ژنتیک نوین
دوره بیستم، شماره ۲، تابستان ۱٤۰٤
صفحه ۱۲٦ - ۱۱۳

افزایش صحت پیش‌بینی مدل‌های انتخاب ژنومی با بهینه‌سازی مدل‌ها توسط متغیرهای کمکی در گندم نان (*Triticum aestivum* L.)

Prediction accuracy improvement of genomic selection models through the optimization of models using covariates in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

مجید جهرمی[۱]، علیرضا عباسی*[۱]، محمدرضا بی‌همتا*[۱]، محمد آرمیون[۲]

۱- به‌ترتیب، دانشجوی دکتری ژنتیک و به‌نژادی گیاهی، استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکدگان کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران
۲- استادیار، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی ایلام، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ایلام، ایران

Jahromi M[1], Abbasi A[*1], Bihamta MR*[1], Armion M[2]

1- Respectively, PhD Student in Genetics and Plant Breeding, Professor, Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
2- Assistant Professor of Crop and Horticultural Science Research Department, Ilam Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Ilam, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mrghanad@ut.ac.ir ; rezabbasi@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۱٤۰۳/۰۹/۱۹ - تاریخ پذیرش: ۱٤۰٤/۱۱/۱۲)

چکیده

پیش‌بینی ژنومی یک رویکرد امیدوارکننده برای تسریع پیشرفت ژنتیکی صفات پیچیده در به‌نژادی گندم است. با این حال، افزایش صحت پیش‌بینی مدل‌های انتخاب ژنومی یک چالش جدی در اجرای موفقیت‌آمیز این رویکرد است. در این خصوص، استفاده از متغیرهای کمکی زمانی که شرایط لازم را داشته باشند، نوید بخش بوده است. هدف از این مطالعه بررسی نقش دو متغیر کمکی، یعنی تعداد روز تا سنبله‌دهی (DH) و تعداد روز تا گل‌دهی (DF) در بهینه‌سازی و افزایش صحت پیش‌بینی هفت مدل مختلف انتخاب ژنومی (GS)، شامل GBLUP، RRBLUP و مدل‌های بیزی (BayesA، BayesB، BayesC، BayesRR و BayesLASSO) بود. برای این منظور از دو راهبرد یعنی استفاده از مدل‌های انتخاب ژنومی بدون متغیرهای کمکی (راهبرد اول) و همراه با متغیرهای کمکی (راهبرد دوم)، برای صفات عملکرد دانه (GY)، وزن هزاردانه (TKW)، عملکرد بیولوژیک (BY)، تعداد روز تا رسیدگی کامل (DFM) و طول دوره پرشدن دانه (GFP) استفاده شد. پژوهش در مزرعه تحقیقاتی دانشگاه تهران با استفاده از ۱۰۰ ژنوتیپ در دو سال زراعی ۱٤۰۰-۱۳۹۹ و ۱٤۰۱-۱٤۰۰ انجام شد. متغیرهای کمکی علاوه بر همبستگی‌های فنوتیپی و ژنوتیپی بالا با یکدیگر، همبستگی‌های مثبت و منفی معنی‌داری با صفات مورد مطالعه داشتند. همچنین وراثت‌پذیری صفات از ٦۹٪ (متعلق به صفت GFP) تا ۹۷٪ (برای صفت DH) متغیر بود. پیش‌بینی ژنومی توسط مدل‌ها، با استفاده از ٦٥۹٤۸ نشانگرSNP همراه با داده‌های فنوتیپی انجام شد. با افزودن متغیرهای کمکی DH و DF به مدل‌ها، بیشترین صحت پیش‌بینی GY در راهبرد اول، از ۰/۰۸٥ به ۰/۲۷۹ در راهبرد دوم و به همین ترتیب برای TKW از ۰/۲۳۸ به ۰/٤۱۱، BY از ۰/۲۳ به ۰/۳۹۹، GFP از ۰/۳۱٤ به ۰/۷۱٤ و DFM از ۰/۲٥٦ به ۰/۸۸۹ افزایش یافت. در راهبرد دوم، مدل‌های بیزی به‌ویژه BayesRR و BayesLASSO، بالاترین صحت‌های پیش‌بینی را نشان دادند. این یافته‌ها حاکی از آن است که افزودن متغیرهای کمکی مناسب به مدل‌های GS، می‌تواند ابزاری مؤثر برای بهینه‌سازی مدل‌ها و ارتقاء صحت پیش‌بینی ژنومی برخی صفات فنولوژیک و زراعی گندم باشد.

واژه‌های کلیدی

انتخاب ژنومی
پیش‌بینی ژنومی
صحت پیش‌بینی
متغیر کمکی
مدل‌های بیزی

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

مقدمه

طبق برآوردهای مرکز بین المللی تحقیقات ذرت و گندم، نیاز به گندم و محصولات آن تا سال۲۰۵۰ حداقل۵۰ درصد افزایش خواهد یافت (CIMMYT 2021). در حالی‌که عملکرد گندم از دهه ۱۹۵۰ به دلیل بهبود و تکامل شیوه‌های به‌نژادی و به‌زراعی به سرعت افزایش یافته است، اما با این وجود نرخ فعلی در تامین نیازهای کالری بشر در آینده کافی نیست و در برخی موارد این نرخ ثابت مانده است (Graybosch and Peterson 2010). برای افزایش دو برابری تولید گندم تا سال ۲۰۵۰، بهبود عملکرد در حدود ۲/٤ درصد در سال، در مقایسه با ۰/۹ درصد فعلی، مورد نیاز است (Ray et al. 2013). افزایش سطح زیر کشت نیز به دلیل محدودیت اراضی زراعی و چالش‌های اقلیمی راهکار پذیرفته شده‌ای برای تحقق نیازهای آینده محسوب نمی‌شود (Jaggard et al. 2010). گزارش شده است که برنامه‌های کلاسیک و معمول به‌نژادی گندم که از ارزش فنوتیپی برای انتخاب بهترین افراد استفاده می‌کنند، پیشرفت ژنتیکی سالانه کمتر از یک درصد دارند (Godin et al. 2012; Tessema et al. 2020). وراثت‌پذیری پایین صفات کمی، اثرات محیطی، اثرات متقابل ژنتیکی و همچنین مدت زمان طولانی روش‌های اصلاحی کلاسیک، انتخاب بر اساس فنوتیپ را با چالش‌های جدی مواجه می‌سازد. بنابراین، برای افزایش پیشرفت ژنتیکی و تضمین پایداری تامین منابع غذایی، به‌نژادگران و متخصصان ژنتیک باید از روش‌های نوین به‌منظور تقویت استراتژی‌های اصلاحی موجود استفاده کنند (Crain et al. 2018). پیشرفت‌های اخیر در فناوری‌های تعیین توالی ژنوم، این امکان را برای به‌نژادگران فراهم کرد تا معماری ژنتیکی غلات مهم اقتصادی را مشخص کنند. لذا با ظهور و تکامل نشانگرهای مولکولی، تصمیم‌گیری برای گزینش با ادغام اطلاعات نشانگرهای مولکولی و داده‌های فنوتیپی، از طریق انتخاب به کمک نشانگر[1] (MAS)، امکان‌پذیر شد (Fujino et al. 2019). برآورد ژنومی ارزش‌های اصلاحی، مزایای بیشتری نسبت به انتخاب فنوتیپی دارد، زیرا صحت برآورد ارزش‌های اصلاحی زمانی بالاتر است که اطلاعات ژنومی در تصمیم‌گیری در نظر گرفته‌شوند (Daetwyler al. 2013). مطالعات نشان داده‌اند که ژنومیک و انتخاب به‌کمک نشانگر می‌توانند در برنامه‌های اصلاحی گنجانده شوند و این امر اغلب موجب افزایش دو برابری نرخ پیشرفت ژنتیکی در مقایسه با انتخاب فنوتیپی استاندارد می‌شود (Eathington et al. 2007; Battenfield et al. 2016).

به‌طور معمول، MAS ارزش صفات را تنها بر اساس تعداد محدودی از نشانگرهای مرتبط با جایگاه‌های صفت کمی[2] (QTL) با اثرات بزرگ پیش‌بینی می‌کند (Collard and Mackill 2008). اگرچه MAS در پیش‌بینی فنوتیپی صفات مندلی مفید است، اما بسیاری از صفات زراعی مهم پیچیده‌اند؛ به این معنا که این صفات تحت تاثیر بسیاری از مؤلفه‌های ژنتیکی با اندازه اثرهای متفاوت (اغلب کوچک) قرار دارند (Barton et al. 2017). هنگامی که منابع ژنومی موثر بر یک صفت شامل هزاران ژن با اثر کوچک باشد، انتخاب بر اساس یک یا چند نشانگر ژنتیکی از نظر تئوری بی‌اثر خواهد بود (Xu and Crouch 2008). از این رو، کاربرد عملی MAS با محدودیت‌های زیادی روبرو بوده است (Bernardo, 2008)، عمدتاً به این دلیل که QTLهای شناسایی شده تنها بخش محدودی از واریانس ژنتیکی را به خود اختصاص می‌دهند (Tessema et al. 2020). علاوه بر این، پیشرفت ژنتیکی نسبتاً کمی با استفاده از تعداد اندکی نشانگر قابل دستیابی است (Abdollahi Arpanahi 2012). بنابراین، برای دستیابی به پیشرفت‌های قابل توجه در انتخاب، روشی پیچیده‌تر و کارآمدتر از MAS مورد نیاز است.

