

مطالعه اثر خودگزینی (Autoselection) بر وراثت پذیری و پاسخ به انتخاب در صفات تولیدمثلی

مسعود شیرعلی^{۱*} و حسن مهربانی یگانه^۲

۱، ۲، دانش آموخته کارشناسی ارشد و عضو هیأت علمی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
(تاریخ دریافت: ۸۶/۲/۲۵ - تاریخ تصویب: ۸۸/۷/۱۵)

چکیده

خودگزینی یا Autoselection نوعی انتخاب طبیعی است که بر اثر نابرابری در تولید نتاج و در نتیجه نابرابری در انتقال ژنها به نسل بعد در صفات تولیدمثلی رخ می‌دهد. در این پژوهش، با استفاده از شبیه‌سازی کامپیوتری، صفت تعداد فرزندان در هر زایش در جمعیت گوسفندان برای ۱۱ نسل، شبیه‌سازی شد. شبیه‌سازی صفت برای سه وراثت‌پذیری متفاوت انجام شد و شبیه‌سازی هر جمعیت ده بار تکرار شد. سپس داده‌های حاصله مورد بررسی قرار گرفت. نتایج حاصله نشان می‌دهد که Autoselection باعث افزایش میانگین ارزش‌های ژنتیکی افزایشی و فنوتیپی و به تبع آن افزایش میانگین فنوتیپ آستانه‌ای می‌شود، لیکن اثری بر واریانس ژنتیکی جامعه نداشته و در نتیجه وراثت‌پذیری را تغییر نمی‌دهد. در بررسی اثر توامان Autoselection و انتخاب مصنوعی برای مادرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای آنها و نیز اثر توامان Autoselection و انتخاب مصنوعی برای پدرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای مادر پدرها و برای مادرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای خود آنها، مشاهده شد که میانگین ژنتیکی افزایشی، میانگین ارزش فنوتیپی و میانگین فنوتیپ آستانه‌ای افزایش می‌یابد. البته در وراثت‌پذیری بالا پاسخ به انتخاب برای هر نسل، بیش از نسل قبل بود؛ زیرا با افزایش میانگین فنوتیپ آستانه‌ای، توزیع آن تغییر نموده و از آنجا که پاسخ به Autoselection تابع توزیع فنوتیپ آستانه‌ای این صفت می‌باشد، لذا مقدار پاسخ به انتخاب هم تغییر می‌کند. ولی علی‌رغم انتخاب و ایجاد پیشرفت ژنتیکی، کاهش واریانس ژنتیکی و وراثت‌پذیری به مراتب کمتر از حد مورد انتظار بود. در تجزیه فنوتیپ‌های آستانه‌ای با استفاده از مدل آستانه‌ای، نتایج نشان داد که میزان وراثت‌پذیری برآورد شده طبق این روش، از میزان وراثت‌پذیری پشت صحنه‌ای کمتر است. مقدار وراثت‌پذیری برآورد شده تابع میزان وراثت‌پذیری پشت صحنه، درصد افراد انتخاب شده و تعداد مسیرهای انتخاب است.

واژه‌های کلیدی: خودگزینی، شبیه‌سازی، صفات آستانه‌ای، صفات تولیدمثلی، وراثت‌پذیری، پاسخ به انتخاب.

مقدمه

شناخته می‌شوند. با این حال، نسبت به سایر صفات اقتصادی کمتر مطالعه شده‌اند. صفات تولیدمثلی در طراحی برنامه‌های اصلاح‌نژاد به دلیل دارا بودن فنوتیپ

در پرورش گوسفند صفات تولیدمثلی نظیر چندقلوژی، به عنوان عوامل اصلی موثر بر سودآوری

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزارهای موجود بود که در زیر به توضیح هر مرحله پرداخته می‌شود.

شبیه‌سازی جمعیت‌ها و تولید داده‌ها

تولید داده‌ها و ایجاد جمعیت‌های مورد نیاز با استفاده از شبیه‌سازی تصادفی و با زبان برنامه‌نویسی MS VB 6، مبتنی بر مدل آستانه‌ای انجام شد. صفت شبیه‌سازی شده تعداد فرزند در هر زایش بود که براساس مدل آستانه‌ای با در نظر گرفتن دو نقطه آستانه (۳ دسته فنوتیپ آستانه‌ای یا ۱، ۲ و ۳ قلوزا) با قابلیت تغییر نقاط آستانه طراحی شد.

جمعیت پایه

با استفاده از اصول شبیه‌سازی تصادفی و زیر روال‌های توزیع نرمال آزمون شده، جمعیت پایه به تعداد ۱۰۰۰ فرد شامل ۵۰۰ نر و ۵۰۰ ماده با واریانس فنوتیپی ۰/۵ و میانگین ۱/۱۸ فرزند و نقطه آستانه اول در $\sigma_p + 1$ و نقطه آستانه دوم در $\sigma_p + 2$ تولید شد. یعنی ۲/۳ درصد مادرها سه قلوزا، ۱۳/۶ درصد دوقلوزا و ۸۴/۱ درصد تک قلوزا در نظر گرفته شد. دلیل در نظر نگرفتن چهارقلوایی، تفاوت معنی‌دار در بقاء و وزن تولد در چهارقلوایی نسبت به سایر گروه‌ها و اثر آن بر بلوغ جسمی است (Hanford et al., 2002).

در ایجاد جمعیت پایه سه فرض اصلی در نظر گرفته شد: نخست آنکه جمعیت پایه شرایط تعادل هاردی-وینبرگ را دارا باشد، دوم آنکه افراد جمعیت پایه از یک جمعیت بسیار بزرگ به صورت تصادفی نمونه‌برداری شوند و سوم آنکه در جمعیت پایه پدر و مادر افراد ناشناخته بوده و ضریب خویشاوندی برای این افراد صفر است، یعنی فرض شد که افراد این جمعیت با یکدیگر رابطه خویشاوندی ندارند.

