

اثر هم خونی بر پارامترهای ژنتیکی صفات تولیدی و تولیدمثل و روند ارزش‌های اصلاحی گاوهای هلشتاین ایران

محمد رکوعی^۱، رسول واعظ ترشیزی^{۲*}، محمد مرادی شهرباقک^۳، مهدی سرگلزاری^۴
و آندرس کریستین سورنسن^۵

۱، ۲، دانشجوی دکتری و دانشیار دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ۳، استاد پردیس کشاورزی
و منابع طبیعی دانشگاه تهران، ۴، محقق مرکز بهبود ژنتیکی دام‌های اهلی دانشگاه گوئلف، کانادا، ۵، استاد گروه
ژنتیک و بیوتکنولوژی دانشگاه آرهوس، دانمارک

(تاریخ دریافت: ۸۸/۱۱/۴ - تاریخ تصویب: ۸۹/۱۱/۲۰)

چکیده

اثر هم خونی بر برآورد پارامترهای ژنتیکی، ارزش‌های اصلاحی و روند ژنتیکی صفات تولیدی (شیر، چربی و پروتئین)، صفات تولیدمثل (سن در اولین زایش، فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی، فاصله گوساله‌زائی، فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، و آسان‌زائی) و ماندگاری گاوهای هلشتاین در ایران، مورد مطالعه قرار گرفت. ضریب هم خونی هر حیوان با استفاده از شجره ۲۹۸۴۴ گاو نر و ۸۲۲۵۹۹ گاو ماده موجود در کشور، پس از تکمیل اطلاعات آنها از طریق شجره گاوهای نر بین‌المللی متولد شده بعد از سال ۱۸۸۳ میلادی، محاسبه شد. رکورد کلیه حیواناتی که حداقل معیار کامل بودن شجره آنها برای ۵ نسل اخیر، بزرگتر یا مساوی ۰/۷۰ بود، در نظر گرفته شد. میانگین معیار کامل بودن شجره رکوردهای مورد استفاده در این تحقیق برای کلیه صفات بزرگتر از ۰/۹۰ بود. پارامترهای ژنتیکی و فتوتیپی صفات مورد مطالعه و ارزش‌های اصلاحی حیوانات با استفاده از دو مدل حیوانی تک صفتی، با و بدون برازش هم خونی برآورد شدند. اگرچه تفاوت بین مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی حاصل از دو مدل برای صفات مختلف اندک بود اما برازش هم خونی در مدل باعث تغییر معنی داری در ارزش‌های اصلاحی برآورد شده و روند ژنتیکی آنها شد. برای تمامی صفات به استثنای صفت آسان‌زائی، اختلاف رتبه‌ای حیوانات نر بر اساس ارزش‌های اصلاحی بیشتر از حیوانات ماده بود. همبستگی‌های رتبه‌ای ارزش‌های اصلاحی حیوانات براساس دو مدل، برای حیوانات نر در دامنه ۰/۹۶۶ تا ۰/۹۹۴، به ترتیب، برای شیر و چربی تولیدی، و برای حیوانات ماده در دامنه ۰/۹۵۳ تا ۰/۹۹۷، به ترتیب، برای فاصله گوساله‌زائی و سن در اولین زایش، قرار داشت. این برآوردها، که به طور معنی داری کمتر از یک بودند، نشان می‌دهد برازش هم خونی در مدل‌های ارزیابی حیوانات به جهت تصحیح رکوردها لازم و ضروری است.

واژه‌های کلیدی: هم خونی، روند ژنتیکی، ماندگاری، هلشتاین.

کاهش واریانس ژنتیکی افزایشی در نتیجه افزایش هم‌خونی نیز در دیگر مطالعات گزارش شده است (Villanueva & Woolliams, 1997). این کاهش باعث شده است که تطابق‌پذیری حیوانات نسبت به تغییرات محیطی کاهش یابد و در طولانی مدت، پیشرفت ژنتیکی در برنامه‌های اصلاح نژادی محدود شود (Goddard et al., 2006; Villanueva et al., 1990). علی‌رغم تأثیر هم‌خونی بر میانگین و واریانس، این عامل در ارزیابی‌های ژنتیکی فقط توسط اینتربول (Interbull) از سال ۲۰۰۵ در نظر گرفته شده است.

اگرچه تأثیر هم‌خونی بر صفات تولید شیر، چربی و پروتئین در گاوها های هلشتاین ایران معنی دار گزارش شده است اما در ارزیابی‌های ژنتیکی، این اثر نادیده گرفته می‌شود (Faraji Arogh, 2009). همچنین همبستگی رتبه‌ای بسیار زیادی بین ارزش‌های اصلاحی گاوها هی هلشتاین ایران با و بدون برآش هم‌خونی برای صفات تولید شیر (۰/۹۹۸) و چربی (۰/۹۹۷) گزارش شده است (Tohidi et al., 2002). عدم تأثیر هم‌خونی بر ارزش‌های اصلاحی حیوانات در مطالعه این محققین، به پایین بودن ضریب هم‌خونی در نتیجه نقص شجره نسبت داده شده است. بنابراین، هدف بررسی حاضر تکمیل شجره گاوها هی هلشتاین ایران با استفاده از منابع اطلاعات بین‌المللی و بررسی تأثیر هم‌خونی بر پارامترهای ژنتیکی و ارزش‌های اصلاحی این گاوها برای صفات تولیدی، تولید مثل و ماندگاری است.

