ژنتیک نوین
دوره دوازدهم، شماره ۱، بهار ۱۳۹۶
صفحه ۱۷ - ۱۱

نقش اثرات ایمپرینتینگ در برآورد واریانس اثرات با منبع والدی برای صفات رشد در گوسفند زندی

Role of imprinting effects on estimation of variance due to parent of origin effects for growth traits in Zandi sheep

محمود امیری رودبار[۱]، محمدرضا محمدآبادی*[۱]، رستم عبداللهی آرپناهی[۲]، احمد آیت اللهی مهرجردی[۱]، امیر طاهری یگانه[۳]

۱- به‌ترتیب دانشجوی دکتری، استاد، استادیار، گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید باهنر کرمان، کرمان، ایران
۲- استادیار، گروه علوم دامی، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، تهران، ایران
۳- کارشناس، گروه علوم دامی، مرکز اصلاح نژاد دام وزارت جهاد کشاورزی، کرج، ایران

Amiri Roudbar M[1], Mohammadabadi MR*[1], Abdollahi-Arpanahi R[2], Ayatollahi Mehrgardi A[1], Taheri Yeganeh A[3]

1- PhD Student, Professor, Assistant Professor, Department of Animal Science, College of Agriculture, Shahid Bahonar University of Kerman, Kerman, Iran
2- Assistant Professor, Department of Animal and Poultry Science, College of Aburaihan, University of Tehran, Tehran, Iran
3- BSc, Department of Animal Science, Animal Breeding Center of Ministry of Agriculture, Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mmohammadabadi@yahoo.ca

(تاریخ دریافت: ۹۵/۱/۱۷ - تاریخ پذیرش: ۹۵/۳/۱۱)

چکیده

در این تحقیق واریانس با منبع والدی برای صفات رشد در گوسفند زندی با استفاده از ماتریس روابط گامتی برآورد شد. داده‌های مورد استفاده در این تحقیق از ۹۵۶۲ راس گوسفند طی سال-های ۱۳۷۰ تا ۱۳۹۰ از ایستگاه تحقیقاتی گوسفند زندی (ایستگاه خجیر) که تحت نظارت مرکز اصلاح نژاد دام کشور می‌باشد، جمع‌آوری شد. صفات مورد مطالعه شامل وزن تولد، وزن شیرگیری، وزن شش ماهگی، وزن ۹ ماهگی و وزن یک سالگی بود. اجزای (کو) واریانس صفات توسط نرم‌افزار WOMBAT و روش الگوریتم میانگین اطلاعات بیش‌ترین درست‌نمایی محدود شده برآورد شد. به منظور برآورد میزان واریانس ایمپرینتینگ از یک روش دو مرحله‌ای استفاده شد. در مرحله اول مدل بهینه با استفاده از معیار AIC انتخاب و در مرحله دوم اثرات ایمپرینتینگ پدری و مادری به مدل انتخابی اضافه و میزان واریانس با منبع والدی برآورد شد. در تمام صفات مورد مطالعه افزودن اثرات ایمپرینتینگ موجب بهبود برازش مدل شد. دامنه برآورد واریانس با منشا والدی برای صفات مختلف از شش تا هشت درصد واریانس کل برای ایمپرینت پدری به‌ترتیب برای صفات وزن شیرگیری و وزن ۹ ماهگی، و از هفت تا ۱۵ درصد واریانس کل برای ایمپرینتینگ مادری به‌ترتیب برای وزن یک سالگی و وزن تولد برآورد شد. افزودن اثرات ایمپرینتینگ به مدل باعث کاهش برآورد واریانس‌های ژنتیکی مادری و ژنتیکی افزایشی شد. در این تحقیق نشان داده شد که افزودن اثرات ایمپرینتینگ می‌تواند در بهبود برآورد مدل برای صفات رشد در گوسفند مؤثر باشد.

