در
امور دام و آبزیان شماره ۷۳، زمستان ۱۳۸۵
پژوهش و سازندگی

توارث سیتوپلاسمی صفات تولیدی گوسفند نژاد بلوچی

• **عبدالرضا صالحی**، استادیار گروه علوم دامی‌دانشکده تولیدات گیاهی و دامی پردیس ابوریحان دانشگاه تهران
• **شهاب‌الدین قرویسی**، دانش آموخته گروه علوم دامی دانشکده تولیدات گیاهی و دامی پردیس ابوریحان دانشگاه تهران
• **رسول واعظ ترشیزی**، استادیار گروه علوم دامی‌دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس

تاریخ دریافت: مرداد ماه ۱۳۸۲ تاریخ پذیرش: بهمن ماه ۱۳۸۴

E-mail:arsalehi@ut.ac.ir

چکیده

توارث سیتوپلاسمی بر صفات تولیدی گوسفند نژاد بلوچی مورد بررسی قرار گرفت. داده‌های این تحقیق مربوط به گله دو ایستگاه تحقیقاتی اصلاح نژاد عباس آباد مشهد واقع در شمال شرق ایران و شامل ۱۳۶۲۵ رأس دام می‌باشد. صفات مورد مطالعه عبارت از وزن تولد، وزن شیرگیری، وزن شش ماهگی ، وزن ۱۲ ماهگی و وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی بودند. با دنبال کردن لاین‌های سیتوپلاسمی از نتاج به والد ماده مبنا، منابع اولیه سیتوپلاسمی مشخص شد. پارامترهای ژنتیکی با استفاده از روش حداکثر درست‌نمایی محدود شده بدون نیاز به مشتق‌گیری(DFREML) و بر اساس مدل‌های حیوانی تک متغیره برآورد گردید. برای کلیه صفات آثار سیتوپلاسمی سهم ناچیزی در واریانس صفات تولیدی داشت. اثر سیتوپلاسمی در کل واریانس فنوتیپی برای وزن بدن (BW) ۴ درصد و برای وزن پشم شسته نشده (GFW) ۲ درصد برآورد گردید. به نظر می‌رسد که اثر مذکور در ارزیابی ژنتیکی صفات مورد مطالعه کم اهمیت خواهد بود. برای صفت وزن پشم ناشور سهم اثر ژنتیکی مادری بسیار کم بود.

کلمات کلیدی : آثار سیتوپلاسمی، گوسفند بلوچی، والد ماده مبنا، آثار مادری، مدل حیوان، mtDNA ،REML

Pajouhesh & Sazandegi No:73 pp: 188-196

Cytoplasmic inheritance of production traits of baluchi sheep

By: Salehi A.,Associated Professor of Animal Science Department, Faculty of Plant and Animal Production, Abourayhan Campus,Tehran University, Tehran, Iran. Gharahvaisi S.,Graduated Student of Animal Science Department, Faculty of Plant and Animal Production, Abourayhan Campus, Tehran University, Tehran, Iran., and VaezTorshizi R.,Associated Professor of Animal Science Department, Tarbiat Moddares University Tehran, Iran.

Estimation of cytoplasmic effects of Baluchi sheep breed for production traits were studied. The data used in the present study were collected from flocks at the Abbasabad sheep breeding research station in north east of Iran included 13625 animals descended from 275 sire and 3863 dam.

Traits were birth weight, waning weight, 6-month weight, 12-month weight and greasy fleece weight at 18 month. Cytoplasmic origin was found by tracing the individual progeny to the earliest ancestor in the pedigree. Genetic Parameters were estimated by Derivative Free Restricted Maximum Likelihood (DFREML) using univariate animal models. For all traits cytoplasmic effects were not important. The evidence is broadly consist with 4% for BW and 2% for GFW of variation in performance due to cytoplasmic effects. However effects in genetic evaluations are likely to be small. Maternal genetic effect contribution on greasy fleece weight was very low.

Key Words: Cytoplasmic effects , Baluchi sheep , Cytoplasmic origin , mtDNA , Maternal effects

مقدمه

تاثیر مستقیم خصوصیات مادر بر فنوتیپ نتاج در یک صفت به‌خصوص را آثار مادری گویند. تأثیرات ژنتیکی بر روی صفات کمی از دو طریق ممکن می‌گردد، یکی از طریق ژنوتیپ حیوان (اثرات ژنتیکی مستقیم) و دیگر از طریق ژنوتیپ مادر (اثرات ژنتیکی مادری)(۹) مکانیسم‌های بیولوژیکی که اثرات مادری را توضیح می‌دهند شامل اثر توارث سیتوپلاسمی، اثرات داخل رحمی، قابلیت نگهداری از فرزندان، مراقبت‌های تغذیه‌ای پس از زایش و پادتن‌ها و پاتوژن‌هایی است که از طریق مادر به فرزندانش منتقل می‌شود(۷).

منشأ سیتوپلاسم تخم بارور[۱]، از تخمک بوده و اسپرماتوزوئید در آن نقشی ندارد. در سیتوپلاسم جانوری اندامک‌های مختلفی نظیر میتوکندری[۲] و دستگاه گلژی[۳] وجود دارد. در بین این اندامک‌ها فقط میتوکندری دارای ماده توارثی است. ماده توارثی میتوکندری به اختصار mtDNA[۴] نامیده شود که علاوه بر ژن‌های هسته منحصراً از مادر به فرزند منتقل می‌شود(۱۲). حدود ۹۰ درصد از ATP مورد نیاز سلول پستانداران از طریق میتوکندری تامین می‌شود(۳ ، ۱۴) .

با توجه به نقش سیتوپلاسم در ساخت و ساز اسیدهای چرب اهمیت ارتباط بین صفات مرتبط و آثار سیتوپلاسمی‌بیشتر نمایان می‌شود(۳، ۴). برآورد پارامترهای ژنتیکی در گذشته غیر از مدل حیوان بوده و در حال حاضر نیز بیشتر از مدل‌های اثرات افزایشی یا به‌همراه اثرات ژنتیکی مادری استفاده می‌شود. مطالعات محققان نشان داد که مدل‌های گوناگون منجر به برآوردهای گوناگون و در صورت نامناسب بودن مدل برآورد پارامترها اریب خواهد شد(۱۶ ، ۱۷).

