

Research Paper

Studying Autosomal and Sex-linked additive Genetic Effects on Egg Weight in Different Ages of Mazandaran Native Chickens

Bahman Irani¹, Mohsen Gholizadeh²  and Hasan Hafezian³

1- Department of Animal Science, Faculty of Animal Science and Fisheries, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran

2- Department of Animal Science, Faculty of Animal Science and Fisheries, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran, (Corresponding Author: m.gholizadeh@sanru.ac.ir)

3- Department of Animal Science, Faculty of Animal Science and Fisheries, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran

Received: 11 December, 2024

Revised: 28 February, 2025

Accepted: 5 April, 2025

Extended Abstract

Background: Native chicken breeds have gradually developed over time under the influence of artificial and natural selection, which has led to a wide phenotypic variation between them. Mazandaran native chicken is one of the most important breeds of native chickens that is raised in the north of Iran, mainly in Mazandaran Province. Eggs are a rich source of high-quality protein, fat, and natural vitamins. Accurate and unbiased estimation of genetic parameters is very necessary to make selection decisions in breeding programs that lead to positive genetic improvements in egg production. Traditional selection models that ignore maternal and permanent environmental effects lead to overestimation of additive genetic variance and thus high heritability estimates. Genetic evaluation methods using best linear unbiased prediction (BLUP) are usually performed under autosomal inheritance. However, there are reports that some traits of economic importance are under sex chromosomal inheritance, which should be considered in genetic evaluation. It has been reported that ignoring sex-dependent genetic components can lead to a decrease in the accuracy of genetic evaluation. Estimating the genetic parameters of egg production is necessary to understand the genetic architecture and explore suitable biological traits to improve egg production. However, information in this regard is quite limited for indigenous breeds. In the present study, the variance components and genetic parameters were investigated using the phenotypic and pedigree data of Mazandaran native chicken, considering non-additive genetic effects in different genetic models, which can be a basis for Mazandaran native chicken breeding.

Methods: The phenotypic and pedigree data used in this study were collected in the Mazandaran Native Chicken Breeding Center, located in the north of Iran (Mazandaran Province). The pedigree was examined using CFC software, and possible errors were identified. The studied traits included EW1: average egg weight on the first day of laying, EW28: average egg weight at 28 weeks, EW32: average egg weight at 32 weeks of age, and AEW: average egg weight until the 32nd week of laying. The GLM procedure in SAS statistical software (2004) was used to determine significant fixed effects to be included in the final animal models. Based on this, the hatch number and generation effects were included as significant fixed effects ($p < 0.05$) in the final evaluation model. The contribution of autosomal and sex-dependent additive genetic effects to the genetic architecture of each trait was evaluated using WOMBAT software. For this purpose, the non-autosomal additive genetic relationship matrix (S) and its inverse (S^{-1}) were constructed using the nadiv software package in the R environment. Then, the matrix inverse (S^{-1}) was manually entered into the WOMBAT software using the GIN plugin. Twelve univariate animal models were analyzed to identify autosomal additive genetic effects, sex-linked additive genetic effects, and maternal effects (both genetic effects and permanent environmental effects) to assess the significance of the contribution of each random effect. The model with the lowest AIC value was identified as the best model.

Results: Based on AIC values, model 11 was the best genetic model for the average egg weight for the first day of laying, including both maternal effects (genetic and permanent environment). Moreover, model 7 was the most appropriate model for EW28, EW32, and AEW, which included maternal genetic effects in addition to direct additive genetic effects and covariance between direct and maternal genetic effects. The results showed that the phenotypic variance of egg weight in native chickens of Mazandaran was not influenced by sex-linked additive genetic effects. The