شرایط ایجاد سایر نسل‌ها شامل انجام آمیزش تصادفی، تعداد فرزند حاصل از هر آمیزش برابر فنوتیپ آستانه‌ای مادر، عدم همپوشانی بین نسل‌ها و تولیدمثل به صورت «نسل‌های مجزا»، در نظر گرفته شد. همچنین تعداد حیوانات هر نسل ثابت (۱۰۰۰ فرد) و میانگین‌ها و واریانس‌ها در جنس نر و ماده با هم برابر فرض شد. ارزش ژنتیکی هر فرد را فقط برابر ارزش ژنتیکی افزایشی در نظر گرفته شد و اثرات ژنتیکی غیرافزایشی در نظر گرفته نشد.

ناپیوسته، وراثت‌پذیری پایین و این که فقط در حیوانات بالغ ظهور می‌یابند، دارای شدت انتخاب پایین و فاصله نسل طولانی بوده و مورد انتخاب قرار نمی‌گرفتند (Rao, 1997). در میان صفات تولیدمثلی، تعداد فرزند در هر زایش مهمترین صفت به حساب می‌آید که بیشترین مطالعات هم بر روی آن انجام شده است. تعداد فرزند در هر زایش از نظر اقتصادی مهمترین صفت در تولید گوشت است که اثرات غیرمستقیم مهمی بر سایر صفات دارد (Olesen et al., 1995). تعداد فرزند در هر زایش موجب افزایش شدت انتخاب سایر صفات اقتصادی می‌شود (Shaht et al., 2004). از این رو بیشترین مطالعات انجام شده در صفات تولیدمثلی برای تعداد فرزند در هر زایش است.

در تئوری‌های ژنتیک کمی فرض بر این است که در شرایط عدم انتخاب، تعداد فرزندان دارای توزیع پواسن بوده و در نتیجه واریانس اندازه خانواده برابر با میانگین تعداد فرزندان است. برخی فرمول‌های بنیادین ژنتیک کمی بر مبنای جمعیت‌هایی ارائه شده است که در این جمعیت‌ها، هر فرد مولد سهم مساوی در انتقال ژنها یا تولید نتاج برای نسل بعد دارد. اما در عمل اندازه خانواده‌ها یکسان نمی‌باشد و در نتیجه سهم افراد در انتقال ژن به نسل بعد متفاوت خواهد بود. به ندرت ممکن است در جمعیت‌های واقعی والدین شانس مساوی در تولید نتاج داشته باشند، زیرا قابلیت باروری و زنده‌مانی نتاج آنها با هم متفاوت بوده که این مسئله باعث تغییر اندازه جمعیت می‌شود. بنابراین نسبت بیشتر افراد نسل بعد را نتاج عده کمتری از والدین تشکیل می‌دهند. «جمعیت ایده‌آل» نیازمند آمیزش تصادفی و ایجاد شانس مساوی تولید مثل و بقاء نتاج است که برای رسیدن به این شرایط باید هر دو مسئله را مد نظر داشت. هدف از این پژوهش بررسی اثر خودگزینی بر پارامترهای جمعیتی در صفات تولیدمثلی، با استفاده از شبیه‌سازی صفت تعداد فرزند در هر زایش بر اساس تحقیقات پیشین و اطلاعات موجود بود.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در دو مرحله انجام شد. مرحله اول شامل شبیه‌سازی و ایجاد داده‌های مورد نیاز بود و مرحله دوم

سه‌م نمونه‌برداری مندلی است ($ms \approx N(0, \sigma_{ms}^2)$). تنها عامل تفاوت بین ارزش ژنتیکی فرزندان حاصل از یک آمیزش، تفاوت در مقدار ms است. مقدار ms طبق فرمول F_d و F_s محاسبه شد که $\sigma_{ms}^2 = 0.5[1 - \frac{1}{2}(F_s + F_d)]\sigma_A^2$ میزان ضریب همخونی پدر و مادر می‌باشد. با توجه به فرمول با افزایش همخونی در جامعه از میزان واریانس نمونه‌برداری مندلی نیز کاهش یافت.

شبیه‌سازی ارزش فنوتیپی، تخصیص فنوتیپ آستانه‌ای به افراد و آماده‌سازی برای انتخاب مصنوعی دقیقاً همانند جمعیت پایه بود. از آنجا که میزان همخونی در افراد نسل پایه صفر در نظر گرفته شد، برای نسل‌های بعد با همین فرض و با استفاده از روش Meuwissen & Luo (1992) میزان همخونی هر فرد در پایان هر نسل محاسبه شد و اثر آن در نمونه برداری مندلی فرزندان نشان لحاظ گردید. در هر دور تولید داده، ۱۱ نسل شامل یک نسل پایه و ۱۰ نسل نتاج ایجاد شد. از آنجا که وراثت‌پذیری یک پارامتر جمعیتی است در انجام این پژوهش وراثت‌پذیری در سه حالت پایین (۰/۱۰)، متوسط (۰/۲۵) و بالا (۰/۵۰) در نظر گرفته شد. همچنین سه حالت انتخاب شامل عدم انتخاب مصنوعی، انتخاب مصنوعی ۵۰ درصد برتر و انتخاب مصنوعی ۱۰ درصد برتر بررسی شد.

برای انتخاب مصنوعی ۲ حالت: (۱) انتخاب بین ماده‌ها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای خود آنها و انتخاب تصادفی همان تعداد از نرها و (۲) انتخاب بین ماده‌ها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای خود آنها و انتخاب بین نرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای مادر نرها فرض شد. در مجموع ۱۵ حالت مورد مطالعه قرار گرفت و هر حالت ۱۰ بار تکرار شد.