مواد و روش‌ها

در این بررسی، از اطلاعات گاوها هی هلشتاین تحت پوشش مرکز اصلاح نژاد دام کشور، که طی سال‌های ۱۳۴۶ تا ۱۳۸۷ جمع‌آوری شده بود، استفاده شد. در مرحله اول، شجره اسپرم‌های وارداتی تا حد ممکن از طریق منابع اطلاعاتی اینتربول و CDN (Canadian Dairy Network) استخراج گردید. سپس شجره حاصل، که شامل ۳۸۰۱۴ حیوان بود، به شجره اولیه اضافه شد. برای این اطلاعات، معیار کامل بودن شجره Pedigree Completeness Index (MacCluer et al., 1983) گردید:

مقدمه

پیشرفت روش‌های ارزیابی ژنتیکی، استفاده از کامپیوترهای پرسرعت و به کارگیری فناوری‌های تولید مثل مانند تلقیح مصنوعی، چند تخمک‌گذاری و انتقال رویان، باروری داخل آزمایشگاهی و تولید رویان، و کلونینگ، موجب افزایش شدت انتخاب و امکان انتخاب حیوانات برتر را مهیا کرده است. اگرچه این امر موجب شده است که پیشرفت ژنتیکی قابل توجه‌ای در صفات اقتصادی گاوها های شیری ایجاد شود، اما احتمال انتخاب حیواناتی که با هم خویشاوندی بیشتری دارند را نیز افزایش داده است. بررسی‌ها نشان داده است که رتبه‌بندی بین‌المللی گاوها های نر و استفاده از تعداد محدودی از آنها به عنوان حیوانات برتر برای مدت طولانی، سطح هم‌خونی حیوانات و روابط خویشاوندی بین آنها را افزایش داده (Miglior, 2000) به طوری که تقریباً غیرممکن است حیواناتی بدون رابطه خویشاوندی با دیگر حیوانات، در اکثر نژادهای گاو شیری خصوصاً گاوها های هلشتاین مشاهده شود (Croquet et al., 2006).

اطلاعات انجام شده در گاوها های هلشتاین امریکا نشان داده است که از سال ۱۹۶۰، ضریب هم‌خونی سالیانه ۰/۲ درصد افزایش داشته است و بیش از ۳۰ درصد گاوها های هلشتاین موجود در امریکا، به ۲ گاو نر متولد شده در دهه ۱۹۶۰ بر می‌گردد (Hansen, 2004). همچنین، بررسی شجره گاوها های هلشتاین ۲۴ کشور دنیا نشان داده است که اندازه موثر جمعیت گاوها های این نژاد در سال ۱۹۹۵ به پایین‌ترین حد خود (۵۵ راس گاو نر) رسیده است. هر چند این تعداد در سال ۱۹۹۹ به ۴۴۹ رأس افزایش پیدا کرد اما خویشاوندی بالای گاوها های متولد شده در آن سال، بر میزان هم‌خونی جمعیت گاوها های هلشتاین بسیار موثر بوده است (Mark et al., 2002). این میزان که از سال ۱۹۹۴ در کشورهای مختلف از ۳/۹ درصد تا ۵/۵ درصد متغیر بوده داشته است. گزارشات متعددی نشان می‌دهد که افزایش هم‌خونی میانگین تولید شیر، چربی، پروتئین و ماندگاری را کاهش و سخت‌زائی، مرده‌زائی، سن اولین زایش، فاصله گوساله‌زائی و سلولهای سوماتیک را افزایش می‌دهد (Croquit et al., 2006; McParland et al., 2006).

جنین برای این صفت از اطلاعات مشاهدات حذف گردید.

صفت طول عمر بر اساس فاصله بین اولین زایش تا مرگ یا حذف دام و یا آخرین اطلاعات در دسترس برای هر حیوان تعریف شد. رکوردهای فاقد تاریخ زایش صحیح و همچنین رکوردهای با فاصله بین دو زایش متوالی خارج از محدوده ۲۸۰ تا ۷۵۰ روز و سن اولین زایش خارج از محدوده ۲۰ تا ۴۰ ماه حذف شدند. صفت طول عمر در صورتی که حیوان در اثر مرگ یا به هر دلیل دیگری از گله حذف شده باشد، کامل شده (Uncensored) و در غیر این صورت کامل نشده (Censored) تعریف گردید. تعداد مشاهدات، آمارهای توصیفی (میانگین، انحراف معیار میانگین، حداقل و حداکثر)، متوسط هم خونی و انحراف معیار آن برای کلیه صفات به جز صفت ماندگاری در جدول ۱ ارائه شده است. این آمارهای برای صفت ماندگاری در جدول ۲ نشان داده شده است.

برای تجزیه و تحلیل صفات تولیدی شیر، چربی و پروتئین و صفات تولیدمثُل سن در اولین زایش، فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی و فاصله گوساله‌زائی به جز آسان زایی از مدل تک صفتی زیر استفاده شد:

$$y_{ij} = \mu + HYS_i + \beta_1 AGE_j + \beta_2 F_j + a_j + e_{ij}$$

که y_{ij} ، رکورد حیوان j برای صفت i ؛ μ میانگین صفت؛ HYS_i ، اثر ثابت گله - سال - فصل زایش؛ β_1 و β_2 به ترتیب ضرایب تابعیت اثر سن در هنگام زایش

$$PCI_{animal} = \frac{2C_{sire}C_{dam}}{C_{sire} + C_{dam}}$$

در این رابطه، C_{sire} و C_{dam} به ترتیب، سهم خطوط پدری و مادری، و $C = \frac{1}{d} \sum_{i=1}^d a_i$ معرف انساب شناخته شده حیوان در نسل i و d تعداد نسل (برابر ۵ نسل) است، می‌باشد. به دلیل تأثیر مستقیم PCI بر مقدار و صحت برآورد هم خونی (Cassell et al., 2003)، کلیه حیوانات دارای رکورد با حداقل PCI معادل ۰/۷ در نظر گرفته شدند. شجره مربوط به هر صفت از شجره کلی به صورت کامل استخراج و هم خونی حیوانات با استفاده از نرم افزار CFC محاسبه شدند (Sargolzaei et al., 2006). در این تحقیق از رکوردهای تولید شیر، تولید چربی و تولید پروتئین دوره شیردهی اول، که براساس ۳۰۵ روز و دوبار دوشش در روز تصحیح شده بودند، استفاده شد. کلیه رکوردهای حیوانات ماده خارج از محدوده سنی ۲۰ تا ۴۰ ماه و حیوانات با کمتر از ۳۰۵ روز شیردهی حذف شدند. صفات تولید مثل، با استفاده از تاریخ‌های ثبت شده برای تک تک حیوانات ماده، بر اساس تعاریف ارائه شده در منابع (Jamrozik et al., 2005) ایجاد شدند. این صفات عبارت از سن در اولین زایش، فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی و فاصله گوساله‌زائی بودند. محدوده سنی بین ۲۰ تا ۴۰ ماه در اولین زایش برای صفات تولیدمثُل نیز در نظر گرفته شد. صفت آسان زایی با پنج امتیاز به عنوان صفت گوساله منظور شد و کلیه رکوردهای حاصل از دوقلو زائی و سقط