تفاوت در برآورد وراثت پذیری بدست آمده از تابعیت دختر به مادر و همبستگی والد نر به خواهران و برادران ناتنی به‌عنوان ملاکی برای اثر مادری بر تولیدات مورد توجه قرار گرفته است(۲۲). برخی از محققین بر این عقیده هستند که لاین مادری به عنوان اثر سیتوپلاسم بر روی صفات تولیدی در گاو شیری مؤثر است (۲). در تحقیق دیگری در مقایسه با تابعیت والد به دختر و مادربزرگ مادری و دختر صورت گرفت هیچ نشانی از اثر سیتوپلاسم بر صفات تولیدی ملاحظه نشد (۱۵). محققان دیگر عکس نظر فوق را با ارائه مدلی جهت پاسخ به عدم تاثیر اثر سیتوپلاسمی ارائه دادند و نتیجه‌گیری کردند که نتاج بدست آمده با حضور اثر سیتوپلاسمی در مدل همخوانی دارد (۹). در مطالعه دیگری که با داده‌های شبیه‌سازی شده صورت گرفت با ارائه مدل بدون اثر سیتوپلاسم نتایج حاصله تاییدی بر یافته‌های Bell و همکارانش (۲) را نشان داد. Kennedy با استفاده از رکوردهای زایش اول در شبیه سازی نشان داد که در برخی از شبیه‌سازی‌ها برای تولید شیر و تمامی شبیه سازی‌های درصد چربی، اثر سیتوپلاسمی معنی‌دار شدند(۸). همچنین در مطالعات بعدی محققین با داده‌های شبیه‌سازی شده دریافتند که با به‌کاربردن مدل حیوان واریانس فنوتیپی به مؤلفه‌های آن؛ واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم؛ واریانس ژنتیکی مادری و واریانس سیتوپلاسمی قابل تفکیک است (۱۶).

در گوسفند تحقیقات کمی در خصوص آثار سیتوپلاسمی‌صورت گرفته است. برای مثال، تحقیقات انجام شده در نژادهای تارگی(۲۳) سافولک (۱۱) و کلمبیا (۶) نشان داد که آثار سیتوپلاسمی‌سهم ناچیزی در واریانس صفات تولیدی دارد. تحقیقات فوق در نژادهای مذکور نشان داد که اضافه کردن آثار تصادفی غیر متعارف (اثر متقابل مادر با سال تولد، اثر متقابل لاین سیتوپلاسمی با پدر) در مدل سبب تغییر برآورد پارامترهای اصلی نمی‌شود. گرچه برخی از این آثار برای برخی از صفات معنی‌دار بودند ولی تاثیر ناچیزی در ارزیابی ژنتیکی دارند. تا کنون در ایران در زمینه بررسی اثر سیتوپلاسمی‌بر صفات گوسفند تحقیقی انجام نشده است. بنابراین، هدف تحقیق حاضر مشخص نمودن سهم اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم، اثر ژنتیکی مادری و اثر سیتوپلاسمی‌در واریانس فنوتیپی صفات تولیدی در گوسفند نژاد بلوچی مرکز اصلاح نژاد عباس آباد می‌باشد.

مواد و روش‌ها

اطلاعات مورد استفاده: در این تحقیق اطلاعات سال‌های ۱۳۵۲ تا ۱۳۷۷ (۲۶ سال) گوسفند نژاد بلوچی گله شماره دو ایستگاه پرورش و اصلاح نژاد گوسفند عباس آباد مشهد که با استفاده از بانک اطلاعاتی Foxpro (۱۹۹۳) و نرم افزار Excel (۱۹۹۷) ذخیره و آماده شده بود، برای بررسی و برآورد اثر سیتوپلاسمی استفاده شد. اطلاعات اولیه مورد نیاز جهت برآورد مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی اطلاعات شجره می‌باشد. این شجره شامل ۱۳۶۲۵ گوسفند است که از ۲۷۵ قوچ و ۳۸۶۳ میش حاصل شده‌اند. پدر و مادرها در کلیه حیوانات مشخص و معلوم بوده و سال ۱۳۵۲ به عنوان سال مبنا در نظر گرفته شد. صفات مورد بررسی همراه برخی اطلاعات لازم در مورد آنها در جدول شماره یک ارائه شده است.

آماده کردن داده‌ها

به منظور برآورد اثر سیتوپلاسمی در صفات تولیدی گوسفند نژاد بلوچی، لاین‌های سیتوپلاسمی به کمک برنامه QBASIC نوشته شده بود، مشخص گردید و به مجموعه رکوردها اضافه گردید تا برای مدل‌های دو؛ هفت و هشت DFREML استفاده شود. لاین سیتوپلاسمی‌مسیری است که از طریق آن DNA میتوکندری از والد ماده به نتاج منتقل می‌شود (۵، ۲۱). تعریف کاربردی لاین سیتوپلاسمی عبارت از اولین والد ماده در جامعه مبنا[5] در شجره مادری هر حیوان است. معادل فارسی آن ؛ والد ماده مبنا[6] می‌باشد. با در اختیار داشتن شجره و رکورد صفت‌های مورد مطالعه که حداقل در طول ۳ الی ۴ نسل حاصل گردیده است محققان (۱۶) نشان دادند که آثار سیتوپلاسمی‌که منحصرا از مادر(لاین سیتوپلاسمی) به نتاج منتقل می‌شود از آثار ژنتیکی مادری (آثار مرتبط با بخش ژنوم هسته) تفکیک می‌گردد. جهت اطمینان از عدم ترکیب احتمالی آثار سیتوپلاسمی با اثار ژنتیکی مادری محققان دیگری(۲۳) مدل‌هایی با آثار متقابل لاین سیتوپلاسمی و دام نر را در تجزیه واریانس به‌کار بردند و دریافتند که اثر مذکور ناچیز می‌باشد، لذا احتمال مذکور منتفی است.

برای تجزیه واریانس داده‌ها و مطالعه اثر عوامل ثابت و متغیرهای کمکی بر تغییرات صفات مورد بررسی از نرم افزار SAS استفاده شد. به منظور بررسی اثر سیتوپلاسمی بر صفات، مؤلفه واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم، مادری، سیتوپلاسمی و پارامترهای ژنتیکی تحت مدل حیوان به صورت یک صفتی و از روش حداکثر درست‌نمائی محدود شده بدون نیاز به مشتق‌گیری و نرم افزار DFREML برآورد گردید. معیار همگرایی[7] برای توقف تکرارها برای کلیه مدل‌ها 10^{-8} بود.