data set used, the breeds investigated, and the methods used in data analysis are effective in identifying the best model among different studies. The results showed that the additive genetic effect increased and maternal effects decreased with increasing age. Maternal effects accounted for only a small portion of the phenotypic variance, but ignoring these effects leads to bias and overestimation of genetic parameters, which compromises breeding goals. Estimates of autosomal heritability for the studied traits for EW1, EW28, EW32, and AEW were equal to 0.36, 0.48, 0.46, and 0.45, respectively. The effect of adding random variables to models has shown that direct heritability estimates increase when the maternal genetic effect is ignored; therefore, removing the maternal genetic effect increases the additive direct genetic effect. In this case, it appears that some of the maternal genetic variation is incorporated into the additive direct genetic effect. Using optimal models in all investigated traits, the direct heritability (h^2) was higher than the ratio of maternal heritability (m^2) and the ratio of maternal environmental effects (c^2). In addition, m^2 and c^2 were generally very small and decreased with age. The results showed a negative genetic correlation between direct and maternal effects in chickens. This negative estimate may be due to the model used or the data structure. Assessing maternal effects requires extensive data on dams and granddams. This kind of data should include information on the number of dams with their own performance records, progeny records per dam, and data recorded over multiple generations. Furthermore, distinguishing between the maternal genetic component and permanent maternal environmental effects requires repeated records of dams and the presence of these dams in the dataset.

Conclusion: In total, the results of the present study show that the genetic variance of the egg weight trait in Mazandaran native chickens is not affected by non-autosomal additive genetic effects. Maternal effects significantly contributed to the genetic variance of the studied traits. Furthermore, the negative correlation between direct additive and maternal genetic effects indicated antagonism between these effects. Therefore, the consideration of maternal effects, along with covariance between direct and maternal additive genetic effects, is recommended in genetic evaluation and breeding programs.

Keywords: Egg weight, Heritability, Native chicken, Sex-linked additive genetic effects

How to Cite This Article: Irani, B., Gholizadeh, M., & Hafezian, H. (2025). Studying Autosomal and Sex-linked additive Genetic Effects on Egg Weight in Different Ages of Mazandaran Native Chickens. *Res Anim Prod*, 16(3), 1-12. DOI: 10.61882/rap.2025.1484

مقاله پژوهشی

مطالعه اثرات ژنتیکی افزایش اتوزومی و وابسته به جنس روی وزن تخم در
سنین مختلف مرغ بومی مازندرانبهمن ایرانی^۱، محسن قلی‌زاده^۲ و حسن حافظیان^۳^۱ - گروه علوم دامی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران^۲ - گروه علوم دامی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران، (نویسنده مسئول: m.gholizadeh@sanru.ac.ir)^۳ - گروه علوم دامی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۱/۱۶

تاریخ ویرایش: ۱۴۰۳/۱۲/۱۰
صفحه ۱ تا ۱۲

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۹/۲۱

چکیده مبسوط

مقدمه و هدف: نژادهای مرغ بومی در طول زمان و به تدریج تحت تأثیر انتخاب‌های مصنوعی و طبیعی توسعه یافته‌اند که منجر به تنوع فنوتیپی گسترده‌ای بین آنها شده است. مرغ بومی مازندران یکی از نژادهای پراهمیت مرغ بومی است که در شمال ایران و عمدتاً در استان مازندران پرورش می‌یابد. تخم‌مرغ منبعی غنی از پروتئین با کیفیت بالا، چربی و ویتامین‌های طبیعی است. برآورد دقیق و ناریب پارامترهای ژنتیکی برای تصمیم‌گیری در انتخاب در برنامه اصلاح نژادی که منجر به پیشرفت ژنتیکی مثبت در تولید تخم مرغ می‌شود بسیار ضروری است. روش‌های ارزیابی ژنتیکی با استفاده از بهترین پیش‌بینی ناریب خطی (BLUP) معمولاً تحت وراثت اتوزومی انجام می‌شوند. با این حال، گزارش‌هایی وجود دارند که برخی از صفات با اهمیت اقتصادی تحت وراثت کروموزومی جنسی هستند که باید در ارزیابی ژنتیکی در نظر گرفته شود. گزارش شده است که نادیده گرفتن مؤلفه‌های ژنتیکی وابسته به جنس می‌تواند منجر به کاهش دقت ارزیابی ژنتیکی شود. در مطالعه حاضر، با استفاده از داده‌های فنوتیپی و شجره‌ای مرغ بومی مازندران، مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی با در نظر گرفتن اثرات ژنتیکی غیر افزایشی در مدل‌های مختلف ژنتیکی بررسی شدند که می‌تواند مبنایی برای اصلاح نژاد مرغ بومی مازندران باشد.

