



کاربرد گزینش متغیر گیز (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- دانش آموخته 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 تخصصات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفته، کرمان، ایران، نویسنده مسؤول: (mehdi83ra@yahoo.com)

۳- دانشجوی دکتری اصلاح نباتات، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۱/۱۴ تاریخ پذیرش: ۹۷/۳/۲۲

صفحه: ۱۷۷ تا ۱۶۸

چکیده

خشکی مهم ترین تنفس غیرزیستی است که تولید و کیفیت محصول گندم را در ایران تحت تاثیر قرار می‌دهد. اطلاعات درباره کنترل ژنتیکی توارث تحمل به تنفس خشکی عملکرد دانه برای تعیین نوع برنامه اصلاحی و تولید ارقام متحمل ضروری است. این امر اصلاح گران را قادر می‌سازد تا مناسب ترین راه کار را برای اصلاح صفت انتخاب کنند. در این مطالعه، استنباط بیزی با به کار گیری روش گزینش متغیر گیز (GVS) برای شناسایی مهم ترین اثرات ژنتیکی مرتبط با تحمل به خشکی و شرایط عادی در چارچوب روش تجزیه میانگین نسل ها مورد استفاده قرار گرفت. به همین منظور آزمون های شامل دو جفت تلاقي با ارقام حساس و متحمل (هامون × دریا و سپاهان × مرودارید) و نسل های حاصل از تلاقي آنها برای دو سال به صورت کرت های خرد شده در دو شرایط آبیاری مطلوب و قطع آبیاری از زمان گردد افسانی بر پایه طرح بلوك های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شدند. برای مطالعه توارث صفت در تجزیه میانگین نسل ها از آزمون مقیاس مشترک استفاده می شود. محدود بودن درجات آزادی به تعداد پارامترهای موجود در مدل و امکان برآورد بیش از حد اثرات اصلی و اپیستازی از معایب این روش هستند. یک روش جایگزین برای رفع این محدودیت ها استفاده از استنباط بیزی و روش های 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 امکان پذیر می سازد. نتایج نشان دهنده کنترل توارث عملکرد دانه در شرایط تنفس و غیرتنفس توسط عمل ژنی افزایشی، غالیت و اپیستازی بودند. بنابراین استفاده از روش هایی مانند گزینش دوره ای و به دنبال آن روش شجره ای که تمام اثرهای ژنی را در بودارند می تواند روشی سودمند برای بهبود تحمل به تنفس خشکی باشد. از آن جایی که عمل ژنی افزایشی، غالیت و اپیستازی در توارث عملکرد دانه مؤثر بودند، روش هایی که از تمام اثرهای ژنی استفاده می کنند مثل تولید بذر هیبرید ممکن است در بهبود عملکرد گندم در شرایط مختلف مؤثر باشد.

واژه های کلیدی: آزمون مقیاس مشترک، استنباط بیزی، تجزیه میانگین نسل ها

در هر دو شرایط محیطی توسط اثرات فوق غلبه ی ژن ها کنترل می شدند (۱).

آزمون مقیاس مشترک^۱ توصیف شده توسط متر و جینکز (۲۱) برای ارزیابی اثرات اصلی و اپیستازی در تجزیه میانگین نسل ها مورد استفاده بیزی را می توان به عنوان روش جایگزین اساس روش استنباط بیزی را می توان به عنوان روش جایگزین برای رفع محدودیت استفاده از آزمون مقیاس مشترک در نظر گرفت (۲). روش های گزینش مدل بیزی راه کاری مؤثر و قدرتمند برای گزینش مدل بیزی را تطبیق تابع درستنمایی^۲ برای فراهم می کنند. روش بیزی با تطبیق تابع درستنمایی^۳ به تمام مشاهدات فتوتیپی و اختصاص توزیع های پیشین^۴ به تمام پارامترهای ناشناخته هر مدل اجرا می شود. این فرآیند توزیع پسین^۵ پارامترهای ناشناخته را نتیجه می دهد که شامل تمام اطلاعات موجود برای تفسیر ساختار ژنتیکی صفت است. به منظور انجام استنباط بیزی، از الگوریتم های زنجیر مارکوف مونت کارلو^۶ (MCMC) برای نمونه برداری از توزیع پسین استفاده می شود (۲۶). در گزینش مدل بیزی، مسئله اصلی گزینش پارامترهای موجود در مدل است. در حقیقت به الگوریتم های نیاز است که فضای مدل را جستجو کنند، بر مهم ترین مدل تمرکز کنند و برآوردهای احتمالات پسین مدل را فراهم کنند. روش های MCMC متعددی برای گزینش متغیر پیشنهاد شده اند که عبارتند از جستجوی تصادفی گزینش متغیر^۷ (SSVS) (۱۳)، Reversible jump