جدول ۱- آمار توصیفی صفات تولیدی و تولیدمثُل دوره شیردهی اول گاوها هلشتاین ایران

صفت ^۱	تعداد	میانگین (انحراف معیار)	حداقل	حداکثر	هم خونی (انحراف معیار)
MY (کیلوگرم)	۹۴۸۱۲	۷۰.۸۲/۷۳ (۱۴۱۴/۵۰)	۱۸۱۰	۱۴۶۲۶	۳/۱۳ (۲/۰۵)
FY (کیلوگرم)	۸۵۷۶۲	۲۲۳/۱۹ (۵۴/۱۵)	۵۰	۴۸۸/۱	۳/۱۱ (۲/۰۶)
PY (کیلوگرم))	۴۸۰۹۰	۲۲۹/۹۲ (۳۸/۳۷)	۶۱۶۰	۴۵۶/۱	۳/۳۸ (۲/۰۲)
AFC (روز)	۱۸۶۲۰۶	۷۹۴/۲۸ (۸۹/۳۰)	۵۳۲	۱۲۲۶	۳/۱۶ (۲/۱۱)
FSTC (روز)	۸۰۰۵۸	۲۳/۱۱ (۵۷/۴۰)	۰	۴۰۲	۳/۲۲ (۲/۰۱)
CI (روز)	۷۵۴۴۶	۴۱۹/۷۰ (۹۰/۹۳)	۲۸۰	۷۵۰	۳/۰۲ (۲/۰۴)
FCI (روز)	۷۳۵۲۴	۱۱۳/۳۱ (۷۳/۸۲)	۲۰	۴۰۲	۳/۰۶ (۲/۰۳)
CE	۱۹۱۷۱۷	۱/۲۷ (۰/۶۶)	۱	۵	۳/۱۲ (۱/۸۹)

۱- تولید شیر؛ FY = تولید چربی؛ PY = تولید پروتئین؛ AFC = سن در اولین زایش؛ FSTC = فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی؛ CI = فاصله گوساله‌زائی؛ FCI = فاصله بین زایش تا اولین تلقیح؛ CE = آسان زایی.

ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری صفر در نظر گرفته شد.

برای صفت طول عمر مدل ویبول مختلط زیر استفاده شد:

$$h_{ijklmn}(t) = h_0(t) \exp[hys_i(t) + h_{var_j}(t) + p_k(t_1, t_2) + m_l(t) + \beta_1 AFC_m + F_n + s_o],$$

در این مدل، $h_{ijklmn}(t)$ ، احتمال حذف هر حیوان در زمان t ($h_0(t)$) تابع خطر پایه با پارامترهای مقیاس λ و شکل ρ ($\rho = \lambda \rho(\lambda t)^{\rho-1}$)؛ $hys_i(t)$ ، اثر تصادفی وابسته به زمان گله - سال - فصل با فرض توزیع مستقل لگاریتم گاما؛ $(h_{var_j}(t))$ ، اثر ثابت وابسته به زمان اندازه گله در ۵ سطح (تفییرات کمتر از ۵ درصد، بین ۵-تا ۵+ درصد، بین ۵+تا ۱۵+ درصد، بین ۱۵+ تا ۳۵+ درصد و بزرگتر از ۳۵+ درصد)؛ $p_k(t_1, t_2)$ ، آثار ثابت و ترکیبی وابسته به زمان دوره-های زایش با هفت سطح (دوره ۱ تا ۶ و بزرگتر) و مرحله شیردهی با سه سطح (کمتر از ۲۷۰، بین ۲۷۰ تا ۳۸۰ و بزرگتر از ۳۸۰)، t_1 و t_2 ، به ترتیب سن بر اساس روز بعد از اولین زایش و بعد از آخرین زایش؛ $m_l(t)$ ، اثر ثابت وابسته به زمان تولید شیر روز معادل بلوغ در داخل سال - گله با پنج سطح (کمتر از ۱/۵-، بین ۱/۵-تا ۱/۵+، بین ۱/۵-تا ۰/۵+، بین ۰/۵+تا ۰/۵+ و بزرگتر از ۱/۵+ انحراف معیار) در نظر گرفته شد. برای گاوها بدون تولید استاندارد در دوره زایش فعلی برای تعیین سطح تولید، سطح تولیدی زایش قبل منظور گردید. همچنین، β_1 ، ضریب تابعیت غیر وابسته به زمان سن در هنگام زایش اول (AFC_m)؛ F_n ، اثر ثابت غیر وابسته به زمان هم خونی که شامل ۵ سطح کمتر ۳/۱۲۵ درصد، بین ۳/۱۲۵ درصد تا ۶/۲۵ درصد، بین ۶/۲۵ درصد تا ۱۲/۵ درصد، بین ۱۲/۵ درصد تا ۱۸/۷۵ درصد و بزرگتر از ۱۸/۷۵ درصد؛ s_o ، اثر تصادفی حیوان نر با فرض توزیع نرمال با میانگین صفر و ماتریس کواریانس $A\sigma_s^2$ ، که A ماتریس روابط خویشاوندی و σ_s^2 واریانس ژنتیکی افزایشی حیوان نر است. لازم به توضیح است که واریانس hys و حیوان نر برآورد و هر کدام برای برآورد دیگری ثابت فرض شد. این عمل تا وقتی تفاوتی در برآورد هر یک در طی دو

(AGE_j) و هم خونی حیوان (F_j)؛ a_j اثر تصادفی حیوان و e_j اثر باقی مانده است. برای صفت فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی یک اثر تصادفی اضافی نر تلاقی گر به صورت غیر ژنتیکی در مدل فوق نیز منظور گردید. در بررسی سن در اولین زایش، اثر سن در هنگام زایش از مدل آماری حذف و برای صفت فاصله بین زایش تا اولین تلقیح اثر گله - سال - ماه زایش (Andersen-Ranberg et al., 2005) به عنوان اثر ثابت، جایگزین HYS_i گردید.

