$ نمونه‌برداری می‌شود که $O_j$ از رابطه زیر محاسبه می‌شود:

$$O_j = \frac{f(y \mid \beta,\gamma_j=1,\gamma_{\setminus j})}{f(y \mid \beta,\gamma_j=0,\gamma_{\setminus j})}\frac{f(\beta \mid \gamma_j=1,\gamma_{\setminus j})}{f(\beta \mid \gamma_j=0,\gamma_{\setminus j})}\frac{f(\gamma_j=1,\gamma_{\setminus j})}{f(\gamma_j=0,\gamma_{\setminus j})} \qquad (۷)$$

انتخاب توزیع‌های پیشین و پیشین کاذب جنبه بسیار مهمی در گزینش مدل است. در این‌جا از ساده‌ترین رویکرد که در آن $f(\beta \mid \gamma)$ حاصلضرب چگالی‌های پیشین مستقل و پیشین کاذب است، استفاده شد:

$$f(\beta \mid \gamma)=\prod_{j=1}^{p} f(\beta_j \mid \gamma_j) \qquad (۸)$$

در چنین مواردی، یک انتخاب معمول و ساده از $f(\beta_j \mid \gamma_j)$ توسط رابطه زیر حاصل می‌شود:

$$f(\beta_j \mid \gamma_j)=(1-\gamma_j)f(\beta_j \mid \gamma_j=0)+\gamma_j f(\beta_j \mid \gamma_j=1) \qquad (۹)$$

که توزیع پیشین واقعی $f(\beta_\gamma \mid \gamma)=\prod_{j=1} f(\beta_j \mid \gamma_j)$ و پیشین کاذب $f(\beta_{\setminus\gamma} \mid \beta_\gamma,\gamma)=\prod_{j=0} f(\beta_j \mid \gamma_j)$ را نتیجه می‌دهد.

1- Pseudoprior

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

توزیع پیشین فوق را می‌توان به‌طور کارآمدی در هر مسئله گزینش مدل استفاده کرد به شرطی که ماتریس داده‌ها متعامد سازی[1] شوند و سپس انتخاب مدل با استفاده از داده‌های جدید تبدیل شده انجام گیرد (۶).

ساده‌ترین توزیع پیشین (رابطه ۹) و فرمولاسیون مدل (رابطه ۱) توزیع پسین شرطی کامل زیر را نتیجه می‌دهد:

$$f\left(\beta_j \mid \gamma_j, \beta_{\backslash j}, y\right) \propto f\left(y \mid \beta_\gamma, \gamma\right) \prod_{k=1}^{n} f\left(\beta_k \mid \gamma_k\right) \begin{cases} f\left(y \mid \gamma, \beta\right) f\left(\beta_j \mid \gamma_j = 1\right) \\ f\left(\beta_j \mid \gamma_j = 0\right) \end{cases} \quad (۱۰)$$

که نشان‌دهنده این است که توزیع پیشین کاذب، $f\left(\beta_j \mid \gamma_j = 0\right)$، اثری بر توزیع پسین هر یک از ضرایب مدل ندارد.

مشابه با گیورگ و مک‌کلاک (۱۳) از ترکیبی از توزیع نرمال برای پارامترهای مدل استفاده شد:

$$\begin{aligned} f\left(\beta_j \mid \gamma_j = 1\right) &\equiv N\left(0, \sum_j\right) \\ f\left(\beta_j \mid \gamma_j = 0\right) &\equiv N\left(\overline{\mu_j}, \overline{S_j}\right) \end{aligned} \quad (۱۱)$$

$\overline{\mu_j}$ و $\overline{S_j}$: پارامترهای توزیع پیشین کاذب هستند و بنابراین انتخاب آنها فقط با رفتار زنجیر MCMC مرتبط است و اثری بر توزیع پسین ندارد. انتخاب‌های ایده‌آل برای این پارامترها، حداکثر درست‌نمایی یا برآوردهای اجرای کامل مدل هستند. در این جا از برآوردهای اجرای کامل مدل برای این دو پارامتر استفاده شد. برای نمونه‌برداری از توزیع پسین و برآورد پارامترهای مدل از روش‌های زنجیر مارکوف مونت کارلو (MCMC) استفاده می‌شود. در این مطالعه، نمونه‌برداری توسط الگوریتم نمونه‌بردار Gibbs (۱۲) انجام گرفت. نمونه‌برداری Gibbs شامل فرآیند تکراری کسب نمونه‌ها از توزیع پسین برای هر پارامتر و تکرار این فرآیند به‌روز شونده است. طول زنجیر MCMC به‌کار برده شده، ۸۰۰۰ تکرار بود. مقادیر پارامترهای نمونه‌برداری شده از ۱۰۰۰ تکرار اول از تجزیه حذف شدند (دوره گرم کردن[2]). به دلیل ویژگی مارکوف[3]، نمونه‌های کسب شده از زنجیر مارکوف مستقل نیستند. بنابراین برای کاهش همبستگی سریالی، مشاهدات در هر ۱۰۰ تکرار ذخیره شدند. تکنیک‌های MCMC مبتنی بر ساختن یک زنجیر مارکوف هستند که در نهایت با توزیع هدف، همگرا[4] می‌شوند. همگرایی به وضعیت‌هایی اشاره دارد که الگوریتم به تعادل خود می‌رسد و مقادیر را از توزیع هدف مورد نظر نمونه‌برداری می‌کند (۲۶). بنابراین نظارت بر همگرایی الگوریتم برای استنباط از توزیع پسین ضروری است. همگرایی زنجیر را می‌توان به‌صورت بصری با استفاده از نمودارهای اثر[5] (نمودار تکرارها در مقابل مقادیر تولید شده) مشاهده کرد. در صورتی‌که مقادیر درون یک منطقه خاص بدون الگوهای خاص یا گرایش‌های قوی باشند، همگرایی تضمین می‌شود. همگرایی را با استفاده از نمودارهای خود همبستگی نیز می‌توان ملاحظه کرد. در صورتی که خود همبستگی‌ها کم باشند، همگرایی در تعداد نسبتاً کمی از تکرارها به‌دست می‌آید. برای تولید توزیع پسین مدل، نمونه‌برداری از آن با استفاده از الگوریتم نمونه‌بردار Gibbs و تشخیص همگرایی الگوریتم از نرم‌افزار WinBUGS (۳۰) استفاده شد. WinBUGS یک بسته نرم‌افزاری رایگان است که نمونه‌برداری Gibbs را انجام می‌دهد (www.mrc-bsu.com.ac.uk/bugs).