کمبود آب مهم ترین عامل محدود کننده تولید و رشد گیاهان زراعی در سراسر جهان است. گندم مهم ترین 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 ترکیب پذیری در روش های اصلاحی جوامع گیاهی از اهمیت ویژه ای برخوردار است (۹). کارایی هر برنامه اصلاحی در صورت فراهم بودن اطلاعات در مورد کنترل ژنتیکی صفت مورد نظر افزایش می یابد. این امر اصلاح گران را قادر می سازد تا مناسب ترین راه کار را برای اصلاح صفت انتخاب کنند. یک ابزار ساده و قدرتمند برای مطالعه توارث ژنتیکی صفات استفاده از تجزیه میانگین نسل ها است که در آن داده های فتوتیپی مربوط به نسل های در حال تفرق حاصل از لاین های خالص والدی و متضاد از هم مورد استفاده قرار می گیرند. در مطالعه ای برآورده اثر ژن های کنترل کننده صفات مهم گندم به روش تجزیه میانگین نسل ها به روش معمول (حدائق مربعات) در شرایط تنفس رطوبتی و نرمال نشان داده شد که صفت ارتفاع بوته در شرایط بدون تنفس و صفات طول سنبله اصلی و وزن هزار دانه

1- Joint scaling test

2- Likelihood function

3- Prior distribution

4- Posterior distribution

5- Markov Chain Monte Carlo

6- Stochastic Search Variable

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 ($1394 \times 3 \times 6/3$) متر و در سال دوم ($1395 \times 3 \times 8/3$) متر بود. در هر دو سال فاصله بین تکارها $1/5$ 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 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 (75 بوته در هر کرت اصلی) و در سال دوم برای تلاقی اول ۴ ردیف (60 بوته در هر کرت اصلی) و برای تلاقی دوم ۲ ردیف (30 بوته در هر کرت اصلی) کشت شدند. تعداد خانواده‌های مورد استفاده برای نسل‌های مختلف در جدول ۱ ارایه شدند. عملیات کاشت در اواسط فروردین به صورت دستی انجام شد. پس از کشت تا زمان گرددهافشانی، آبیاری در هر دو شرایط تیمار آبیاری و قطع آبیاری به طور یکسان انجام شد. مقدار نیتروژن مورد نیاز گیاه از منبع اوره به مقدار 200 کیلوگرم در هکتار استفاده شد. پخش کود همراه با آب آبیاری در طی دو مرحله انجام گرفت. وجین علف‌های هرز به دفعات مورد نیاز به صورت دستی انجام گرفت و برداشت محصول در اوایل شهریور به صورت دستی انجام شد. مواد گیاهی مورد استفاده در این آزمایش شامل نسل‌های مختلف حاصل از دو جفت تلاقی ارقام گندم بهاره (همون \times دریا (C1) و سپاهان \times 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 انتهایی هر ردیف کشت در نظر گرفته نشدند و اندازه‌گیری‌ها برای عملکرد دانه (گرم در بوته) با برداشت 10 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 به صورت جداگانه انجام شد و برای اطمینان از یکنواختی یا همگنی اشتباوهای آزمایشی از آزمون بارتلت استفاده شد. تجزیه واریانس مرکب (۱۴) با استفاده از برنامه آماری SAS ۹.۰ (۲۸) انجام شد و سپس با توجه به معنی‌داری اثر متقابل نسل \times سال به طور جداگانه برای هر

Metropolis (۱۵)، رویکرد گزینش مدل کارلین و چیب (۴)، الگوریتم نمونه‌بردار گرینش متغیر کائو و مالیک (۲۰) و گزینش متغیر گیبز^۱ (GVS) (۸،۷) توسط دلایپورتاس و همکاران (۸،۷) معرفی شد. هدف اصلی GVS شناسایی اثراتی است که بیشترین قدرت تمایز را در مدل دارد و مهم‌تر از سایر اثرات هستند. افزون بیان با به کارگیری GVS احتمالات پسین در بر گرفتن 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^۲ و الگوریتم MCMC مؤثر (الگوریتم نمونه‌بردار Gibbs) است.