علاوه بر MAS، استراتژی برجسته دیگری به نام انتخاب ژنومی[3] (GS) وجود دارد. اگرچه هر دو روش بر تجزیه و تحلیل‌های آماریِ نشانگرهای ژنتیکی برای برآورد سهم هر نشانگر در تنوع فنوتیپی تکیه دارند (Bernardo 2010)، اما GS مبتنی بر فرضیه و مدل بی‌نهایت ژنگاه با اثرات جزئی[4] (IFM) می‌باشد. این فرضیه بیان می‌کند که ارزش یک صفت نتیجه ترکیب خطی منابع ژنتیکی افزایشی و غیرژنتیکی می‌باشد (Fisher 1919). GS که اولین بار توسط Meuwissen et al. (2001) پیشنهاد شد، اثر تمامی

[1] Marker Assisted Selection

[2] Quantitative Trait Loci

[3] Genomic Selection

[4] Infinitesimal Model

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

نشانگرهای ژنتیکی موجود در سراسر ژنوم را برای پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی[1] (GEBVs) در نظر می‌گیرد، به جای آنکه تنها به نشانگرهایی که از یک آستانه معنی‌داری عبور می‌کنند، توجه شود. این روش با تکیه بر مدل IFM، پایه‌های ژنومی یک صفت پیچیده را تخمین می‌زند. بنابراین انجام GS نیاز به تخمین اثر هر نشانگر دارد، که در عمل معمولاً به‌صورت افزایشی در نظر گرفته می‌شود، اگرچه روش‌هایی برای گنجاندن اثرات غالبیت (Technow et al. 2012)، اپیستاتیک (Jiang and Reif, 2015) و ژنوتیپ × محیط (Cuevas et al. 2016; Crossa et al. 2016; Montesinos-López et al. 2018) در دسترس جامعه تحقیقاتی قرار دارد. GS از یک جمعیت مرجع یا آموزش[2] (TP) که ژنوتیپ و فنوتیپ‌سنجی شده است، استفاده می‌کند تا مدلی را ایجاد کند که بتواند برای محاسبه GEBVs افراد جمعیت اصلاحی[3] (BP)، فقط از داده‌های ژنوتیپی آن‌ها استفاده کند (Jannink et al. 2010). بنابراین، از آنجایی‌که روش GS باعث کاهش هزینه‌های ژنوتیپ‌سنجی، فنوتیپ‌سنجی و زمان چرخه اصلاحی می‌شود و با توجه به اینکه پیشرفت ژنتیکی قابل توجهی نسبت به انتخاب فنوتیپی و MAS ارائه می‌دهد، این رویکرد احتمالاً در حال ایجاد انقلابی در برنامه‌های به‌نژادی است و پایه و بنیان محکمی برای تحقیقات بیشتر در زمینه انتخاب ژنومی گندم فراهم می‌کند (Heffner et al. 2009; Heslot et al. 2015; Plavsin et al. 2021).

ژنوتیپ‌سنجی با توان بالا[4] تعداد زیادی داده نشانگر تولید می‌کند که در GS مورد استفاده قرار می‌گیرد. بنابراین، به دلیل ابعاد بالای داده‌های ژنتیکی، برازش مدل‌های GS نیازمند توجه به این واقعیت است که تعداد نشانگرها یا متغیرهای پیش‌بینی کننده[5] (p) موجود در یک مطالعه، از تعداد افراد (n) بیشتر است (de los Campos et al. 2013). در نتیجه، هنگامی‌که مدل GS که اثرات افزایشی نشانگرها را در نظر می‌گیرد، روی چنین داده‌هایی ($p > n$) برازش داده می‌شود، تعداد بی‌نهایت برآورد حداکثر درست‌نمایی برای این اثرات به‌دست می‌آید (Gianola 2013). با توجه به اینکه یک خطر مهم در توسعه مدل‌های پیش‌بینی، مسئله برآورد اغراق‌آمیز است و این می‌تواند توانایی پیش‌بینی را تضعیف کند، برای چیره شدن بر این مسئله، طیفی از روش‌های آماری برای مدل‌های GS توسعه یافته است. این روش‌ها عمدتاً در مفروضات توزیع اثرات نشانگر متفاوت هستند و از رویکردهای انتخاب متغیر[6]، جریمه‌ای[7] یا انقباضی[8] به‌صورت جداگانه یا ترکیبی استفاده می‌کنند (Wang et al. 2018; Plavšin et al. 2021).

بیشتر مدل‌های GS، مدل‌های تک صفتی هستند و اطلاعات فنوتیپی را فقط در مورد صفت هدف در خود جای می‌دهند (Jia and Jannink 2012). اگرچه مفید بودن مدل‌های تک‌صفتی ثابت شده است (Heffner et al. 2009, 2011)، این مدل‌ها از همبستگی بین صفات بهره نمی‌برند (Jia and Jannink 2012). گاهی اوقات یک صفت، که به‌عنوان متغیر پاسخ اصلی[9] (MRV) شناخته می‌شود، ممکن است تحت تأثیر یک صفت یا مجموعه‌ای از صفات دیگر به‌عنوان متغیر(های) کمکی[10] قرار گیرد. از نظر آماری، این امر دلالت بر وجود همبستگی یا ارتباط بالا بین MRV و متغیر(های) کمکی دارد. بسیاری از صفات با یکدیگر همبستگی مثبت یا منفی دارند، زیرا توسط ژن‌های یکسان کنترل می‌شوند. اهمیت متغیرهای کمکی در این است که می‌توانند تخمین عملکرد افراد را بهبود بخشند و خطای آزمایشی را کاهش دهند (Alvarado et al. 2020). در این صورت، این متغیرها می‌توانند به مدل در شناسایی اثرات پیچیده ژنتیکی و در نتیجه افزایش صحت پیش‌بینی کمک کنند. با این وجود، اغلب عملکرد دانه توسط مدل‌های پایه GS پیش‌بینی می‌شود، اما فرآیندهای متعددی وجود دارند که به عملکرد دانه ختم می‌شوند (Pask et al. 2012). بهبود صحت پیش‌بینی روش‌های انتخاب ژنومی یکی از اهداف و دغدغه‌های محققین بوده است. در گندم، انتخاب با افزودن صفاتی به‌عنوان صفات ثانویه یا متغیرهای کمکی در مدل‌های

[1] Genomic Estimated Breeding Values
[2] Training Population
[3] Breeding Population
[4] High-throughput genotyping
[5] Predictor variables

[6] Variable Selection
[7] Penalized approach
[8] Shrinkage
[9] Main Response Variable
[10] Covariate

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

انتخاب ژنومی تک متغیره و چند متغیره تسریع می‌شود (Haghighattalab et al. 2016; Rutkoski et al. 2016; Sun et al. 2017). طبق یافته‌های Rutkoski et al. (2016)، افزودن صفات فنوتیپی با استفاده از مدل بهترین پیش‌بینی ناریب خطی ژنومی[1] (GBLUP) چندمتغیره، می‌تواند صحت پیش‌بینی را در مقایسه با استفاده صرف از مدل‌های تک متغیره، بهبود بخشد. دمای کانوپی و شاخص نرمال شده تفاوت پوشش گیاهی[2] (NDVI) به‌عنوان صفات ثانویه در گندم، صحت پیش‌بینی عملکرد دانه را تا ۷۰ درصد بهبود داده‌اند (Sun et al. 2017). همچنین، استفاده از یک QTL اصلی به‌عنوان اثر ثابت در مدل GP، می‌تواند صحت پیش‌بینی را افزایش دهد (Zhang et al. 2017). برای صفت تعداد روز تا رسیدگی، با استفاده از نسبت‌های تحمل و تنش به‌عنوان متغیرهای کمکی در مدل‌های انتخاب ژنومی تک متغیره، بهبود سه تا چهار برابری در صحت پیش‌بینی‌های ژنومی توسط Shabannejad et al. (2020) گزارش شده‌است. بر اساس این یافته‌ها، هدف از این مطالعه بررسی و مقایسه صحت پیش‌بینی مدل‌های انتخاب ژنومی، با استفاده از مدل‌های GS بدون متغیر کمکی (راهبرد اول) و همراه با متغیر کمکی (راهبرد دوم) و همچنین ارزیابی نقش متغیرهای کمکی در بهینه‌سازی و بهبود صحت پیش‌بینی مدل‌ها است.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و شرایط آزمایش

مواد گیاهی مورد استفاده شامل ۹۶ رقم گندم تجاری به‌همراه چهار توده بومی از بانک ژن ایران، واقع در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران بود. آزمایش‌ها در مزرعه تحقیقاتی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران واقع در محمدشهر کرج (طول جغرافیایی ′۵۸ °۵۱ شرقی، عرض جغرافیایی ′۴۸ °۳۵ شمالی و ارتفاع ۱۳۲۱ متر از سطح دریا) به مدت دو سال متوالی، در فصول زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ و ۱۴۰۱-۱۴۰۰ با استفاده از طرح لاتیس سه‌گانه (۱۰×۱۰) در شرایط معمولی با سه تکرار انجام شد. آزمایش در ۳۰۰ کرت، هر یک دارای چهار خط، با فاصله ۰/۲۵ متر و با طول یک متر اجرا شد.