## نتایج و بحث

نتایج مربوط به تجزیه مرکب کرت‌های خرد شده در دو سال با ثابت در نظر گرفتن اثرات نسل و تصادفی در نظر گرفتن اثرات سال در جدول ۲ ارایه شده است. اثر سال برای هر دو تلاقی معنی‌دار بود که نشان‌دهنده وجود اختلاف بین صفت در سال‌های مختلف بود. اثر تیمار در هر دو تلاقی معنی‌دار بود و عملکرد دانه را تحت تأثیر قرار داد. اثر نسل برای هر دو تلاقی معنی‌دار بود. معنی‌دار بودن اثر نسل نشان می‌دهد که بین نسل‌ها در سال‌های مختلف تفاوت وجود دارد. معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل × سال نشان داد که نسل‌های مورد بررسی در سال‌های مختلف واکنش یکسانی به شرایط آب و هوایی نشان ندادند. معنی‌دار شدن اثر متقابل نسل × تیمار برای عملکرد دانه در هر دو تلاقی نشان داد که در مجموع سال‌ها نسل‌های مورد بررسی در تیمارهای مختلف واکنش متفاوتی نشان دادند. نتایج مربوط به تجزیه واریانس عملکرد دانه برای سال‌های مختلف در جدول ۳ ارایه شده است. اثر تیمار (عامل اصلی) در سال دوم برای تلاقی C2 معنی‌دار بود و این صفت را تحت تأثیر قرار داد. در هر دو سال برای هر دو تلاقی اثر نسل (عامل فرعی) معنی‌دار بود که نشان‌دهنده وجود تفاوت معنی‌دار برای عملکرد دانه در بین نسل‌ها است. اثر متقابل تیمار × نسل برای هر دو تلاقی در هر دو سال معنی‌دار بود. معنی‌دار بودن این اثر متقابل نشان دهنده واکنش متفاوت نسل‌ها به تیمار آبیاری و تنش بود. نتایج برش‌دهی اثر متقابل برای عملکرد دانه نشان داد که برای هر دو سطح تیمار آبیاری مطلوب و قطع آبیاری بین نسل‌ها تفاوت وجود دارد (جدول‌های ۴ و ۵). به‌طور کلی عملکرد ارقام متحمل هامون و سپاهان ($P_2$) بیشتر از ارقام حساس دریا و مروارید ($P_1$) بودند و اعمال تنش باعث کاهش عملکرد دانه برای تمام نسل‌ها شد (جدول‌های ۴ و ۵). اثر زیان آور تنش در مراحل پایانی فصل با توجه به شرایط آب و هوایی کرمان و افزایش دما در این زمان، اثرات تنش را افزایش داد. تنش کم آبی در زمان پر شدن دانه سبب کاهش عملکرد می‌شود و همچنین موجب کاهش هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز خالص و انتقال مواد پرورده می‌شود که در نهایت عملکرد دانه را کاهش می‌دهد (۲۹). در بین نسل‌های ارزیابی شده، نسل‌های والدی متحمل و تلاقی‌های برگشتی با والدهای متحمل در اکثر موارد برتر بودند.

احتمالات پسین در برگرفتن اثرات در مدل در جدول ۶ ارایه شده است. با پیروی از روش باربیری و برگر (۳) اثرات با احتمالات پسین در بر گرفتن کمتر از ۰/۵ از مدل کنار گذاشته شدند.

1- Orthogonalize 2- Burn-in period 3- Markov property 4- Convergence 5- Trace plot

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

**تلاقی هامون × دریا (C1)**

برای عملکرد دانه در سال اول و در شرایط نرمال احتمال پسین در بر گرفتن اثر [ad]، ۰/۲۳ بود و بنابراین از مدل کنار گذاشته شد. از سوی دیگر اثرات [d]، [aa] و [dd] با دارا بودن احتمالات پسین در بر گرفتن ۱۰۰٪ به همراه اثر [a] با احتمال پسین در بر گرفتن ۸۷٪ در مدل حفظ شدند. بنابراین در این شرایط مدل پنج پارامتری[dd] [aa] [d] [a] [m] بهترین برازش را برای توجیه اثرات عملکرد دانه داشت (جدول ۶). در شرایط تنش، اثرات [d]، [aa] و [dd] به ترتیب با احتمالات پسین در بر گرفتن ۱/۰، ۰/۹۹ و ۰/۹۴ مهم‌ترین اثرات مدل بودند و در مدل گنجانده شدند. احتمالات پسین اثرات [a] و [ad] کمتر از ۵۰٪ بودند و بنابراین از مدل کنار گذاشته شدند (جدول ۶).

نتایج GVS، مدل چهار پارامتری [dd] [ad] [d] [m] را به‌عنوان بهترین مدل برازش یافته برای عملکرد دانه در سال دوم و در شرایط نرمال پیشنهاد داد. احتمالات پسین اثرات [d] و [ad] ۱۰۰٪ بودند و این احتمال برای اثر [dd] ۶۰٪ بود.