بی 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 Metropolis-Hastings و Gibbs برای به دست آوردن توزیع پسین پیشنهاد دادند و نشان دادند که رویکرد گزینش بیزی یک راه حل جامع برای مکان‌یابی QTL اپیستازیک در کل ژنوم است. بی و همکاران (۳۴) روش گزینش مدل بیزی برای مکان‌یابی QTL اپیستازیک در تلاقی‌های آزمایشی را به مدل‌های برخوردار از اثرات محیطی و اثرات متقابل ژن \times محیط تعیین 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 انتقادی^۳ 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 تنفس و غیر تنفس 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 BC_1S_2 و BC_2S_2 (در سال دوم) به همراه والدین برای انجام آزمایش در مزرعه پژوهشی داشگاه تحصیلات تکمیلی صنعتی و فناوری پیشرفت کرمان کشت شدند. آزمایش‌ها به صورت کرت‌های خرد شده در دو شرایط آبیاری مطلوب و قطع آبیاری از زمان گرددهافشانی بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شدند. تیمار آبیاری در کرت‌های اصلی شامل دو سطح (آبیاری و قطع آبیاری) و

معنی داری اثر متقابل نسل × تیمار، تجزیه های بعدی به طور جادگانه در هر سطح تنش انجام شد.

سال تجزیه واریانس برای شناسایی تفاوت های معنی دار میان نسل ها برای صفت تحت مطالعه انجام گرفت. با توجه به

جدول ۱- تعداد خانواده ها برای نسل های مختلف

Table 1. The number of families for different generations

سپاهان × مروارید (C2)		همون × دریا (C1)		نسل ها
۱۳۹۵	۱۳۹۴	۱۳۹۵	۱۳۹۴	
۲۰	۱۷	۲۰	۳۰	F_3
۱۵	-	۲۰	-	F_4
۱۵	۱۶	۱۳	۲۰	BC_1S_1
۱۴	۱۵	۱۲	۲۰	BC_2S_1
۱۵	-	۱۶	-	BC_1S_2
۱۵	-	۱۶	-	BC_2S_2

و BC_2S_1 به ترتیب اولین خودباروی تلاقی برگشتی با والدهای اول و دوم و BC_1S_2 به ترتیب دومین خودباروی تلاقی برگشتی با والدهای اول و دوم هستند.

به دست نمی آورد و تاثیری بر توزیع پسین واقعی پارامترهای هر مدل، $f(\beta_\gamma | \gamma, y)$ ، ندارد. روند نمونه برداری توسط مراحل زیر خلاصه می شود (۲۵):
(۱) پارامترهای موجود در مدل توسط توزیع پسین زیر نمونه برداری می شوند:

$$(5)$$

$$f(\beta_\gamma | \beta_{\gamma'}, \gamma, y) \propto f(y | \beta, \gamma) f(\beta_\gamma | \gamma)$$

$$f(\beta_{\gamma'} | \beta_\gamma, \gamma)$$

(۲) پارامترهای خارج شده از مدل از توزیع پیشین کاذب نمونه برداری می شوند:

$$(6)$$

$$f(\beta_\gamma | \beta_{\gamma'}, \gamma, y) \propto f(\beta_\gamma | \beta_{\gamma'}, \gamma)$$

(۳) هر نشانگر متغیر γ از یک توزیع برنولی با احتمال موقوفیت $O_j / (1+O_j)$ نمونه برداری می شود که از رابطه زیر محاسبه می شود:

$$(7)$$

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

$$\frac{f(\gamma_j = 1, \gamma_{\setminus j})}{f(\gamma_j = 0, \gamma_{\setminus j})}$$

(۸) انتخاب توزیع های پیشین و پیشین کاذب جنبه بسیار مهمی در گزینش مدل است. در اینجا از ساده ترین رویکرد که در آن $(\beta | \gamma)$ حاصل ضرب چگالی های پیشین مستقل و پیشین کاذب است، استفاده شد:

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

(۹) در چنین مواردی، یک انتخاب معمول و ساده از توزیع پیشین $f(\beta_j | \gamma_j)$ توسط رابطه زیر حاصل می شود:

$$f(\beta_j | \gamma_j) = (1 - \gamma_j) f(\beta_j | \gamma_j = 0)$$

$$+ \gamma_j f(\beta_j | \gamma_j = 1)$$

که توزیع پیشین واقعی $f(\beta_j | \gamma_j)$ و $f(\beta_j | \gamma_j = 0)$ را نتیجه

$$f(\beta_j | \gamma_j) = \prod_{j=1}^p f(\beta_j | \gamma_j)$$

$$+ \gamma_j f(\beta_j | \gamma_j = 1)$$

پیشین کاذب $f(\beta_j | \beta_{\gamma'}, \gamma, y) = \prod_{j=0}^p f(\beta_j | \gamma_j)$ را دهد.