جمع‌آوری داده‌های فنوتیپی

در این آزمایش صفات تعداد روز تا سنبله‌دهی[3]، تعداد روز تا گلدهی[4]، تعداد روز تا رسیدگی کامل[5] و طول دوره پرشدن دانه[6] (از اینجا به بعد به‌ترتیب به اختصار DH، DF، DFM و GFP) و همچنین صفات عملکرد دانه[7]، عملکرد بیولوژیک[8] و وزن هزار دانه[9] (از اینجا به بعد به‌ترتیب به اختصار BY، GY و TKW) مورد ارزیابی قرار گرفتند. فاصله تعداد روز از زمان کاشت تا رسیدن به مرحله فنولوژیکی مدنظر (Zadoks et al. 1974) با در نظر گرفتن ورود ۵۰ درصد گیاهان هر کرت آزمایشی به هر یک از مراحل فنولوژیکی و با حذف اثر حاشیه، به‌عنوان زمان وقوع آن مرحله نموی برای هر ژنوتیپ ثبت شد. همچنین عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و وزن هزار دانه بعد از رسیدگی و برداشت کرت‌ها به‌وسیله کمباین، برای هر دو سال اندازه‌گیری شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

بهترین تخمین‌های ناریب خطی[10] (BLUEs)، بهترین پیش‌بینی‌های ناریب خطی[11] (BLUPs) و مؤلفه‌های واریانس[12] برای تجزیه مرکب (معادله ۱) با استفاده ازنرم‌افزار META-R (Alvarado et al. 2020) و بسته LME4 در نرم‌افزار R (Bates et al. 2015) برآورد شدند. فرض تصادفی برای اثر ژنوتیپ، امکان محاسبه وراثت‌پذیری عمومی را فراهم می‌کند. با این حال ژنوتیپ‌ها در هنگام محاسبه BLUEها به‌عنوان اثر ثابت در نظر گرفته می‌شوند.

$$Y_{ijk} = \mu + Yr_i + Rep_j(Yr_i) + Block_k(Yr_i Rep_j) + Gen_l + Yr_i \times Gen_l + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

[1] Best Linear Unbiased Prediction
[2] Normalized difference vegetation index
[3] Days to Heading
[4] Days to Flowering
[5] Days to Full Maturity
[6] Grain Filling Period
[7] Grain Yield
[8] Biological Yield
[9] Thousand-Kernel Weight
[10] Best Linear Unbiased Estimates
[11] Best Linear Unbiased Predictions
[12] Variance Components

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

که در این معادله Y_{ijk} مقدارصفت مورد نظر، μ اثر میانگین کل، Yr_i اثر سال iام، $Rep_j(Yr_i)$ اثر تکرار jام درون سال iام، $Block_k$ اثر بلوک ناقص kام درون سال iام، تکرار jام، Gen_l اثر ژنوتیپ lام، $Yr_i \times Gen_l$ اثر متقابل سال × ژنوتیپ هستند. ε_{ijkl} اثر خطای مربوط به سال iام، تکرار jام، بلوک ناقص kام و ژنوتیپ lام که فرض می‌شود به‌صورت مستقل و هم توزیع[1] (i.i.d) از توزیع نرمال با میانگین صفر و واریانس σ^2_ε پیروی کند. وراثت‌پذیری عمومی هر صفت در تجزیه مرکب مطابق معادله (۲) محاسبه شد:

$$H^2 = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_g + \sigma^2_{ge}/nYr + \sigma^2_\varepsilon/(nYr \times nRep)} \quad (۲)$$

در این معادله، σ^2_ε، σ^2_g و σ^2_{ge} به‌ترتیب، مؤلفه‌های واریانس خطا، ژنوتیپ و اثر متقابل ژنوتیپ × سال، nYr و nRep به‌ترتیب، تعداد سال‌ها و تکرارها هستند. نحوه توزیع صفات، محاسبه ضرایب همبستگی پیرسون (r_p) بین صفات مورد مطالعه و همچنین نمایش نمودارهای مربوطه با استفاده از بسته‌های psych، ggpubr و ggplot2 در محیط R (R Core Team 2018) انجام شد. همبستگی ژنتیکی (ρ_g) بین صفات، طبق آنچه توسط Alvarado et al. (2020) گزارش شده است، برآورد شد. به‌طوری که، مدل به‌صورت جداگانه برای صفت i، برای صفت j و برای مجموع هر دو صفت i و j برازش داده می‌شود. سپس برآوردی از کوواریانس ژنوتیپی بین صفات i و j به‌دست می‌آید، بصورت زیر:

$$\sigma^2_{g_{ij}} = \frac{1}{2}\left(\sigma^2_{g_{i+j}} - \sigma^2_{g_i} - \sigma^2_{g_j}\right) \quad (۳)$$

که $\sigma^2_{g_{i+j}}$ کوواریانس ژنوتیپی مجموع صفات i و j است؛ و $\sigma^2_{g_i}$ و $\sigma^2_{g_j}$ به‌ترتیب، واریانس ژنوتیپی صفات i و j هستند. در نهایت همبستگی ژنتیکی بین صفات i و j به صورت زیر محاسبه می‌شود:

$$\rho_{g_{ij}} = \frac{\sigma^2_{g_{ij}}}{\sigma_{g_i}\sigma_{g_j}} \quad (۴)$$

[1] independent and identically distributed

σ_{g_i} و σ_{g_j} جذر واریانس‌های ژنوتیپی صفات i و j است.

ژنوتیپ‌سنجی از طریق توالی‌یابی[2] (GBS) و فراخوانی SNPها[3]

تهیه و توالی‌یابی کتابخانه‌های GBS برای گندم ایرانی پیش‌تر توسط Alipour et al. (2017)، شرح داده شده‌است. به‌طور خلاصه در این فرآیند پس از برش خوانش‌های توالی یابی شده به‌طول ٦٤ جفت باز و گروه‌بندی آن‌ها در تگ‌های توالی[4]، SNPها بر اساس هم‌ترازسازی داخلی[5] که اجازه حداکثر سه جفت باز عدم تطابق[6] را می‌داد، شناسایی شدند. برای فراخوانی SNPها از پایپ‌لاین GBS که با نام UNEAK[7] شناخته می‌شود، استفاده شد و خوانش‌هایی که امتیاز کیفیت پایینی (کمتر از ۱۵) داشتند، حذف شدند. جانهی داده‌ها[8] با استفاده از BEAGLE نسخه ۳,۳,۲ (Browning et al. 2009) و ژنوم مرجع w7984 انجام شد (Alipour et al. 2019). در نهایت SNPهایی با هتروزیگوسیتی کمتر از ۱۰٪ و فراوانی آلل جزئی بیشتر از ۱٪ برای تجزیه و تحلیل‌های بعدی در نظر گرفته شدند.

انتخاب ژنومی و راهبردها

برای پیش‌بینی ژنومی، هفت مدل شامل بهترین پیش‌بینی ناریب خطی ژنومی (GBLUP)، بهترین پیش‌بینی ناریب خطی رگرسیون ریج[9] (RRBLUP) و مدل‌های بیزی شامل BayesA، BayesB، BayesC، BayesRR[10] و BayesLASSO[11] استفاده شدند. مروری کوتاه بر این مدل‌ها، توسط Juliana et al. (2017) and Plavšinet al. (2021) ارائه شده است. دو راهبرد انتخاب ژنومی شامل ۱- اجرای مدل‌های انتخاب ژنومی بدون متغیر کمکی (S_1=GS) و ۲- اضافه کردن متغیرهای کمکی DF و DH به مدل‌ها (S_2DH=GS+DH و S_2DF=GS+DF)، برای پنج صفت (DFM

[2] Genotyping by sequencing
[3] Single Nucleotide Polymorphisms
[4] Sequence tags
[5] Internal alignment
[6] Mismatch
[7] Universal Network-Enabled Analysis Kit
[8] Imputation
[9] Ridge-Regression Best Linear Unbiased Prediction
[10] Bayesian Ridge Regression
[11] Bayesian Least Absolute Shrinkage and Selection Operator

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

،GFP ،BY ،GY و TKW)، به‌طور جداگانه مورد بررسی قرار گرفتند. متغیرهای کمکی به‌عنوان اثر ثابت در مدل‌های راهبرد دوم گنجانده شدند. برای اجرا و برازش مدل‌های بیزی، فرایند نمونه‌گیری زنجیره مارکوف مونت کارلو[1] (MCMC) با ۱۰۰۰۰ تکرار[2] انجام شد که طی آن، ۱۰۰۰ تکرار ابتدایی به‌عنوان تکرارهای حذف شده یا سوخته (burn-ins) در نظر گرفته شدند تا مدل به حالت تعادل برسد. برای ارزیابی صحت پیش‌بینی مدل‌ها، از فرایند اعتبارسنجی متقابل پنج‌بخشی[3] ، با ۱۰ تکرار استفاده شد. در این فرایند جمعیت به‌طور مساوی به پنج زیرجمعیت تقسیم شد، به‌طوری که چهار زیرجمعیت (۸۰٪) به‌عنوان مجموعه آموزشی (شامل داده‌های فنوتیپی و نشانگری) برای آموزش مدل و یک زیرجمعیت (۲۰٪) به‌عنوان مجموعه تایید یا اعتبارسنجی (تنها شامل داده‌های نشانگرها) برای پیش‌بینی استفاده شد. میانگین ضریب همبستگی پیرسون بین ارزش‌های اصلاحی ژنومی پیش‌بینی شده (GEBVs) و مقادیر فنوتیپی مشاهده شده در فرایند اعتبارسنجی متقابل پنج بخشی و تکرارها، به‌عنوان صحت پیش‌بینی مدل‌ها (معیار ارزیابی عملکرد مدل‌ها) برای صفت مد نظر گزارش شد. برای اجرای GS از نرم‌افزار iPat (Chen and Zhang 2018) و بسته‌های "rrBLUP" (Endelman 2011) و "BGLR" (Pérez and de los campos 2014) در R استفاده شد.