واژه‌های کلیدی

اپیژنتیک
ایمپرینتینگ
برآورد اجزا واریانس
گوسفند زندی

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

[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

مقدمه

مکانیسم‌های تنظیمی اپی‌ژنتیکی و به‌طور ویژه ایمپرینتینگ نقش‌های بسیار مهمی در تنظیم نمو و رشد پستانداران دارند. بنابراین، این تنظیمات می‌توانند نقشی مهم در ایجاد واریانس صفات کمی به ویژه صفات مهم اقتصادی در پستانداران اهلی داشته باشند (Amiri Roudbar et al. 2015). در میان تنظیمات اپی‌ژنتیکی، ایمپرینتینگ دارای ویژگی‌های منحصر به فردی بوده که می‌تواند تغییراتی در اثرات ژن‌ها ایجاد نماید، که در حالت عادی با روش‌های معمول ژنتیک کمی برگرفته از قوانین مندلی قابل برآورد نیستند. این تغییرات به این دلیل است که این تنظیم یک مکانیسم تنظیمی به‌صورت سیس[1] ایجاد نموده که بر روی یکی از کروموزوم‌های والدی عمل کرده و موجب تغییر در بیان ژن‌ها با توجه به منشا والدی‌شان می‌شود. این حالت موجب شده تا اثرات هتروزیگوت‌های متناظر[2] در یک جایگاه ژنی با توجه به منشا والدی آلل‌هایشان متفاوت باشند. در ابتدا متیلاسیون باز سیتوزین[3] به‌عنوان عامل ایجاد کننده ایمپرینتینگ شناخته شد، اما دیگر تنظیمات اپی‌ژنتیکی شامل تغییرات هیستونی، واریانت‌های هیستونی و RNA های غیر کدکننده نیز به‌عنوان عوامل ایجاد کننده این تنظیم شناسایی شده‌اند (Amiri Roudbari et al. 2015; Barlow and Bartolomei 2014).

تا کنون حدود ۱۰۰ جایگاه ایمپرینتینگ در پستانداران شناسایی شده است (Morison et al. 2005). اما، برخی از مطالعات انجام شده بیانگر وجود احتمالی بیش از ۱۰۰۰ جایگاه ایمپرینتینگ در سطح ژنوم می‌باشند (Gregg et al. 2010). این تعداد بسیار بالای ژن‌ها می‌تواند نشان دهنده نقش مهم این دسته از ژن‌ها در بروز صفات کمی باشد. ژن‌های بزرگ اثر ایمپرینت نیز برای برخی صفات مهم اقتصادی شناسایی شده‌اند. برای مثال، فنوتیپ کالیپیج[4] به دلیل جهش در ناحیه DLK1-GTL2 موجب ایجاد فنوتیپ ماهیچه بزرگ[5] در گوسفند می‌شود. این حالت زمانی ایجاد می‌شود که یک آلل جهش یافته از پدر و آلل طبیعی از مادر به ارث برسد (Georges et al. 2003). این‌که چه میزان از صفات مهم از نظر اقتصادی می‌توانند تحت تاثیر این نوع از وراثت‌پذیری قرار گیرند وراثت‌پذیری ایمپرینتینگ می‌تواند بسیار مهم باشد، چرا که با جدا نمودن وراثت‌پذیری افزایشی از وراثت‌پذیری ایمپرینتینگ می‌توان دقت برآوردها برای وراثت پذیری افزایشی را افزایش داد.

واریانس با منبع والدی را می‌توان با استفاده از افزودن ماتریس روابط گامتی در مدل‌ها برآورد نمود (Tier and Meyer 2012). در این تحقیق نیز از همین روش برای برآورد واریانس با منبع والدی استفاده شد. تاکنون چندین مطالعه برای برآورد واریانس با منشا والدی بر روی گاو (Meyer and Tier 2012; Tier and Meyer 2012; Neugebauer et al. 2010a) و خوک (Neugebauer et al. 2010a) صورت گرفته، اما گزارشی در خصوص برآورد این منبع واریانس در صفات تولیدی گوسفند وجود ندارد. لذا، هدف از انجام این تحقیق برآورد واریانس ایمپرینتینگ مادری و پدری برای صفات مختلف رشدی که از نظر اقتصادی بسیار با اهمیت هستند، می‌باشد. به این منظور از صفات وزن تولد، وزن شیرگیری، وزن شش ماهگی، وزن ۹ ماهگی و وزن یک سالگی برای برآورد میزان واریانس توجیهی توسط اثرات ایمپرینتینگ استفاده شد.

مواد و روش‌ها

داده‌های جمع آوری شده از ۹۵۶۲ گوسفند در سال های ۱۳۷۰ لغایت ۱۳۹۰ از ایستگاه پرورش و اصلاح نژاد گوسفند زندی (ایستگاه خجیر)، که توسط مرکز اصلاح نژاد دام کشور مدیریت می‌شود، برای برآورد واریانس با منشا والدی صفات رشدی در گوسفند زندی مورد استفاده قرار گرفت. این ایستگاه در ارتفاع ۱۵۴۷ متری از سطح دریا در استان تهران و بین تهران و آبعلی واقع شده است. قوچ‌ها و میش‌ها در تمام طول سال، به‌جز فصل تولید مثل جدا از یکدیگر نگهداری شده و در فصل تولید مثل هر قوچ انتخابی برای جفت‌گیری با ۱۵ میش در باکس‌های جدا نگهداری می‌شوند. فصل تولید مثل از اوایل مهر ماه شروع شده و تا اواسط بهمن ماه ادامه می‌یابد. میش‌ها در حدود سن ۱۸ ماهگی برای اولین بار با قوچ‌ها آمیزش داده شده و تا سن حدود ۸ سالگی نگهداری می‌شوند. قوچ‌های مورد انتخاب معمولا حدود

[1] cis-acting mechanism
[2] reciprocal heterozygotes
[3] 5-methylcytosine
[4] callipyg
[5] muscular hypertrophy phenotype

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

سه تا چهار سال داشته و در فصول غیر تولید مثلی جدا از میش‌ها نگهداری می‌شوند (Mohammadi et al. 2013).