جدول ۲- تجزیه واریانس مرکب عملکرد دانه (گرم/ بوته) برای دو تلاقی

Table 2. Combined analysis of variance for grain yield (g/plant) for both crosses

| منبع تغییرات | درجه آزادی | میانگین مربعات | |
|---|---|---|---|
| | | هامون × دریا | سپاهان × مروارید |
| سال | ۱ | ۱/۵۸** | ۱۲/۳۳** |
| تکرار (سال) | ۴ | ۰/۵۹** | ۰/۱۳** |
| تیمار | ۱ | ۱/۷۰** | ۱/۲۹** |
| سال × تیمار | ۱ | ۰/۱۴ns | ۰/۰۷ns |
| تیمار × تکرار (سال) | ۴ | ۰/۲۶** | ۰/۰۶* |
| نسل | ۸ | ۴/۳۹** | ۱/۴۳** |
| تیمار × نسل | ۸ | ۰/۱۸** | ۰/۰۷** |
| سال × نسل | ۵ | ۰/۲۱** | ۰/۷۰** |
| سال × تیمار × نسل | ۵ | ۰/۰۶ns | ۰/۰۲ns |
| ضریب تغییرات (٪) | | ۱۱/۷۳ | ۹/۶۸ |

ns و **: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد

جدول ۳- تجزیه واریانس عملکرد دانه (گرم/بوته) برای سال‌های مختلف

Table 3. Analysis of variance for grain yield (g/plant) in different years

| منبع تغییرات | ۱۳۹۴ | | | ۱۳۹۵ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | درجه آزادی | میانگین مربعات | | درجه آزادی | میانگین مربعات | |
| | | C1 | C2 | | C1 | C2 |
| تکرار | ۲ | ۱/۱۷ns | ۰/۲۷ns | ۲ | ۰/۰۲ns | ۰/۰۰ns |
| تیمار | ۱ | ۰/۳۲ns | ۱/۰۸ns | ۱ | ۱/۸۸ns | ۰/۴۲* |
| خطای کرت اصلی | ۲ | ۰/۱۶ | ۰/۱۱ | ۲ | ۰/۳۵ | ۰/۰۰۷ |
| نسل | ۵ | ۱/۴۵** | ۲/۶۱** | ۸ | ۳/۵۷** | ۰/۲۴** |
| نسل × تیمار | ۵ | ۰/۵۵** | ۰/۱۸** | ۸ | ۰/۰۷** | ۰/۰۳** |
| خطای کرت فرعی | ۲۰ | ۰/۱۳ | ۰/۰۴ | ۳۲ | ۰/۰۲ | ۰/۰۱ |
| ضریب تغییرات (٪) | | ۱۹/۳۱ | ۱۰/۳۰ | | ۶/۵۰ | ۷/۸۸ |

ns: غیر معنی‌دار و * و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد

جدول ۴- برش‌دهی و مقایسه میانگین اثرات متقابل عملکرد دانه (گرم/بوته) در شرایط آبیاری مطلوب ($T_1$)

Table 4. Slicing and mean comparisons of interactions for grain yield (g/plant) under normal condition ($T_1$)

| اثر متقابل | تلاقی اول (سال اول) | | تلاقی اول (سال دوم) | | تلاقی دوم (سال اول) | | تلاقی دوم (سال دوم) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $T_1 \times P_1$ | d | ۱/۲۹۷ | f | ۱/۶۳۰ | d | ۱/۴۰۳ | cd | ۱/۲۳۰ |
| $T_1 \times P_2$ | a | ۳/۰۲۵ | a | ۳/۴۹۰ | b | ۲/۷۱۰ | a | ۱/۶۷۶ |
| $T_1 \times F_2$ | bc | ۲/۰۸۷ | c | ۲/۴۲۳ | b | ۲/۴۰۶ | b | ۱/۴۱۳ |
| $T_1 \times F_3$ | cd | ۱/۶۰۳ | d | ۲/۱۳۰ | c | ۱/۹۱۳ | d | ۱/۰۸۰ |
| $T_1 \times F_4$ | | – | b | ۲/۸۷۶ | | – | bc | ۱/۲۹۶ |
| $T_1 \times BC_1S_1$ | cd | ۱/۵۱۵ | ef | ۱/۶۸۰ | c | ۱/۹۷۳ | cd | ۱/۱۹۳ |
| $T_1 \times BC_1S_2$ | | – | de | ۱/۹۰۳ | | – | d | ۱/۱۲۳ |
| $T_1 \times BC_2S_1$ | b | ۲/۳۸۶ | a | ۳/۴۷۶ | a | ۳/۱۵۶ | a | ۱/۶۲۳ |
| $T_1 \times BC_2S_2$ | | – | a | ۳/۶۰۰ | | – | a | ۱/۶۲۳ |

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

جدول ۵- برش‌دهی و مقایسه میانگین اثرات متقابل عملکرد دانه (گرم/بوته) در شرایط تنش ($T_2$)

Table 5. Slicing and mean comparisons of interactions for grain yield (g/plant) under stress condition ($T_2$)

| اثر متقابل | تلاقی اول (سال اول) | | تلاقی اول (سال دوم) | | تلاقی دوم (سال اول) | | تلاقی دوم (سال دوم) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $T_2 \times P_1$ | ۱/۲۸۳ | c | ۱/۳۱۶ | d | ۰/۷۹۳ | d | ۰/۹۷۰ | e |
| $T_2 \times P_2$ | ۲/۱۳۳ | a | ۲/۹۷۶ | a | ۲/۱۳۰ | b | ۱/۱۴۰ | cd |
| $T_2 \times F_2$ | ۲/۲۰۵ | a | ۲/۴۸۰ | b | ۲/۴۷۰ | ab | ۱/۳۱۳ | ab |
| $T_2 \times F_3$ | ۱/۶۵۷ | abc | ۱/۸۶۰ | c | ۱/۶۲۶ | c | ۰/۹۹۶ | de |
| $T_2 \times F_4$ | – | | ۲/۰۸۳ | c | – | | ۱/۲۰۳ | bc |
| $T_2 \times BC_1S_1$ | ۱/۴۸۹ | bc | ۱/۳۱۰ | d | ۱/۶۶۶ | c | ۱/۰۱۳ | de |
| $T_2 \times BC_1S_2$ | – | | ۱/۵۵۰ | d | – | | ۱/۰۸۳ | cde |
| $T_2 \times BC_2S_1$ | ۲/۰۰۶ | ab | ۳/۰۶۰ | a | ۲/۷۹۶ | a | ۱/۴۶۳ | a |
| $T_2 \times BC_2S_2$ | – | | ۳/۲۱۰ | a | – | | ۱/۴۸۰ | a |