[1] Markov Chain Monte Carlo
[2] Iterations
[3] Five-Fold Cross-Validation

نتایج

ارزیابی داده‌های فنوتیپی

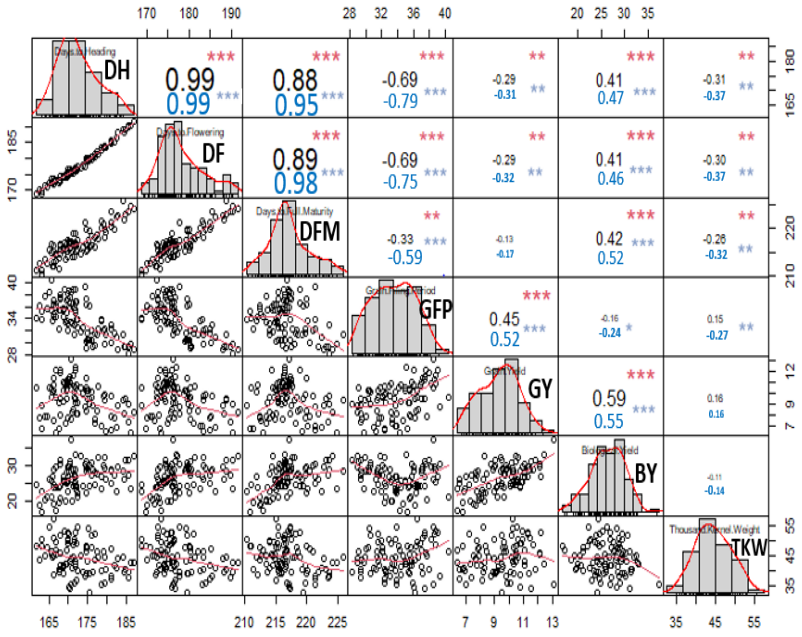
تجزیه واریانس مرکب تفاوت معنی‌داری را در بین ژنوتیپ‌ها برای تمامی صفات مورد مطالعه شناسایی کرد ($p <$ ۰/۰۰۱). اثر متقابل ژنوتیپ × سال نیز برای تمامی صفات به‌طور قابل توجهی معنی‌دار بود ($p <$ ۰/۰۰۱). همچنین اثر سال در سطوح معنی‌داری مختلف برای همه صفات معنی‌دار بود (جدول ۱). وراثت‌پذیری صفات از ۶۹٪ (متعلق به صفت GFP) تا ۹۷٪ (صفت DH) متغیر بود (جدول ۱). بر اساس نتایج همبستگی فنوتیپی (r_p)، صفات DH و DF به‌عنوان متغیر کمکی در این مطالعه، علاوه بر همبستگی بسیار بالا با یکدیگر، با صفات TKW (به‌ترتیب r_p =−۰/۳۱** و r_p =−۰/۳۰**)، GFP (r_p =−۰/۶۹***) و (r_p =−۰/۶۹***) و GY (r_p =−۰/۲۹** و r_p =−۰/۲۹**) همبستگی منفی معنی‌دار و با صفات DFM (r_p =۰/۸۸***) و (r_p =۰/۸۹***) و BY (r_p =۰/۴۱*** و r_p =۰/۴۱***) همبستگی مثبت معنی‌دار داشتند. در این خصوص الگوی همبستگی‌های ژنتیکی(ρ_g) نیز مشابهت زیادی با همبستگی‌های فنوتیپی داشت (شکل ۱). همچنین همبستگی فنوتیپی و ژنتیکی مثبت و معنی‌دار، بین GY با صفات GFP (r_p = ۰/۴۵*** و ρ_g =۰/۵۲***) و BY (r_p =۰/۵۹*** و ρ_g =۰/۵۵***) وجود داشت. پایین‌ترین همبستگی بین صفات TKW و BY (r_p =−۰/۱۱ و ρ_g =−۰/۱۴) مشاهده شد (شکل ۱).

جدول ۱- تجزیه واریانس مرکب، وراثت‌پذیری عمومی و ضریب تغییرات صفات کمی گندم نان در قالب طرح لاتیس جزئی متعادل سه گانه ۱۰×۱۰، در دوسال زراعی (۱۳۹۹-۱۴۰۱) و سه تکرار

	میانگین مربعات						
منبع تغییرات	تعداد روز تا سنبله‌دهی	تعداد روز تا گلدهی	تعداد روز تا رسیدگی کامل	طول دوره پر شدن دانه (روز)	وزن هزار دانه (g)	عملکرد دانه (t/ha)	عملکرد بیولوژیک (t/ha)
سال	۰/۶۶**	۳/۱۱***	۸/۷۱**	۴/۷۲*	۱/۱۷*	۲/۶۷**	۱۴/۹۲**
ژنوتیپ	۳۶/۴۳***	۲۸/۰۱***	۹/۷۵***	۶/۴۵***	۲۳/۶۸***	۲/۱۰***	۱۲/۱۲***
ژنوتیپ × سال	۱/۴۶***	۲/۳۳***	۱/۶۰***	۴/۴۸***	۴/۷۹***	۰/۳۸***	۲/۲۶***
باقیمانده	۱/۹۳	۱/۸۱	۳/۰۷	۳/۵۸	۱۶/۱۰	۰/۷۳۵	۷/۶۵
میانگین کل	۱۷۲/۹۶	۱۸۷/۰۱	۲۱۷/۰۳	۳۳/۸۴	۴۴/۱۵	۹/۳۷	۲۶/۱۷
وراثت پذیری ٪	۹۷	۹۵	۸۸	۶۹	۸۲	۸۷	۸۳
ضریب تغییرات ٪	۰/۸۰	۰/۷۵	۰/۸۱	۵/۵۹	۹/۰۸	۹/۱۵	۱۰/۵۷

*، **، و ***: به‌ترتیب اختلاف معنی‌دار در سطح ۵، ۱ و ۰/۱ درصد

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]



شکل ۱ – ماتریس نمودار پراکندگی و توزیع‌های فنوتیپی به همراه همبستگی‌های فنوتیپی (مثلث بالایی، فونت مشکی) و ژنتیکی (مثلث بالایی، فونت آبی) بین صفات مورد مطالعه گندم نان (DH: تعداد روز تا سنبله‌دهی، DF: تعداد روز تا گلدهی، DFM: تعداد روز تا رسیدگی کامل، GFP: طول دوره پرشدن دانه، GY: عملکرد دانه، BY: عملکرد بیولوژیک و TKW: وزن هزار دانه). *: P < ۰/۰۵، **: P < ۰/۰۱ و ***: P < ۰/۰۰۱.

جدول ۲– تعداد و پراکنش SNPها بر روی کروموزوم‌ها و ژنوم‌ها

کروموزوم	ژنوم		
	A	B	D
۱	۲۸۲۶	٤٦۰۳	۱۱٤۰
۲	٤۳۰۲	۵۷۲۵	۱۳۹۹
۳	۲۷٤۵	۵۹٤۵	۸۲۲
٤	٤۳۳۰	۲۲۹۳	٤۵۲
۵	۳۰٤۸	٤۹۷۱	۷۸۱
٦	۳۰۷۵	۵٦۳٤	۸۵۹
۷	٤٤٤۹	٤۹۹۸	۹۹۵
جمع	۲٤۷۷۵	۳٤۱٦۹	٦٤٤۸
جمع کل*	٦۵۹٤۸		

*: با احتساب ۵۵٦ نشانگر ناشناخته

ارزیابی نشانگرهای SNP

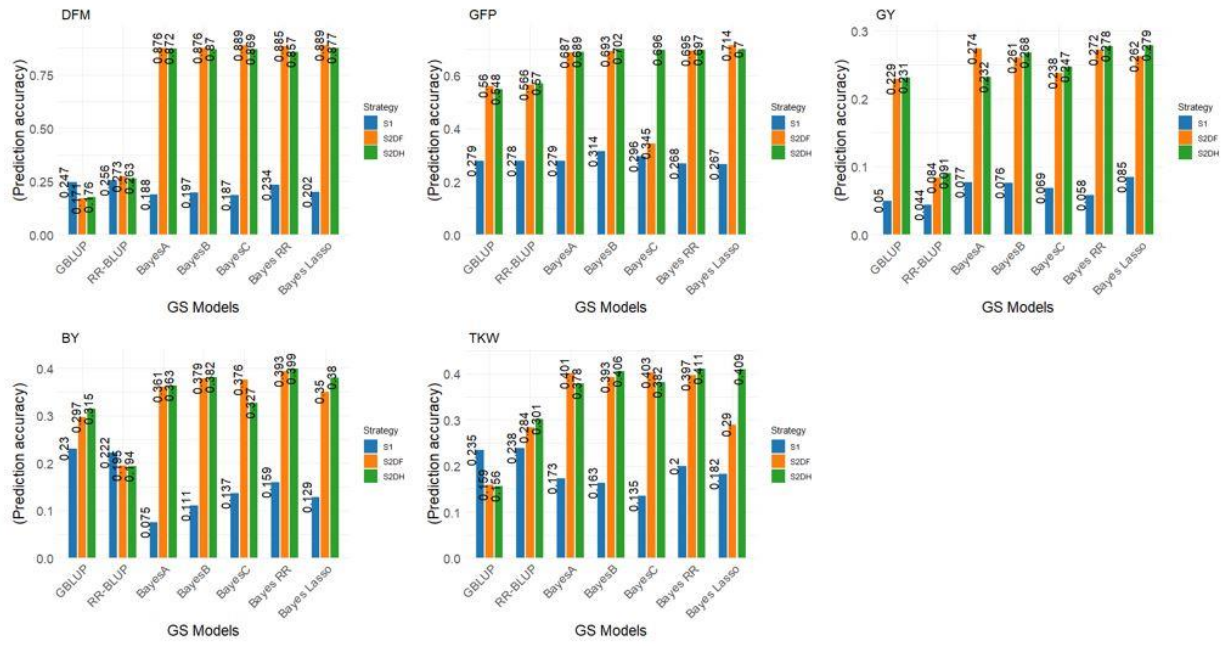
بر اساس پالایش داده‌ها مطابق با آنچه در مواد و روش‌ها ذکر شد، تعداد کل SNPهای صحیح فراخوانی شده با در نظر گرفتن ۲۰ درصد داده‌های گم شده برابر با ٦۵۹٤۸ نشانگر بود که حدودا ۳۸ درصد آن‌ها (۲٤۷۷۵ نشانگر) بر روی ژنوم A، ۵۲ درصد (۳٤۱٦۹ نشانگر) روی ژنوم B و ۱۰ درصد (٦٤٤۸ نشانگر) روی ژنوم D قرار داشتند (جدل ۲). بیشترین تعداد نشانگرهای SNP بر روی کروموزوم دوم و سوم ژنوم B و کمترین تعداد برروی کروموزوم چهارم ژنوم D قرار داشتند.