استنباط بیزی

در گزینش متغیر، مجموعه مدل های تحت نظر را می توان توسط بردار نشانگرهای دودویی $\gamma \in \{0, 1\}^p$ نشان داد. این بردار نشانگرهای دودویی مشخص می کند که کدام p مجموعه متغیرهای ممکن در مدل وجود دارند. پیش بینی کننده خطی را می توان به صورت زیر نوشت (۲۵):

$$(1)$$

$$\eta = \sum_{j=1}^p \gamma_j x_j \beta_j$$

که در آن x ماتریس ضرایب اثرات اصلی و اپیستازی دو ثانی و β بردار پارامتر منعکس کننده اثرات مرتبط با عبارت زام است.

در GVS درستنایی هر مدل توسط $f(y | \beta, \gamma)$ و $f(\beta, \gamma) = f(\beta | \gamma) f(\gamma | \beta)$ توزیع پیشین توسط $f(\gamma | \beta)$ اختصاص داده می شود که در آن $f(\gamma | \beta)$ توزیع پیشین بردار پارامتر β مشروط بر ساختار مدل γ است و $f(\gamma | \beta)$ توزیع پیشین مدل متناظر است. افزون بر این، β را می توان به دو بردار $\beta_{\gamma'}$ و $\beta_{\gamma'}$ متناظر با متغیرهای وارد شده یا خارج شده از مدل تفکیک کرد. تحت این رویکرد، توزیع پیشین را می توان به صورت زیر بازنویسی کرد:

$$(2)$$

$$f(\beta, \gamma) = f(\beta | \gamma) f(\beta_{\gamma'} | \beta_{\gamma}, \gamma) f(\gamma | \beta)$$

از آنجا که از پیش بینی کننده خطی رابطه (۱) استفاده می شود، درستنایی را می توان به صورت زیر ساده کرد:

$$(3)$$

$$f(y | \beta, \gamma) = f(y | \beta_{\gamma}, \gamma)$$

با توجه به موارد بالا، آشکار است که اجزای بردار β_{γ} اثری بر درستنایی مدل ندارند و از این جهت، توزیع پسین درون هر مدل γ توسط رابطه زیر حاصل می شود:

$$(4)$$

$$f(\beta | \gamma, y) = f(\beta_{\gamma} | \gamma, y) \times f(\beta_{\gamma'} | \beta_{\gamma}, \gamma, y)$$

که در آن $f(\beta | \gamma, y)$ توزیع پسین واقعی مدل γ است و $f(\beta_{\gamma} | \beta_{\gamma'}, \gamma, y)$ توزیع پیشین شرطی پارامترهای

گنجانده شده در مدل γ است. $f(\beta_{\gamma} | \gamma, y)$ را می توان به عنوان توزیع پیشین واقعی مدل تفسیر کرد در حالی که توزیع

چرا که بردار پارامتر β_{γ} هیچ اطلاعاتی از داده ها

صورتی که خود همبستگی‌ها کم باشند، همگرایی در تعداد نسبتاً کمی از تکرارها به دست 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). به طور کلی عملکرد ارقام متحمل هامون و سپاهان (P₂) بیشتر از ارقام حساس دریا و مروارید (P₁) 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، فتوستتر 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 باریبری و برگر (۳) اثرات با احتمالات پسین در بر گرفتن کمتر از ۰/۵ از مدل کنار گذاشته شدند.

توزیع پیشین فوق را می‌توان به طور کارآمدی در هر مسئله گزینش مدل استفاده کرد به شرطی که ماتریس داده‌ها متعامد سازی^۱ 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:

(۱۰)

$$f(\beta_j | \gamma_j, \beta_{\gamma_j}, y) \propto f(y | \beta_{\gamma_j}) \prod_{k=1}^n f(\beta_k | \gamma_k)$$

$$\begin{cases} f(y | \gamma, \beta) f(\beta_j | \gamma_j) = 1 \\ f(\beta_j | \gamma_j) = 0 \end{cases}$$

که نشان‌دهنده این است که توزیع پیشین کاذب،

$f(\beta_j | \gamma_j) = 0$ ، 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:

$$\begin{aligned} f(\beta_j | \gamma_j = 1) &\equiv N(0, \sum_j) \\ f(\beta_j | \gamma_j = 0) &\equiv N(\bar{\mu}_j, \bar{S}_j) \end{aligned} \quad (11)$$