جدول ۲- آمار توصیفی صفت ماندگاری گاوها هلشتاین ایران

۱۴۶۴۳۸	تعداد رکورد
۱۲۵۰	تعداد گله
۲۴/۸۰	درصد رکوردهای کامل نشده
۳/۰۷	متوسط هم خونی برای رکوردهای کامل نشده
	زمان بر اساس روز بین اولین زایش تا آخرین تاریخ کامل نشده
۱	حداقل
۱۴۰۹	متوسط
۴۵۷۷	حداکثر
۲/۷۶	متوسط هم خونی برای رکوردهای کامل شده
	زمان بر اساس روز بین اولین زایش تا آخرین تاریخ کامل شده
۱	حداقل
۹۸۸	متوسط
۴۹۲۲	حداکثر

برای صفت آسان زایی، مدل آماری به شرح زیر بود:

$$y_{jklmn} = \mu + HYS_j + SEX_k + \beta_1 AGE_m + \beta_2 FM_m + \beta_3 F_n + a_n + m_n + e_{jklmn}$$

در مدل فوق، y_{jklmn} ، آسان زایی گوساله های متولد شده در دوره زایش اول، μ میانگین جمعیت؛ HYS_j اثر ثابت گله - سال - فصل زایش؛ SEX_k اثر جنس در سه سطح (نر، ماده و نامعلوم)، β_1 ، β_2 و β_3 به ترتیب ضرایب تابعیت صفت به سن مادر در هنگام زایش (AGE_m)، هم خونی مادر (FM_m) و هم خونی گوساله (F_n)؛ a_n ، m_n و e_{jklmn} به ترتیب اثر ژنتیکی افزایشی مستقیم، اثر ژنتیکی افزایشی مادری و اثر تصادفی باقی مانده است. برای این صفت، کوواریانس اثر

واریانس ژنتیکی افزایشی (۱/۷۱، ۰/۷۶ و ۰/۲۹ درصد، به ترتیب، برای برازش فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله گوساله زایی و فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی) و افزایش واریانس باقیمانده (۰/۰۳، ۰/۰۵ درصد، به ترتیب، برای فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله گوساله زایی و فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی) و در نتیجه کاهش وراثت‌پذیری آنها (۱/۷۵، ۰/۶۱ و ۱/۲۱ درصد، به ترتیب، برای فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله گوساله زایی و فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی) شد. تأثیر هم خونی بر مؤلفه‌های واریانس و وراثت‌پذیری صفات آسان‌زایی و سن اولین زایش بسیار ناچیز و قابل اغماض بود. در بررسی‌های انجام شده بر روی برخی صفات کمی در مگس دروزوفیل، زیاد شدن واریانس ژنتیکی افزایشی در (Wang et al., 1998) این محققین دلیل افزایش را به اثر متقابل بین آل‌ها در یک جایگاه زنی (اثر غلبه) نسبت داده‌اند. بنابراین، این کاهش در وراثت‌پذیری برخی صفات تولید مثل نیازمند بررسی بیشتری است.

در مطالعه‌ای نشان داده شده است که برازش هم خونی در مدل بدون عوامل غیر افزایشی (غلبه و اپیستازی)، موجب افزایش ناچیزی در واریانس‌های ژنتیکی افزایشی و در نتیجه وراثت‌پذیری‌های صفات تولید شیر، مقدار چربی و درصد چربی گاوها هلشتاین کانادا در مقایسه با مدل‌های بدون برازش آثار هم خونی می‌شود. بنابراین، زیاد بودن برآوردهای مؤلفه واریانس ژنتیکی افزایشی و وراثت‌پذیری صفات تولید شیر در صورت منظور کردن هم خونی در مطالعه حاضر می‌تواند ناشی از عدم برازش آثار غلبه و یا اپیستازی باشد (Miglior et al., 1995). این نشان می‌دهد که ممکن است با برازش هم خونی و منظور کردن عوامل غیرافزایشی ژنهای در مدل تغییری در واریانس ژنتیکی افزایشی مشاهده نشود. نتایج بررسی‌های انجام شده در گاوهای شمال ایتالیا، با استفاده از مدل پدری با و بدون برازش هم خونی، نشان داد که وجود هم خونی در مدل باعث تغییر واریانس ژنتیکی در بیشتر صفات می‌شود (Fioretti et al., 2002; Van Wyk et al., 2009) که شدت آن با یافته‌های تحقیق حاضر مطابقت ندارد.

دوره متوالی مشاهده نشد ادامه پیدا کرد و پس از آن هر دو مؤلفه در برآورد نهائی ثابت منظور شدند. برای تعیین اثر هم خونی بر پارامترهای مختلف، مدل مربوط به هر صفت بدون برازش اثر هم خونی مجدداً اجرا شدند. بدین ترتیب پارامترهای ژنتیکی و فنتوتیپی کلیه صفات با (مدل ۱) و بدون (مدل ۲) برازش هم خونی برآورد و مقایسه شدند. برای برآورد مؤلفه‌ها و پارامترهای ژنتیکی کلیه صفات به جزء ماندگاری از نرم‌افزار DMU (Madsen & Jensen, 2007) و برای صفت ماندگاری از نرم‌افزار Survival kit 3.12 استفاده شد (Ducrocq & Sölkner, 1998). علاوه براین، بهترین پیش‌بینی‌های نالاریب خطی (BLUP) حیوانات حاصل از دو مدل ۱ و ۲ و ارزش‌های اصلاحی حیوانات با استفاده از مؤلفه‌های واریانس مدل ۱ بدون برازش اثر هم خونی (مدل ۳) برآورد شدند. برای صفات مورد مطالعه، میانگین‌های ارزش‌های اصلاحی برآورد شده با مدل‌های ۱ و ۲ و ۳ با استفاده از رویه t به صورت جفت شده مقایسه شدند. همچنین، روند تغییرات ژنتیکی صفات با استفاده از رویه تابعیت ارزش‌های اصلاحی از سال ۱۳۶۹ تا ۱۳۸۶ و ارتباط آنها با استفاده از رویه همبستگی، بر اساس همبستگی رتبه‌ای اسپیرمن با نرم‌افزار SAS 9.2 (2009) بررسی شدند.