عملکرد مدل‌های انتخاب ژنومی و مقایسه راهبردها

بر اساس نتایج مدل‌های انتخاب ژنومی، صحت پیش‌بینی مدل‌ها در S_1 از ۰/۰٤٤ (برای GY) تا ۰/۳۱٤ (برای GFP)، در S_2DF از ۰/۰۸٤ (برای GY) تا ۰/۸۸۹ (برای DFM) و در S_2DH از ۰/۰۹۱ (برای GY) تا ۰/۸۷۷ (برای DFM) متغیر بود (شکل ۲). بنابراین، صحت‌های پیش‌بینی قابل توجهی در راهبرد اول مشاهده نشد. برای صفت GY، در S_1 بیشترین صحت پیش‌بینی، ۰/۰۸۵ (متعلق به مدل BayesLASSO) بود، اما صحت پیش‌بینی این مدل در S_2DH (۰/۲۷۹) و در S_2DF (۰/۲٦۲) به‌ترتیب حدود ۳/۲ و ۳

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

برابر ارتقاء یافت. همچنین مقدار ارتقاء نسبت به کمترین صحت پیش‌بینی در S_1 (۰/۰٤٤ مربوط به مدل RRBLUP) ٦/۳ برابر بود (شکل ۲). در خصوص صفت TKW، مقدار بیشترین صحت پیش‌بینی در S_1، از ۰/۲۳۸ (مربوط به RRBLUP)، به ۰/۲۸٤ در S_2DF و ۰/۳۰۱ در S_2DH افزایش یافت (نسبت به مدل مشابه در S_1). همچنین مقدار بیشترین صحت پیش‌بینی در بین همه مدل‌ها (۰/٤۱۱) که متعلق به BayesRR در S_2DH بود، نسبت به بیشترین صحت پیش‌بینی (۰/۲۳۸ مربوط به RRBLUP) و کمترین صحت پیش‌بینی (۰/۱۳۵ مربوط به BayesC) در S_1، به‌ترتیب حدود ۱/۷ و ۳ برابر ارتقاء یافت (شکل ۲). برای صفت BY، در S_1 بیشترین صحت پیش‌بینی (۰/۲۳۰) مربوط به مدل GBLUP بود، اما بیشترین صحت پیش‌بینی برای همین مدل در S_2DH و S_2DF به‌ترتیب، به ۰/۲۹۷ و ۰/۳۱۵ افزایش یافت. افزون بر این، مقدار بیشترین صحت پیش‌بینی در S_2DH (۰/۳۹۹ متعلق به BayesRR)، نسبت به بیشترین صحت پیش‌بینی (۰/۲۳۰ مربوط به مدل GBLUP) و کمترین صحت پیش‌بینی در S_1 (۰/۰۷۵ متعلق به BayesA)، به‌ترتیب ۱/۷ و ۵/۳ برابر ارتقاء یافت (شکل ۲). برای صفت DFM، مقدار بیشترین صحت پیش‌بینی در S_1 (۰/۲۵٦ مربوط به RRBLUP)، در مقایسه با همین مدل در S_2DH و S_2DF، به‌ترتیب به ۰/۲۷۳ و ۰/۲٦۳ افزایش یافت. اما بیشترین صحت پیش‌بینی در S_2DF (حدود ۰/۸۸ متعلق به مدل‌های BayesLASSO، BayesC و BayesRR) نسبت به بیشترین (۰/۲۵٦) و کمترین صحت پیش‌بینی در S_1 (حدود ۰/۱۸ متعلق به مدل‌های BayesC و BayesA)، به‌ترتیب حدود ۳/٤ و ٤/۷ برابر ارتقاء داشت (شکل ۲). برای صفت GFP، بالاترین صحت در S_1 ۰/۳۱٤ (متعلق به BayesB) بود، اما صحت پیش‌بینی این مدل در S_2DF (۰/٦۹۳) و S_2DH (۰/۷۰۲) حدود ۲/۲ برابر افزایش یافت. مقدار ارتقاء بیشترین صحت پیش‌بینی در S_2DF (۰/۷۱٤ متعلق به BayesLASSO) در مقایسه با بیشترین (۰/۳۱٤) و کمترین صحت پیش‌بینی (حدود ۰/۲٦ متعلق به مدل‌های BayesRR وBayesLASSO) در S_1، به‌ترتیب ۲/۲ و ۲/٦ برابر بود. شایان ذکر است که S_2DF و S_2DH در اکثر موارد، تقریباً تاثیر مشابهی در بهبود صحت پیش‌بینی مدل‌ها داشتند (شکل ۲).



شکل ۲- نمودار مقایسه صحت پیش‌بینی مدل‌های انتخاب ژنومی برای صفات مورد مطالعه گندم نان (DFM: تعداد روز تا رسیدگی کامل، GFP: طول دوره پرشدن دانه، GY: عملکرد دانه، BY: عملکرد بیولوژیک و TKW: وزن هزار دانه؛ S_1: مدل پیش‌بینی ژنومی بدون متغیر کمکی، S_2DH : مدل انتخاب ژنومی همراه با متغیر کمکی تعداد روز تا سنبله دهی (DH)، S_2DF: مدل انتخاب ژنومی همراه با متغیر کمکی تعداد روز تا گلدهی (DF)).

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

بحث

فنوتیپ سنجی، وراثت‌پذیری و همبستگی صفات

بر اساس نتایج تجزیه مرکب، اثر مؤلفه‌های ژنوتیپ و سال بر روی صفات از نظر آماری به‌طور معنی‌داری تایید شد (جدول ۱). این موضوع نشان‌دهنده تأثیر تنوع موجود در ژنوتیپ‌ها بر صفات مورد مطالعه و همچنین احتمال نقش عوامل محیطی مانند دما، بارندگی و سایر شرایط محیطی در تغییرات فنوتیپی مشاهده شده بین سال‌ها است (Lobell et al. 2011). معنی‌دار بودن اثر متقابل ژنوتیپ در سال برای تمام صفات، بیانگر تفاوت در پاسخ و واکنش ژنوتیپ‌های مختلف به تغییرات شرایط محیطی در سال‌های مختلف است. این نتایج با نتایج مطالعات پیشین (Tomar et al. 2021; Alipour et al. 2021; Rahimi et al. 2019a) همخوانی داشت.

به غیر از صفت GFP با وراثت‌پذیری متوسط (۶۹٪)، بقیه صفات مورد مطالعه و همچنین متغیرهای کمکی، وراثت‌پذیری بالایی (>۸۰ ٪) نشان دادند (Singh 2001). این نتیجه، نشان‌دهنده کیفیت بالای اندازه‌گیری‌های فنوتیپی و پتانسیل پیش‌بینی قابل توجه صفات است (Tomar et al. 2021). افزون بر این، انتخاب بر اساس چنین صفاتی به‌دلیل مطابقت نزدیک فنوتیپ و ژنوتیپ نسبتا آسان است (Singh 2001; Berrnardo 2002). این امر فرایند اصلاح را تسهیل کرده و پیش‌بینی دقیق‌تر را ممکن می‌سازد. وراثت‌پذیری و همبستگی بین صفات از عوامل مهم برای دستیابی به صحت پیش‌بینی بالاتر محسوب می‌شوند (Rutkoski et al. 2016; Tomar et.al. 2021).

در این مطالعه، متغیرهای کمکی DH و DF با تمام صفات همبستگی فنوتیپی و ژنتیکی مثبت یا منفی معنی‌داری داشتند. بالاترین همبستگی آن‌ها، با صفات DFM و GFP بود (شکل ۱). تصور بر این است صفت زودرسی در گندم ممکن است اثر منفی بر عملکرد و اندازه دانه داشته باشد. در صورتی که سنبله‌دهی اگر زود هنگام باشد، با توجه به اینکه زمان بیشتری برای دوره پرشدن دانه فراهم می‌کند در افزایش وزن دانه و عملکرد مؤثر است (Armion et al. 2020). علاوه بر این سنبله‌دهی زود هنگام یک سازوکار مهم برای فرار از شرایط تنش انتهایی در زمان دوره پرشدن دانه است (Tewolde et al. 2006; Sharma and Smith, 1986). همبستگی منفی بین صفت DH و GY در دیگر مطالعات، (مانند Ullah et al. 2018; Rahimi et al. 2019b; Gill et al. 2021) گزارش شده است. اطلاع از زمان رسیدگی نیز اهمیت زیادی دارد، زیرا محصولاتی مانند گندم در معرض مشکلاتی نظیر جوانه‌زنی پیش از برداشت، ورس و تنش‌های زیستی قرار می‌گیرند که می‌تواند در طی فرایند رسیدگی موجب کاهش عملکرد شود. همان‌طور که انتظار می‌رفت همبستگی مثبت معنی‌دار بین GY و GFP ($r_p = ۰/٤٥^{***}$ و $\rho_g = ۰/٥٢^{***}$) وجود داشت، که نتایج تقریبا مشابهی در دیگر مطالعات مانند Rahimiet Mohammadi Gonbad et al. (2016) and al. (2019a) گزارش شده است. طولانی‌تر شدن دوره پر شدن دانه منجر به افزایش زمانِ انباشت مواد فتوسنتزی در دانه و فراهم شدن فرصت بیشتر برای بهره‌برداری گیاه از منابع موجود و در نتیجه افزایش عملکرد خواهد شد (Amjadi et al. 2023).