$\bar{\mu}_j$ و \bar{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، حداقل درست‌نمایی یا برآوردهای اجرای کامل مدل هستند. در اینجا از برآوردهای اجرای کامل مدل برای این دو پارامتر استفاده شد. برای نمونه‌برداری از توزیع پسین و برآوردهای 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 نوونه‌ها از توزیع پسین برای هر پارامتر و تکرار این فرآیند به روز شونده است. طول زنجیر MCMC به کار برد شده، ۸۰۰۰ تکرار بود. مقادیر پارامترهای نمونه‌برداری شده از ۱۰۰۰ تکرار اول از تجزیه حذف شدند (دوره گرم کردن)، به دلیل ویژگی مارکوف، 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^۲ 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 به صورت بصیری با استفاده از نمودارهای اثر^۳ (نمودار تکرارها در مقابل مقادیر تولید شده) مشاهده کرد. در صورتی که 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

با احتمالات پسین در بر گرفتن $1/10$ ، $0/99$ و $0/94$ مهمنه ترین اثرات مدل بودند و در مدل گنجانده شدند. احتمالات پسین اثرات [a] و [ad] کمتر از 50% بودند و بنابراین از مدل کنار گذاشته شدند (جدول ۶).
 ترتیب GVS، مدل چهار پارامتری [ad] [dd] [m] [d] را به عنوان بهترین مدل برآش بافته برای عملکرد دانه در سال دوم و در شرایط نرمал پیشنهاد داد. احتمالات پسین اثرات [d] و [ad] 100% بودند و این احتمال برای اثر [dd] 60% بود.

تلاقی هامون × دریا (C1)

برای عملکرد دانه در سال اول و در شرایط نرممال احتمال پسین در بر گرفتن اثر [ad] $23/0$ بود و بنابراین از مدل کنار گذاشته شد. از سوی دیگر اثرات [d]، [aa] و [dd] با دارا بودن احتمالات پسین در بر گرفتن 100% به همراه اثر [a] با احتمال پسین در بر گرفتن 87% در مدل حفظ شدند. بنابراین در این شرایط مدل پنج پارامتری [dd] [ad] [m] [a] [d] [aa] با [m] [a] [d] [aa] [dd] [ad] بهترین برآش را برای توجیه اثرات عملکرد دانه داشت (جدول ۶). در شرایط تنفس، اثرات [d]، [aa] و [dd] به ترتیب

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

میانگین مربوط	سپاهان × مروارید	هامون × دریا	درجه آزادی	منبع تغییرات
$12/33^{**}$		$1/58^{**}$	۱	سال
$0/13^{**}$		$0/59^{**}$	۴	تکرار (سال)
$1/29^{**}$		$1/17^{**}$	۱	تیمار
$0/07^{ns}$		$0/13^{ns}$	۱	سال × تیمار
$0/06^{*}$		$0/26^{**}$	۴	تیمار × تکرار (سال)
$1/44^{**}$		$4/39^{**}$	۸	نسل
$0/07^{**}$		$0/18^{**}$	۸	تیمار × نسل
$0/07^{**}$		$0/21^{**}$	۵	سال × نسل
$0/03^{ns}$		$0/05^{ns}$	۵	سال × تیمار × نسل
$9/68$		$11/73$		ضریب تغییرات (%)

ns و **: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۱ درصد

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

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

میانگین مربوط			میانگین مربوط			منبع تغییرات
C2	C1	درجه آزادی	C2	C1	درجه آزادی	
$0/00^{ns}$	$0/05^{ns}$	۲	$0/27^{ns}$	$1/17^{ns}$	۲	تکرار
$0/42^{*}$	$1/88^{ns}$	۱	$1/08^{ns}$	$0/33^{ns}$	۱	تیمار
$0/007$	$0/35$	۲	$0/11$	$0/16$	۲	خطای کرت اصلی
$0/24^{**}$	$3/57^{**}$	۸	$2/61^{**}$	$1/45^{**}$	۵	نسل
$0/03^{**}$	$0/07^{**}$	۸	$0/18^{**}$	$0/55^{**}$	۵	نسل × تیمار
$0/01$	$0/02$	۳۲	$0/04$	$0/13$	۲۰	خطای کرت فرعی
$7/88$	$6/50$		$10/30$	$19/31$		ضریب تغییرات (%)

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

جدول ۴- برش دهی 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 دوم (سال دوم)	تلاقی اول (سال اول)	تلاقی دوم (سال دوم)	تلاقی اول (سال اول)	تلاقی دوم (سال دوم)	تلاقی اول (سال اول)	تلاقی دوم (سال دوم)
$T_1 \times P_1$								
$T_1 \times P_2$								
$T_1 \times F_2$								
$T_1 \times F_3$								
$T_1 \times F_4$								
$T_1 \times BC_1S_1$								
$T_1 \times BC_1S_2$								
$T_1 \times BC_2S_1$								
$T_1 \times BC_2S_2$								