نتایج و بحث

برآورد مؤلفه‌های واریانس و وراثت‌پذیری‌های حاصل از آن‌ها بر اساس مدل‌های ۱ و ۲ برای صفات مورد مطالعه در جدول ۳ ارائه شده است. به طور کلی، منظور کردن اثر هم خونی، اگرچه تغییرات قابل توجه ای در واریانس فنتوتیپی کلیه صفات ایجاد نکرد اما در حد ناچیزی واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم صفات تولیدی را افزایش (۱/۲۴، ۱/۳۳ و ۱/۵۹ درصد، به ترتیب، برای تولید شیر، چربی و پروتئین) و واریانس باقیمانده را کاهش (۰/۴۶، ۰/۳۰ و ۰/۴۱ درصد، به ترتیب، برای تولید شیر، چربی و پروتئین) داد. این تغییرات موجب شد وراثت‌پذیری صفات تولید شیر اندکی افزایش (۱/۰۳، ۱/۴۲ و ۱/۲۷ درصد، به ترتیب، برای تولید شیر، چربی و پروتئین) یابد. برای صفات تولیدمثل، برازش اثر هم خونی در مدل باعث کاهش

جدول ۳- برآورد مؤلفه‌های واریانس و وراثت‌پذیری حاصل از مدل‌های ۱ و ۲ برای صفات تولیدی و تولیدمثل

صفت	مدل ^۱	$h^2(S.E.)$	σ_p^2	σ_e^2	$\sigma_m^2 \cdot \sigma_{ss}^2$	σ_a^2
	1	۰/۲۹۲۱(۰/۰۱۰۸)	۱۰۶۸۱۴۹/۵۸	۷۵۶۱۱۷/۴۷	-	۳۱۲۰۳۲/۱۱
	2	۰/۲۸۸۶(۰/۰۱۰۸)	۱۰۶۷۷۸۴/۸۴	۷۵۹۶۲۵/۴۹	-	۳۰۸۱۵۹/۳۵
	1	۰/۲۱۱۷(۰/۰۱۰۹)	۱۰۹۲/۰۳	۸۶۰/۸۴	-	۲۳۱/۱۹
	2	۰/۲۰۸۹(۰/۰۱۰۸)	۱۰۹۱/۵۶	۸۶۳/۴۵	-	۲۲۸/۱۱
	1	۰/۲۳۶۳(۰/۰۱۴۰)	۹۰۱/۶۸	۶۸۸/۵۶	-	۲۱۳/۱۳
	2	۰/۲۳۲۸(۰/۰۱۳۹)	۹۰۱/۱۶	۶۹۱/۴۱	-	۲۰۹/۷۵
	1	۰/۱۴۵۲(۰/۰۰۶۲)	۴۹۶۸/۹۲	۴۲۴۶/۹۷	-	۷۲۱/۹۴
	2	۰/۱۴۵۰(۰/۰۰۶۲)	۴۹۶۹/۰۹	۴۲۴۸/۲۶	-	۷۲۰/۸۳
	1	۰/۰۱۷۲(۰/۰۰۲۸)	۳۲۲۷/۴۸	۲۴۸۹/۳۳	۶۸۲/۷۰	۵۵/۴۵
	2	۰/۰۱۷۵(۰/۰۰۲۸)	۳۲۲۷/۳۵	۲۴۸۸/۸۸	۶۸۲/۲۷	۵۶/۴۰
	1	۰/۰۴۹۰۱(۰/۰۰۶۱)	۷۵۳۴/۷۷	۷۱۶۵/۴۸	-	۳۶۹/۲۸
	2	۰/۰۴۹۳(۰/۰۰۶۲)	۷۵۳۵/۴۷	۷۱۶۳/۳۸	-	۳۷۲/۰۹
	1	۰/۰۴۹۸(۰/۰۰۵۹)	۴۴۱۳/۳۸	۴۱۹۳/۵۴	-	۲۱۹/۸۴
	2	۰/۰۵۰۴(۰/۰۰۵۹)	۴۴۱۴/۲۴	۴۱۹۱/۵۶	-	۲۲۲/۶۸
	1	۰/۰۱۷۳(۰/۰۰۲۲)	۰/۳۲۳۹	۰/۳۱۰۸	۰/۰۰۷۲	۰/۰۰۵۹
	2	۰/۰۱۷۳(۰/۰۰۲۲)	۰/۳۲۳۹	۰/۳۱۰۵	۰/۰۰۷۵	۰/۰۰۵۹

۱. مدل ۱ با برازش اثر هم‌خونی و مدل ۲ بدون برازش اثر هم‌خونی؛ $\sigma_m^2 = \text{واریانس مادری} ; \sigma_{ss}^2 = \text{واریانس نر تلاقي گر}$

متوجه ارزش‌های اصلاحی دو جمعیت نر و ماده متفاوت بود اما برای همه صفات تحت مطالعه روند مشابهی در هر دو جمعیت مشاهده شد. این نتایج با یافته‌های سایر محققین مطابقت دارد (Tohidi et al., 2002). به طور کلی، نتایج بررسی حاضر به وضوح نشان می‌دهد که وجود هم‌خونی در مدل ارزیابی حیوانات، تغییرات ارزش‌های اصلاحی صفات مختلف را، در نتیجه کاهش واریانس خطای پیش‌بینی، بهتر توصیف می‌کند. این امر ممکن است به علت تصحیح ارزش‌های اصلاحی حیوانات در نتیجه منظور کردن اثر نامطلوب هم‌خونی بر صفات باشد.

رونده تغییرات ارزش‌های اصلاحی حیوانات (ضرایب تابعیت) برای صفات تولیدی و تولیدمثل در سال بر اساس مدل ۱ (با برازش هم‌خونی) و مدل ۲ (بدون برازش هم‌خونی) و سطح احتمال تفاوت آنها در جدول ۵ ارائه شده است. برای صفات تولید شیر و چربی، ضرایب تابعیت ارزش‌های اصلاحی در سال بر اساس مدل ۱ به ترتیب ۹/۸۱ درصد (۵۳/۶۵ کیلوگرم در مقایسه با ۴۸/۲۹ کیلوگرم) و ۹/۷۹ درصد (۱/۱۷ کیلوگرم در مقایسه با ۱/۰۵ کیلوگرم) بیشتر از مدل ۲ بودند ($p < 0.05$). برای تولید پروتئین نیز اگرچه برازش