آنالیز داده‌های تولید شده

از آنجا که هدف این پژوهش، بررسی وراثت‌پذیری و پاسخ به انتخاب صفات تولیدمثلی بود جهت بررسی میزان وراثت‌پذیری و سایر پارامترهای جمعیتی از سه روش استفاده شد:

۱. تجزیه و تحلیل پارامترهای جمعیتی به صورت نسل به نسل جهت مطالعه تغییرات نسل به نسل در جمعیت‌ها.
۲. تجزیه و تحلیل داده‌های فنوتیپ پیوسته پشت صحنه‌ای توسط مدل‌های خطی و با استفاده از

برای شبیه‌سازی ارزش‌های فنوتیپی افراد در جمعیت پایه از مدل عمومی ژنتیک کمی طبق فرمول زیر استفاده شد (Falconer & Mackay, 1996):

$$p_i = \mu + BV_i + e_i$$

که در آن، μ میانگین فنوتیپی صفت در جمعیت، BV_i ارزش اصلاحی فرد i ام و e_i ارزش اثرات باقی مانده فرد i ام است. در مدل فوق، تنها جزء ثابت مدل اثر میانگین جمعیت و دو جزء تصادفی موجود در مدل شامل اثر ژنتیکی افزایشی حیوانات و ارزش اثرات باقی مانده می‌باشند. برای محاسبه واریانس ژنتیکی و محیطی در جمعیت پایه از میزان وراثت‌پذیری و واریانس فنوتیپی تعیین شده طبق روابط زیر استفاده شد:

$$\sigma_e^2 = (1 - h^2)\sigma_p^2$$

$$\sigma_g^2 = h^2\sigma_p^2$$

$$BV_i \approx N(0, \sigma_g^2) \quad e_i \approx N(0, \sigma_e^2)$$

سپس فنوتیپ آستانه‌ای هر فرد با توجه به ارزش فنوتیپی فرد و نقاط آستانه تعیین گردید.

از آنجا که هدف این پژوهش، بررسی اثر Autoselection بود انتخاب بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای هم مد نظر قرار گرفت. افراد ماده بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای خود و افراد نر بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای مادر نرها مرتب شده و به نسبت مورد نیاز انتخاب می‌شدند. البته دو حالت کلی در نظر گرفته شد: الف) انتخاب مصنوعی توأم با Autoselection و ب) فقط اثر Autoselection که برای حالت الف هم دو حالت در نظر گرفته شد: انتخاب بین ماده‌ها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای آنها و انتخاب تصادفی همان تعداد از نرها و انتخاب بین ماده‌ها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای شان و انتخاب بین نرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای مادران آنها.

ایجاد نسل‌های بعد

آمیزش‌ها به طور تصادفی بین والدین انتخاب شده و در حالت عدم انتخاب مصنوعی بین همه نرها و ماده‌ها، انجام گرفت. تعداد فرزند متولد شده از هر آمیزش برابر با فنوتیپ آستانه‌ای مادر در آن آمیزش بود.

برای شبیه‌سازی ارزش ژنتیکی فرزندان هر آمیزش از فرمول $BV_o = \frac{1}{2}BV_s + \frac{1}{2}BV_d + ms$ استفاده شد که در آن BV_s و BV_d ارزش ژنتیکی پدر و مادر است و ms

استفاده شد که در سطح ۰/۰۱ تفاوت معنی‌داری بین نسل‌ها مشاهده نشد. همان‌طور که در جدول ۱ مشاهده می‌شود در هر نسل نسبت به نسل قبل، میانگین ارزشهای ژنتیکی به طور خطی افزایش می‌یابد، که این افزایش با افزایش وارث‌پذیری نیز به طور خطی افزایش پیدا می‌کند.

از سوی دیگر در بررسی تغییرات ایجاد شده در نسل اول در سه حالت وارث‌پذیری موجود می‌توان میزان شدت انتخاب را تخمین زد:

$$R = \mu_{A_1} - \mu_{A_0} = 0.5ih^2\sigma_p^2$$

دلیل وجود ۰/۵ در فرمول فوق این است که در Autoselection تنها فنوتیپ آستانه‌ای مادرها مهم است؛ زیرا انتخاب به خاطر برتری‌های ژنتیکی مادران است.

نرم‌افزار ASREML نسخه ۲/۰۰a بود.

۳. تجزیه و تحلیل فنوتیپ‌های آستانه‌ای صفت با استفاده از نرم‌افزار Matvec و مدل آستانه‌ای.

نتایج و بحث

نتایج آنالیز نسل به نسل

مطالعه اثر Autoselection و عدم انتخاب مصنوعی

میانگین‌ها و واریانس‌های ژنتیکی ارائه شده برای هر نسل میانگین ۱۰ تکرار می‌باشد و اعداد ارائه شده در پرانتز در جدول، واریانس بین تکرارها است. از این رو واریانس‌های هر نسل در تکرارهای مربوطه آزمون F شد که در سطح ۰/۰۱ تفاوت معنی‌داری بین واریانس‌ها در تکرارها مشاهده نشد. از سوی دیگر برای مقایسه میانگین واریانس‌های نسل‌های مختلف از آزمون t

جدول ۱- اثر Autoselection بر میانگین و واریانس ژنتیکی صفت تعداد فرزند در هر زایش

نسل	وراثت‌پذیری جمعیت پایه ۰/۱۰		وراثت‌پذیری جمعیت پایه ۰/۲۵		وراثت‌پذیری جمعیت پایه ۰/۵۰	
	میانگین ژنتیکی	واریانس ژنتیکی	میانگین ژنتیکی	واریانس ژنتیکی	میانگین ژنتیکی	واریانس ژنتیکی
۰	-۰/۰۰۰۶	۰/۰۴۹۶	-۰/۰۰۷۰	۰/۱۲۸۰	-۰/۰۰۶۲	۰/۲۴۹۴
	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۳)	(۰/۰۰۰۱)
۱	-۰/۰۰۷۴	۰/۰۴۹۵	-۰/۰۱۳۰	۰/۱۲۷۰	-۰/۰۳۵۴	۰/۲۵۴۰
	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۹)	(۰/۰۰۰۲)
۲	-۰/۰۱۹۱	۰/۰۵۰۴	-۰/۰۳۹۰	۰/۱۲۶۰	-۰/۰۷۹۶	۰/۲۵۳۴
	(۰/۰۰۰۱)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۲)	(۰/۰۰۰۱)
۳	-۰/۰۲۲۸	۰/۰۴۹۵	-۰/۰۶۹۰	۰/۱۲۵۰	-۰/۱۲۸۲	۰/۲۵۵۱
	(۰/۰۰۰۲)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۱)	(۰/۰۰۰۰)
۴	-۰/۰۲۸۶	۰/۰۵۱۰	-۰/۰۹۰۰	۰/۱۲۷۰	-۰/۱۸۱۶	۰/۲۵۷۹
	(۰/۰۰۰۱)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۷)	(۰/۰۰۰۲)
۵	-۰/۰۴۰۰	۰/۰۵۰۸	-۰/۱۱۷۰	۰/۱۲۸۰	-۰/۲۴۵۷	۰/۲۵۲۳
	(۰/۰۰۰۲)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۱۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۲۱)	(۰/۰۰۰۲)
۶	-۰/۰۴۷۳	۰/۰۵۰۹	-۰/۱۴۱۰	۰/۱۲۸۰	-۰/۳۱۲۴	۰/۲۵۹۳
	(۰/۰۰۰۱)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۰۲)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۳۵)	(۰/۰۰۰۲)
۷	-۰/۰۵۷۵	۰/۰۵۰۴	-۰/۱۶۶۰	۰/۱۲۵۰	-۰/۳۶۲۰	۰/۲۶۰۰
	(۰/۰۰۰۲)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۲۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۴۷)	(۰/۰۰۰۱)
۸	-۰/۰۶۸۵	۰/۰۵۰۵	-۰/۱۸۸۰	۰/۱۲۸۰	-۰/۴۳۲۹	۰/۲۶۵۳
	(۰/۰۰۰۴)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۲۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۷۸)	(۰/۰۰۰۱)
۹	-۰/۰۷۵۶	۰/۰۴۹۶	-۰/۲۱۷۰	۰/۱۲۷۰	-۰/۴۶۷۹	۰/۲۶۳۱
	(۰/۰۰۰۵)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۲۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۶۱)	(۰/۰۰۰۱)
۱۰	-۰/۰۸۴۰	۰/۰۵۱۴	-۰/۲۴۲۰	۰/۱۲۵۰	-۰/۵۷۲۸	۰/۲۵۹۹
	(۰/۰۰۰۴)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۲۰)	(۰/۰۰۰۰)	(۰/۰۰۸۵)	(۰/۰۰۰۲)