مواد و روش‌ها: داده‌های فنوتیپ و شجره‌ای مورد استفاده در این مطالعه در مرکز اصلاح نژاد مرغ بومی مازندران واقع در استان مازندران جمع‌آوری شدند. شجره با استفاده از نرم‌افزار CFC بررسی و خطاهای احتمالی شناسایی و تصحیح شدند. صفات مورد مطالعه شامل EW1: میانگین وزن تخم‌های تولیدی در روز اول تخم‌گذاری، EW28: میانگین وزن تخم مرغ‌های تولیدی در ۲۸ هفته، EW32: میانگین وزن تخم مرغ‌های تولیدی در سن ۳۲ هفته، و AEW: میانگین وزن تخم مرغ‌های تولیدی تا هفته ۳۲ تخم‌گذاری بودند. از رویه مدل خطی تعمیم‌یافته برای تعیین اثر ثابت معنی‌دار که باید در مدل‌های حیوانی نهایی گنجانده شوند، استفاده شد. بر این اساس، اثرات نسل جوجه‌کشی و هج به‌عنوان اثرات ثابت معنی‌دار ($p < 0.05$) در مدل ارزیابی نهایی وارد شدند. سهم اثرات ژنتیکی افزایشی اتوزومی و وابسته به جنس در معماری ژنتیکی هر صفت با استفاده از نرم‌افزار WOMBAT ارزیابی شد. ماتریس رابطه ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس (S) و معکوس آن (S^{-1}) با استفاده از بسته نرم‌افزاری nadiv در محیط R ساخته شد. سپس، معکوس ماتریس (S^{-1}) به‌صورت دستی به نرم‌افزار WOMBAT با استفاده از افزونه GIN وارد شد. دوازده مدل حیوانی تک‌متغیره برای شناسایی اثرات ژنتیکی افزایشی اتوزومی، افزایشی مرتبط با جنس و اثرات مادری (اثرات ژنتیکی و محیطی دائمی مادری) برای ارزیابی اهمیت مشارکت هر اثر تصادفی مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند. مدلی که دارای کمترین مقدار شاخص AIC بود به‌عنوان بهترین مدل شناسایی شد.

یافته‌ها: بر اساس مقادیر AIC، بهترین مدل ژنتیکی برای میانگین وزن تخم‌مرغ در روز اول تخم‌گذاری مدل ۱۱ دربرگیرنده هر دو اثر مادری (ژنتیکی و محیطی دائمی) بود. همچنین، مدل ۷ مناسب‌ترین مدل برای میانگین وزن تخم‌مرغ در هفته ۲۸، هفته ۳۲ و تا هفته ۳۲ بود که علاوه بر اثرات ژنتیکی افزایشی مستقیم، اثرات ژنتیکی مادری و کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری را نیز در برمی‌گیرد. نتایج نشان دادند که واریانس فنوتیپی وزن تخم‌مرغ در مرغ بومی مازندران تحت تأثیر اثرات ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس قرار نداشت. با افزایش سن، اثر ژنتیکی افزایشی، افزایش و اثرات مادری کاهش می‌یابند. اثرات مادری تنها بخش کوچکی از واریانس فنوتیپی را تشکیل دادند، اما نادیده گرفتن این اثرات منجر به تخمین بیش از حد پارامترهای ژنتیکی می‌شود که اهداف اصلاح نژاد را مختل می‌کند. برآوردهای وراثت‌پذیری اتوزومی برای صفات مورد مطالعه برای EW1، EW28، EW32 و AEW برابر با ۰/۴۸، ۰/۴۶، ۰/۴۵ و ۰/۴۵ بودند. اضافه‌شدن متغیرهای تصادفی به مدل‌ها نشان داده است که برآوردهای وراثت‌پذیری مستقیم زمانی که اثر ژنتیکی مادری نادیده گرفته می‌شود افزایش می‌یابد، و حذف اثر ژنتیکی مادری می‌تواند اثر ژنتیکی مستقیم افزایشی را افزایش دهد. در تمامی صفات مورد بررسی، با استفاده از مدل‌های بهینه، وراثت‌پذیری اثرات ژنتیکی مستقیم (h^2) بیشتر از نسبت‌های وراثت‌پذیری مادری (m^2) و سهم واریانس محیطی دائمی از واریانس فنوتیپی (c^2) بود. علاوه بر این، m^2 و c^2 به‌طور کلی بسیار کوچک بودند و با افزایش سن نیز کاهش یافتند. نتایج، همبستگی ژنتیکی منفی را بین اثرات مستقیم و مادری در مرغ نشان دادند که ممکن است ناشی از مدل مورد استفاده یا ساختار داده باشد.