میزان پس روی هم‌خونی و میانگین ارزش‌های اصلاحی برآورد شده بر اساس مدل‌های ۱، ۲ و ۳ در جدول ۴ نشان داده شده است. همان طور که مشاهده می‌شود تغییر در مقدار مؤلفه‌های واریانس، تأثیر بسیار کمی بر میانگین ارزش‌های اصلاحی حاصل از مدل‌های ۲ و ۳ داشت. بنابراین، مقایسه‌های بررسی حاضر بر اساس نتایج حاصل از دو مدل ۱ و ۲ صورت گرفت. این مقایسه‌ها نشان داد که عدم برازش هم‌خونی در مدل باعث کاهش میانگین ارزش‌های اصلاحی صفات تولیدی (۱۹/۹ درصد، ۱۴/۱ درصد و ۱۸/۵ درصد، به ترتیب، برای صفات تولید شیر، چربی و پروتئین) و افزایش میانگین ارزش‌های اصلاحی صفات تولید مثل (۱۰/۱ درصد، ۱۳/۱ درصد، ۱۵/۶ درصد و ۷/۵ درصد، به ترتیب، برای صفات سن در اولین زایش، فاصله بین زایش تا اولین تلقیح، فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبسنتنی و فاصله گوساله‌زاری) می‌شود. این کاهش (افزایش) در میانگین ارزش‌های اصلاحی صفات تولیدی (تولید مثل) در نتیجه حذف هم خونی از مدل با نتایج حاصل از اثر هم خونی بر وراثت‌پذیری‌های صفات فوق مطابقت دارد. این تغییرات برای ارزش‌های اصلاحی مادری آسان زایی بسیار زیاد و ۷۵/۶ درصد بود. اگرچه

به ترتیب $33/84$ کیلوگرم، $0/64$ کیلوگرم و $1/00$ کیلوگرم گزارش کردند. بیشتر بودن روندهای ژنتیکی مطالعه حاضر بر اساس مدل ۲ در مقایسه با نتایج گزارش شده می‌تواند مربوط به اختلاف در سال مبنا، محدوده سال‌های مورد استفاده و شجره تکمیل شده باشد.

هم خونی در مدل ضریب تابعیت را $9/14$ درصد ($1/38$) کیلوگرم در مقایسه با $1/25$ کیلوگرم) نسبت به مدل بدون هم خونی افزایش داد، اما این تغییر معنی دار نبود ($p > 0/05$) (Razmkabir et al. 2009) با استفاده از اطلاعات سال‌های 1366 تا 1383 گاوها هیئت‌نامه ایران، روند ژنتیکی صفات تولید شیر، چربی و پروتئین را

جدول ۴- میزان پس روی هم خونی و میانگین ارزش‌های اصلاحی حیوانات به تفکیک مدل و جنس

گاوها ماده				گاوها نر				پس روی هم خونی ^۱	صفت ^۱
۳ مدل	۲ مدل	۱ مدل	۳ مدل	۲ مدل	۱ مدل	۳ مدل	۲ مدل		
$40/263$	$40/192$	$49/300$	$25/3/90$	$25/3/55$	$31/6/56$	$-19/0/7(2/110)$		MY	
$9/85$	$9/82$	$11/81$	$8/25$	$8/23$	$9/58$	$-0/4/41(0/0/71)$		FY	
$8/31$	$8/29$	$10/29$	$5/64$	$5/63$	$6/91$	$-0/4/60(0/0/88)$		PY	
$-19/55$	$-19/54$	$-21/20$	$-10/37$	$-10/7$	$-11/90$	$0/4/51(0/100)$		AFC	
$2/70$	$2/72$	$2/35$	$1/62$	$1/63$	$1/41$	$0/1/44(0/110)$		FSTC	
$7/30$	$7/33$	$6/60$	$5/64$	$5/56$	$5/17$	$0/2/62(0/233)$		CI	
$6/57$	$6/60$	$5/73$	$4/94$	$4/96$	$4/39$	$0/2/89(0/160)$		FCI	
$0/3351$	$0/3361$	$0/3348$	$0/3264$	$0/3267$	$0/3305$	$0/0/0/86(0/0/01)$		CE	
$-0/10847$	$0/0849$	$-0/3252$	$0/0697$	$-0/0697$	$-0/2852$	$0/0/0/14(0/0/07)$		CE_m	

^۱ آسان‌زایی (مادری) = CE_m - ۱

جدول ۵- روند ژنتیکی صفات تولیدی و تولیدمثل با و بدون اثر هم خونی و سطح احتمال تفاوت دو مدل

احتمال تفاوت	روند ژنتیکی (انحراف استاندارد)		
	۲ مدل	۱ مدل	صفت
$0/035$	$48/290(2/746)$	$53/540(2/661)$	MY
$0/030$	$1/051(0/058)$	$1/165(0/055)$	FY
$0/085$	$1/252(0/089)$	$1/378(0/087)$	PY
$0/300$	$-2/758(0/232)$	$-2/883(0/229)$	AFC
$0/316$	$0/563(0/053)$	$0/537(0/053)$	FSTC
$0/217$	$0/864(0/058)$	$0/817(0/058)$	CI
$0/084$	$0/653(0/042)$	$0/593(0/042)$	FCI
$0/493$	$0/002(0/003)$	$0/002(0/003)$	CE
$0/001$	$-0/014(0/002)$	$-0/019(0/001)$	CE_m

($p < 0/05$). منظور کردن هم خونی در مدل ارزیابی هیچگونه تغییری در روند ژنتیکی افزایشی مستقیم صفت آسان زایی ایجاد نکرد اما به طور معنی داری روند ژنتیکی مادری این صفت را از $-0/014$ در مدل ۲ به $-0/019$ در مدل ۱ کاهش داد ($p < 0/05$).

در ارزیابی‌های ژنتیکی صفات، اثر هم خونی فقط بر واریانس ژنتیکی افزایشی مستقیم با منظور شدن آن در ماتریس روابط خویشاوندی در نظر گرفته می‌شود

برای صفات تولیدمثل، برازش هم خونی در مدل باعث کاهش ضرایب تابعیت سن در اولین زایش ($-2/88$ روز) در مقایسه با $-2/76$ روز، فاصله بین زایش تا اولین تلقیح ($0/59$ روز) در مقایسه با $0/65$ روز، فاصله اولین تلقیح تا تلقیح منجر به آبستنی ($0/54$ روز) در مقایسه با $0/56$ روز) و فاصله گوساله‌زایی ($0/82$ روز) در مقایسه با $0/86$ روز) شد. اگرچه این کاهش‌ها روند مطلوبی را نشان می‌دهند اما از نظر آماری معنی دار نبودند

تأثیر قابل ملاحظه هم خونی بر ارزش اصلاحی مادری می باشد.