صفات مورد مطالعه شامل وزن تولد، وزن از شیرگیری، وزن شش ماهگی، وزن ۹ ماهگی و وزن یک‌سالگی بود. سن بره‌ها برای صفات متفاوت بین ۱۲۰-۶۰ روزگی (برای وزن از شیرگیری)، ۲۱۴-۱۲۳ (برای وزن شش ماهگی)، ۳۰۵-۲۱۵ (برای وزن ۹ ماهگی)، ۳۹۵-۳۰۶ (برای وزن یک‌سالگی) می‌باشند.

معنی‌داری اثرات ثابت برای هر صفت با استفاده از روش تجزیه واریانس نوع ۳[1] با کمک بسته نرم‌افزاری Car در زبان برنامه نویسی R مورد آزمون قرار گرفت (Fox et al. 2009). سپس، اثرات ثابت معنی‌دار در مدل‌ها استفاده شد. اثرات ثابت مورد استفاده شامل اثرات جنس، سال تولد، نوع تولد و سن مادر به ترتیب دارای ۲، ۲۱، ۳ و ۸ سطح بود. سن دام بر اساس روز به عنوان متغییر کمکی (کوواریت) برای یافتن مدل بهینه به صفات وزن از شیرگیری، وزن شش ماهگی، وزن ۹ ماهگی و وزن یک-سالگی، اضافه شد. تمام رکوردهایی که کمتر یا بیشتر از سه انحراف معیار با میانگین اختلاف داشتند حذف شدند. برای برآورد واریانس با اثرات والدی دو مرحله تجزیه به شرح زیر انجام شد.

در مرحله اول، مدل‌های مختلط شامل اثرات ژنتیکی افزایشی حیوان، اثرات ژنتیکی مستقیم مادری و اثرات محیط دائمی مادری به‌عنوان اثرات تصادفی و همچنین کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مادری و اثرات ژنتیکی افزایشی حیوان مورد آزمون قرار گرفت. بنابراین، از مدل‌های مختلط یک تا شش برای یافتن مدل مناسب برای برآورد اثرات با منبع والدی استفاده شد:

مدل ۱) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + e}$

مدل ۲) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + Z_2m + e, cov(a,m) = 0}$

مدل ۳) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + Z_2m + e, cov(a,m) = A\sigma_{a,m}}$

مدل ٤) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + Z_3c + e}$

مدل ٥) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e\ , cov(a,m) = 0}$

مدل ٦) $\boldsymbol{y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3c + e\ , cov(a,m) = A\sigma_{a,m}}$

در اینجا y، b، m، c، a و e به‌ترتیب بردار مشاهدات، اثرات ثابت، اثرات ژنتیکی افزایشی حیوان، اثرات ژنتیکی مادری، اثرات محیط دائم مادری و اثرات باقی مانده می‌باشند. همچنین X، Z_1، Z_2 و Z_3 ماتریس طرح که مشاهدات را به‌ترتیب به اثرات ثابت، اثرات ژنتیکی افزایشی، اثرات ژنتیکی مادری و اثرات محیط دائمی مادری مرتبط می‌نماید. برای برآورد مولفه‌های (کو)واریانس صفات مذکور از الگوریتم میانگین اطلاعات بیش‌ترین درست نمایی محدود شده[2] (AI-REML) با استفاده از نرم‌افزار WOMBAT استفاده شد (Meyer 2007). پس از انجام تجزیه برای انتخاب مناسب‌ترین مدل برای برآورد اجزاء واریانس و کواریانس از معیار اطلاعاتی آکائیکه[3] (AIC) استفاده شد (Akaike 1974). بنابراین، مدل‌هایی که کمترین AIC را با توجه به فرمول ۱ داشتند به‌عنوان مدل مناسب انتخاب شدند.

فرمول ۱) $$AIC = 2k - 2\ln(L)$$

در اینجا، k تعداد پارامترهای مدل آماری و L مقدار حداکثر تابع درست‌نمایی برای مدل برآورد شده می‌باشد. در مرحله دوم، مناسب‌ترین مدل که طی مرحله قبل انتخاب شد برای برآورد واریانس با منشا والدی استفاده شد. برای برآورد واریانس با منشا والدی چهار مدل متفاوت شامل مدل های I، M، P و F برازش شد. مدل I همان مدل انتخابی در مرحله اول می‌باشد که در آن اثرات ایمپرینتینگ برازش نشده‌اند. مدل‌های M و P مشابه مدل I می‌باشند با این تفاوت که به‌ترتیب اثرات ایمپرینتینگ مادری و پدری در مدل وارد شده‌است. مدل F نیز مانند مدل I بوده، ولی اثرات ایمپرینتینگ مادری و پدری به صورت هم زمان در مدل وارد شده‌است. برای وارد کردن اثرات ایمپرینتینگ در مدل‌های دارای اثرات با منبع والدی (مدل های M، P و F) از معکوس ماتریس روابط گامتی استفاده شد (Tier and Meyer 2012). در این الگوریتم ابتدا شجره روابط گامتی تشکیل می‌شود. برای این منظور از شجره روابط خویشاوندی استفاده شده و برای هر فرد دو رابطه شجره‌ای گامتی (مادری و پدری) تشکیل می‌شود. سپس از این شجره گامتی برای تولید ماتریس روابط گامتی استفاده می-