مدل آماری

پس از انجام تجزیه و تحلیل اولیه به روش[8] GLM با استفاده از نرم افزار SAS برای صفات مختلف، مدل‌های آماری زیربا توجه به صفت مورد نظر و جهت استفاده در برنامه DFREML پیشنهاد گردید. در واقع برای بررسی چگونگی اثرات ثابت مورد استفاده در مدل‌های الگوریتم DFREML، اثرات سال فصل زایش جنس بره، تیپ تولید، سن مادر و سن دام در هنگام رکوردبرداری در مدل قرار داده شد و مدل‌های زیر در نهایت حاصل شد . به‌عنوان مثال برای صفت وزن پشم شسته نشده ۱۸ ماهگی اثرات ثابت معنی‌دار عبارت است از: اثر سال فصل زایش و اثر جنس بره (مدل ۳).

مدل (۱)
$$y_{ijkl} = \mu + YS_i + S_j + B_k + D_l + e_{ijkl}$$

مدل (۲)
$$y_{ijkl} = \mu + YS_i + S_j + B_k + D_l + b(X_{ijkl} - \bar{X}) + e_{ijkl}$$

مدل (۳)
$$y_{ijkl} = \mu + YS_i + S_j + e_{ij}$$

در این مدل ها، y_{ijkl}، رکورد صفت مورد نظر؛ μ، میانگین صفت در جامعه؛ YS_i، اثر ثابت سال- فصل زایش؛ S_j ، اثر جنس بره؛ B_k ، اثر تیپ تولد، D_l ، اثرثابت سن میش؛ b ، ضریب تابعیت صفات وزن

جدول -۱ تعداد رکوردها- تعداد لاین سیتوپلاسمی، میانگین، انحراف معیار و ضریب تغییرات صفات مورد مطالعه

عنوان / صفات	وزن بدن	وزن شیرگیری	وزن ۶ ماهگی	وزن ۱۲ ماهگی	وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی
تعداد دام در گله	۱۲۳۲۸	۱۱۰۴۴	۸۸۷۹	۶۴۰۸	۳۲۰۰
تعداد پدرها در گله	۲۷۵	۲۷۲	۲۶۱	۲۳۱	۲۰۷
تعداد مادرها در گله	۳۸۶۳	۳۶۹۷	۳۴۵۴	۲۸۶۵	۲۰۴۶
تعدادلاین سیتوپلاسمی‌درگله	۱۰۳۹	۱۰۱۸	۹۷۲	۷۸۰	۶۲۰
میانگین (کیلوگرم)	۴/۳	۲۲/۶	۳۱/۱	۳۷/۸	۲/۲
انحراف معیار	۰/۷	۴/۶	۵/۵	۶/۶	۰/۵
ضریب تغییرات (درصد)	۱۵/۸	۲۰/۱	۱۷/۶	۱۷/۶	۲۰/۳

شـیرگیری ؛ شش ماهگی و ۱۲ ماهگی از سن دام در هنگام رکورد برداری برای این صفات؛ X_{ijkl}، سـن دام در زمان رکوردبـرداری برای وزن‌های شـیرگیری ؛ شـش ماهگی و ۱۲ ماهگی - $\bar{X}$: میانگین سن دام در زمان رکوردبرداری برای وزن‌های شیرگیری شش ماهگی و ۱۲ ماهگی در جامعه و e آثـار تصادفـی باقیمانده بود. برای صفت وزن تولد ؛ مدل شـماره (۱)، برای صفات وزن شـیرگیری، وزن شـش ماهگـی و وزن ۱۲ ماهگی مدل شـماره (۲) و برای صفت وزن پشـم ناشـور ۱۸ ماهگی مدل شـماره (۳) استفاده گردید.

پـس از مشـخص شـدن آثار ثابـت مؤثر بـر صفات تحـت مطالعـه، اثر سیتوپلاسمی با برازش مدل‌های حیوانی زیر بررسی شد:

[M1] $y = Xb + Z_a a + e$

[M2] $y = Xb + Z_a a + Z_c c + e$

[M3] $y = Xb + Z_a a + Z_m m + e$ $\quad \sigma_{am} = 0$

[M4] $y = Xb + Z_a a + Z_m m + e$ $\quad \sigma_{am} \neq 0$

[M7] $y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e$ $\quad \sigma_{am} = 0$

[M8] $y = Xb + Z_a a + Z_m m + Z_c c + e$ $\quad \sigma_{am} \neq 0$

y : بردار مشاهدات، Z_c, Z_m, Z_a, X به ترتیب، ماتریس ضرایب اثر عوامل ثابت، اثر عوامل تصادفی ژنتیکی افزایشـی مسـتقیم، افزایشی مادری و سیتوپلاسـمی، b بـردار نامعلوم اثر عوامـل ثابت، a ، m ،c، بـه ترتیب بردار نامعلوم اثر عوامل تصادفی ژنتیکی افزایشـی مسـتقیم؛ افزایشـی مادری و سیتوپلاسمی، e، بردار اثر عوامل تصادفی باقی مانده، σ_{am} کوواریانس بین اثر ژنتیکی افزایشـی مسـتقیم و مادری اسـت. اثـر عوامل ثابت در بردار b شـامل: اثر سـال - فصل زایـش، جنس بره برای صفت وزن پشـم شسـته نشده ۱۸ ماهگی ؛ اثر سال - فصل زایش، جنس بره، تیپ تولد، سـن مادر و سـن در زمان رکوردگیری به عنوان متغیر کمکی برای وزن‌های شـیرگیری، ۶ ماهگی و یک‌سـالگی، در نظر گرفته شـدند. عدم منظور نمودن تیپ تولد و سـن مادر در مدل مربوط به وزن پشـم شسته نشده ۱۸ ماهگی به دلیل معنی‌دار نشدن اثر مذکور بوده اسـت. اثر سیتوپلاسـمی به دلیـل انتخاب تصادفی والـد مبناء در ارتبـاط با لاین سیتوپلاسـمی و امکان اثـر متقابل بین mtDNA و ژنوم هسـته به عنوان عامل تصادفـی در مدل منظور گردید(۵). با اسـتفاده از آزمون نسـبت درست‌نمایی[۹] (Likelihood Ratio Test) بهترین مدل برای برآورد مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی از بین شـش مدل بالا برای هر صفت تعیین می‌شـود. در این آزمون، منفی دو برابر تفاوت لگاریتم حداکثر درسـت‌نمایی دو مدل مورد مقایسـه محاسبه می‌شود. ایـن مقدار، توزیعی برابر با توزیع آزمـون مربع کای دارد. درجه آزادی آزمون نیز عبارت از تفاوت تعداد پارامترهای دو مدل اسـت. سـپس با استفاده از جدول آزمون مربع کای مقادیر مورد نظر در سطوح معنی‌دار پنج درصد با درجه آزادی محاسـبه شده اسـتخراج می‌گردد. اگر مقدار عددی استخراج شده از جدول از مقدار عددی مشاهده کوچک‌تر باشد، تفاوت دو مدل معنی‌دار است(۲۱).