جدول ۵- برآورد اثربارهای میانگین اثرات متقابل عملکرد دانه (گرم/بوت) در شرایط تنش (T₂)Table 5. Slicing and mean comparisons of interactions for grain yield (g/plant) under stress condition (T₂)

	اثر متقابل	تلاقي اول (سال اول)	تلاقي دوم (سال دوم)	تلاقي اول (سال اول)	تلاقي دوم (سال دوم)	تلاقي اول (سال اول)	تلاقي دوم (سال اول)	اثر متقابل
۰/۹۷۰	e	۰/۷۹۳	d	۱/۳۱۶	d	۱/۲۸۳	c	T ₂ × P ₁
۱/۱۴۰	cd	۲/۱۳۰	b	۲/۹۷۶	a	۲/۱۳۳	a	T ₂ × P ₂
۱/۳۱۳	ab	۲/۴۷۰	ab	۲/۴۸۰	b	۲/۲۰۵	a	T ₂ × F ₂
۰/۹۹۶	de	۱/۶۴۶	c	۱/۸۶۰	c	۱/۶۵۷	abc	T ₂ × F ₃
۱/۲۰۳	bc	-	-	۲/۰۸۳	c	-	-	T ₂ × F ₄
۱/۰۱۳	de	۱/۶۶۶	c	۱/۳۱۰	d	۱/۴۸۹	bc	T ₂ × BC ₁ S ₁
۱/۰۸۳	cde	-	-	۱/۵۵۰	d	-	-	T ₂ × BC ₁ S ₂
۱/۴۶۳	a	۲/۷۹۶	a	۳/۰۶۰	a	۲/۰۰۶	ab	T ₂ × BC ₂ S ₁
۱/۴۸۰	a	-	-	۳/۲۱۰	a	-	-	T ₂ × BC ₂ S ₂

جدول ۶- احتمالات پسین در برگرفتن اثرات برای مدل عملکرد دانه

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

	عملکرد دانه (گرم/بوت)	اثرات		
[dd]	[ad]	[aa]	[d]	[a]
۱/۰۰	۰/۲۳	۱/۰۰	۱/۰۰	۰/۸۷
۰/۹۴	۰/۴۹	۰/۹۹	۱/۰۰	۰/۳۵
۰/۶۰	۱/۰۰	۰/۰۱	۱/۰۰	۰/۰۰
۰/۱۰	۰/۹۲	۰/۸۵	۰/۰۹	۱/۰۰
۱/۰۰	۰/۴۲	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰
۱/۰۰	۰/۹۲	۱/۰۰	۱/۰۰	۱/۰۰
۰/۱۲	۰/۱۲	۱/۰۰	۰/۰۲	۱/۰۰
۰/۰۳	۱/۰۰	۰/۰۱	۰/۰۱	۰/۰۹

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 آنچا 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 تلاقي 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 معده‌دی 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 تلاقي ارزش والد متحمل (P₂) برای عملکرد دانه بیشتر از والد حساس (P₁) بوده است. علامت

اثر افزایشی و اثر متقابل افزایشی × افزایشی احتمالات پسین در برگرفتن بسیار ناچیزی داشتند و بنابراین از مدل کنار گذاشته شدند (جدول ۶). در شرایط تنش مدل چهار پارامتری [a] [aa] [ad] [m] بهترین مدل بود. در شرایط تنش بر عکس شرایط نرمال اثرات غالیبت و غالیبت از احتمالات پسین در برگرفتن ۱۰٪ و کمتر برخوردار بودند و بنابراین از مدل حذف شدند (جدول ۶).
تلاقي سپاهان × مرواريد (C2)

اثرات [a], [d], [aa] و [dd] با دارا بودن احتمالات پسین در برگرفتن در مدل ۱۰۰٪ مهم‌ترین اثرات برای توجیه عملکرد دانه در سال اول برای شرایط نرمال بودند. اثر [ad] با احتمال پسین در برگرفتن ۴۲٪ اهمیت کمتری در مدل داشت و از مدل کنار گذاشته شد (جدول ۶). در شرایط تنش مدل شش پارامتری به عنوان بهترین مدل شناخته شد و تمامی اثرات اصلی و اپیستازی دو ژنی از احتمالات پسین در برگرفتن 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 برگرفتن مربوط به این اثرات ۱۰۰٪ بودند. این احتمال برای اثرات [ad] و [dd] درصد و برای [d] بیش از ۲ درصد بود (جدول ۶). برای شرایط تنش تمامی اثرات به جز [ad] از کنار گذاشته شدند. اثر [ad] با احتمال پسین در برگرفتن 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)

اپیستازی بیش از حد یا کمتر از حد برآورد شوند چرا که این اثرات در روش حداقل مربیات 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 کفايت کند، امکان برآوردهای منحصر به فرد از [a] و [d] افراد 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 می‌باشند. 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.