جدول ۶- احتمالات پسین در بر گرفتن اثرات برای مدل عملکرد دانه

Table 6. Posterior inclusion probabilities of effects for grain yield model

| عملکرد دانه (گرم/بوته) | اثرات | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | [a] | [d] | [aa] | [ad] | [dd] |
| تلاقی هامون × دریا (سال اول؛ آبیاری) | ۰/۸۷ | ۱/۰۰ | ۱/۰۰ | ۰/۲۳ | ۱/۰۰ |
| تلاقی هامون × دریا (سال اول؛ تنش) | ۰/۳۵ | ۱/۰۰ | ۰/۹۹ | ۰/۴۹ | ۰/۹۴ |
| تلاقی هامون × دریا (سال دوم؛ آبیاری) | ۰/۰۰ | ۱/۰۰ | ۰/۰۱ | ۱/۰۰ | ۰/۶۰ |
| تلاقی هامون × دریا (سال دوم؛ تنش) | ۱/۰۰ | ۰/۰۹ | ۰/۸۵ | ۰/۹۲ | ۰/۱۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال اول؛ آبیاری) | ۱/۰۰ | ۱/۰۰ | ۱/۰۰ | ۰/۴۲ | ۱/۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال اول؛ تنش) | ۱/۰۰ | ۱/۰۰ | ۱/۰۰ | ۰/۹۲ | ۱/۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال دوم؛ آبیاری) | ۱/۰۰ | ۰/۰۲ | ۱/۰۰ | ۰/۱۲ | ۰/۱۲ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال دوم؛ تنش) | ۰/۰۹ | ۰/۰۱ | ۰/۰۱ | ۱/۰۰ | ۰/۰۳ |

اثر افزایشی و اثر متقابل افزایشی × افزایشی احتمالات پسین در بر گرفتن بسیار ناچیزی داشتند و بنابراین از مدل کنار گذاشته شدند (جدول ۶). در شرایط تنش مدل چهار پارامتری [ad] [aa] [a] [m] بهترین مدل بود. در شرایط تنش بر عکس شرایط نرمال اثرات غالبیت و غالبیت × غالبیت از احتمالات پسین در بر گرفتن ۱۰٪ و کمتر برخوردار بودند و بنابراین از مدل حذف شدند (جدول ۶).

**تلاقی سپاهان × مروارید (C2)**

اثرات [a]، [d]، [aa] و [dd] با دارا بودن احتمالات پسین در بر گرفتن در مدل ۱۰۰٪ مهم‌ترین اثرات برای توجیه عملکرد دانه در سال اول برای شرایط نرمال بودند. اثر [ad] با احتمال پسین در بر گرفتن ۴۲٪ اهمیت کمتری در مدل داشت و از مدل کنار گذاشته شد (جدول ۶). در شرایط تنش مدل شش پارامتری به‌عنوان بهترین مدل شناخته شد و تمامی اثرات اصلی و اپیستازی دو ژنی از احتمالات پسین در بر گرفتن بالای ۹۲٪ برخوردار بودند (جدول ۶).

در سال دوم و در شرایط غیر تنش، اثرات [a] و [aa] مهم‌ترین اثرات مدل تشخیص داده شدند. احتمالات پسین در بر گرفتن مربوط به این اثرات ۱۰۰٪ بودند. این احتمال برای اثرات [ad] و [dd]، ۱۲ درصد و برای [d] بیش از ۲ درصد بود (جدول ۶). برای شرایط تنش تمامی اثرات به‌جز [ad] از احتمالات پسین در بر گرفتن ناچیزی برخوردار بودند و از مدل کنار گذاشته شدند. اثر [ad] با احتمال پسین در بر گرفتن ۱۰۰٪ مهم‌ترین اثر در مدل عملکرد دانه در شرایط تنش بود (جدول ۶).

خلاصه‌های پسین که شامل برآوردهایی از میانگین پسین، انحراف استاندارد، خطای MC، چندک‌ها (شامل میانه) برای پارامترهای مورد نظر هستند برای مهم‌ترین اثرات موجود در مدل‌ها در جدول ۷ ارایه شده است. تعداد کل تکرارها (اندازه نمونه ایجاد شده) و تعداد تکرارهایی که نمونه تولید شده از آنجا آغاز می‌شود (و بنابراین دوره گرم کردن) نیز در جدول‌ها ارایه شده‌اند. یادآوری می‌شود که تعداد ۷۰۰۰ در ستون نمونه‌ها، معرف تعداد شبیه‌سازی است و نه اندازه نمونه ذخیره شده. خطای مونت کارلو یا خطای MC تغییرات میانگین پارامتر مورد نظر ناشی از شبیه‌سازی را نشان می‌دهد. اگر خطای MC در مقایسه با انحراف استاندارد پسین برآورد شده متناظر کم باشد، نشان‌دهنده این واقعیت است که میانگین پسین با دقت زیاد برآورد شده است. با توجه به جدول ۷ مشاهده می‌شود که خطای MC برای تمام پارامترها کم هستند و بنابراین میانگین‌های پسین با دقت زیاد برآورد شده‌اند. برای تشخیص وجود همگرایی زنجیر مارکوف از نمودارهای اثر و خود همبستگی‌های پارامترهای مورد نظر استفاده شد. نمودارهای اثر و خود همبستگی مربوط به اثر افزایشی برای تلاقی C1 (سال اول؛ غیر تنش) برای نمونه در شکل‌های ۱ و ۲ نمایش داده شده است. در نمودارهای اثر مربوط به تمام پارامترها الگوهای خاص یا گرایشی وجود نداشت که نشان دهنده وجود همگرایی زنجیر است. خود همبستگی پارامترها نیز نشان دادند که پس از تعداد معدودی تکرار (که در دوره گرم کردن قرار داشتند) خود همبستگی‌های نمونه‌های ذخیره شده صفر می‌شوند و بنابراین نمونه‌های مستقل را می‌توان از اجرای الگوریتم به‌دست آورد.