نتیجه‌گیری: در مجموع، نتایج مطالعه حاضر نشان می‌دهند که واریانس ژنتیکی صفت وزن تخم مرغ در مرغ بومی مازندران تحت تأثیر اثرات ژنتیکی غیراتوزومی قرار ندارد. اثرات مادری به‌طور معنی‌داری در واریانس ژنتیکی صفات مورد مطالعه مشارکت داشتند. همچنین، همبستگی منفی بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری نشان‌دهنده تضاد عملکرد بین این اثرات بود. بنابراین، در نظر گرفتن اثرات مادری به‌همراه کوواریانس بین اثرات ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری در ارزیابی ژنتیکی و برنامه‌های اصلاح نژادی مرغ بومی مازندران توصیه می‌شود.

واژه‌های کلیدی: اثرات ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس، مرغ بومی، وراثت‌پذیری، وزن تخم مرغ

مقدمه

خود سازگار و به منابع ژنتیکی مهم برای حفاظت ژنتیکی تبدیل شده‌اند. با حفاظت از این جمعیت‌ها می‌توان به حفظ صفات ژنتیکی منحصر به فرد آنها کمک کرد و از پایداری فعالیت‌های کشاورزی اطمینان حاصل نمود. برای مثال، نژادهای بومی مناطق گرمسیری بسیار حیاتی هستند. از آنجایی که تغییرات آب و هوا و گرم شدن کره زمین بسیاری از مناطق معتدل را

نژادهای مرغ بومی به تدریج تحت تأثیر انتخاب‌های مصنوعی و طبیعی طولانی‌مدت توسعه یافته‌اند و تنوع فنوتیپی فراوانی را نشان می‌دهند (Zhi et al., 2023). شناخت ارزش نژادهای بومی در مناطق مختلف جغرافیایی دارای اهمیت بسیاری است. این نژادها با شرایط کشاورزی-اقلیمی محلی