نتایج

با اسـتفاده از مدل‌های برازش شده برای صفات وزن و وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی گوسفندان نژاد بلوچی، مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی برآورد گردید. نتایج حاصله در جدول شـماره ۲ ارائه شـده است. این نتایج برای هر صفت توضیح داده می‌شود.

وزن تولد

دامنه پارامترهای ژنتیکی برآورد شـده برای این صفت ۰/۱ تـا ۰/۴ برای وراثت پذیری مستقیم (در مدل‌های یک ؛ دو ؛ سه ؛ هفت و هشت) حدود ۰/۲ برای وراثت پذیری مادری (در مدل های سـه ؛ هفت و هشت) (DFREML) و بین صفر تا ۰/۰۴ برای وراثت پذیری سیتوپلاسمی(در مدل های دو) می‌باشد. بـه دلیل اینکه در مدل یـک DFREML اثر عوامل مادری منظور نمی‌شـود؛ وراثت پذیری مستقیم بیش از حد برآورد گردیده و اریب می‌باشد. در مدل دو DFREML با قرار دادن اثر سیتوپلاسمی؛ مقدار Log L بهبود یافته و نسبت به مدل ۱ معنی‌دار می‌باشد. وراثت‌پذیری مستقیم کاهش می‌یابد و بخشی از آن به صورت اثر سیتوپلاسمی تفکیک می‌گردد. اما در این مدل هم به نظر می‌رسد که مقدار برآورد وراثت پذیری مستقیم زیا د است. در مدل سه نیز بهبود معنی‌داری در Log L نسـبت به مدل ۱ مشاهده می‌شـود به طوری که وراثت‌پذیری نیز کاهش یافته و بخشی از آن به صورت اثر مادری برآورد می‌گردد.

با درنظر گرفتن مقادیر لگاریتم حداکثر درسـت‌نمایی مدل‌های مختلف و انجام آزمون LRT برای صفت وزن تولد ؛ مدل شماره چهار DFREML به عنوان بهترین مدل پیشنهاد می‌شود. اگرچه مقدار Log L در مدل ۸ بیشتر از مدل ۴ می‌باشد اما تفاوت آن به لحاظ آماری با مدل ۴ معنی‌دار نمی‌باشد و نیز برآوردی از اثرات سیتوپلاسـمیک را نشان نمی‌دهد. لذا برای برآورد پارامترهای ژنتیکی مدل چهار می‌تواند مناسب باشد. در مطالعاتی که توسط محققین دیگر برای این صفت در نژادهای مختلف گوسفند انجام شده مدل‌های سه (۱۰)چهار(۲۰، ۲۱) و پنج(۱) DFREML به عنوان مناسب‌ترین مدل ارائه شده است .

همانطور که در جدول شماره ۲ مشاهده می‌شود تاثیر مادر بر صفات نتاج در اوایل تولد زیاد می‌باشـد. به همین دلیل سـهم زیادی از وراثت‌پذیری کل مربوط به اثر ژنتیکی مادر می‌باشـد. بنابراین مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی صفت وزن تولد بایستی اثرهای مربوط به مادر در مدل حیوان گنجانده شـود. برای صفت وزن تولد گوسـفند نژاد بلوچی اثر سیتوپلاسـمی معنی‌دار نگردید که با نتایج محققان دیگر هماهنگی دارد(۲۳).

وزن از شیرگیری

وراثت پذیری ارائه شـده توسـط مدل یک برآورد اریب را نشـان می‌دهد. دامنـه وراثت پذیری مسـتقیم برآورده شـده برای این صفت از ۰/۰۷ تـا ۰/۳ می‌باشد. پراکنش وراثت‌پذیری مستقیم برآورد شده برای این صفت در مدل‌های مختلف ضرورت طراحی یک مدل مناسـب را برای بر آورد نا اریب پارامترهای ژنتیکی نشان می‌دهد. این پراکنش به دلیل افزودن سایر آثار دیگر علاوه بر اثر ژنتیکی افزایشـی مسـتقیم در مدل های ۲؛۳؛۴؛۷ و ۸ است که باعث کاهش میزان وراثت پذیری مستقیم می‌گردد.

همانند صفت وزن تولد در صفت وزن شیرگیری؛ اثر سیتوپلاسمی معنی‌دار نبود. مدل دو و سـه تفاوت معنی‌داری را نسبت به مدل یک نشان می‌دهد که با مدل سه این بهبود بیشتر می‌باشد. در مقایسه با مدل چهار، مدل سه مطلوب نبوده که بیانگر وجود کوواریانس ژنتیکی بین اثر افزایشی مسقیم و مادری می‌باشد. مدل هشت نسبت به مدل چهار بهبود معنی‌داری را ایجاد نمی‌کند. این بدان معناست