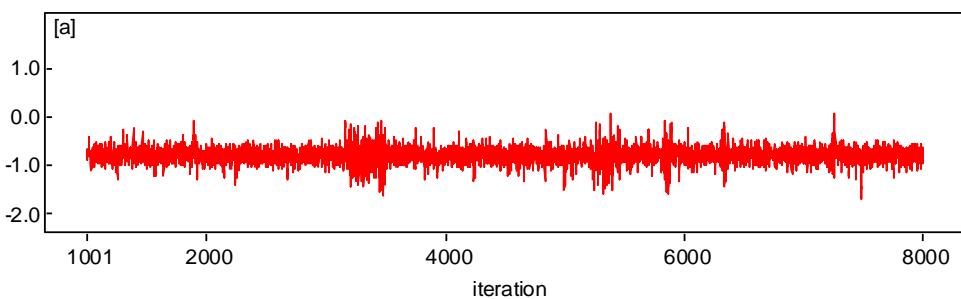
متضاد برای [a] و [aa] می‌تواند حاکی از ماهیت متفاوت این اثرات در کنترل صفت و عدم جورشگی کامل آل‌ها در والدین باشد. برای مدل‌های برخوردار از اثرات [d] و [dd]، اثر اپیستازی را می‌توان از نوع مضاعف دانست چرا که جزء غالبیت [d] و اثر متقابل غالبیت \times غالبیت [dd] معنی‌دار و دارای علامت‌های مخالف بودند. علامت منفی اثر متقابل افزایشی \times 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 غیر‌آلی (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

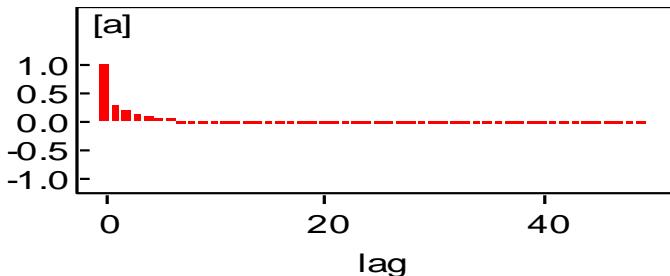
جدول ۷- خلاصه‌های پسین مهم‌ترین اثرات مدل برای عملکرد دانه (گرم/بوته)