[1] ANOVA type III

[2] Average Information REML algorithm
[3] Akaike information criterion

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

شود. در این ماتریس عناصر قطری برابر یک بوده (gii = 1) و برای عناصر غیر قطری از فرمول ۲ استفاده می‌شود:

فرمول ۲) $$g_{ij} = \frac{(g_{iq} + g_{ip})}{2}$$

در اینجا، p و q گامت های والدی گامت j می‌باشند. روش محاسبه این ماتریس مشابه با روش محاسبه ماتریس روابط خویشاوندی بوده با این تفاوت که می‌توان دو ردیف عناصر بالا مثلثی و دو ستون عناصر پایین مثلثی (هر دو ردیف مربوط به گامت های یک فرد می‌باشند) را به‌صورت هم زمان محاسبه نمود که در فرم ماتریسی به صورت زیر می‌باشد:

$$G_i = \begin{bmatrix} G & G_{i-1}r_i \\ r_i'G_{i-1} & 1 \end{bmatrix}$$

در اینجا، G_i رابطه خویشاوندی گامتی برای گامت مادری یا پدری برای حیوان iام، r_i بردار با دو عنصر ۰/۵، G_{i-1} ماتریس روابط گامتی با ابعاد ۲ × ۲ برای گامت‌های مادری یا پدری در همان دو ردیف مورد محاسبه می‌باشند. در زمان تشکیل ماتریس روابط گامتی فرض می‌شود که ضریب همخونی والد نامشخص (صفر) می‌باشد. مدل کامل مورد استفاده (مدل F) به‌صورت زیر می‌باشد:

$$y = M + Z_s g_s + Z_d g_d$$

در اینجا، M مدل انتخابی در مرحله اول می‌باشد. g_s و g_d به‌ترتیب بردار اثرات ایمپرینتینگ پدری و مادری می‌باشند. Z_s و Zd ماتریس طرح بوده که مشاهدات را به اثرات ایمپرینتینگ پدری و مادری مرتبط می‌نمایند. واریانس اثرات ایمپرینتینگ پدری (g_s) و مادری (g_d) به‌ترتیب $G\sigma^2_{gs}$ و $G\sigma^2_{gd}$ می‌باشند. G ماتریس روابط گامتی بوده و σ^2_{gs} و σ^2_{gd} به‌ترتیب واریانس ایمپرینتینگ پدری و مادری می‌باشند.

نتایج و بحث

آماره‌های توصیفی و مشخصات شجره‌ای برای هر یک از صفات در جدول ۱ ارائه شده‌است. تمام صفات رشد مورد مطالعه به صورت معنی‌داری تحت تاثیر جنسیت، سال تولد و نوع تولد قرار گرفتند ($p<0.05$). اثر ثابت سن مادر در صفات وزن تولد، وزن از شیرگیری و وزن شش ماهگی معنی‌دار بوده و برای تصحیح مورد استفاده قرار گرفت. متغیر کمکی سن دام تنها در صفات وزن از شیرگیری و وزن شش ماهگی باعث بهبود مدل شد و به مدل به عنوان کوواریت اضافه شد. پس از انجام مرحله اول، تجزیه جهت شناسایی مناسب‌ترین مدل برای برآورد واریانس با منبع والدی، برای صفت وزن تولد مدل ۵، برای صفت وزن شیرگیری مدل ٤، برای صفت وزن شش ماهگی مدل ۳ و برای صفات وزن ۹ ماهگی و یک سالگی نیز مدل ۱ به‌عنوان مدل مناسب انتخاب شدند.

از مدل‌های انتخابی برای هر صفت در مرحله اول، برای برآورد واریانس با منبع والدی استفاده شد. نتایج برآوردهای (کو)-واریانس اثرات تصادفی و وراثت‌پذیری صفات در جدول ۲ ارایه شده‌است.

جدول ۱- آماره های توصیفی و اطلاعات شجره ای برای صفات مختلف رشد در گوسفند زندی.