علامت منفی مشاهده شده برای [a] نشان‌دهنده این است که برای هر دو تلاقی ارزش والد متحمل ($P_2$) برای عملکرد دانه بیشتر از والد حساس ($P_1$) بوده است. علامت

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

متضاد برای [a] و [aa] می‌تواند حاکی از ماهیت متفاوت این اثرات در کنترل صفت و عدم جورشدگی کامل آلل‌ها در والدین باشد. برای مدل‌های برخوردار از اثرات [d] و [dd]، اثر اپیستازی را می‌توان از نوع مضاعف دانست چرا که جزء غالبیت [d] و اثر متقابل غالبیت × غالبیت [dd] معنی‌دار و دارای علامت‌های مخالف بودند. علامت منفی اثر متقابل افزایشی × غالبیت [ad] در مدل‌های برخوردار از این اثر نشان دهنده پراکندگی ژنی در والدین است.

نتایج نشان‌دهنده اهمیت اثرات اصلی و اپیستازی در توارث صفت عملکرد دانه است و باید آنها را در زمان طراحی یک برنامه اصلاحی جدید برای بهبود جمعیت‌های گندم در نظر گرفت. برای توارث عملکرد دانه در گندم نقش اثرات افزایشی (۲۴)، غیرافزایشی (۲۲،۵)، اثرات افزایشی و غالبیت (۱۰) و اثرات متقابل غیر آللی (۱۸،۱۹،۲۴) گزارش شده است.

برای مطالعه توارث هر صفت در تجزیه میانگین نسل‌ها معمولاً از آزمون‌های مقیاس مشترک استفاده می‌شود که در آن اثرات اصلی و اپیستازی در یک مدل ساده تنظیم می‌شوند و توسط آزمون $X^2$ ارزیابی می‌شوند (۲۱). این روش دارای محدودیت‌هایی است مخصوصاً زمانی که درجات آزادی محدود به تعداد پارامترهای موجود در مدل کامل باشند. از سوی دیگر این امکان وجود دارد که اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی بیش از حد یا کمتر از حد برآورد شوند چرا که این اثرات در روش حداقل مربعات وزنی بدون خطا برآورد می‌شوند (۲). محدودیت‌های تجزیه میانگین نسل‌ها به‌هنگام وجود اثرهای اپیستازی در مدل توسط هیمن (۱۷) بحث شده است. به طور خلاصه، در صورتی که مدل افزایشی- غالبیت کفایت کند، امکان برآوردهای منحصر به فرد از [a] و [d] فراهم می‌شود. با وجود این، اگر ضروری باشد که مدل شامل اثرهای اپیستازی باشد، برآوردهای اپیستازی دو ژنی منحصر به فرد هستند ولی برآوردهای [a] و [d] با برخی از اثرهای اپیستازی اختلاط می‌یابند. مقدار اریب به مقادیر نسبی اثرات اپیستازی، در مقایسه با انحرافات [a] و [d]، نوع اپیستازی رایج و جهت غالبیت بستگی دارد (۳۱). از این رو در غیاب اثرهای اپیستازی برآوردهای اثرات [a] و [d] دارای مفهوم است. عدم تعادل پیوستگی موجب برآوردهای اریب [a] و [d] می‌شوند. بنابراین در حضور اثرهای اپیستازی و عدم تعادل پیوستگی برآوردهای اثرات [a] و [d] دارای اریب هستند. برآورد اثرهای اپیستازی دو ژنی در غیاب پیوستگی مکان‌های ژنی دارای اثر متقابل و اثرهای اپیستازی با رتبه بالاتر، بدون اریب هستند (۱۶). یک روش جایگزین برای رفع محدودیت‌های آزمون مقیاس مشترک استفاده از استباط بیزی و گزینش مدل است.

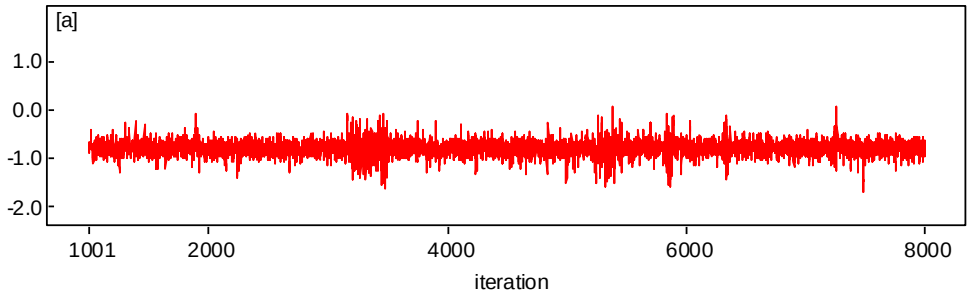
جدول ۷- خلاصه‌های پسین مهم‌ترین اثرات مدل برای عملکرد دانه (گرم/بوته)

Table 7. Posterior summaries of the most important model effects for grain yield (g/plant)