ژنوتیپ‌سنجی و نشانگرهای SNP

مطابق با گزارش‌های قبلی، ژنوم D دارای تعداد کمی SNP است، در حالی‌که بیشترSNPها در ژنوم‌های B و A قرار دارند (Javid et al. 2025; Rahimi et al. 2019a; Armion et al. 2020)، نتایج ما نیز با این یافته‌ها مطابقت داشت. به نظر می‌رسد ارتباط مستقیمی بین اندازه کروموزوم و چگالی SNP وجود دارد (Berkman et al. 2013). با افزایش اندازه کروموزوم و توالی بازهای نوکلئوتیدی روی آن، احتمال جهش و ایجاد SNPهای جدید روی ژنوم A و B بیشتر خواهد شد. از سوی دیگر، فراوانی بیشتر SNPها در ژنوم B احتمالا ناشی از فرآیندهای تکاملی متعددی (Alipour et al. 2020; Mourad et al. 2020 ; Rabieyan et al. 2023) از جمله منشاء گرفتن این ژنوم از جمعیت‌های وحشی با تنوع ژنتیکی بالاتر و گلوگاه ژنتیکی کمتر در فرایند انتقال ژنوم B به گندم نان است (Avni et al. 2017; Pont et al. 2019). افزون بر این تنوع بالاتر کشف شده در ژنوم‌های B و A می‌تواند به دو عامل عمده نسبت داده شود: ۱- جریان ژنی از *T. turgidum* در مقابل عدم وجود آن از *Ae. tauschii* به *T. aestivum* ؛ ۲- تاریخچه تکاملی قدیمی‌تر ژنوم‌های B و A نسبت به ژنوم D (Dvorak et al. 2006 ؛ Jordan et al. 2015).

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

نقش راهبردهای انتخابی در بهینه‌سازی مدل‌های GS

اضافه کردن صفات ثانویه یا متغیرهای کمکی به مدل‌های تک متغیره و چند متغیره، می‌تواند صحت پیش‌بینی مدل‌ها را افزایش دهد (Rutkoski et al. 2016; Sun et al. 2017; Crain et al. 2018; Lozada and Carter 2020). بر اساس اطلاعات ما، صفات ارتفاع، تعداد روز تا سنبله‌دهی، اطلاعات فیزیولوژیکی، متغیرهای محیطی، نسبت تحمل، نسبت تنش و شاخص نرمال شده تفاوت پوشش گیاهی به‌عنوان اثرات ثابت جهت افزایش صحت پیش‌بینی و بهینه‌سازی مدل‌های GS، در برخی از مطالعات مورد استفاده قرار گرفتند (Jarquin et al. 2014; Haghighattalab et al. 2016; Pierre et al. 2016; Rutkoski et al. 2016; Sun et al. 2017; Crain et al. 2018; Shabannejad et al. 2020; Guo et al. 2020). در این تحقیق، افزودن متغیر کمکی DF و DH به مدل‌ها در راهبرد دوم، باعث ارتقاء قابل توجه صحت پیش‌بینی اکثر مدل‌های GS در همه صفات مورد مطالعه نسبت به راهبرد اول (بدون متغیر کمکی) شد (شکل ۲). همچنین، افزایش‌های ۵ تا ٦ برابریِ صحت پیش‌بینی در راهبرد دوم نسبت به راهبرد اول، به‌ترتیب برای BY و GY قابل توجه بود، چراکه در راهبرد اول مدل‌ها عملکرد مناسبی نداشتند و در نتیجه صحت‌های پیش‌بینی مناسبی به‌دست نیامد. جالب توجه اینکه، برای صفات GY و GFP در راهبرد دوم بهبود صحت پیش‌بینی به گونه‌ای بود که مقدار پایین‌ترین صحت‌های پیش‌بینیِ مدل‌ها در راهبرد دوم، از بالاترین صحت در راهبرد اول بیشتر بود، این نشان‌دهنده نقش مؤثر متغیرهای کمکی استفاده شده در این تحقیق، در بهبود صحت پیش‌بینی مدل‌ها بود (شکل ۲). ترکیب متغیرهای کمکی و صفات ثانویه همبسته و با وراثت‌پذیری بالا برای بهبود توانایی پیش‌بینی عملکرد دانه ایده‌آل است (Crain et al. 2017; Lozada and Carter, 2020). هر دو متغیر کمکی و اکثر صفات هدف این مطالعه وراثت پذیری بالایی داشتند. همان‌طور که انتظار می‌رفت، در صفاتی که همبستگی بالاتری با متغیرهای کمکی داشتند، یعنی DFM و GFP صحت پیش‌بینی بالاتری مشاهده شد (شکل ۱و۲). بهبود ۷۰ درصدی صحت پیش‌بینی عملکرد گندم، با اضافه کردن اثرات ثابت به مدل‌های GS گزارش شده‌است (Sun et al. 2017). صحت پیش‌بینی با افزایش اندازه جمعیت آموزشی می‌تواند افزایش یابد (Asoro et al. 2011). در برخی جمعیت‌های کوچک، احتمالا به دلیل تنوع و تعداد کمترِ داده‌ها، مدل به خوبی آموزش نمی‌بیند و این می‌تواند بر صحت پیش‌بینی تاثیر منفی داشته باشد. گنجاندن صفات و محیط‌های همبسته در مدل‌های پیش‌بینی می‌تواند محدودیت یک جمعیت آموزشی کوچک را جبران کند (Gill et al. 2021) و صحت پیش‌بینی پایین در برخی جمعیت‌های کوچک را افزایش دهد. متغیرهای کمکی می‌توانند بخشی از واریانس باقی‌مانده را توضیح دهند و خطای آزمایش را کاهش دهند (Alvarado et al. 2020). این ویژگی می‌تواند توانایی مدل‌های انتخاب ژنومی را در جداسازی سیگنال ژنتیکی از نویز محیطی ارتقاء دهد. در نتیجه، برآورد اثرات ژنتیکی واقعی نشانگرها با دقت بیشتری انجام می‌شود و صحت پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی ژنومی افزایش می‌یابد. همچنین، برخی متغیرها ممکن است با ژن‌هایی که در کنترل یک صفت یا صفات دیگر دخیل هستند، همبستگی داشته باشند. همبستگی ژنتیکی تخمینی از اثر ژنتیکی افزایشی است که بین یک جفت صفت مشترک است. بسیاری از صفات مهم، همبستگی مثبت یا منفی دارند زیرا توسط ژن‌های یکسانی کنترل می‌شوند (Alvarado et al. 2020). برای مثال، ژن‌های مرتبط با صفت DF بر روی تمام کروموزوم‌های گندم توزیع شده‌اند و به خوبی ثابت شده است، آن‌ها نقش‌های اضافی و فراتر از زمان گلدهی دارند و با صفات مختلف از جمله صفات مرتبط با عملکرد در ارتباط هستند (Worland, 1996; Snape et al. 2001; Cockram et al. 2007, Kamran et al. 2014). بنابراین، متغیر کمکی اگر به درستی انتخاب شود، می‌تواند به مدل کمک کند تا اثرات پیچیده ژنتیکی را با دقت بیشتری شناسایی کند.

عملکرد مدل‌های GS و مقایسه آن‌ها

انتخاب بهترین مدل GS به حداکثر توانایی پیش‌بینی و بازده محاسباتی یک مدل در طیف گسترده‌ای از صفات و مجموعه داده‌ها بستگی دارد (Ali et al. 2020). در مطالعه حاضر، نه تنها مدل‌های بیزی در راهبرد دوم برای تمام صفات بهتر عمل نمودند، بلکه در بیشتر موارد نسبت به راهبرد اول ارتقاء چشمگیری داشتند. با این حال در مجموع، مدل‌های BayesLASSO و BayesRR برای بیشتر صفات مورد مطالعه، بالاترین یا نزدیک به بالاترین صحت‌های پیش‌بینی را ارائه کردند (شکل ۲). مدل‌های

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

بیزی به‌دلیل استفاده از توزیع‌های احتمال مختلف، انعطاف‌پذیری بیشتری در مدل‌سازی تاثیرات ژنومی دارند و می‌توانند اثرات متفاوت نشانگرها را با دقت بیشتر شبیه‌سازی کنند. بنابراین، این مدل‌ها فرض واقع‌گرایانه‌تری از نشانگرها دارند. هنگامی که تعداد QTLها کاهش و اثر آن‌ها افزایش می‌یابد، روش‌های بیزی می‌توانند نتایج بهتری ارائه دهند (Daetwyler et al. 2010). در بعضی از صفات در راهبرد دوم، عملکرد برخی مدل‌های بیزی نسبت به مدل‌های GBLUP یا RRBLUP تقریباً مشابه بود و یا با یکدیگر در رقابت بودند (شکل ۲). مانند صفات عملکرد دانه (مدل‌های GBLUP و BayesA)، عملکرد بیولوژیک (مدل‌های GBLUP و BayesC) و وزن هزار دانه (مدل‌های RRBLUP و BayesLASSO). زمانی‌که تعداد زیادی از ژن‌ها با اثرات کم وجود داشته باشند، روش RRBLUP برتر است و نتایج قابل اعتمادتری را برای QTLهای با اثرات کوچک نشان می‌دهد (Tibshirani 1996; Luan et al. 2009). همچنین RRBLUP و GBLUP از نظر ریاضی معادل هستند (Meuwissen et al. 2001; Juliana et al. 2017). وقتی تعداد QTLهای مؤثر بر صفت زیاد باشد، روش GBLUP مشابه و یا حتی بهتر از روش‌های بیزی عمل می‌کند (Habier et al. 2007; Meuwissen, 2009; Daetwyler et al. 2010).