جدو ل ۲- مولفه‌های واریانس و پا رامترهای ژنتیکی صفات تولیدی گوسفند بلوچی

صفت	مدل	σ^2_p	σ^2_w	σ^2_m	σ_{cm}	σ^2_c	σ^2_e	$h^2(\pm S.E.)$	$m^2(\pm S.E.)$	$c^2(\pm S.E.)$	r_{cm}	h^2_t	Log L
وزن تولد	۱	۰/۳۳۲۷	۰/۱۴۸۸	–	–	–	۰/۱۸۳۹	۰/۰۲۰۸±۰/۴۴۷۳	–	–	–	۰/۴۴۷۳	۱۴۰۶/۶۸۴۴
	۲	۰/۳۳۰۷	۰/۱۲۴۹	–	–	۰/۰۱۳۸	۰/۱۹۲۱	۰/۰۲۴۷±۰/۳۷۷۶	–	۰/۰۰۸۸±۰/۰۴۱۶	–	۰/۳۷۷۶	۱۴۲۸/۲۲۶۹
	۳	۰/۳۲۲۱	۰/۰۳۹۲	۰/۰۷۸۲	–	–	۰/۲۰۴۶	۰/۰۱۹۰±۰/۱۲۱۹	۰/۰۱۳۹±۰/۲۴۲۹۰	–	–	۰/۲۴۳۱	۱۶۰۰/۶۰۵۴
	۴	۰/۳۲۳۶	۰/۰۳۴۲	۰/۰۶۳۸	۰/۰۱۷۸	–	۰/۲۰۷۸	۰/۰۱۵۸±۰/۱۰۵۷	۰/۰۱۶۸±۰/۱۹۷۳	–	۰/۳۸۱۰	۰/۲۸۶۸	۱۶۰۶/۸۶۵۶
	۷	۰/۳۲۲۱	۰/۰۳۹۵	۰/۰۷۸۱	–	۰/۰۰۰۰	۰/۲۰۴۵	۰/۰۳۹۵±۰/۱۲۲۶	۰/۰۷۸۱±۰/۲۴۲۶	۰/۰۰۰۰±۰/۰۰۰۰	–	۰/۲۴۳۹	۱۶۰۰/۶۰۴۸
	۸	۰/۳۲۳۵	۰/۰۳۴۲	۰/۰۶۳۸	۰/۰۱۷۷	۰/۰۰۰۰	۰/۲۰۷۸	۰/۰۳۴۳±۰/۱۵۰۹	۰/۰۶۳۸±۰/۱۹۷۳	۰/۰۰۰۰±۰/۰۰۰۰	۰/۳۷۷۹	۰/۲۸۶۴	۱۶۰۶/۸۶۴۶
وزن از شیرگیری	۱	۱۲/۵۵۹۵	۲/۸۰۶۱	–	–	–	۸/۷۵۳۴	۰/۰۲۸۰±۰/۳۰۳۰	–	–	–	۰/۳۰۳۰	۱۹۰۹۰/۸۳۲۸
	۲	۱۲/۳۷۹۷	۲/۹۷۴۹	–	–	۰/۲۴۸۶	۹/۱۵۶۲	۰/۰۳۴۷±۰/۲۴۰۳	–	۰/۰۰۷۴±۰/۰۲۰۱	–	۰/۲۴۰۳	۱۹۰۸۵/۸۱۱۹
	۳	۱۲/۰۸۸۸	۰/۸۹۷۲	۱/۶۲۱۷	–	–	۹/۵۶۹۸	۰/۰۱۷۹±۰/۰۷۴۲	۰/۰۱۳۱±۰/۱۳۴۲	–	–	۰/۱۴۱۳	۱۹۰۲۵/۳۷۸۲
	۴	۱۲/۱۳۹۲	۰/۸۷۴۳	۱/۳۲۱۱	۰/۳۶۵۵	–	۹/۵۷۸۳	۰/۰۱۶۹±۰/۰۷۲۰	۰/۰۱۶۱±۰/۱۰۸۸	–	۰/۳۴۰۱	۰/۱۷۱۶	۱۹۰۲۲/۸۵۱۵
	۷	۱۲/۰۸۹۹	۰/۹۰۳۸	۱/۶۱۹۸		۰/۰۰۰۰	۹/۵۶۶۲	۰/۰۱۸۱±۰/۰۷۴۸	۰/۰۱۳۶±۰/۱۳۴۰	۰/۰۰۰۰±۰/۰۰۰۰	–	۰/۱۴۱۷	۱۹۰۲۵/۳۱۸۸
	۸	۱۲/۱۴۱۴	۰/۸۸۴۲	۱/۳۱۰۵	۰/۳۷۲۷	۰/۰۰۰۰	۹/۵۷۴۰	۰/۰۷۹±۰/۰۷۲۸	۰/۰۱۵۷±۰/۱۰۷۹	۰/۰۰۰۰±۰/۰۰۰۰	۰/۳۴۶۲	۰/۱۷۲۸	۱۹۰۲۲/۸۵۰۸
وزن ۶ ماهگی	۱	۱۸/۱۵۲۳	۵/۱۷۰۰	–	–	–	۱۳/۲۶۳۴	۰/۰۳۱۳±۰/۲۸۰۵	–	–	–	۰/۲۸۰۵	۱۷۰۹۷/۹۴۶۲
	۲	۱۷/۸۶۷۴	۳/۸۲۵۳	–	–	۰/۴۰۴۹	۱۳/۹۲۲۱	۰/۰۳۶۲±۰/۲۱۰۷	–	۰/۰۰۸۰±۰/۰۲۲۳	–	۰/۲۱۰۷	۱۷۰۹۲/۶۳۶۱
	۳	۱۷/۸۶۷۴	۲/۰۹۰۹	۱/۵۴۰۲	–	–	۱۴/۲۳۶۳	۰/۰۲۷۸±۰/۱۱۷۰	۰/۰۱۴۸±۰/۰۸۶۲	–	–	۰/۱۶۰۱	۱۷۰۷۷/۳۰۲۷
	۴	۱۸/۰۱۴۶	۱/۸۷۵۷	۰/۷۹۴۹	۱/۰۳۰۳	–	۱۴/۳۱۳۷	۰/۰۲۱۴±۰/۱۰۴۱	۰/۰۱۲۸±۰/۴۴۱	–	۰/۸۴۳۷	۰/۲۱۲۰	۱۷۰۶۶/۳۵۲۵
	۷	۱۷/۸۶۳۳	۲/۰۷۴۴	۱/۴۱۵۷	–	۰/۱۰۴۲	۱۴/۲۶۹	۰/۰۳۸۲±۰/۱۱۶۱	۰/۰۱۶۰±۰/۰۷۹۳	۰/۰۰۷۵±۰/۰۰۵۸	–	۰/۱۵۵۸	۱۷۰۷۶/۹۸۴۴
	۸	۱۸/۰۱۳۴	۱/۸۶۴۳	۰/۸۰۳۱	۱/۰۲۹۰	۰/۰۰۰۰	۱۴/۳۱۷۰	۰/۰۲۰۸±۰/۱۰۳۵	۰/۰۱۳۱±۰/۰۴۴۶	۰/۰۰۰۰±۰/۰۰۰۰	۰/۸۴۰۹	۰/۲۱۱۵	۱۷۰۶۶/۳۵۲۱