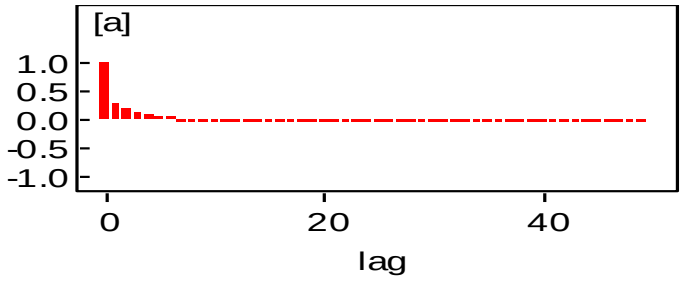
| عملکرد دانه | پارامتر | میانگین | انحراف استاندارد | خطای MC | ۲/۵ ٪ | میانه | ۹۷/۵ ٪ | شروع | نمونه |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| تلاقی هامون × دریا (سال اول؛ آبیاری) | [m] | ۰/۳۷۸ | ۰/۴۴۳ | ۰/۰۰۸ | -۰/۴۸۷ | ۰/۳۶۶ | ۱/۲۲۶ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [a] | -۰/۸۰۳ | ۰/۱۶۷ | ۰/۰۰۴ | -۱/۱۴۹ | -۰/۸۰۲ | -۰/۴۷۳ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [d] | ۷/۷۳۸ | ۰/۵۸۷ | ۰/۰۴۱ | ۶/۶۱۸ | ۷/۷۱۶ | ۸/۹۰۷ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۲/۰۷۴ | ۰/۲۳۳ | ۰/۰۰۸ | ۱/۶۱۱ | ۲/۰۶۹ | ۲/۵۲۶ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [dd] | -۷/۰۸۸ | ۱/۷۰۵ | ۰/۱۱۸ | -۱۰/۵۴۰ | -۷/۰۳۲ | -۳/۹۴۷ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی هامون × دریا (سال اول؛ تنش) | [m] | ۰/۴۴۲ | ۰/۴۴۰ | ۰/۰۱۱ | -۰/۴۴۱ | ۰/۴۴۱ | ۱/۳۱۱ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [d] | ۶/۹۷۷ | ۱/۱۵۴ | ۰/۱۱۳ | ۲/۹۲۶ | ۷/۱۹۲ | ۸/۳۰۶ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۱/۵۶۰ | ۰/۲۵۵ | ۰/۰۱۲ | ۱/۰۰۸ | ۱/۵۶۸ | ۲/۰۲۶ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [dd] | -۵/۴۵۴ | ۱/۹۲۹ | ۰/۱۲۰ | -۸/۷۸۵ | -۵/۵۶۲ | -۰/۹۲۵ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی هامون × دریا (سال دوم؛ آبیاری) | [m] | ۳/۰۵۲ | ۰/۱۴۱ | ۰/۰۱۸ | ۲/۸۲۹ | ۳/۰۳۷ | ۳/۳۲۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [d] | -۲/۹۳۳ | ۱/۲۶۲ | ۰/۱۷۷ | -۵/۲۲۳ | -۲/۷۶۸ | -۱/۲۳۵ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [ad] | -۸/۷۰۳ | ۰/۴۲۶ | ۰/۰۰۸ | -۹/۵۳۹ | -۸/۷۰۳ | -۷/۸۳۸ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [dd] | ۴/۴۴۹ | ۱/۹۲۳ | ۰/۱۵۱ | ۰/۶۰۷ | ۴/۵۳۷ | ۸/۱۲۲ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی هامون × دریا (سال دوم؛ تنش) | [m] | ۲/۰۹۶ | ۰/۰۶۰ | ۰/۰۰۵ | ۱/۹۷۴ | ۲/۰۹۳ | ۲/۲۲۵ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [a] | -۱/۱۸۸ | ۰/۱۸۳ | ۰/۰۱۷ | -۱/۶۲۲ | -۱/۱۶۷ | -۰/۸۶۸ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۰/۵۵۲ | ۰/۱۶۹ | ۰/۰۰۷ | ۰/۲۲۰ | ۰/۵۵۳ | ۰/۸۹۲ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [ad] | -۲/۷۷۷ | ۰/۸۲۲ | ۰/۰۴۸ | -۴/۳۹۷ | -۲/۷۷۶ | -۱/۱۶۵ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال اول؛ آبیاری) | [m] | -۰/۵۷۸ | ۰/۳۲۴ | ۰/۰۲۱ | -۱/۲۲۸ | -۰/۵۶۶ | ۰/۰۳۳ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [a] | -۰/۹۷۱ | ۰/۱۹۸ | ۰/۰۱۱ | -۱/۲۳۳ | -۱/۰۴۰ | -۰/۵۳۳ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [d] | ۱۲/۲۷۰ | ۱/۹۰۳ | ۰/۲۰۸ | ۱۰/۳۸۰ | ۱۱/۴۳۰ | ۱۷/۰۲۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۲/۲۶۲ | ۰/۳۱۸ | ۰/۰۳۱ | ۱/۸۳۲ | ۲/۱۷۴ | ۳/۰۴۴ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [dd] | -۱۳/۹۲۰ | ۲/۵۷۶ | ۰/۲۵۵ | -۲۰/۰۲۰ | -۱۳/۳۵۰ | -۱۰/۲۱۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال اول؛ تنش) | [m] | -۰/۹۹۵ | ۰/۲۰۵ | ۰/۰۲۱ | -۱/۴۰۷ | -۰/۹۷۹ | -۰/۶۱۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [a] | -۰/۶۹۸ | ۰/۱۴۹ | ۰/۰۱۰ | -۱/۰۶۲ | -۰/۶۷۷ | -۰/۴۴۷ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [d] | ۱۴/۰۱۰ | ۱/۰۴۸ | ۰/۱۰۹ | ۱۲/۰۳۰ | ۱۳/۹۷۰ | ۱۶/۲۰۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۲/۴۵۱ | ۰/۱۸۶ | ۰/۰۱۶ | ۲/۱۰۱ | ۲/۴۴۷ | ۲/۸۲۲ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [ad] | -۱/۸۵۳ | ۰/۵۱۵ | ۰/۰۱۷ | -۲/۸۵۵ | -۱/۸۵۵ | -۰/۸۱۲ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [dd] | -۱۴/۱۳۰ | ۱/۵۰۲ | ۰/۰۱۴۲ | -۱۷/۱۰۰ | -۱۴/۱۲۰ | -۱۱/۲۷۰ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال دوم؛ آبیاری) | [m] | ۱/۲۵۱ | ۰/۰۲۲ | ۰/۰۰۱ | ۱/۱۹۸ | ۱/۲۵۳ | ۱/۲۹۱ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [a] | -۰/۴۰۳ | ۰/۰۴۷ | ۰/۰۰۲ | -۰/۴۷۶ | -۰/۴۰۸ | -۰/۲۷۷ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [aa] | ۰/۳۷۸ | ۰/۰۷۰ | ۰/۰۰۳ | ۰/۲۴۲ | ۰/۳۷۷ | ۰/۵۱۷ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| تلاقی سپاهان × مروارید (سال دوم؛ تنش) | [m] | ۱/۱۹۹ | ۰/۰۱۵ | ۴/۰۱E-۴ | ۱/۱۶۷ | ۱/۱۹۸ | ۱/۲۲۸ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |
| | [ad] | ۲۰/۰۰۰ | ۰/۳۱۳ | ۰/۰۱۹ | -۲/۴۴۸ | -۲/۰۴۴ | -۱/۰۵۳ | ۱۰۰۱ | ۷۰۰۰ |

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]