نتایج بدست آمده در تحقیق حاضر، اثر هم خونی بر رتبه حیوانات را بیشتر از نتایج مطالعه مشابه بر روی گاوهای هلشتاین ایران نشان می دهد (Tohodi et al., 2002). دلیل این تأثیر، بیشتر می تواند ناشی از برآوردهای صحیح تر ضریب هم خونی حیوانات، در نتیجه استفاده از شجره کامل تر در بررسی حاضر باشد. همچنین در تحقیقات مشابه، ضریب همبستگی اسپیرمن بین ارزش‌های اصلاحی حیوانات، با و بدون برآراش هم خونی بین ۰/۹۸۵ تا ۰/۹۹۸ گزارش شده است. این ضرایب همبستگی برای ۱۰ درصد بهترین گاوها نر بر اساس سال‌های مختلف برای صفات وزنی (Fioretti et al., 2002) بین ۰/۸۹۱ تا ۰/۹۹۴ گزارش شده است.

اثر هم خونی بر صفت ماندگاری حیوانات در جدول ۷ ارائه شده است. این نتایج نشان می دهد که با افزایش هم خونی احتمال حذف حیوانات افزایش یافته، به طوری که این احتمال در سطوح بیشتر از ۱۲/۵٪ هم خونی قابل توجه است. به بیان دیگر، حیوانات با هم خونی بیشتر از ۱۲/۵ درصد در مقایسه با حیوانات با هم خونی کمتر از ۱۲/۵٪ به میزان ۱۳/۶۷٪ بیشتر حذف می گردند. با این وجود، هم خونی در مدل ارزیابی هیچ گونه اثری بر مؤلفه‌های واریانس صفت ماندگاری و رتبه حیوانات نر نداشت. به نحوی که بر اساس هردو مدل با و بدون برآراش هم خونی مؤلفه واریانس ژنتیکی حیوانات نر ۰/۰۳۴۶ و همبستگی رتبه‌ای بین برآوردهای احتمال حذف حیوانات نر برابر یک، برآورد شد.

(Wiggans et al., 1995). بررسی‌ها نشان داده است که برآش این اثر به عنوان یک متغیر کمکی در مدل باعث تصحیح فنوتیپ شده و در نتیجه برآوردهای صحیح تری از مؤلفه‌های واریانس و ارزش‌های اصلاحی حیوانات حاصل خواهد شد (Casanova et al., 1992; Wiggans et al., 1995). با توجه به اینکه در هر دو مدل برآش شده مطالعه حاضر ماتریس روابط خویشاوندی همراه با هم خونی در نظر گرفته شده است بنابراین تفاوت‌های مشاهده شده در ارزش‌های اصلاحی می تواند مربوط به برآش اثر هم خونی در مدل باشد. (VanRaden, 2005) بیان کرد که برآش اثر هم خونی در ارزیابی‌های ژنتیکی روند تغییرات ژنتیکی صفات تولیدی، عملکرد طول عمر اقتصادی و نرخ تولیدمثل را، به ترتیب، به میزان ۶، ۲۵ و ۱۴ درصد، تغییر داده است.

در جدول ۶، همبستگی‌های رتبه‌ای ارزش‌های اصلاحی حیوانات برای گاوها نر و ماده به همراه احتمال اختلاف آنها از یک (همبستگی برابر یک نشان دهنده عدم تفاوت ارزش‌های اصلاحی دو مدل می باشد) ارائه شده است. به طور کلی، تأثیر هم خونی بر تغییر رتبه حیوانات در گاوها نر بیشتر از گاوها ماده بود. برای تمام صفات تحت مطالعه، این همبستگی‌ها به طور معنی‌داری کمتر از یک بودند. این موضوع نشان می دهد که وجود هم خونی در مدل‌های ارزیابی موجب می شود ارزش‌های اصلاحی حیوانات در مقایسه با ارزش‌های اصلاحی حاصل از مدل بدون هم خونی تغییر کند. برای صفت آسان‌زایی، همبستگی رتبه‌ای حیوانات بر اساس ارزش‌های اصلاحی مادری برای گاوها نر و ماده بسیار کم (به ترتیب، ۰/۲۸۹ و ۰/۴۶۵) بوده که نشان دهنده

جدول ۶- همبستگی رتبه‌ای ارزش‌های اصلاحی حیوانات بر اساس مدل ۱ و ۲ به تفکیک جنس

ارزش اصلاحی گاوها ماده		ارزش اصلاحی گاوها نر	
احتمال تفاوت	اسپیرمن	اسپیرمن	صفت
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۴	<۰/۰۰۱	۰/۹۶۶ MY
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۵	<۰/۰۰۱	۰/۹۹۴ FY
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۲	<۰/۰۰۱	۰/۹۸۴ PY
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۷	<۰/۰۰۱	۰/۹۸۸ AFC
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۴	<۰/۰۰۱	۰/۹۸۶ FSTC
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۷	<۰/۰۰۱	۰/۹۹۴ CI
<۰/۰۰۱	۰/۹۹۶	<۰/۰۰۱	۰/۹۹۰ FCI
<۰/۰۰۱	۰/۹۵۳	<۰/۰۰۱	۰/۹۶۷ CE
<۰/۰۰۱	۰/۴۶۵	<۰/۰۰۱	۰/۲۸۹ CE_m

شده، لذا پیشنهاد می شود این عامل در مدل ارزیابی های ژنتیکی منظور شود.

سپاسگزاری

از همکاری مرکز اصلاح نژاد کشور، و همچنین از آقای پرمندن به خاطر راهنمایی های ارزنده و تهیه نرم افزار DMU و از آقای وینسنت دوکروک به خاطر تهیه Survival Kit و از آقایان فیلیپو میگلور و حسین جرجانی به خاطر کمک در تکمیل شجره تشکر و قدردانی می گردد.