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	نامونه
تلاقی هامون \times دریا (سال اول؛ آبیاری)	[m]	-0/۳۷۸	-0/۰۰۸	-0/۴۸۷	-0/۱۲۶	1/۱۰۱	1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۳	-0/۰۰۴	-1/۱۴۹	-0/۰۷۳	-0/۱۰۱	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[d]	7/۷۲۸	-0/۰۴۱	6/۶۱۸	8/۹۰۷	7/۷۱۶	2/۵۲۶	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	2/۰۷۶	-0/۰۳۳	1/۶۱۱	2/۰۶۹	2/۰۶۹	2/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی هامون \times دریا (سال اول؛ تنش)	[dd]	-7/۰۸۸	-0/۱۱۸	-1/۰۵۰	-2/۰۴۷	-7/۰۳۲	-2/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	-0/۰۴۰	-0/۰۱۱	-0/۰۴۱	1/۱۳۱	-0/۰۴۱	1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[d]	6/۹۷۷	-0/۱۱۳	2/۹۲۶	8/۳۰۶	7/۱۹۲	8/۹۰۷	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	1/۰۵۰	-0/۰۱۲	-0/۰۰۸	2/۰۲۶	-0/۰۰۸	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی هامون \times دریا (سال دوم؛ آبیاری)	[dd]	-5/۰۴۵	-0/۱۲۰	-8/۷۸۵	-5/۰۵۶	-0/۰۲۵	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	3/۰۵۲	-0/۰۱۸	2/۸۲۹	3/۰۲۷	3/۰۲۷	3/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[d]	-2/۹۳۳	-0/۱۷۷	-5/۲۳۳	-1/۲۳۵	-1/۲۳۵	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[ad]	-8/۷۰۳	-0/۰۴۲۶	-9/۵۳۹	-7/۸۳۸	-8/۷۰۳	-7/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی هامون \times دریا (سال دوم؛ تنش)	[dd]	4/۴۴۹	-0/۱۲۳	0/۱۵۱	4/۰۵۷	8/۱۲۲	2/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	2/۰۰۵	-0/۰۰۵	1/۹۲۹	2/۰۲۵	2/۰۲۵	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-1/۱۸۸	-0/۰۱۷	-1/۶۲۲	-0/۱۶۷	-0/۰۸۸	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۲	-0/۰۰۷	0/۰۲۰	0/۰۵۳	0/۰۹۲	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال اول؛ آبیاری)	[ad]	-2/۷۷۷	-0/۰۴۸	-4/۳۹۷	-2/۰۷۶	-1/۱۶۵	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	-0/۰۷۸	-0/۰۰۵	-0/۰۶۰	-1/۹۷۴	2/۰۰۱	2/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-1/۱۸۸	-0/۰۱۷	-1/۶۲۲	-1/۱۶۷	-0/۰۸۸	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۲	-0/۰۰۷	0/۰۲۰	0/۰۵۳	0/۰۹۲	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال دوم؛ آبیاری)	[dd]	-1/۱۹۰	-0/۰۰۵	-0/۰۶۰	-0/۰۷۴	-0/۰۱۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	-0/۰۹۷۱	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۲	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال اول؛ تنش)	[dd]	-1/۱۳۰	-0/۰۲۵	-2/۰۰۰	-1/۱۲۰	-1/۰۲۰	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	1/۰۹۰	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۲	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال دوم؛ تنش)	[ad]	-1/۱۳۰	-0/۰۲۵	-2/۰۰۰	-1/۱۲۰	-1/۰۲۰	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	-0/۰۹۵	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۸	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال دوم؛ آبیاری)	[dd]	-1/۱۳۰	-0/۰۲۵	-2/۰۰۰	-1/۱۲۰	-1/۰۲۰	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	1/۰۹۰	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۸	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال دوم؛ آبیاری)	[ad]	-1/۱۳۰	-0/۰۲۵	-2/۰۰۰	-1/۱۲۰	-1/۰۲۰	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	1/۰۹۰	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۸	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
تلاقی سپاهان \times مروارید (سال دوم؛ تنش)	[dd]	-2/۰۰۰	-0/۰۲۵	-4/۰۰۰	-1/۱۲۰	-1/۰۲۰	-1/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[m]	1/۰۹۰	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[a]	-0/۰۹۸	-0/۰۰۵	-0/۰۱۹	-0/۰۷۹	-0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱
	[aa]	0/۰۵۸	-0/۰۰۷	0/۰۱۹	0/۰۷۹	0/۰۶۰	-0/۰۰۱	۷۰۰۰	۱۰۰۱



شکل ۱- نمودار اثر مربوط به اثر افزایشی برای تلاقي 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 تلاقي C1 (سال اول؛ آبیاری) برای عملکرد دانه
Figure 2. Autocorrelation plot related to additive effect of C1 (2015; normal) for grain yield

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، غالیت و اپیستازی است. از نقطه نظر اصلاحی استفاده از اپیستازی افزایشی \times افزایشی عمدتاً از طریق تکوین لاین‌های اینبرد هموزیگوت است و کاربرد انواع افزایشی \times غالیت و غالیت \times غالیت 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 تأخیر فرآیند تا نسل‌های انتهایی انجام گیرد که در آن مقدار مطلوبی از هموزیگوتی حاصل می‌شود. از سوی دیگر، دوره‌های محدودی از گزینش دوره‌ای و به دنبال آن اجرای روش شجره‌ای می‌تواند روشی مفید برای کاربرد موثر همزمان تمام سه نوع اثرات ژنی باشد. از آن جایی که عمل ژنی افزایشی، غالیت 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.

روش‌های گزینش مدل غیر بیزی به طور همزمان جستجوی مدل را با یک فرآیند تناوبی مثل گزینش مرحله‌ای ترکیب می‌کنند و از معیارهایی مثل مقادیر P ، معیار اطلاعات آکائیک^۱ (AIC) و معیار اطلاعات بیزی^۲ (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 به طور قابل توجهی تحت تاثیر 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 گیز (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 / 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 به طور قابل توجهی توانایی GVS را برای شناسایی سریع

1- Akaike's information criterion

2- Bayesian information criterion

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. Novose洛ovic, 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 sporogenesis 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.

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

Parviz Safari¹, Seyedeh Fatemeh Danyali¹, Mehdi Rahimi² and Ahmad Mahdavi Meyghan³

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