شکل ۱- نمودار اثر مربوط به اثر افزایشی برای تلاقی C1 (سال اول؛ آبیاری) برای آزمون همگرایی زنجیره عملکرد دانه
Figure 1. Trace plot for additive effect of C1 (2015; normal) to assess chain convergence of grain yield




شکل ۲- نمودار خود همبستگی اثر افزایشی برای تلاقی C1 (سال اول؛ آبیاری) برای عملکرد دانه
Figure 2. Autocorrelation plot related to additive effect of C1 (2015; normal) for grain yield

روش‌های گزینش مدل غیر بیزی به‌طور همزمان جستجوی مدل را با یک فرآیند تناوبی مثل گزینش مرحله‌ای ترکیب می‌کنند و از معیارهایی مثل مقادیر *P*، معیار اطلاعات آکائیک[1] (AIC) و معیار اطلاعات بیزی[2] (BIC) تغییر شکل یافته برای شناسایی مدل‌های با برازش بهتر استفاده می‌کند. این روش‌ها علی‌رغم سادگی و محبوبیت دارای نقاط ضعفی هستند. آنها شامل یک استراتژی ارزیابی تناوبی پیچیده هستند که باعث تغییر پویای فرض صفر می‌شوند و همچنین در این روش‌ها فرآیند گزینش به‌طور قابل توجهی تحت‌تاثیر مقدار داده‌ها است (۱۱،۲۷). همزمان با افزایش محبوبیت روش‌های بیزی چند روش جدید ابداع شدند که امکان انتخاب بهترین مدل را فراهم می‌کنند که از مهم‌ترین آنها می‌توان به گزینش متغیر گیبز (GVS) اشاره کرد. این رویکرد از متغیرهای دودویی برای تصمیم‌گیری در مورد حفظ یا حذف اثرات در مدل استفاده می‌کند. مزیت اصلی این رویکرد آن است که یک روش ساده برای کاهش منطقی فضای مدل ارایه می‌دهد و از یک بردار دودویی متغیرهای $\gamma$برای تعیین این که کدام اثرات ژنتیکی (اصلی و اپیستازی) در مدل باقی می‌مانند ($\gamma_j = 1$) یا خارج می‌شوند ($\gamma_j = 0$) استفاده می‌کند. استفاده از بردار دودویی و الگوریتم MCMC مؤثر به‌طور قابل توجهی توانایی GVS را برای شناسایی سریع اثرات مهم موجود در مدل را بهبود می‌بخشد. بر اساس نتایج کسب شده می‌توان نتیجه گرفت که GVS یک روش مؤثر برای مدیریت مدل‌های پیچیده در مطالعه کنترل ژنتیکی تحمل به تنش خشکی است و عملکرد دانه در شرایط تنش و غیر تنش تحت کنترل اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی است. از نقطه نظر اصلاحی استفاده از اپیستازی افزایشی × افزایشی عمدتاً از طریق تکوین لاین‌های اینبرد هموزیگوت است و کاربرد انواع افزایشی × غالبیت و غالبیت × غالبیت عمدتاً از طریق استفاده از روش هیبریداسیون است. با این وجود تمام انواع اپیستازی را می‌توان برای برنامه‌های اصلاح بین و درون جمعیتی به کار برد. در حضور مقدار زیاد اپیستازی، گزینش باید توسط ارزیابی تعداد زیادی از خانواده‌ها همراه با تاخیر فرآیند تا نسل‌های انتهایی انجام گیرد که در آن مقدار مطلوبی از هموزیگوسیتی حاصل می‌شود. از سوی دیگر، دوره‌های معدودی از گزینش دوره‌ای و به دنبال آن اجرای روش شجره‌ای می‌تواند روشی مفید برای کاربرد موثر همزمان تمام سه نوع اثرات ژنی باشد. از آن‌جایی که عمل ژنی افزایشی، غالبیت و اپیستازی در توارث عملکرد دانه موثر بودند، روش‌هایی که از تمام اثرهای ژنی استفاده می‌کنند مثل تولید بذر هیبرید ممکن است در بهبود عملکرد گندم در شرایط مختلف موثر باشد.

1- Akaike's information criterion
2- Bayesian information criterion

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]
[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