کننده نقش محیط مادری در فنوتیپ نتاج است. مدل‌هایی که اثرات مادری معنی‌دار را در نظر بگیرند، برآورد پارامترهای ژنتیکی را اریب می‌کنند (Meyer, 1992). وزن تخم‌مرغ عامل اصلی تأثیرات مادر بر وزن بدن است، با این‌حال، عوامل دیگری مانند وزن جوجه، شرایط جوجه‌کشی، تغذیه و غیره نیز ممکن است نقش داشته باشند. همبستگی وزن تخم‌مرغ با وزن جوجه‌کشی و وزن بدن جوجه‌ها نیز ممکن است منعکس کننده اثرات مادری باشد (Ullengala et al., 2021). در مرغ بومی نژاد Beijing-You، نتایج نشان دادند که وراثت‌پذیری سن اولین تخم‌گذاری زیاد و برابر ۰/۶۲ و وراثت‌پذیری تعداد تخم در ۴۳ هفتهگی ۰/۲۶ و تعداد تخم در ۶۶ هفتهگی ۰/۱۸ بودند (Yang et al., 2023). در مطالعه‌ای که به‌منظور بررسی تأثیرات ژنتیکی غلبه مستقیم و مادری بر ارزیابی ژنتیکی صفات تولیدی در جوجه‌های دو منظوره انجام شد، اثر ژنتیکی غلبه مستقیم تأثیر معنی‌داری بر نکویی برآزش مدل نداشت، اما گنجانیدن همزمان تأثیرات ژنتیکی غلبه مستقیم و افزایشی مادری، معیارهای برآزش و دقت برآورد پارامترهای ژنتیکی را برای وزن بدن در هج و صفات تولید تخم‌مرغ بهبود بخشید. برآورد وراثت‌پذیری (h^2) برای وزن بدن در هنگام هج، ۸ هفتهگی و ۱۲ هفتهگی، سن بلوغ جنسی، میانگین وزن تخم در ۲۸ تا ۳۲ هفته دوره تخم‌گذاری، تعداد تخم‌مرغ و شدت تولید تخم‌مرغ به‌ترتیب ۰/۰۸، ۰/۲۱، ۰/۲۲، ۰/۲۲، ۰/۲۱، ۰/۰۹ و ۰/۱۰ بودند (Jasouri et al., 2017).

روش‌های ارزیابی ژنتیکی با استفاده از بهترین پیش‌بینی ناریب خطی (BLUP) معمولاً تحت وراثت اتوزومی انجام می‌شوند. با این‌حال، گزارش‌هایی وجود دارند که برخی از صفات با اهمیت اقتصادی تحت وراثت کروموزومی جنسی هستند که باید در ارزیابی ژنتیکی در نظر گرفته شود (Ghafouri-Kesbi & Abbasi, 2019; Kaviani et al., 2023). تاکنون، در مجموع ۳۳۸ مکان صفت کمی (QTL) مرتبط با وزن تخم‌مرغ بر روی ۲۵ کروموزوم مختلف (۲۴ اتوزوم و یک کروموزوم جنسی) گزارش و در پایگاه داده QTL حیوانات گنجانده شده‌اند (https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index).

گزارش شده است که نادیده گرفتن مؤلفه‌های ژنتیکی وابسته به جنس می‌تواند منجر به کاهش دقت ارزیابی ژنتیکی شود، زیرا اثرات ژنتیکی اتوزومی این اجزا را پنهان می‌کنند (Ghafouri-Kesbi & Abbasi, 2019). بنابراین، جداسازی اجزای ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس از اثرات ژنتیکی افزایشی اتوزومی برای آزمون معنی‌داری اثرات مرتبط با جنس مهم است (Kaviani et al., 2023). در مطالعه‌ای، وراثت اتوزومی و ژنتیکی وابسته به جنس صفات رشد با شناسایی جبران دوز مؤثر روی کروموزوم Z در جوجه‌های بومی مازندران بررسی شد. نتایج نشان دادند که وزن یک روزگی (هج) تحت تأثیر اثرات ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس قرار نگیرد. برای وزن ۸ هفتهگی و ۱۲ هفتهگی مدل شامل اثرات افزایشی مستقیم اتوزومی، وابسته به جنس و مادری بدون جبران دوز کلی برای کروموزوم Z، مناسب‌ترین مدل بود (Kaviani et al., 2023).