ادامه جدول ـ ۳

وزن ۱۲ ماهگی	۱	۰/۰۱۱۷۱	۰/۰۲۱۱	۰/۰۰۵۴	۱/۱۷۸۴	۰/۰۲۱۵۶	۶/۴۴۲۰	۲۵/۸۴۲۹	۰/۱۱۶۹	۰/۱۷۶	۰/۰۲۱۵۶
	۲	۰/۰۱۱۶۸	۰/۰۱۵۶	۰/۰۰۱۶	۰/۰۰۰۰	۰/۰۰۰۰	۱۷/۱۷۲۱	۲۶/۰۸۹۴	۸/۹۱۷۱	-	-
	۳	۰/۰۱۱۶۹	۰/۰۱۷۶	-	-	۰/۰۰۰۰	۱۷/۵۷۹۶	۲۵/۷۷۹۰	۷/۴۷۵۹	۰/۷۲۳۵	-
	۴	۰/۰۱۱۷۰	۰/۰۲۰۱	-۰/۰۰۱۹	-	۰/۰۰۰۳	۱۸/۰۹۶۲	۲۵/۷۹۳۰	۶/۳۰۷۱	۰/۲۱۷۸	۱/۱۷۱۹
	۷	۰/۰۱۱۶۸	۰/۰۱۵۶	۰/۰۰۱۶	۰/۰۰۱۶	۰/۰۰۰۰	۱۷/۵۷۹۵	۲۵/۷۷۹۶	۷/۴۸۶۶	۰/۷۱۳۵	-
	۸	۰/۰۱۱۷۱	۰/۰۲۱۱	۰/۰۰۵۴	۰/۰۰۲۶	۰/۰۰۱۴	۱۸/۰۰۷۰	۲۵/۸۴۲۹	۶/۴۴۲۰	۰/۲۱۵۶	۱/۱۷۸۴
وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی	۱	۰/۱۱۶۹	۰/۱۷۶	-	-	-	۰/۹۳۴	۰/۱۷۶	۰/۱۵۶	۰/۰۰۱۶	-
	۲	۰/۱۱۶۸	۰/۱۵۶	-	-	۰/۰۰۱۶	۰/۹۹۶	۰/۱۳۳۹±۰/۱۵۶	۰/۱۳۴±۰/۰۰۱۶	-	-
	۳	۰/۱۱۶۹	۰/۱۷۶	-	-	-	۰/۹۹۳	۰/۱۵۰۵±۰/۱۷۶	۰/۰۰۰±۰/۰۰۰	-	-
	۴	۰/۱۱۷۰	۰/۲۰۱	-۰/۰۰۱۹	-	۰/۰۰۰۳	۰/۹۸۷	۰/۱۷۱۴±۰/۲۰۱	۰/۰۰۱۵±۰/۰۰۰۲	-	-
	۷	۰/۱۱۶۸	۰/۱۵۶	-	۰/۰۰۱۶	۰/۰۰۰۰	۰/۹۹۶	۰/۱۳۳۹±۰/۱۵۶	۰/۰۰۰±۰/۰۰۰	۰/۰۱۳۳±۰/۰۰۱۴	-
	۸	۰/۱۱۷۱	۰/۲۱۱	۰/۰۰۵۴	۰/۰۰۲۶	۰/۰۰۱۴	۰/۹۷۴	۰/۱۸۰۳±۰/۲۱۱	۰/۱۱۸±۰/۰۰۱۴	۰/۲۲۴±۰/۰۰۲۶	-۱/۰۰۰

h_y^2 : واریانس فنوتیپی - h_a^2 :واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم - h_m^2: واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم - مادری - h_{am}^2 کوواریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم - مادری - h_e^2 : واریانس ژنتیکی سیتوپلاسمی - h_p^2 : واریانس اشتباه - h_t^2 : وراثت پذیری مستقیم - m^2 :وراثت پذیری مادری - h_c^2 : وراثت پذیری سیتوپلاسمی - r_{am} :همبستگی اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری - $\log L$: لگاریتم حداکثر درست‌نمایی - h_y^2 وراثت پذیری کل.

که این موضوع است که حذف اثر سیتوپلاسم در مدل چهار با توجه به عدم برآورد آن در مدل هشت و انتخاب مدل چهـار به عنوان بهترین مدل بـرای این صفت می‌تواند پذیرفته شود. در واقع مقدار c^2 برآورد شده با مدل دو در حضور اثر ژنتیکی مادری بروز نخواهد کرد. واریانس اثر سیتوپلاسمی برای وزن شیرگیری نزدیک به صفر بوده و در وراثت پذیری کلی نقشی نداشت که با نتایج محققان دیگر هماهنگی دارد(۲۳). با توجه به مقادیر لگاریتم حداکثر درستنمایی مدل‌های برازش شـده و انجام آزمونLRT برای صفت وزن شیرگیری ؛ مدل چهار DFREML پیشنهاد می‌شود. تعدادی از محققین برای برآورد پارامترهای ژنتیکی صفت فوق مدل سـه DFREML را پیشنهاد کرده‌اند (۱۰ ، ۱۹) و برخی دیگر نیز مدل چهار را به عنوان مناسب‌ترین مدل ارائه داده‌اند(۲۱).

وزن شش ماهگی

دامنـه تغییرات وراثت‌پذیری مسـتقیم برای این صفت کمتر از صفات قبلی می‌باشد (از ۰/۱۰ تا ۰/۲۸). با توجه به افزایش سـن حیوان؛ میزان تاثیر اثر مادری بر این صفت کاهش یافته اسـت. ایـن روند کاهش اثر مادری بر وزن بره در مراحل مختلـف نیز توسـط محققین دیگر کـه بر روی گوسـفند بلوچی با استفاده از مدل حیوان صورت گرفته نیز گزارش شـده است(۲۴). وراثت پذیری سیتوپلاسـمی در این صفت نسبت به صفات قبل مقداری افزایش نشـان می‌دهد. بـرای این صفت برآورد واریانس سیتوپلاسـمی با مـدل ۲ (مدل سیتوپلاسمی)۲/۲٪ واریانس کل می‌باشد. همانند صفت وزن از شیرگیری مدل سیتوپلاسمی تفاوت معنی‌داری را نشـان نداد. اثر مذکور در حضور اثر ژنتیک مادری کمرنگ شده و به ۰/۹٪ رسیده و با مدل کامل‌تر یعنی اضافه شدن کوواریانس ژنتیکی مادری به صفر می‌رسد. در مطالعات جهت براورد پارامترهای ژنتیکی این صفت در نژادهای مختلف گوسفند مدل سه (۱۹)پیشنهاد شده است.