جدول ۲- پاسخ به انتخاب حاصل از Autoselection برای نسل اول

۱۰	۹	۸	۷	۶	۵	۴	۳	۲	۱	نسل	وراثت‌پذیری جمعیت پایه
۰/۰۰۸۴	۰/۰۰۷۱	۰/۰۱۱۰	۰/۰۱۰۲	۰/۰۰۷۳	۰/۰۱۱۴	۰/۰۰۵۸	۰/۰۰۳۷	۰/۰۱۱۷	۰/۰۸۰۰		۰/۱۰
۰/۰۲۵۰	۰/۰۲۹۰	۰/۰۲۲۰	۰/۰۲۵۰	۰/۰۲۴۰	۰/۰۲۷۰	۰/۰۲۱۰	۰/۰۳۰۰	۰/۰۲۶۰	۰/۰۲۰۰		۰/۲۵
۰/۱۰۴۹	۰/۰۳۵۰	۰/۰۷۰۹	۰/۰۴۹۶	۰/۰۶۶۷	۰/۰۶۴۱	۰/۰۵۳۴	۰/۰۴۸۶	۰/۰۴۴۲	۰/۰۴۱۶		۰/۵۰

تغییر معنی‌داری مشاهده نمی‌شود. با توجه به اینکه هیچگونه انتخاب مصنوعی در جمعیت وجود نداشته اما پیشرفت ژنتیکی مشاهده می‌شود. دلیل این پیشرفت در واقع انتخاب طبیعی می‌باشد که Autoselection نام دارد. در واقع این انتخاب طبیعی حاصل نابرابری تولیدمثلی در جمعیت است، یعنی افرادی که از نظر تولیدمثلی دارای توانایی ژنتیکی و فنوتیپی بالاتری هستند نتاج بیشتری تولید می‌کنند و باعث نابرابری در انتقال ژنها به نسل بعد می‌شوند. علیرغم آمیزش تصادفی و به هم نخوردن تعادل هاردی واینبرگ در جمعیت پایه به دلیل اثر Autoselection جمعیت از حالت تعادل خارج می‌شود.

مطالعه نتایج حاصل از Autoselection و انتخاب برای

مادرها

تغییرات وراثت‌پذیری تابع تغییرات واریانس ژنتیکی و تغییرات واریانس فنوتیپی می‌باشد. روند تغییرات وراثت‌پذیری در اثر انتخاب مصنوعی برای مادرها و Autoselection به شرح جدول ۴ است.

با توجه به طراحی اولیه جمعیت پایه و اثر Autoselection میزان شدت انتخاب ایجاد شده در نسل اول برابر با ۰/۳۲ است.

همانطور که جدول ۳ نشان می‌دهد در وراثت‌پذیری ۰/۱۰ میزان تغییرات پاسخ به Autoselection کمتر از وراثت‌پذیری‌های ۰/۲۵ و ۰/۵۰ است. از آنجا که واریانس ژنتیکی و به تبع آن واریانس فنوتیپی و وراثت‌پذیری هر نسل در هیچکدام از سه حالت فوق تغییر نکرده است دلیل تغییرات پاسخ به انتخاب به خاطر تغییرات در فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها می‌باشد. پس پاسخ به Autoselection تابع سه عامل توزیع فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها، وراثت‌پذیری هر نسل و واریانس فنوتیپی پشت صحنه می‌باشد.

توزیع فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها اثر خود را از طریق تغییر در شدت انتخاب بر پاسخ به انتخاب در اثر Autoselection - که ما آنرا پاسخ به Autoselection می‌نامیم- می‌گذارد.

از بررسی واریانس‌ها طی نسل‌های مختلف نتیجه گرفته می‌شود که واریانس ژنتیکی نسبتاً ثابت بوده و