مجبور به تجربه شرایط گرمسیری می‌کند، چنین نژادهایی ممکن است یک پاسخ ژنتیکی برای سازگاری به آب و هوا داشته باشند (Rachman et al., 2024). با این‌حال، عملکرد ضعیف تولیدی نژادهای مرغ بومی عامل مهمی در عدم گسترش آنها در مقیاس بزرگ در نظر گرفته می‌شود. اما، اخیراً توجه زیادی به نژادهای مرغ بومی به‌عنوان منابع ژنتیکی مهم معطوف شده است (Fathi et al., 2022). نگهداری مرغ بومی، دارای ارزشمندی برای بخش روستایی و عشایری و منبع مهم امنیت غذایی و معیشتی آنها است. جوجه‌های بومی حداقل احتیاجات ورودی را دارند، به‌خوبی با محیط‌های سخت، تغذیه ناکافی و بیماری سازگار هستند و تنوع ژنتیکی قابل‌توجهی برای صفات متعدد دارند که آنها را به منابع ژنتیکی عالی برای نسل‌های فعلی و نسل‌های آینده تبدیل می‌کنند (Kaur et al., 2024). مرغ بومی مازندران یکی از نژادهای پراهمیت مرغ بومی است که در شمال ایران و عمدتاً در استان مازندران پرورش می‌یابد. مرکز پرورش مرغ بومی مازندران از سال ۱۳۴۵ فعالیت اصلاحی خود را آغاز کرد. اولین هدف این مرکز حفظ ذخیره ژنتیکی مرغ بومی مازندران و دومین هدف، ارتقای پتانسیل ژنتیکی این نژاد برای صفات تولیدی بودند (Yousefi Zonuz et al., 2013).

تخم مرغ منبعی غنی از پروتئین با کیفیت بالا، چربی و ویتامین‌های طبیعی است. علاوه بر ارزش غذایی، ویژگی‌های متمایزکننده تخم مرغ نیز در انتخاب مصرف‌کنندگان مؤثر است. مرغ‌های تخمگذار دارای عملکرد بالایی برای تولید تخم هستند و با انتخاب مصنوعی فشرده در صنعت تخم‌گذاری برای تولید بیش از ۳۲۰ تخم در طول یک دوره تخم‌گذاری ۵۲ هفته‌ای توسعه یافته‌اند (Goto & Tsudzuki, 2017). تخم‌های برخی از نژادهای بومی با رنگ‌ها، ظاهر پوسته تخم و طعم‌های متمایز، روز به روز محبوب‌تر می‌شوند (Yang et al., 2023). به‌دلیل تولید تخم و عملکرد کمتر مرغ‌های بومی، انتخاب ژنتیکی برای بهبود راندمان تولید و تولیدمثل و ایجاد مزایای اقتصادی بیشتر مرغ بومی بسیار ضروری است. تولید تخم‌مرغ یک فنوتیپ پیچیده است که تحت تأثیر چندین عامل خاص مانند سن در اولین تخم‌گذاری، نرخ تخم‌گذاری، صفات کلاچ و فاصله تخم‌گذاری قرار می‌گیرد (Yang et al., 2023). انتخاب مستقیم سنتی برای تعداد تخم‌مرغ یا نرخ تخم‌گذاری منجر به پیشرفت ژنتیکی مثبت در تولید تخم مرغ می‌شود (Wolc et al., 2010). در این راستا، برآورد دقیق و ناریب پارامترهای ژنتیکی برای تصمیم‌گیری در انتخاب در برنامه اصلاح نژادی بسیار ضروری است. برآوردهای نادرست مؤلفه‌های کوواریانس عمدتاً به‌دلیل برآوردهای بیش از حد یا کمتر از حد وراثت‌پذیری، بر پاسخ پیش‌بینی‌شده تأثیر می‌گذارند (Meyer, 1992). مدل‌های انتخابی که اثرات مادری را نادیده می‌گیرند، منجر به برآورد بیش از حد واریانس ژنتیکی افزایشی و در نتیجه برآورد وراثت‌پذیری بالا می‌شوند. اثرات مادری شامل اثر ژنتیکی مادری و اثر محیطی دائمی مادری است. اثر ژنتیکی مادری اثر ژنوتیپ مادر بر بیان صفات در نتاج او از طریق محیطی است که توسط مادر فراهم می‌شود (Falconer, 1965) و اثر محیطی دائمی مادری، منعکس

معادلات ارائه شده توسط فرناندو و گروسمن (Fernando & Grossman, 1990) و الگوریتم میوویسن و لو (Meuwissen & Luo, 1992) برای ساخت مستقیم معکوس ماتریس‌های رابطه خویشاوندی استفاده می‌کند. سپس، معکوس ماتریس (S^{-1}) به صورت دستی به نرم‌افزار WOMBAT با استفاده از افزونه GIN وارد شد.