وزن ۱۲ ماهگی

بـا نگاهی به نتایج ارائه شـده برای این صفت در جدول شـماره دو ؛ کاهش اثر مادری مشـاهده می‌شـود. هر چه سـن بره افزایش می‌یابد شـدت اثـر مادری بر صفات بـره کاهش می‌یابـد. میزان وراثت‌پذیری مسـتقیم برآورد شده برا اساس شش مدل برازش شـده بین ۰/۲۴ و ۰/۳۴ نوسـان دارد. ایـن تغییرات بـه دلیل منظور کردن اثـر ژنتیکی

مادری و کواریانس بین اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری در مدل‌های حیوان می‌باشد. در این صفت واریانس سیتوپلاسمی مشاهده نشد و سهم اثر سیتوپلاسمی بر صفت فوق صفر می‌باشد. با توجه به جدول شماره ۲ مشاهده می‌شود که مقدار لگاریتم حداکثر درست‌نمایی مدل‌های یک و دو برابر می‌باشد و از طرفی با مقایسه مدل ۲ و ۷ تفاوت معنی‌داری دیده نشده که حاکی از مهم نبودن اثر سیتوپلاسمی بر روی صفت وزن ۱۲ ماهگی است. ضمناً مقایسه مقادیر Log L بیانگر این است که منظور نمودن هر یک از اثار مادری به تنهایی یا با هم بهبود معنی‌داری در مقدار Log L نداشته و تنها مدل ۴ که کوواریانس اثر ژنتیکی مادری و افزایشی را در مدل متظور نموده است مناسب برای برآورد پارامترها می‌باشد. مطالعات سایر محققین بر روی گوسفند مرینوس برای صفت وزن یکسالگی نیز مؤید مهم بودن و منظور نمودن اثرات مادری در مدل است (۱۸).

وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی

نتایج این مطالعه نشان می‌دهد که همانند صفات وزن اولیه و رشد اثر سیتوپلاسم بر روی صفت وزن پشم ناشور هجده ماهگی نیز مهم نمی‌باشد. سهم اثر سیتوپلاسمی حاصل از مدل دو در واریانس کل اندک و برابر ۰/۰۱۲۴ و برای مدل هفت برابر با ۰/۰۲۲۴ می‌باشد. مدل سه علی رغم افزایش در مقدار Log L آن برآوردی از اثر ژنتیکی مادری ارائه نمی‌دهد و در مقایسه با مدل چهار تفاوت معنی‌داری مشاهده نمی‌شود. از مقایسه مدل‌های هفت و دو چنین نتیجه‌گیری می‌شود که اضافه کردن اثر ژنتیکی مادری تاثیری در افزایش مقدار Log L نداشته و تفاوت معنی‌داری دیده نمی‌شود. مدل هشت نیز نسبت به مدل هفت ارجحیت ندارد. با توجه به این که وراثت پذیری مادری در مدل سه صفر می‌باشد به نظر می‌رسد مدل افزایشی ژنتیکی مستقیم مدل مناسبی باشد. میزان وراثت پذیری برآورد شده با مدل سیتوپلاسمی۰/۱۳۵ است. محققین پیشین برای صفت وزن پشم ناشور مدل سه DFREML (۱۳) و برخی دیگر مدل یک (اثر افزایشی مستقیم) را برای این صفت در ۱۲ ماهگی را پیشنهاد کرده‌اند(۱۸).

بحث

تحقیقات اولیه با استفاده از داده‌های مزرعه‌ای و روش حداقل مربعات در خصوص چگونگی اثر سیتوپلاسم بر روی تولیدات با قرار دادن اثر مذکور به صورت یک اثر ثابت، مثبت ارزیابی گردید.(۲). Kennedy (۸) با شبیه سازی اطلاعات داده‌های فوق نشان داد که برای نشان دادن اثر سیتوپلاسم مدل آماری مناسب مورد نیاز است و برای جداسازی اثر سیتوپلاسم از اثرات افزایشی ژنتیکی باید اثر سیتوپلاسمی به صورت اثر تصادفی ژنتیکی علاوه بر اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم در مدل منظور گردد. محققان دیگری نظیر Southwood و همکاران (۱۷) و Salehi و James(۱۶) در مورد صفات تولیدی گوسفند با شبیه‌سازی اهمیت به‌کارگیری مدل مناسب در برآورد پارامترهای ژنتیکی را بررسی نمودند. این محققین نشان دادند که برآورد نا اریب اثر سیتوپلاسمی با به‌کارگیری مدل حیوان که تمامی‌روابط خویشاوندی در بین دام‌ها را در نظر دارد و منظور نمودن اثر سیتوپلاسم در مدل مختلط به عنوان اثر تصادفی اضافی امکان‌پذیر است.

در این تحقیق با منظور کردن اثر ژنتیکی افزایشی مستیم به تنهایی یا با اضافه نمودن اثر ژنتیکی مادری و اثر سیتوپلاسم به تنهایی یا با هم و همچنین کوواریانس بین اثر ژنتیکی مستقیم و اثر ژنتیکی مادری ۶ مدل براساس مدل‌های DFREML طراحی و تاثیر هریک برصفات وزن اولیه و رشد و وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی بررسی گردید. برای کلیه صفات سهم اثر سیتوپلاسمی نسبت به کل واریانس فنوتیپی وزن بدن ۴٪ و برای وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی ۲٪ برآورد گردید که به نظر می‌رسد در ارزیابی‌های ژنتیکی قابل توجه نباشد.

اگر مدل دو در نظر گرفته شود، مشاهده می‌گردد که وراثت پذیری اثر سیتوپلاسمی از صفت وزن تولد تا وزن ۱۲ ماهگی تقریباً با یک روند نزولی، در صفت وزن ۱۲ ماهگی به صفر نزدیک می‌شود و در وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی به ۰/۰۱۲۴ می‌رسد. پائین ترین میزان وراثت پذیری سیتوپلاسمی در صفات فوق، زمانی است که مدل‌های هفت و هشت در نظر گرفته شود. همانطور که نتایج نشان می‌دهد، وراثت‌پذیری سیتوپلاسمی‌که از مدل‌های هفت و هشت به دست می‌آید، جز برای صفت وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی برای سایر صفات مقدارش ناچیز است. دلیل آن اضافه شدن سهم اثر مادری در مدل‌های هفت و هشت می‌باشد که باعث می‌گردد میزان وراثت پذیری مستقیم و سیتوپلاسمی، که بیش از حد برآورد شده بود، خنثی گردد. برای صفت وزن پشم ناشور ۱۸ ماهگی، چون که همبستگی بین اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری منفی است. به همین دلیل وقتی در مدل هشت کوواریانس بین دو اثر ذکر شده در نظر گرفته شود، میزان تأثیر اثر سیتوپلاسمی بر صفت فوق افزایش می‌یابد.