صفت	تعداد رکورد	تعداد مادرها	تعداد مادران رکورددار دارای فرزند/ فرزندان رکورددار	تعداد پدرها	تعداد پدران رکورددار دارای فرزند/ فرزندان رکورددار	میانگین	ضریب تغییرات
وزن تولد	۸۳۹۸	۲۲۰٤	۱٦۷۰	۲۷۱	۲۲۹	٤/۲۷	۱٦/۸۹
وزن از شیرگیری	٦٥٤۳	۲۳۲۱	۱٤۸۳	۲۷۲	۲۳٥	۲۱/٥٤	۲۰/٤۱
وزن ٦ ماهگی	۳٦۹۸	۲۳۲۱	۱۰٥۳	۲۷۲	۱۹٦	۳۲/۹۹	۱٦/۲٤
وزن ۹ ماهگی	۲۸٤٤	۱٥۲٤	۸٥٦	۲۳۹	۱٦٦	۳۳/۱٥	۱٦/۳٤
وزن ۱ سالگی	۱۸۳۹	۱٤۰۹	٥۲۸	۲۳٦	۹۳	۳٤/۰٦	۱۷/۳۰

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

جدول ۲- برآورد های (کو)واریانس اثرات تصادفی و وراثت پذیری افزایشی، ایمپرینتینگ مادری و پدری برای صفات مختلف رشد در گوسفند زندی.