جدول ۳- پاسخ به انتخاب حاصل از Autoselection طی نسل‌های پیاپی

نسل	انتخاب ۵۰٪ مادرها			انتخاب ۱۰٪ مادرها		
	وراثت‌پذیری جمعیت پایه			وراثت‌پذیری جمعیت پایه		
	۰/۱۰	۰/۲۵	۰/۵۰	۰/۱۰	۰/۲۵	۰/۵۰
۰	۰/۱۰۱۱	۰/۲۵۰۴	۰/۵۰۶۰	۰/۱۰۰۸	۰/۲۴۹۳	۰/۴۹۱۸
۱	۰/۰۹۸۴	۰/۲۴۴۲	۰/۵۲۴۵	۰/۰۹۷۰	۰/۲۳۸۹	۰/۴۸۳۲
۲	۰/۰۹۷۱	۰/۲۵۰۰	۰/۵۰۳۲	۰/۰۹۶۹	۰/۲۳۳۸	۰/۴۵۲۴
۳	۰/۱۰۰۷	۰/۲۴۳۳	۰/۴۸۱۴	۰/۰۹۳۵	۰/۲۲۹۲	۰/۴۵۵۷
۴	۰/۰۹۷۰	۰/۲۴۳۸	۰/۴۸۶۹	۰/۰۹۱۰	۰/۲۳۳۳	۰/۴۶۳۳
۵	۰/۰۹۷۵	۰/۲۴۶۶	۰/۴۷۱۳	۰/۰۹۳۷	۰/۲۲۷۵	۰/۴۶۲۹
۶	۰/۱۰۲۰	۰/۲۳۳۲	۰/۴۷۰۲	۰/۰۹۰۸	۰/۲۲۱۲	۰/۴۵۹۶
۷	۰/۱۰۰۰	۰/۲۴۰۱	۰/۴۶۸۸	۰/۰۹۰۷	۰/۲۱۹۴	۰/۴۷۴۱
۸	۰/۱۰۱۱	۰/۲۳۴۱	۰/۴۶۶۲	۰/۰۹۳۲	۰/۲۲۸۷	۰/۴۷۴۵
۹	۰/۱۰۲۰	۰/۲۴۱۰	۰/۴۵۶۱	۰/۰۹۲۸	۰/۲۲۵۰	۰/۴۵۳۹
۱۰	۰/۰۹۸۰	۰/۲۲۸۷	۰/۴۶۲۴	۰/۰۸۷۶	۰/۲۲۷۹	۰/۴۶۸۱

جدول ۴- تغییرات وراثت‌پذیری در شرایط انتخاب برای

مادرها و اثر Autoselection		
وراثت‌پذیری جمعیت پایه	پاسخ به انتخاب	$i = \frac{2R}{h^2\sigma_p^2}$
۰/۱۰	۰/۰۰۸۰	۰/۳۲
۰/۲۵	۰/۰۲۰۰	۰/۳۲
۰/۵۰	۰/۰۴۰۶	۰/۳۲۴۸

جدول ۶- پاسخ به انتخاب مورد انتظار از انتخاب براساس ارزش فنوتیپی و بدون اثر Autoselection برای نسل اول

وراثت‌پذیری جمعیت پایه	انتخاب ۵۰٪ از مادرها	انتخاب ۱۰٪ از مادرها
۰/۱۰	۰/۰۱۹۹	۰/۰۴۳۹
۰/۲۵	۰/۰۴۹۹	۰/۱۰۹۷
۰/۵۰	۰/۰۹۹۸	۰/۲۱۹۴

در انتخاب ۵۰ درصد از مادرها تغییر معنی‌داری در واریانس ژنتیکی توسط آزمون‌های F و t در سطح ۰/۰۱ مشاهده نشد. در انتخاب ۱۰ درصد از مادرها تغییر معنی‌داری در واریانس ژنتیکی توسط آزمون‌های F و t در سطح ۰/۰۱ تنها در وراثت‌پذیری ۰/۵۰ برای نسل اول مشاهده شد. از آنجا که مادرها را از روی فنوتیپ آستانه‌ای انتخاب می‌شوند، گاه برای انتخاب درصد مورد نظر، لازم است تعدادی از افراد دارای یک فنوتیپ آستانه‌ای را به طور تصادفی انتخاب شوند و چون در بین افراد دارای یک فنوتیپ آستانه‌ای، تفاوت واریانس پشت صحنه زیاد می‌باشد باعث حفظ واریانس در نتاج می‌شود. به علاوه انتخاب تصادفی پدرها و واریانس ژنتیکی بین فرزندان یک مادر بر اثر Autoselection نیز باعث حفظ واریانس در کوتاه مدت می‌شود اما در انتخاب شدید و وراثت‌پذیری بالا به مرور اثر این عدم انتخاب برای پدرها کم می‌شود و واریانس نسل‌های پایانی کاهش می‌یابد.

جدول ۵- پاسخ به انتخاب حاصل از Autoselection و

انتخاب مصنوعی برای نسل اول		
وراثت‌پذیری جمعیت پایه	انتخاب ۵۰٪ از مادرها	انتخاب ۱۰٪ از مادرها
۰/۱۰	۰/۰۲۹۳	۰/۰۶۴۲
۰/۲۵	۰/۰۶۲۶	۰/۱۵۳۹
۰/۵۰	۰/۱۰۶۰	۰/۲۹۲۷

اگر اثر Autoselection وجود نداشته باشد و انتخاب براساس ارزش فنوتیپی تنها برای مادرها باشد انتظار بر این است که با استفاده از رابطه زیر پاسخ به انتخاب بدست آید:

$$R = 0.5ih^2\sigma_p^2$$

مسلماً اگر بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای انتخاب انجام گیرد، مقدار پاسخ به انتخاب حاصل از انتخاب براساس ارزش فنوتیپی هم کمتر خواهد بود. زیرا در انتخاب افراد بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای ابتدا افراد دارای فنوتیپ آستانه‌ای برتر انتخاب می‌شوند. اما در حالت ۱۰ درصد انتخاب ابتدا مادران سه قلوز را که در نسل اول ۲/۳ درصد از جامعه را تشکیل می‌دهند انتخاب می‌شوند، سپس برای انتخاب ۷/۷ درصد بقیه به طور تصادفی از دو قلوزها استفاده می‌شود که خود این موضوع باعث کاهش میانگین انتخاب شده‌ها می‌شود و در نتیجه پاسخ انتخاب کاهش می‌یابد. این مسئله در مورد ۵۰٪ انتخاب هم صادق است. با توجه به توضیح فوق می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که دلیل زیاد بودن پاسخ به انتخاب حاصله نسبت به پاسخ به انتخاب مورد انتظار، اثر Autoselection است و اختلاف موجود نیز به دلیل پاسخ به Autoselection می‌باشد.