جدول ۷- احتمال حذف حیوانات بر اساس

سطوح مختلف هم خونی	احتمال حذف
$1/1488 \leq F < 3/125$	۰
$1/1044 \leq F < 6/250$	۱/۰۰۴۴
$6/250 \leq F < 12/500$	۱/۰۱۸۲
$12/500 \leq F < 18/750$	۱/۱۳۶۷
$\geq 18/750$	۱/۱۴۸۸

به طور کلی، نتایج بررسی حاضر نشان می دهد که حذف هم خونی در مدل های ارزیابی ژنتیکی حیوانات برای اکثر صفات اقتصادی موجب تغییر رتبه حیوانات

REFERENCES

1. Andersen-Ranberg, I. M., Heringstad, B., Gianola, D., Chang, Y. M. & Klemetsdal, G. (2005). Comparison between bivariate models for 56-Day Nonreturn and interval from calving to first insemination in Norwegian Red. *J. Dairy Sci*, 88, 2190–2198.
2. Casanova, L., Hagger, C., Kuenzi, N. & Schneeberger, M. (1992). Inbreeding in Swiss Braunvieh and its influence on breeding values predicted from a repeatability animal model. *J. Dairy Sci*, 75(4), 1119-1126.
3. Cassell, B. G., Adamec, V. & Pearson, R. E. (2003). Effect of incomplete pedigrees on estimates of inbreeding and inbreeding depression for days to first service and summit milk yield in Holsteins and Jerseys. *J. Dairy Sci.*, 86, 2967-2976.
4. Croquet, C., Mayeres, P., Gillon, A., Vanderick, S. & Gengler, N. (2006). Inbreeding depression for global and partial economic indexes, production, type, and functional traits. *J. Dairy Sci.*, 89, 2257-2267.
5. Ducrocq, V. & Sölkner, J. (1998). A package for large analysis of survival data, In: Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 27, 447–448.
6. Faraji Arogh, H. (2009). *Estimate of inbreeding coefficient of Iran Holsteins and its effect on milk production traits*. M. Sc. thesis, Tarbiat Modares University, Iran.
7. Fioretti, M., Rosati, A., Pieramati, C. & Van Vleck, L. D. (2002). Effect of including inbreeding coefficients for animal and dam on estimates of genetic parameters and prediction of breeding values for reproductive and growth traits of Piedmontese cattle. *Livest. Prod. Sci.*, 74, 137- 145.
8. Goddard, M. G. & Smith, C. (1990). Optimum number of bull sires in dairy cattle breeding. *J. Dairy Sci.*, 73(4), 1113-1122.
9. Jamrozik, J., Fatehi, J., Kistemaker, G. J. & Schaeffer, L. R. (2005). Estimates of genetic parameters for Canadian Holstein female reproduction traits. *J. Dairy Sci.*, 88, 2199-2208.
10. Interbull. (2005). *National genetic evaluation system information*. Retrieved December 5, 2009, from http://www.interbull.slu.se/national_ges_info2/framesida-ges.htm.
11. Hansen, L. B. (2004). Is genetics a cure for reproductive loss? Department of Animal Science, University of Minnesota, St. Paul, from http://www.ansci.umn.edu/petersen_symposium/hansen.pdf.
12. MacCluer, J. W., Boyce, A. J., Dyke, B., Weitkamp, L. R., Pfennig, D. W. & Parsons, C. J. (1983). Inbreeding and pedigree structure in Standardbred horses. *J. Hered.*, 74, 394–399.
13. Madsen, P. & Jensen, J. (2007). A user's guide to DMU. A package for analysing multivariate mixed models. Version 6, release 4.7, Tjøle, Denmark.
14. Mark, T., Fikse, W. F., Jorjani, H. & Philipsson, J. (2002). Monitoring changes in the structure of global dairy cattle populations, In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 19–23, Montpellier, France, 33, 505–508.
15. McParland, S., Kearney, J. F., Rath, M. & Berry, D. P. (2007). Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *J. Anim Sci.*, 85, 322-331.
16. Miglior, F., Burnside, E. B. & Kennedy, B. W. (1995). Production traits of Holstein cattle: estimation of nonadditive genetic variance components and inbreeding depression. *J. Dairy Sci.*, 78(5), 1174-1180
17. Miglior, F. (2000). Impact of inbreeding – managing a declining Holstein gene pool, In: Proceedings of the 10th world Holstein Friesian federation conference, 3D April-3 May 2000 Sydney, New, Australia 108-113.

18. Razmkabir, M., Nejati-Javaremi, A., Moradi Shahrbabak, M., Rashidi, A. & Sayadnejad, M. B. (2009). Estimation of Genetic trend for production traits in Holstein cattle of Iran. *Iranian Journal of Animal Science*, 40(1), 7-11.
19. Rokouei, M., Vaez Torshizi, R., Moradi Shahrbabak, M., Sargolzaei, A. & Sørensen, C. (2010). Monitoring inbreeding trend and inbreeding depression for economically important traits of Holstein cattle in Iran. *J. Dairy Sci.*, 93(7), 3294-3302.
20. Sargolzaei, M., Iwaisaki, H. & Colleau, J. J. (2006). CFC: A tool for monitoring genetic diversity, In: Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, CD-ROM Communication 27-28. Belo Horizonte, Brazil, Aug. 13-18.
21. SAS Institute Inc. (2009). *Statistical Analyzing System 9.2*. NC, USA.
22. Tohidi, R., Vaez Torshizi, R., Moradi Shahrbabak, M. & Sayyad Nejad, M. B. (2002). Effect of inbreeding on breeding values for milk and fat yields in Iran Holsteins. In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 19–23, Montpellier, France vol. 33
23. VanRaden, P. M. (2005). *Inbreeding adjustments and effect on generation trend estimates*. Retrieved December, 5, 2009, from www-interbull.slu.se/bulletins/bulletin33/VanRaden.pdf.
24. Van Wyk, J. B., Fair, M. D. & Cloete, S. W. P. (2009). The effect of inbreeding on the production and reproduction traits in the Elsenburg Dormer sheep stud. *Livest. Prod. Sci.*, 74, 137–145.
25. Villanueva, B. & Woolliams, J. A. (1997). Optimization of breeding programmes under index selection and constrained inbreeding. *Genet. Res. Camb.*, 69, 145-158.
26. Villanueva, B., Avendano, S. & Woolliams, J. A. (2006). Prediction of genetic gain from quadratic optimisation with constrained rates of inbreeding. *Genet. Sel Evol.* 38(2), 127-146.
27. Wang, J., Caballero, A., Keightly, P. D. & Hill, W. G. (1998). Bottleneck effect on genetic variance: A theoretical investigation of the role of dominance. *Genetics*, 150, 435-447.
28. Wiggans, G. R., VanRaden, P. M. & Zuurbier, J. (1995). Calculation and use of inbreeding coefficients for genetic evaluation of United States dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 78(7), 1584-1590.