صفت	مدل	AIC	واریانس باقی مانده	واریانس افزایشی	وراثت پذیری	واریانس محیط مادری	واریانس ژنتیک مادری	کواریانس افزایشی و ژنتیک مادری	واریانس ایمپرینت پدری	وراثت پذیری ایمپرینت پدری	واریانس ایمپرینت مادری	وراثت پذیری ایمپرینت مادری	واریانس کل
وزن تولد	I	-٥٦٤/١	٠/٢٧ (٠/٠١)	٠/٠٤ (٠/٠١)	٠/١١ (٠/٠٢)	٠/٠٢ (٠/٠١)	٠/٠٣ (٠/٠١)						٠/٣٦ (٠/٠١)
	P	-٥٦٢/١١	٠/٢٧ (٠/٠١)	٠/٠٤ (٠/٠١)	٠/١١ (٠/٠٣)	٠/٠٢ (٠/٠١)	٠/٠٣ (٠/٠١)		٠/٠٠ (٠/٠١)	٠/٠٠ (٠/٠٢)			٠/٣٦ (٠/٠١)
	M	-٥٦٧/٨١	٠/٢٥ (٠/٠١)	٠/٠٣ (٠/٠١)	٠/٠٩ (٠/٠٢)	٠/٠٢ (٠/٠١)	٠/٠٠ (٠/٠١)				٠/٠٥ (٠/٠٢)	٠/١٥ (٠/٠٦)	٠/٣٦ (٠/٠١)
	F	-٥٦٧/٣٨	٠/٢٤ (٠/٠١)	٠/٠٢ (٠/٠١)	٠/٠٥ (٠/٠٤)	٠/٠٢ (٠/٠١)	٠/٠٠ (٠/٠١)		٠/٠١ (٠/٠١)	٠/٠٣ (٠/٠٢)	٠/٠٦ (٠/٠٢)	٠/١٨ (٠/٠٧)	٠/٣٦ (٠/٠١)
وزن از شیر گیری	I	٢١٩٦٦/٦	٨/٤٧ (٠/٢٥)	٢/٠٥ (٠/٢٩)	٠/١٩ (٠/٠٣)	٠/٣٦ (٠/١٢)							١٠/٨٩ (٠/٢١)
	P	٢١٩٦٢/٠٧	٨/٢٣ (٠/٢٧)	١/٦٨ (٠/٣٢)	٠/١٥ (٠/٠٣)	٠/٤ (٠/١٣)			٠/٦٥ (٠/٢٧)	٠/٠٦ (٠/٠٢)			١٠/٩٧ (٠/٢٢)
	M	٢١٩٦٨/٥٥	٨/٤٦ (٠/٢٥)	٢/٠٣ (٠/٣٢)	٠/١٩ (٠/٠٣)	٠/٣٥ (٠/١٤)					٠/٠٥ (٠/٢٢)	٠/٠٠ (٠/٠٢)	١٠/٨٩ (٠/٢١)
	F	٢١٩٦٣/٨٨	٨/٢١ (٠/٢٧)	١/٥٧ (٠/٤)	٠/١٤ (٠/٠٤)	٠/٣٧ (٠/١٤)			٠/٦٩ (٠/٢٨)	٠/٠٦ (٠/٠٣)	٠/١٣ (٠/٢٩)	٠/٠١ (٠/٠٣)	١٠/٩٧ (٠/٢٢)
وزن ٦ ماهگی	I	١٤٠١٠/٣٧	١١/٥٦ (٠/٦٨)	٥/٧٩ (١/٠٩)	٠/٣٤ (٠/٠٦)		١/٦٣ (٠/٤٨)	-١/٩٧ (٠/٦٢)					١٧/٠١ (٠/٤٥)
	P	١٤٠١١/١	١٢/٠٤ (٠/٨٨)	٢/٧١ (٣/١٣)	٠/١٦ (٠/١٨)		٠/٧٣ (٠/٩٦)	-٠/٣٠ (١/٦٧)	١/٩٣ (١/٧٧)	٠/١١ (٠/١٠)			١٧/١١ (٠/٤٧)
	M	١٤٠٠٨/٣١	١٠/٦ (٠/٩٩)	٥/٦٧ (١/٠٩)	٠/٣٣ (٠/٠٦)		٠/٩٧ (٠/٧٤)	-٢/٣٥ (٠/٧٢)			٢/٠٩ (١/٦١)	٠/١٢ (٠/١٠)	١٦/٩٩ (٠/٤٥)
	F	١٤٠٠٩/٦٧	١٠/٩٧ (١/٢١)	٣/٥٧ (٣/١١)	٠/٢١ (٠/١٨)		٠/٤٤ (١/٠٢)	-١/٢٦ (١/٧٤)	١/٣١ (١/٧٥)	٠/٠٨ (٠/١٠)	٢/٠٢ (١/٦٩)	٠/١٢ (٠/١٠)	١٧/٠٥ (٠/٤٦)
وزن ٩ ماهگی	I	١٠٣٦٢/٨٨	١١/٧١ (٠/٥٠)	٢/٦٨ (٠/٥٣)	٠/١٩ (٠/٠٤)								١٤/٤٠ (٠/٤١)
	P	١٠٣٦٢/١٥	١١/٣٩ (٠/٥٤)	٢/٣٩ (٠/٥٨)	٠/١٧ (٠/٠٤)				٠/٧٣ (٠/٤٨)	٠/٠٥ (٠/٠٣)			١٤/٥٠ (٠/٤٢)
	M	١٠٣٥٨/٩٦	١١/١٢ (٠/٥٤)	٢ (٠/٥٥)	٠/١٤ (٠/٠٤)						١/٢٤ (٠/٥٦)	٠/٠٩ (٠/٠٤)	١٤/٣٧ (٠/٤٠)
	F	١٠٣٥٦/٢٤	١٠/٦٥ (٠/٥٩)	٠/٧٩ (٠/٨٦)	٠/٠٦ (٠/٠٦)				١/٢٢ (٠/٦١)	٠/٠٨ (٠/٠٤)	١/٧٩ (٠/٧٠)	٠/١٢ (٠/٠٥)	١٤/٤٤ (٠/٤١)
وزن یک سالگی	I	٧٠٩٤/٤١	١٤/٤٤ (٠/٧٦)	٣/٣٢ (٠/٧٦)	٠/١٩ (٠/٠٤)								١٧/٧٦ (٠/٦١)
	P	٧٠٩٦/٤١	١٤/٤٤ (٠/٧٨)	٣/٣٢ (٠/٨٧)	٠/١٩ (٠/٠٥)				٠/٠٠ (٠/٦٣)	٠/٠٠ (٠/٠٤)			١٧/٧٦ (٠/٦١)
	M	٧٠٩٣/٨	١٣/٨ (٠/٨٥)	٢/٦٧ (٠/٨٣)	٠/١٥ (٠/٠٥)							٠/٠٧ (٠/٠٥)	١٧/٧٣ (٠/٦١)
	F	٧٠٩٥/٦٣	١٣/٦٦ (٠/٩١)	٢/٣٥ (١/١٥)	٠/١٣ (٠/٠٦)				٠/٣٣ (٠/٧٧)	٠/٠٢ (٠/٠٤)		٠/٠٨ (٠/٠٥)	١٧/٧٥ (٠/٦١)

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

برآورد وراثت‌پذیری صفات رشدی برای زمانی‌که اثرات ایمپرینتینگ به مدل اضافه نشده بودند بین ۰/۱۱ (برای صفت وزن تولد) تا ۰/۳٤ (برای صفت وزن شش ماهگی) متغیر بودند. نتایج به‌دست آمده برای وراثت‌پذیری با نتایج دیگر تحقیقات همخوانی نشان می‌دهد (Safari and Fogarty 2003). در مطالعه انجام شده بر روی صفات مشابه در این نژاد، میزان وراثت‌پذیری برای صفات رشد بین ۰/۱۵ (برای صفت وزن از شیرگیری) تا ۰/۳۵ (برای صفت وزن تولد) گزارش شده است (Senemari et al. 2013). میزان وراثت‌پذیری برآورد شده در این تحقیق برای تمام صفات (به جز صفت وزن تولد) از برآوردهای گزارش شده در پژوهش Senemari et al. (2013) بیشتر بودند. این تفاوت در برآورد وراثت پذیری احتمالا به دلیل تفاوت در ساختار داده‌ها می‌باشد.