در بررسی پاسخ به انتخاب در اثر انتخاب ۱۰ درصد نیز نکته‌ای قابل توجه در وراثت‌پذیری ۰/۵۰ مشاهده می‌شود. طبق جدول ۷، همان طور که کاملاً در وراثت‌پذیری بالا مشهود است به مرور زمان پاسخ به انتخاب کاهش می‌یابد که عمدتاً دو علت دارد: ۱) کاهش واریانس ژنتیکی در اثر انتخاب که باعث کاهش وراثت‌پذیری و پاسخ انتخاب می‌شود؛ ۲) تغییرات توزیع فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها. اثر این مسئله در وراثت‌پذیری بالا شدیدتر دیده می‌شود؛ زیرا حرکت توزیع فنوتیپی پشت صحنه به راست در وراثت‌پذیری بالا بیشتر است لذا انتظار می‌رود که تعداد فرزندان در هر زایش و ایجاد فنوتیپ‌های بیش از سه قلو افزایش یابد، اما چون در برنامه شبیه‌سازی اثر بیش از سه قلوزایی- به دلیل ایجاد فرزندان ناتوان از بلوغ که باعث اختلاف بسیار معنی‌داری بین توانایی بلوغ و تولید مثل نسبت می‌شود (Hanford et al., 2002)- در نظر گرفته

معنی‌داری در سطح ۰/۰۱ وجود دارد. این نتایج با توجه به شدت انتخاب‌ها و مسیرهای انتخاب کمتر از حد انتظار است.

دلایل ذیل می‌تواند توضیحی برای تغییرات کمتر از انتظار در وراثت‌پذیری در حالت فوق باشد:

۱. انتخاب مادرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای و انتخاب تصادفی در درون برخی فنوتیپ‌های آستانه‌ای و وجود واریانس ژنتیکی بالا برای هر حالت فنوتیپ آستانه‌ای.
۲. انتخاب پدرها بر اساس فنوتیپ آستانه‌ای مادرشان و انتخاب تصادفی پدرها در درون برخی فنوتیپ‌های آستانه‌ای مادرشان و واریانس ژنتیکی بالا برای هر حالت فنوتیپ آستانه‌ای.
۳. اثر Autoselection و وجود واریانس ژنتیکی نمونه‌برداری مندلی بین فرزندان یک مادر.

نشده است و ساختار توزیع فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها در نسل‌های بالا تغییر کمتری می‌یابد و تأثیر آن بر پاسخ به انتخاب کاهش می‌یابد و باعث کاهش پاسخ به انتخاب می‌شود.

مطالعه نتایج حاصل از Autoselection و انتخاب برای پدرها و مادرها

تغییرات وراثت‌پذیری تابع تغییرات واریانس ژنتیکی و واریانس فنوتیپی می‌باشد روند تغییرات وراثت‌پذیری در اثر انتخاب مصنوعی برای پدرها و مادرها و Autoselection در جدول ۸ نشان داده شده است. نتایج نشان می‌دهد که در انتخاب ۵۰ درصد مادرها و پدرها بین نسل‌ها وراثت‌پذیری تغییر معنی‌داری نداشته است. در انتخاب ۱۰ درصد در وراثت‌پذیری‌های ۰/۱۰ و ۰/۲۵ بین نسل‌ها وراثت‌پذیری تغییر معنی‌داری ندارد ولی در وراثت‌پذیری ۰/۵۰ بین نسل پایه و سایر نسل‌ها تفاوت

جدول ۷- روند پاسخ به انتخاب در انتخاب مادرها براساس فنوتیپ آستانه‌ای در حضور Autoselection

نسل	انتخاب ۵۰٪ مادرها			انتخاب ۱۰٪ مادرها		
	۰/۱۰	۰/۲۵	۰/۵۰	وراثت‌پذیری جمعیت پایه	۰/۱۰	۰/۲۵
۱	۰/۰۲۶۳	۰/۰۴۶۸	۰/۱۲۰۸	۰/۰۶۲۳	۰/۱۵۱۹	۰/۲۸۷۰
۲	۰/۰۴۵۸	۰/۰۹۵۶	۰/۲۰۷۴	۰/۰۶۹۱	۰/۱۶۶۷	۰/۳۳۹۵
۳	۰/۰۳۸۸	۰/۱۰۴۱	۰/۲۱۵۹	۰/۰۶۹۷	۰/۱۸۴۹	۰/۲۹۱۱
۴	۰/۰۳۵۰	۰/۱۰۲۴	۰/۱۹۳۳	۰/۰۵۵۶	۰/۱۳۱۲	۰/۲۰۸۹
۵	۰/۰۴۰۶	۰/۰۹۸۵	۰/۱۸۵۸	۰/۰۶۵۰	۰/۱۴۶۱	۰/۲۰۲۳
۶	۰/۰۳۵۰	۰/۰۹۲۶	۰/۱۷۷۲	۰/۰۵۲۹	۰/۱۲۹۲	۰/۱۳۰۶
۷	۰/۰۳۶۸	۰/۰۹۷۲	۰/۱۶۱۳	۰/۰۷۴۳	۰/۱۰۲۲	۰/۰۸۸۲
۸	۰/۰۴۲۱	۰/۱۱۰۷	۰/۱۳۶۰	۰/۰۶۰۸	۰/۰۸۱۹	۰/۱۱۰۳
۹	۰/۰۴۴۷	۰/۰۹۹۱	۰/۱۳۰۸	۰/۰۵۴۶	۰/۱۰۴۲	۰/۰۹۰۷
۱۰	۰/۰۳۹۵	۰/۰۸۴۴	۰/۱۰۹۶	۰/۰۵۶۵	۰/۱۰۷۲	۰/۰۶۲۰

جدول ۸- تغییرات وراثت‌پذیری در انتخاب مادرها و پدرها براساس فنوتیپ آستانه‌ای در حضور Autoselection