نتیجه‌گیری کلی

تولید پایدار غذا در آینده با توجه به پیش‌بینی افزایش جمعیت و محدودیت منابع و زمین، یک چالش اساسی خواهد بود. بنابراین، برای پاسخ به این نیاز رو به رشد، افزایش قابل توجه پیشرفت ژنتیکی در برنامه‌های به‌نژادی ضروری است. ما دو راهبرد انتخاب ژنومی (GS) را مورد ارزیابی قرار دادیم و نقش متغیرهای کمکی را در بهینه‌سازی و بهبود صحت پیش‌بینی هفت مدل GS بررسی کردیم. نتایج نشان داد افزودن متغیرهای کمکی، شامل تعداد روز تا گلدهی (DF) و تعداد روز تا سنبله‌دهی (DH) به مدل‌های GS، می‌تواند عملکرد مدل‌ها و در نتیجه صحت پیش‌بینی آن‌ها را نسبت به استفاده صرف از این مدل‌ها ارتقاء دهد. افزون بر این، گنجاندن صفات همبسته در مدل‌های پیش‌بینی می‌تواند محدودیت یک جمعیت آموزشی کوچک را جبران کند. این یافته‌ها نشان می‌دهد که GS پتانسیل قابل توجهی برای بهبود دقت انتخاب صفات پیچیده در برنامه‌های اصلاحی گندم دارد، چرا که ارزش‌های اصلاحی ژنومی را با صحت بیشتری پیش‌بینی می‌کند، به‌ویژه در صورت بهینه‌سازی مدل‌ها. در نتیجه، راهبردهای به‌نژادی آینده باید بر افزایش کارایی برنامه‌های اصلاحی از طریق به حداکثر رساندن پیشرفت ژنتیکی تمرکز کنند.

منابع

Abdollahi Arpanahi R, Pakdel A, Zandi-Baghchehmaryam MB (2012) From Infinitesimal Model to Genomic Selection. Modern Genetics Journal 7:105-114. (In Farsi).

Ali M, Zhang Y, Rasheed A, Wang J, Zhang L (2020) Genomic prediction for grain yield and yield-related traits in chinese winter wheat. International journal of molecular sciences 21:1342.

Alipour H, Abdi H, Rahimi Y, Bihamta MR (2021) Dissection of the genetic basis of genotype-by-environment interactions for grain yield and main agronomic traits in Iranian bread wheat landraces and cultivars. Scientific reports 11:17742.

Alipour H, Bai G, Zhang G, Bihamta MR, Mohammadi V, Peyghambari SA (2019) Imputation accuracy of wheat genotyping-by-sequencing (GBS) data using barley and wheat genome references. PLoS One 14: e0208614.

Alipour H, Bihamta MR, Mohammadi V, Peyghambari SA, Bai G, Zhang G (2017) Genotyping-by-sequencing (GBS) revealed molecular genetic diversity of Iranian wheat landraces and cultivars. Frontiers in Plant Science 8:1293.

Alvarado G, Rodríguez FM, Pacheco A, Burgueño J, Crossa J, Vargas M, Pérez-Rodríguez P, Lopez-Cruz MA (2020) META-R: A software to analyze data from multi-environment plant breeding trials. The Crop Journal 8: 745-756.

Amjadi H, Hosseinpanahi F, Siosemardeh A (2023) Evaluation of grain filling rate and duration in wheat cultivars under different supplementary irrigation regimes. Plant Production and Genetics 4:59-70. (In Farsi).

Armion M (2020) Evaluation of Genomic Selection Model in Predicting Genomic Estimated Breeding Values of Quantitative traits and bread-making qualities in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Dissertation, University of Tehran, Iran.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

Asoro FG, Newell MA, Beavis WD, Scott MP, Jannink JL (2011) Accuracy and training population design for genomic selection on quantitative traits in elite North American oats. The Plant Genome 4:132-144.
Barton NH, Etheridge AM, Veber A (2017) The infinitesimal model: Definition, derivation, and implications. Theoretical Population Biology 118:50-73.
Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software 67:1-48.
Battenfield SD, Guzmán C, Gaynor RC, Singh RP, Peña RJ, Dreisigacker S, Fritz AK, Poland JA (2016) Genomic selection for processing and end-use quality traits in the CIMMYT spring bread wheat breeding program. Plant Genome 9:1-12.
Berkman PJ, Visendi P, Lee HC, Stiller J, Manoli S, Lorenc MT, Edwards D (2013) Dispersion and domestication shaped the genome of bread wheat. Plant biotechnology journal 11:564-71.
Bernardo R (2008) Molecular markers and selection for complex traits in plants: learning from the last 20 years. Crop Science 48: 1649–1664.
Bernardo R (2010) Breeding for quantitative traits in plants. Stemma Press, Woodbury, Minnesota, 1-411.
Browning BL, Browning SR (2009) A unified approach to genotype imputation and haplotype-phase inference for large data sets of trios and unrelated individuals. The American Journal of Human Genetics 84:210-223.
Chen CJ, Zhang Z (2018) iPat: intelligent prediction and association tool for genomic research. Bioinformatics 34:1925-1927.
CIMMYT (2021). International Maize and Wheat Improvement Center. Available at https://www.cimmyt.org/work/wheat-research. CIMMYT, Mexico City, Mexico.
Cockram J, Jones H, Leigh FJ, O'Sullivan D, Powell W, Laurie DA, Greenland AJ (2007) Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. Journal of experimental botany 58:1231-44.
Collard BC, Mackill DJ (2008) Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century. Philosophical Transactions of the Royal Society 363:557-572.
Crain J, Mondal S, Rutkoski J, Singh RP, Poland J (2018) Combining high-throughput phenotyping and genomic information to increase prediction and selection accuracy in wheat breeding. The Plant Genome 11:170043.
Crossa J, Campos GDl, Maccaferri M, Tuberosa R, Burgueño J, Pérez-Rodríguez P (2016) Extending the Marker × Environment Interaction Model for Genomic-Enabled Prediction and Genome-Wide Association Analysis in Durum Wheat. Crop Science 56: 2193-2209.
Cuevas J, Crossa J, Soberanis V, Perez-Elizalde S, Perez-Rodriguez P, Campos GL, et al. (2016) Genomic prediction of genotype × environment interaction kernel regression models. Plant Genome 9.
Daetwyler HD, Calus MPL, Pong-Wong R, Campos GDL, Hickey JM (2013) Genomic prediction in animals and plants: simulation of data, validation, reporting, and benchmarking. Genetics 193:347-365.
Daetwyler HD, Pong-Wong R, Villanueva B, Woolliams JA (2010) The impact of genetic architecture on genome-wide evaluation methods. Genetics 185:1021-1031.
de los Campos G, Hickey JM, Pong-Wong R, Daetwyler HD, Calus MP (2013) Whole-genome regression and prediction methods applied to plant and animal breeding. Genetics 193:327-345.
Dvorak J, Akhunov ED, Akhunov AR, Deal KR, Luo MC (2006) Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat. Molecular Biology and Evolution 23:1386-1396.
Eathington, SR, Crosbie TM, Edwards MD, Reiter RS, Bull JK (2007) Molecular markers in a commercial breeding program. Crop Science 47(S3): S154-S163.
Endelman JB (2011) Ridge regression and other kernels for genomic selection with R package rrBLUP. The Plant Genome 4:.
Fisher RA (1919) XV.-The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh 52:399-433.
Fujino K, Hirayama Y, Kaji R (2019) Marker-assisted selection in rice breeding programs in Hokkaido. Breeding Science 69:383-392.
Gill HS, Halder J, Zhang J, Brar NK, Rai TS, Hall C, Sehgal SK (2021) Multi-trait multi-environment genomic prediction of agronomic traits in advanced breeding lines of winter wheat. Front Plant Sci 12:709545.
Godin C, Mailliard A, Chassin A, Gardet O, Giraud A, Heumez E, et al. (2012) A study of genetic progress due to selection reveals a negative effect of climate change on bread wheat yield in France. European Journal of Agronomy 40:28-38.
Graybosch RA, Peterson CJ (2010) Genetic Improvement in Winter Wheat Yields in the Great Plains of North America. Crop Science 50: 1882-1890.
Guo J, Pradhan S, Shahi D, Khan J, Mcbreen J, Bai G, Murphy JP, Babar MA (2020) Increased Prediction Accuracy Using Combined Genomic Information and Physiological Traits in A Soft Wheat Panel Evaluated in Multi-Environments. Scientific reports 10:7023.
Habier D, Fernando RL, Dekkers JC (2007) The impact of genetic relationship information on genome-assisted breeding values. Genetics 177:2389-2397.
Haghighattalab A, Gonzalez Perez L, Mondal S, Singh D, Schinstock D, Rutkoski J, Ortiz-Monasterio I, Singh RP, Goodin D, Poland J (2016) Application of unmanned aerial systems for high throughput phenotyping of large wheat breeding nurseries. Plant Methods 12:35.
Heffner EL, Sorrells ME, Jannink JL (2009) Genomic Selection for Crop Improvement. Crop Science 49: 1-12.
Heffner EL, Jannink J, Sorrells ME (2011) Genomic selection accuracy using multifamily prediction models in a wheat breeding program. Plant Genome 4:65-75.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