همانطورکه در جدول ۲ نشان داده شده‌است، افزودن اثر تصادفی ایمپرینتینگ در مدل‌های صفات رشد موجب بهبود برازش مدل شده است. برای صفت وزن تولد، شش ماهگی و یک سالگی بهترین مدل زمانی حاصل شد که واریانس ایمپرینتینگ مادری در مدل برازش شد. همچنین برای صفت وزن از شیرگیری نیز افزودن اثر ایمپرینتینگ پدری باعث بهبود مدل شد. در نهایت در صفت وزن ۹ ماهگی، وجود هردو منبع اثرات ایمپرینتینگ مادری و پدری موجب کاهش AIC شد. این تفاوت در اثر ایمپرینتینگ بر روی صفات می‌تواند به دلیل تفاوت در الگوی ایمپرینتینگ در بافت‌ها و مراحل مختلف زندگی باشد (Barlow and Bartolomei 2014). بنابراین، ژن‌های ایمپرینتینگ می‌توانند نقش‌های متفاوتی در صفات مختلف داشته باشند، که می‌تواند موجب تفاوت در برآورد واریانس با منبع والدی در صفات مختلف شود.

برآورد واریانس با منبع والدی دارای دامنه زیادی در دام‌های مختلف مانند خوک (Neugebauer et al. 2010a) و گاو (Neugebauer et al. 2010bTier and Meyer 2012;) می‌باشند. برای مثال، در گاو برآورد واریانس ایمپرینتینگ مادری بین ۱۱-۰ درصد از کل واریانس فنوتیپی به‌ترتیب برای وزن تولد و وزن شش ماهگی گزارش شده‌است (Meyer and Tier 2012). همچنین در همان تحقیق برآورد واریانس ایمپرینتینگ پدری برای صفت رشد نیز بین ۷-۵ درصد واریانس کل برآورد شده‌است.

همچنین در مطالعه‌ای دیگر با تقسیم اثرات افزایشی به اثرات مادری و پدری، میزان واریانس ایمپرینتینگ بین ۲۵-۸ درصد واریانس کل را توجیه نمود (Neugebauer et al. 2010b). همانطورکه در جدول ۲ نشان داده شده‌است، دامنه برآورد واریانس با منشا والدی در مدل‌های با کمترین AIC برای صفات مختلف از ۸-٦ درصد واریانس کل برای ایمپرینتینگ پدری، و از ۱۵-۷ درصد برای ایمپرینتینگ مادری متفاوت می‌باشد.

در برخی از مطالعات وجود اثر تداخلی[1] بین اثرات مادری و ایمپرینتینگ مادری مورد بحث قرار گرفته است. به‌نظر می‌رسد که تفکیک این دو اثر می‌تواند در شناسایی ژن‌های موثر بر آن‌ها مهم باشد. برای مثال، اگر اثرات با منبع والدی به دلیل بیان ژن‌های مادری باشند نه خود حیوان، در مطالعات جایگاه‌های صفات کمی[2] (QTL) دو هتروزیگوت متناظر می‌توانند تفاوت معنی‌داری نشان داده، اما الگوی بیان ژنی ایمپرینتینگ نداشته باشند (Hager et al. 2008). در این تحقیق وجود تداخل بین واریانس ژنتیکی مادری و ایمپرینتیگ مادری مشاهده شد. با افزودن اثر تصادفی ایمپرینتینگ مادری، واریانس ژنتیک مادری در دو صفت وزن تولد و وزن شش ماهگی به میزان قابل توجه‌ای کاهش یافت. در مطالعه‌ای دیگر که بر روی گاو صورت گرفته نشان داده شده که افزودن اثر ایمپرینتینگ مادری تاثیری بر روی اثر محیط دائم مادری نداشته (Meyer and Tier 2012)، که با نتایج این تحقیق همخوانی نشان می‌دهد. در صفت وزن تولد که اثر محیط دائمی مادر به‌عنوان اثر تصادفی به مدل اضافه شد، افزودن واریانس ایمپرینتینگ مادری تاثیری بر روی آن نداشته است. در مجموع به نظر می‌رسد این اثر تداخلی تنها بین اثرات ژنتیک مادری و اثرات ایمپرینتینگ مادری وجود دارد.