نسل	انتخاب ۵۰٪ مادرها و نرها			انتخاب ۱۰٪ مادرها و نرها		
	۰/۱۰	۰/۲۵	۰/۵۰	وراثت‌پذیری جمعیت پایه	۰/۱۰	۰/۲۵
۰	۰/۰۹۷۷	۰/۲۵۰۸	۰/۵۰۶۰	۰/۱۰۱۹	۰/۲۵۳۷	۰/۵۱۳۴
۱	۰/۰۹۹۳	۰/۲۵۱۸	۰/۵۰۱۶	۰/۰۹۸۸	۰/۲۴۲۶	۰/۴۷۱۷
۲	۰/۱۰۳۵	۰/۲۵۳۹	۰/۵۰۰۷	۰/۰۹۴۸	۰/۲۲۸۶	۰/۴۷۰۳
۳	۰/۰۹۸۷	۰/۲۵۷۹	۰/۴۹۸۹	۰/۰۹۴۵	۰/۲۴۲۷	۰/۴۶۵۳
۴	۰/۱۰۰۴	۰/۲۴۴۴	۰/۴۸۱۲	۰/۰۹۴۹	۰/۲۴۰۵	۰/۴۵۶۶
۵	۰/۰۹۸۱	۰/۲۵۲۲	۰/۴۵۹۰	۰/۰۹۱۲	۰/۲۳۸۰	۰/۴۴۹۴
۶	۰/۱۰۱۳	۰/۲۵۵۷	۰/۴۷۹۶	۰/۰۹۶۱	۰/۲۲۱۰	۰/۴۶۰۰
۷	۰/۱۰۰۶	۰/۲۵۶۹	۰/۴۷۵۱	۰/۰۹۲۲	۰/۲۳۲۳	۰/۴۶۶۰
۸	۰/۱۰۲۴	۰/۲۴۲۳	۰/۴۷۰۰	۰/۰۹۵۸	۰/۲۴۰۸	۰/۴۴۳۶
۹	۰/۰۹۹۷	۰/۲۴۱۲	۰/۴۸۷۳	۰/۰۹۸۴	۰/۲۲۰۵	۰/۴۵۸۶
۱۰	۰/۱۰۴۱	۰/۲۳۶۵	۰/۴۶۷۵	۰/۰۹۳۲	۰/۲۱۸۲	۰/۴۶۵۰

نیز افزایش بیشتری می‌یابد و در انتخاب برای هر دو والد افزایش همخونی بیش از انتخاب برای یک والد است.

بررسی وراثت‌پذیری با استفاده از ارزش‌های فنوتیپی پشت صحنه‌ای

وراثت‌پذیری حاصل از آنالیز داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار ASREML با وراثت‌پذیری جمعیت پایه برابر بود و تفاوتی بین انتخاب و عدم انتخاب وجود نداشت. میزان واریانس خطای وراثت‌پذیری اعلام شده با افزایش وراثت‌پذیری افزایش می‌یافت و حداکثر این واریانس کمتر از ۱۰٪ وراثت‌پذیری بود. البته با افزایش انتخاب در وراثت‌پذیری بالاتر میزان واریانس خطا افزایش می‌یافت.

بررسی وراثت‌پذیری با استفاده از فنوتیپ آستانه‌ای

میزان وراثت‌پذیری محاسبه شده توسط مدل آستانه‌ای کمتر از وراثت‌پذیری پشت صحنه است که با نتایج بدست آمده توسط Ghavi Hossein-Zadeh (2006) در آستانه‌های +۱ و +۲ انحراف معیار بالاتر از میانگین مطابقت دارد.

همانطور که جدول ۹ نشان می‌دهد در وراثت‌پذیری کم و شدت انتخاب کم میزان پاسخ به انتخاب دارای روندی نسبتاً ثابت است اما در وراثت‌پذیری بالا و شدت انتخاب زیاد میزان پاسخ به انتخاب ابتدا افزایش می‌یابد و سپس سیر آن نزولی می‌شود. دلیل این امر این است که پاسخ به انتخاب به شدت تابع توزیع فنوتیپ آستانه‌ای در مادرها می‌باشد یعنی وقتی تفاوت زیادی بین میانگین فنوتیپ آستانه‌ای در افراد انتخاب شده و جمعیت مورد انتخاب وجود دارد پاسخ به انتخاب هم شدیدتر است اما با کاهش اختلاف بین میانگین‌ها و به دلیل آنکه حداکثر صفت تعداد فرزند در هر زایش را ۳ فرض گردیده بود پس با نزدیک شدن میانگین به ۳، میزان پاسخ هم کمتر می‌شود.

تغییرات همخونی

همخونی ایجاد شده در نسل ۱۰م در ۱۵ حالت شبیه‌سازی شده در جدول ۱۰ ارائه شده است. جدول ۱۰ نشان می‌دهد که با افزایش وراثت‌پذیری، همخونی افزایش می‌یابد، در انتخاب شدیدتر همخونی

جدول ۹- پاسخ به انتخاب حاصل از اثر Autoselection و انتخاب مصنوعی برای پدرها و مادرها

نسل	انتخاب ۱۰٪ مادرها			انتخاب ۵۰٪ مادرها		
	وراثت‌پذیری جمعیت پایه			وراثت‌پذیری جمعیت پایه		
	۰/۵۰	۰/۲۵	۰/۱۰	۰/۵۰	۰/۲۵	۰/۱۰
۱	۰/۲۹۲۷	۰/۱۵۹۳	۰/۰۶۴۲	۰/۱۰۶۰	۰/۰۶۲۶	۰/۰۲۹۳
۲	۰/۳۰۲۴	۰/۱۱۱۵	۰/۰۵۲۴	۰/۱۳۴۴	۰/۰۶۶۸	۰/۰۲۸۰
۳	۰/۲۴۸۳	۰/۱۴۷۱	۰/۰۵۸۸	۰/۱۴۷۸	۰/۰۶۸۹	۰/۰۲۴۷
۴	۰/۲۲۸۵	۰/۱۳۸۱	۰/۰۵۰۸	۰/۱۵۳۱	۰/۰۵۴۵	۰/۰۲۲۶
۵	۰/۱۵۸۱	۰/۱۲۳۸	۰/۰۶۰۴	۰/۱۴۸۲	۰/۰۶۹۹	۰/۰۲۴۱
۶	۰/۱۲۹۱	۰/۱۲۱۸	۰/۰۳۷۱	۰/۱۳۹۹	۰/۰۷۳۷	۰/۰۲۳۴
۷	۰/۱۳۳۸	۰/۱۳۳۶	۰/۰۵۰۱	۰/۱۴۵۲	۰/۰۸۰۰	۰/۰۲۴۰
۸	۰/۱۲۷۰	۰/۱۱۲۶	۰/۰۴۳۳	۰/۱۲۸۰	۰/۰۷۵۶	۰/۰۲۸۰
۹	۰/۰۹۷۱	۰/۰۸۰۶	۰/۰۵۹۳	۰/۱۲۵۰	۰/۰۷۶۲	۰/۰۲۶۲
۱۰	۰/۰۹۲۷	۰/۰۸۲۰	۰/۰۵۱۹	۰/۱۳۲۲	۰/۰۸۱۱	۰/۰۲۸۱