Heslot, N., Jannink, J.-L. and Sorrells, M.E. (2015) Perspectives for Genomic Selection Applications and Research in Plants. Crop Science 55:1-12.
Jaggard KW, Qi A, Ober ES (2010) Possible changes to arable crop yields by 2050. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365:2835–2851.
Jannink JL, Lorenz AJ, Iwata H (2010) Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. Briefings in functional genomics 9:166-177.
Jarquin D, Crossa J, Lacaze X, Du Cheyron P, Daucourt J, Lorgeou J, Piraux F, Guerreiro L, Perez P, Calus M, Burgueno J (2014) A reaction norm model for genomic selection using high-dimensional genomic and environmental data. Theor Appl Genet 127:595-607.
Javid S, Bihamta MR, Omidi M, Abbasi AR, Alipour H, Ingvarsson PK, Poczai P (2025) Genome-wide association study (GWAS) uncovers candidate genes linked to the germination performance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress. BMC Genomics 26:5.
Jia Y, Jannink JL (2012) Multiple-trait genomic selection methods increase genetic value prediction accuracy. Genetics 192:1513-1522.
Jiang Y, Reif JC (2015) Modeling epistasis in genomic selection. Genetics 201:759-768.
Jordan KW, Wang S, Lun Y, Gardiner LJ, MacLachlan R, Hucl P, Wiebe K, Wong D, Forrest KL, IWGS Consortium, Sharpe AG, Sidebottom CH, Hall N, Toomajian C, Close T, Dubcovsky J, Akhunova A, Talbert L, Bansal UK, Bariana HS, Akhunov E (2015) A haplotype map of allohexaploid wheat reveals distinct patterns of selection on homoeologous genomes. Genome Biology 16:48.
Juliana P, Singh RP, Singh PK, Crossa J, Rutkoski JE, Poland JA, Bergstrom GC, Sorrells ME (2017) Comparison of Models and Whole-Genome Profiling Approaches for Genomic-Enabled Prediction of Septoria Tritici Blotch, Stagonospora Nodorum Blotch, and Tan Spot Resistance in Wheat. The Plant Genome 10:10.3835.
Kamran A, Iqbal M, Spaner D (2014) Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. Euphytica 197:1-26
Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J (2011) Climate Trends and Global Crop Production since 1980. Science 333:616-620.
Lozada DN, Carter AH (2020) Genomic Selection in Winter Wheat Breeding Using a Recommender Approach. Genes 11:779.
Luan T, Woolliams JA, Lien S, Kent M, Svendsen M, Meuwissen TH (2009) The accuracy of Genomic Selection in Norwegian red cattle assessed by cross-validation. Genetics 183:1119-26.
Meuwissen, THE, Hayes BJ, Goddard ME (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. Genetics 157:1819-1829.
Meuwissen TH (2009) Accuracy of breeding values of 'unrelated' individuals predicted by dense SNP genotyping. Genetics Selection Evolution 41:35.
Mohammadi Gonbad R, Esfahani, M, Roustaii M, Sabouri H (2016) Effect of planting date on grain filling trend and grain yield of bread wheat genotypes using multivariate analysis method under dryland conditions. Iranian Journal of Field Crop Science 47:329-340. (In Farsi).
Montesinos-López A, Montesinos-López OA, Gianola D, Crossa J, Hernández-Suárez CM (2018) Multi-environment Genomic Prediction of Plant Traits Using Deep Learners With Dense Architecture. G3 Genes Genomes Genetics 8:3813-3828.
Mourad AMI, Belamkar V, Baenziger PS (2020) Molecular genetic analysis of spring wheat core collection using genetic diversity, population structure, and linkage disequilibrium. BMC Genomics 21:1-12.
Pask AJD, Pietragalla J, Mullan D, Reynolds MP (2012) Physiological breeding II: A field guide to wheat phenotyping. The International Maize and Wheat Improvement Center, Cimmyt, Mexico City, Mexico.
Pérez P, de los Campos G (2014) Genome-wide regression and prediction with the BGLR statistical package. Genetics 198:483-495.
Pierre SC, Burgueño J, Crossa J, Dávila GF, López PF, Moya ES, Moreno JI, Muela VH, Villa VZ, Vikram P, Mathews K (2016) Genomic prediction models for grain yield of spring bread wheat in diverse agro-ecological zones. Scientific reports 6:1-11.
Plavšin I, Gunjača J, Šatović Z, Šarčević H, Ivić M, Dvojković K, Novoselović D (2021) An Overview of Key Factors Affecting Genomic Selection for Wheat Quality Traits. Plants 10:745.
Poland JA, Rife TW (2012) Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. Plant Genome 5:92-102.
Pont C, Leroy T, Seidel M, Tondelli A, Duchemin W, Armisen D, Lang D, Bustos-Korts D, Goué N, Balfourier F, Molnár-Láng M, Lage J, Kilian B, Özkan H, Waite D, Dyer S, Letellier T, Alaux M, Wheat and Barley Legacy for Breeding Improvement (WHEALBI) consortium, Russell J, Keller B, van Eeuwijk F, Spannagl M, Mayer KFX, Waugh R, Stein N, Cattivelli L, Haberer G, Charmet G, Salse J (2019) Tracing the ancestry of modern bread wheats. Nat Genet 51:905-911.
R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at https://www.scirp.org/reference/ReferencesPapers?ReferenceID=2342186
Rabieyan E, Bihamta MR, Moghaddam ME, Alipour H, Mohammadi V, Azizyan K, Javid S (2023) Analysis of genetic diversity and genome-wide association study for drought tolerance related traits in Iranian bread wheat. BMC Plant Biology 23:431.
Rahimi Y, Bihamta MR, Taleei A, Alipour H, Ingvarsson PK (2019a) Genome-wide association study of agronomic traits in bread wheat reveals novel putative alleles for future breeding programs. BMC Plant Biology 19:541.
Rahimi Y, Bihamta MR, Taleei A, Alipour H, Ingvarsson PK (2019b) Applying an artificial neural network approach for drought tolerance screening among Iranian wheat landraces and cultivars grown under well-watered and rain-fed conditions. Acta Physiologiae Plantarum 41:156.
Ray DK, Mueller ND, West PC, Foley JA (2013) Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. PLoS One 8(6):e66428.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]

Rutkoski J, Poland J, Mondal S, Autrique E, Perez LG, Crossa J, Reynolds M, Singh R (2016) Canopy temperature and vegetation indices from high-throughput phenotyping improve accuracy of pedigree and genomic selection for grain yield in wheat. G3 Genes|Genomes|Genetics 6:2799-808.

Shabannejad M, Bihamta MR, Majidi-Hervan E, Alipour H, Ebrahimi A (2020) A simple, cost-effective high-throughput image analysis pipeline improves genomic prediction accuracy for days to maturity in wheat. Plant Methods 16:146.

Sharma RC, Smith EL (1986) Selection for high and low harvest index in three winter wheat populations1. Crop Science 26:1147-1150.

Singh BD (2001) Plant Breeding: Priciples and Methods. Kalyani Publishers, New Delhi, India, 1-896.

Snape J, Butterworth K, Whitechurch E, et al. (2001) Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. Euphytica 119:185-190.

Sun J, Rutkoski JE, Poland JA, Crossa J, Jannink JL, Sorrells ME (2017) Multitrait, random regression, or simple repeatability model in high-throughput phenotyping data improve genomic prediction for wheat grain yield. Plant Genome 10:10.3835.

Technow F, Riedelsheimer C, Schrag TA, Melchinger AE (2012) Genomic prediction of hybrid performance in maize with models incorporating dominance and population specific marker effects. Theoretical and Applied Genetics 125:1181-1194.

Tessema BB, Liu H, Sørensen AC, Andersen JR, Jensen J (2020) Strategies using genomic selection to increase genetic gain in breeding programs for wheat. Frontiers in Genetics 11:578123.

Tibshirani R (1996) Regression shrinkage and selection via the lasso. Journal of the Royal Statistical Society, University of Toronto, Canada, Series B, 267-288.

Tomar V, Singh D, Dhillon GS, Chung YS, Poland J, Singh RP, Joshi AK, Gautam Y, Tiwari BS, Kumar U (2021) Increased predictive accuracy of multi-environment genomic prediction model for yield and related traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). Front Plant Sci 12:720123.

Tewolde H, Fernandez CJ, Erickson CA (2006) Wheat cultivars adapted to post-heading high temperature stress. J Agron Crop Sci 192:111-120.

Ullah N, Ullah H, Afridi K, Alam M, Jadoon A, Khan W, Ahmad M, Uddin H (2018) Genetic variability, heritability and correlation analysis among morphological and yield traits in wheat advanced lines. Biol Divers Conserv 11:166-180.

Wang X, Xu Y, Hu Z, Xu C (2018) Genomic selection methods for crop improvement: Current status and prospects. The Crop Journal 6:330-340.

Worland AJ (1996) The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. Euphytica 89: 49-57.

Xu Y, Crouch JH (2008) Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice. Crop science 48:391-407.

Zhang J, Naik HS, Assefa T, Sarkar S, Reddy RV, Singh A, Ganapathysubramanian B, Singh AK (2017) Computer vision and machine learning for robust phenotyping in genome-wide studies. Scientific reports 7:44048.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]