## منابع


1. Ahmadian, S., S.M. Mortazavian, M. Ebrahimi, F. Amini, M. Ghorbani Javid and B. Foghi. 2017. Genetic Analysis of some Morphological Traits in Wheat using Generation Mean Analysis under Normal and Drought Stress Conditions. Journal of Crop Breeding, 8(20): 182-175 (In Persian).
2. Balestre, M., R.G. Von Pinho and A.H. Brito. 2012. Bayesian inference to study genetic control of resistance to gray leaf spot in maize. Genetics and Molecular Research, 11(1): 17-29.
3. Barbieri, M.M. and J.O. Berger. 2004. Optimal predictive model selection. Annals of Statistics, 870-897.
4. Carlin, B.P. and S. Chib. 1995. Bayesian model choice via Markov chain Monte Carlo methods. Journal of the Royal Statistical Society, 473-484.
5. Chowdhry, M.A., M. Rafiq and K. Alam. 1992. Genetic architecture of grain yield and certain other traits in bread wheat. Pakistan Journal of Agricultural Research, 13(3): 216-220.
6. Clyde, M., H. Desimone and G. Parmigiani. 1996. Prediction via orthogonalized model mixing. Journal of the American Statistical Association, 91(435): 1197-1208.
7. Dellaportas, P., J.J. Forster and I. Ntzoufras. 2000. Bayesian Variable Selection Using the Gibbs Sampler, In: Dey, D.K., S.K. Ghosh and B.K. Mallick (eds.) Generalized Linear Models: A Bayesian Perspective, CRC Press, New York, 271-286.
8. Dellaportas, P., J.J. Forster and I. Ntzoufras. 2002. On Bayesian model and variable selection using MCMC. Statistics and Computing, 12(1): 27-36.
9. Eftekhari, A., A. Baghizadeh, R. Abdoshahi and M.M. Yaghoubi. 2017. Estimation of Genes Effect and Combining Ability of Agronomic Traits in Some Bread Wheat Varieties under Drought Stress. Journal of Crop Breeding, 9(22): 98-108 (In Persian).
10. Fotokian, M.H., J. Ahmadi, and S.F. Orang. 2008. Genetic assay of some traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress condition using generation mean analysis. Iranian Journal of Biology, 22(3): 431-441 (In Persian).
11. Gelman, A., J.B. Carlin, H.S. Stern and D.B. Rubin. 2004. Bayesian data analysis. Boca Raton, FL, USA: Chapman & Hall/CRC.
12. Geman, S. and D. Geman. 1984. Stochastic relaxation, Gibbs distributions, and the Bayesian restoration of images. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 6: 721-741.
13. George, E.I. and R.E. McCulloch. 1993. Variable selection via Gibbs sampling. Journal of the American Statistical Association, 88(423): 881-889.
14. Gomez, K.A. and A.A. Gomez. 1984. Statistical Procedures for Agricultural Research. John Wiley & Sons.
15. Green, P.J. 1995. Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. Biometrika, 711-732.
16. Hallauer, A.R., M.J. Carena and J.B. Miranda Filho. 2010. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Springer, New York.
17. Hayman, B.I. 1960. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. Heredity, 12: 371-390.
18. Ijaz, U.S. and M. Kashif. 2013. Genetic study of quantitative traits in spring wheat through generation means analysis. American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences, 13(2): 191-197.
19. Khattab, S.A.M., R.M. Esmail and A.M.F. Al-Ansary. 2010. Genetical analysis of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). New York Science Journal, 3(11): 152-157.
20. Kuo, L. and B. Mallick. 1998. Variable selection for regression models. Sankhyā: The Indian Journal of Statistics, Series B: 65-81.
21. Mather, K. and J.L. Jinks. 1971. Biometrical Genetics. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
22. Munir, M., M.A. Chowdhry and M. Ahsan. 2007. Generation means studies in bread wheat under drought condition. International Journal of Agriculture and Biology, (9)2: 282-286.
23. Nezhadahmadi, A., Z.H. Prodhan and G. Faruq. 2013. Drought tolerance in wheat. The Scientific World Journal, 12 pp.
24. Novoselovic, D., M. Baric, G. Drezner, J. Gunjaca and A. Lalic. 2004. Quantitative inheritance of some wheat plant traits. Genetics and Molecular Biology, 27(1): 92-98.
25. Ntzoufras, I. 2002. Gibbs variable selection using BUGS. Journal of statistical software, 7(7): 1-19.
26. Ntzoufras, I. 2011. Bayesian modeling using WinBUGS. John Wiley & Sons, 698pp.
27. Raftery, A.E., D. Madigan and J.A. Hoeting. 1997. Bayesian model averaging for linear regression models. Journal of the American Statistical Association, 92(437): 179-191.
28. SAS Institute. 2002. SAS user's guide: Statistics version 9 for windows. SAS Institute, Carry, NC.
29. Siani, H.S. and D. Aspinall. 1981. Effects of water deficit on sporogensis in wheat. Annals of Botany, 43: 623-633.
30. Spiegelhalter, D.J., A. Thomas, N.G. Best and D. Lunn. 2003. WinBUGS user manual. MRC Biostatistics Unit, Cambridge.
31. Viana, J. and M. Soriano. 2000. Generation mean analysis in relation to polygenic systems with epistasis and fixed genes. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 35(6): 1159-1167.
32. Xu, S. 2003. Estimating polygenic effects using markers of the entire genome. Genetics, 163(2): 789-801.
33. Yi, N., B.S. Yandell, G.A. Churchill, D.B. Allison, E.J. Eisen and D. Pomp. 2005. Bayesian model selection for genome-wide epistatic quantitative trait loci analysis. Genetics, 170(3): 1333-1344.
34. Yi, N., D. Shriner, S. Banerjee, T. Mehta, D. Pomp and B.S. Yandell. 2007. An efficient Bayesian model selection approach for interacting quantitative trait loci models with many effects. Genetics, 176(3): 1865-1877.


[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]

# Application of Gibbs Variable Selection Approach to Study Genetic Control of Water Deficient Stress Tolerance in Wheat

**Parviz Safari[1], Seyedeh Fatemeh Danyali[1], Mehdi Rahimi[2] and Ahmad Mahdavi Meyghan[3]**

1- Graduated Ph.D., Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran
2- Department of Biotechnology, Institute of Science and High Technology and Environmental Sciences, Graduate University of Advanced Technology, Kerman, Iran, (Corresponding author: mehdi83ra@yahoo.com)
3- PhD student of plant breeding, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agricultural Science, University of Guilan, Rasht, Iran
Received: Jun 12, 2017 Accepted: April 3, 2018

## Abstract

Drought is the main abiotic stress seriously influencing wheat production and quality in Iran. Information about genetic controlling drought tolerance inheritance for grain yield is necessary to determine the type of breeding program as well as develop tolerant cultivars, enabling breeders to choose the most appropriate strategy to breeding trait of interest. In this study, Bayesian inference using Gibbs variable selection (GVS) approach used to identify the most important gene effects related to drought tolerance in context generation mean analysis. For this purpose, field experiments consist of two pairs of crosses with non-tolerant and tolerant cultivars and generations derived from them were carried out across two years as split plot designs based on RCBD with three replications in which main plots assigned to irrigation treatment consist of two levels (well watered and cessation of irrigation at pollination stage) and sub-plots given to the generations. To study the inheritance of any trait in generation mean analysis, joint scaling test is applied. Restrictions of degrees of freedom to number of parameters of model and over- or underestimation of the main and epistatic effects are disadvantages of this method. An alternative approach to obviate these limitations is to perform Bayesian inference and model selection strategies like GVS. GVS using estimation of posterior inclusion probabilities of effects identifies the most discriminant effects in the model. Since the additive, dominance and epistatic gene actions involved in drought tolerance inheritance, methods which utilize all type of gene effects, like recurrent selection followed by pedigree method may be useful for drought tolerance stress improvement. Also hybrid seed production, which utilizes all types of gene effects, may be useful in improving yield in wheat.

**Keywords:** Bayesian inference, Generation mean analysis, Joint scaling test

[ Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-02-14 ]

[ DOI: 10.29252/jcb.11.30.168 ]