جدول ۱۰- همخونی در نسل ۱۰م

وراثت‌پذیری جمعیت پایه	عدم انتخاب مصنوعی	۵۰٪ انتخاب برای مادرها	۱۰٪ انتخاب برای مادرها	۵۰٪ انتخاب پدرها و مادرها	۱۰٪ انتخاب پدرها و مادرها
۰/۱۰	۰/۰۰۵۸	۰/۰۱۲۱	۰/۰۵۱۵	۰/۰۱۶۱	۰/۰۶۸۰
۰/۲۵	۰/۰۰۶۰	۰/۰۱۲۸	۰/۰۵۳۹	۰/۰۱۷۳	۰/۰۶۹۳
۰/۵۰	۰/۰۰۶۷	۰/۰۱۴۱	۰/۰۵۵۷	۰/۰۱۷۹	۰/۰۷۵۲

افزایش می‌یابد ولی تغییر معنی‌داری در وراثت‌پذیری روی نمی‌دهد. انتخاب براساس فنوتیپ آستانه‌ای برای مادرها و فنوتیپ آستانه‌ای مادرها برای نرها در این صفت باعث افزایش سریع‌تر پیشرفت ژنتیکی می‌شود و ساختار فنوتیپی جامعه را تغییر می‌دهد و در نهایت این پیشرفت با توجه به شرایط محیطی و انتخاب برای بقاء به یک نقطه تعادل با توجه به شرایط جمعیت می‌رسد. انتخاب شدید برای پدرها و مادرها در جمعیت‌های با وراثت‌پذیری اولیه بالا، باعث کاهش وراثت‌پذیری صفت می‌شود ولی در کوتاه مدت در سایر جمعیت‌ها تاثیری بر وراثت‌پذیری ندارد که دلیل تمایل جمعیت به حفظ وراثت‌پذیری اولیه را می‌توان به نوع انتخاب و اثر Autoselection نسبت داد.

مقدار وراثت‌پذیری محاسبه شده از این روش تابع میزان انتخاب و وراثت‌پذیری پشت صحنه‌ای و روش انتخاب می‌باشد و با افزایش شدت انتخاب و افزایش وراثت‌پذیری پشت صحنه و افزایش مسیرهای انتخاب افزایش می‌یابد البته مقدار وراثت‌پذیری از این روش در هیچکدام از حالات بررسی شده هیچگاه از نصف وراثت‌پذیری پشت صحنه کمتر نیست و هیچگاه هم از مقدار وراثت‌پذیری پشت صحنه بیشتر نبود (جدول ۱۱).

نتیجه‌گیری کلی

Autoselection باعث ایجاد پیشرفت ژنتیکی در صفت تولید فرزند در هر زایش می‌شود و ساختار فنوتیپ آستانه‌ای جمعیت را تغییر می‌دهد. از آنجا که میزان پاسخ به Autoselection تابع ساختار فنوتیپی مادران می‌باشد میزان پاسخ انتخاب نسل به نسل

جدول ۱۱- وراثت‌پذیری برآورد شده با استفاده از فنوتیپ آستانه‌ای

وراثت‌پذیری پشت صحنه	وراثت‌پذیری پشت صحنه	وراثت‌پذیری پشت صحنه	
جمعیت پایه ۰/۵۰	جمعیت پایه ۰/۲۵	جمعیت پایه ۰/۱۰	
۰/۲۸۰۷	۰/۱۶۹۷	۰/۰۶۴۳	عدم انتخاب مصنوعی
۰/۳۳۲۲	۰/۱۸۹۱	۰/۰۸۰۴	۵۰٪ انتخاب پدرها و مادرها
۰/۳۰۶۲	۰/۱۹۳۱	۰/۰۸۲۵	۱۰٪ انتخاب پدرها و مادرها
۰/۳۲۶۵	۰/۱۷۷۷	۰/۰۷۵۱	۵۰٪ انتخاب برای مادرها
۰/۲۹۹۳	۰/۱۸۸۹	۰/۰۷۷۷	۱۰٪ انتخاب برای مادرها

REFERENCES

- Doolittle, D. P. (1987). *Population Genetics: Basic Principles*. Germany: Springer-Verlag.
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics* (4th ed.). United Kingdom: Longman Publishing Group.
- Hanford, K. J., Van Vleck, L. D. & Snowdwe, G. D. (2002). Estimates of genetic parameters and genetic change for reproduction, weight, and wool characteristic of Columbia sheep. *Journal of Animal Sciences*, 80(1), 3086-3098.
- Ghavi Hossein-Zadeh, N. (2006). *Effect of threshold nature of traits on heritability estimates*. Ph. D. dissertation, Department of Animal Science, University College of Agriculture and Nutral resurces, University of Tehran, Karaj. (In Frasi).
- Khalili, D., Vaez-Torshizi, R., Miraei Ashtiani, R. & Shoorideh, A. (2002). Estimation of genetic parameters for productive and composite reproductive traits traits for Iranian Baluchi sheep, using single trait animal model. *Proceedings of The First Iranian Seminar on Genetic and Breeding Applied to Livestock, Poultry and Aquatics* 1-3 Sep., University of Tehran, Iran, pp. 225-231. (In Farsi).
- Meuwissen, T. H. E. & Luo, Z. (1992). Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution*, 24(1), 305-313.
- Olesen, I., Svendsen, M., Klemetsdal, G. & Steine T. (1995). Application of a multiple-trait animal model for genetic evaluation of maternal and lamb traits in Norwegian sheep. *Journal of Animal Sciences*, 60(1), 457-469.
- Rao, S. (1997). *Genetic Analysis of Sheep Discrete Reproductive Traits Using Simulation and Field Data*. Ph.D dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg.
- Shaat, I., Galal, S. & Mansour, H. (2004). Genetic trends for lamb weights in flocks of Egyptian Rahmani and Ossimi sheep. *Small Ruminant Research*, 51(1), 23-28.