در مطالعات قبلی نشان داده شده که افزودن اثرات ایمپرینتینگ به مدل‌ها می‌تواند موجب کاهش برآورد واریانس افزایشی حیوان شود (Meyer and Tier 2012; Tier and Meyer 2012). این کاهش در واریانس افزایشی به‌دلیل اضافه نمودن اثرات ایمپرینتینگ نیز در این تحقیق مشاهده شد. به گونه‌ای که با مقایسه مدل بدون اثرات ایمپرینتینگ (مدل I) و مدل با کمترین

[1] confounding
[2] quantitative trait loci

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]

AIC (مدل با اثرات ایمپرینتینگ) در صفات مختلف، واریانس افزایشی حیوان به میزان ۱۸ درصد، ۲۱ درصد، سه درصد، ٦٨ درصد و ۲۱ درصد به‌ترتیب برای وزن تولد، وزن از شیرگیری، وزن شش ماهگی، وزن ۹ ماهگی و وزن یک‌سالگی کاهش نشان داد. این نتایج نشان می‌دهند که احتمالا بخشی از واریانس ایمپرینتینگ با واریانس افزایشی همپوشانی دارند. بنابراین، به‌نظر می‌رسد که اثرات ایمپرینتینگ احتمالا بسیار بیشتر از آنچه تصور می‌شد اهمیت دارند. چنانچه مشاهده می‌شود در برخی صفات این کاهش برآورد وراثت‌پذیری به دلیل اثرات ایمپرینتینگ قابل توجه می‌باشد (وزن ۹ ماهگی).

نتیجه گیری کلی

افزودن اثرات ایمپرینتیگ برای صفات رشد در گوسفند موجب بهبود برازش مدل شده و به‌نظر می‌رسد وجود این اثر در برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات اقتصادی گوسفند مفید خواهد بود. در این تحقیق وجود تداخل بین اثرات ژنتیکی مادری و اثرات ایمپرینتینگ مادری مشاهده شد. همچنین نشان داده شد که برخی از واریانس برآوردی برای اثرات افزایشی حیوان می‌تواند به دلیل اثرات ژن‌های ایمپرینت باشد که تا کنون در برآوردهای صفات اقتصادی گوسفند نادیده گرفته شده بود. در بررسی اثرات ایمپرینتینگ برای صفات رشد در گوسفند، مطالعات بیشتر برروی نژادهای دیگر و صفات دیگر مانند صفات لاشه می‌تواند مؤثر باشند.

منابع

Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. Automatic Control, IEEE Transactions on 19: 716-723.

Amiri Roudbar M, Mohammadabadi MR, Salmani V (2015) Epigenetics: a new challenge in animal breeding. Genetics in the Third Millennium 12: 3900-3914. (In Farsi).

Barlow DP, Bartolomei MS (2014) Genomic imprinting in mammals. Cold Spring Harbor perspectives in biology 6: a018382.

Fox J, BatesD, Firth D, Friendly M, Gorjanc G, Graves S, Heiberger R, Monette G, Nilsson H, Ogle D (2009) CAR: Companion to Applied Regression, R Package version 1.2-16. Online at http://cran.r.-project.org/web/packages/car/index.html (Accessed on August 2012).

Georges M, Charlier C, Cockett N (2003) The callipyge locus: evidence for the trans interaction ofreciprocally imprinted genes. Trends Genet 19: 248-252.

Gregg C, Zhang J, Weissbourd B, Luo S, Schroth GP, Haig D, Dulac C (2010) High-resolution analysis of parent-of-origin allelic expression in the mouse brain. Science 329: 643-648.

Hager R, Cheverud JM, Wolf JB (2008) Maternal effects as the cause of parent-of-origin effects that mimic genomic imprinting. Genetics 178: 1755-1762.

Meyer K (2007) WOMBAT-A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). Meyer K. WOMBAT-a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML) . Journal of Zhejiang University Science B. 8: 815-821.

Meyer K, Tier B (2012) Estimates of variances due to parent of origin effects for weights of australian beef cattle. Animal Production Science 52: 215-224.

Mohammadi K, Beigi Nassiri MT, Rahmatnejad E, Sheikh M, Fayazi J, Karimi Manesh A (2013) Phenotypic and genetic parameter estimates for reproductive traits in zandi sheep. Tropical Animal Health and Production 45: 671-677.

Morison IM, Ramsay JP, Spencer HG (2005) A census of mammalian imprinting. Trends Genetics 21: 457-465.

Neugebauer N, Luther H, Reinsch N (2010a) Parent-of-origin effects cause genetic variation in pig performance traits. Animal: an international journal of animal bioscience 4: 672-681.

Neugebauer N, Räder I, Schild HJ, Zimmer D, Reinsch N (2010b) Evidence for parent-of-origin effects on genetic variability of beef traits. Journal of Animal Science 88: 523-532.

Safari A, Fogarty NM (2003) Genetic parameters for sheep production traits: Estimates from the Literature. Technical Bulletin 49, NSW Agricultur, Orange, Australia.

Senemari M, Kalantar M, Khalajzadeh S, Gholizadeh M (2013) Genetic and phenotypic parameters of body weight in Zandi sheep. African Journal of Biotechnology 10: 15444-15449.

Tier B, Meyer K (2012) Analysing quantitative parent-of-origin effects with examples from ultrasonic measures of body composition in Australian beef cattle. Journal of Animal Breeding and Genetics 129: 359-368.

[Downloaded from mail.mg.genetics.ir on 2026-11-20]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1396.12.1.2.2]