به طور کلی، ارزیابی ژنتیکی میش‌ها برای صفات رشد و وزن پشم نیاز به بررسی مدل‌های بیشتری دارد. به نظر می‌رسد به‌کارگیری مدل‌های کامل‌تری که اثرات متقابل میش و سال، میش و تعداد بره‌های متولد شده و اثرات متقابل قوچ ولاین سیتوپلاسمی را بررسی کند مفید باشد.

تشکر و قدردانی

نویسندگان این مقاله بدینوسیله از معاونت پژوهشی پردیس ابوریحان دانشگاه تهران که کمک مالی این تحقیق را به عهده داشتند تشکر می‌نمایند. همچنین از پرسنل زحمت کش ایستگاه تحقیقاتی عباس آباد مشهد به ویژه آقایان مهندس حجازی و مهندس شوریده که در تهیه و ارائه داده‌های این تحقیق همکاری داشته‌اند تشکر می‌نمایند.

پاورقی‌ها

1- Zygote
2-Mitochondria
3- Golgi Apparatus
4- Mitochondrial DNA
5- Base Population
6- Founder
7- Convergence
8- Generalized Linear Model
9-Likelihood Ratio Test (LTR)

منابع مورد استفاده

1- Al-Shorepy, S. A. 2001; Estimation of genetic parameters for direct and maternal effects on birth weight of local sheep in united Arab Emirates. Small Ruminant Research. 39: 219-227.

2 - Bell, B.R., B.T. Mc Daniel, and O.W. Robison, 1985; Effect of cytoplsmic inheritance on production traits of dairy cattle. J. Dairy. Sci. 68: 2038-2051.

3 - Boettcher, P. J., M. T. Kuhn, and A. E. Freeman. 1996; Impacts of cytoplasmic inheritance on genetics evaluation. J. Dairy Sci. 79: 663-675.

4 - Boettcher, P. J., D. W. B. Steverink, D.C. Beitz, A. E. Freeman, and B. T. Mc Daniel. 1996b; Multiple herd evaluation of the effects of maternal lineage on yield traits of holstein cattle. J. Dairy Sci. 79: 655-662.

5- Freeman, A.E. 1990; Cytoplasmic inheritance associated with economic traits- phenotypic and molecular differences. Proceeding of 4th World Cong. On genetics applied to livestock production. 18: 140-143.

6- Hanford K.J. Snowder G.D. and Van Vleck L.D. 2003; Models With nucleare cytoplasmic and environmental effects for production trait of Columbia Sheep J. Anim. Sci.81:1926-1932

7- Hohenboken, W. D. 1985; Maternal effect. Pages 135-150 in General and Quantitative Genetics A.B. Chapman, ed. Elsevier, Amesterdam, The Netherland.

8- Kennedy, B.W. 1986; A further look at evidence for cytoplasmic inheritance of production traits in dairy cattle. J. Dairy Sci. 89: 3100-3105.

9- Kirkpatrick, B. W. and Dentine, M. R. 1988 ; An alternative model for additive and cytoplasmic genetic and maternal effects on lactation. J. Dairy Sci 71: 2502-2507.

10- Ligda, C., G. Gabriilidis, T. Papadopoulos, A. Georgoudis, 2000; Investigation of direct and maternal genetic effects on birth and weaning weight of chios lambs. Livestock Production Science. 67: 75-80.

11- Maniatis N. and Pollott G.E. 2002; Nuclear cytoplasmic and environmental effects on growth fat and muscle traits in Suffolk lambs from a sire reference escheeme. J. Anim. Scie. 80: 57-67.

12 - Moris, A. A. M., R. N. Lightowlers, 2000; Can paternal mtDNA be inherited? The Lancet, 355: 1290-1291.

13 - Mortimer, S. I. and K.D. Atkins, 1994; Direct additive and maternal genetic effects on wool production of merino sheep. Proc.5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod. 18: 103-106.

14 - Purves, K. W., G. H. Gordon, H. C. Helle, and D. Sadava. 1999; Life, The science of biology, 5 th Edition. Courier companies, Inc, USA.

15- Reed P.D. and Van vleck L.D. 1987; Lack of evidence of cytoplasmic inheritance in milk production traits of dairy cattle. J. Dairy Sci.. 70: 837-41

16 - Salehi, A. and J. W. James .1997; Detection of cytoplasmic effects on production:the influnce of number of years of data.Genet Sel Evol.29:269-277.

17- Southwood, O. L., B. W. Kennedy, K. Meyer, and J. P. Gibson, 1998; Estimation of additive maternal and cytoplasmic genetic variances in Animal models. J. Dairy Sci. 72: 3006-30012.

18 - Swan, A.A., and J. D. Hickson, 1994; Maternal effects in Australian merinos. Proc. The 5th of world congr. Genet. Appl. Livest. Prod. 18: 143-145.

19- Synman, M. A., G. J. Erasmus, J.B. Van Wyk, and J. J. Olivier, 1995; Direct and maternal (co) variance components and heritability estimates for body weight at different ages and fleece traits in afrino sheep. Livestock production science, 44: 229-235.

20- Tosh, J. J., and R. A. Kemp. 1994; Estimation of variance components for lamb weights in three sheep population, J. Anim. Sci. 72: 1184 – 1190.

21 - Vaez Torshizi, R., F. W. Nicholas, and H. W. Raadsma, 1996; REML estimates of variance and covariance components for production traits in Australian merino sheep, using an animal model, 1: body weight from birth to 22 months Aust, J. Agric, Res, 47: 1235-1249.

22 - Van Vleck, L. D. and G. Bradford . 1966; Genetic and maternal influences on the first three lactations of Holstein cows. J. Dairy Sci. 49: 45-52.

23 - Van vleck L. D., Snowder G. D. and Hanford K. J. 2003; Models with cytoplasmic effects for birth, weaning and fleece weights and litter size at birth for a population of Targhee sheep. J. Anim. Scie. 81:61-67.

24 - Yazdi, H.M., Engstrom G., Nasholm A., Johansson K., Jorjani H. and Liljedahl E. 1997;Genetic parameters for lamb weight at different ages and wool production in Baluchi sheep. Animal science G5:247