دوازده مدل حیوانی تک‌متغیره برای شناسایی اثرات ژنتیکی افزایشی اتوزومی، افزایشی مرتبط با جنس و اثرات مادری (اثرات ژنتیکی و اثرات محیطی دائمی) برای ارزیابی اهمیت مشارکت هر اثر تصادفی مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند. مدل‌های ارزیابی شده، معادلات خطی مختلط زیر بودند:

$$\begin{aligned} y &= Xb + Z_{1a} + e, \text{ Model 1} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + e, \text{ Model 2} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{2pe} + e, \text{ Model 3} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + Z_{2pe} + e, \text{ Model 4} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{3m} + e, \text{ Model 5} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) = 0, \text{ Model 6} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) \neq 0, \text{ Model 7} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) \neq 0, \text{ Model 8} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{2pe} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) = 0, \text{ Model 9} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + Z_{2pe} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) = 0, \text{ Model 10} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{2pe} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) \neq 0, \text{ Model 11} \\ y &= Xb + Z_{1a} + Z_{1s} + Z_{2pe} + Z_{3m} + e, \text{ Cov}(a,m) \neq 0, \text{ Model 12} \end{aligned}$$

در این روابط، y بردار مشاهدات، a, b, s, m, pe به ترتیب بردار اثرات ثابت، اثرات ژنتیک افزایشی مستقیم در کروموزوم‌های اتوزومی، اثرات ژنتیکی افزایشی در کروموزوم‌های جنسی، اثرات ژنتیکی افزایشی مادری، اثرات محیطی دائمی مادری و اثرات باقیمانده هستند. همچنین X, Z_1, Z_2, Z_3 به ترتیب ماتریس‌های طرح ارتباط دهنده اثرات مورد مطالعه به رکوردها هستند. ساختار کوواریانس اثرات تصادفی به صورت زیر است:

$$\text{Var} \begin{bmatrix} a \\ s \\ pe \\ m \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & 0 & 0 & A\sigma_{am} & 0 \\ 0 & S\sigma_s^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I\sigma_{pe}^2 & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & 0 & 0 & A\sigma_m^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & I\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

که در آن، $\sigma_a^2, \sigma_s^2, \sigma_{pe}^2, \sigma_m^2$ و σ_e^2 به ترتیب واریانس ژنتیکی افزایشی اتوزومی، واریانس ژنتیکی افزایشی مرتبط با کروموزوم Z ، واریانس محیطی دائمی مادری، واریانس ژنتیکی افزایشی مادری و واریانس باقیمانده هستند. همچنین، A ماتریس معرف رابطه خویشاوندی و I ماتریس واحد هستند. معیار مقایسه مدل‌ها و شناسایی بهترین مدل، معیار اطلاعات آکایک با توجه به معادله زیر مورد بررسی قرار گرفت (Akaike, 1974):

$$AIC_i = -2 \log L_i + 2P_i$$

که در آن، $\log L$ و K ، حداکثر درست‌نمایی مدل و تعداد پارامتر مورد برآورد هستند. بر این اساس، مدلی که کمترین مقدار AIC را ارائه کند بهترین مدل است. واریانس فنوتیپی کل مورد استفاده برای محاسبه وراثت‌پذیری کل با فرمول زیر تعریف شد:

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + \sigma_{am} + \sigma_e^2 + \sigma_s^2$$

وراثت‌پذیری کل (h_e^2) یک برآورد از نسبتی از تفاوت انتخاب است که اگر انتخاب بر اساس ارزش فنوتیپی نتاج باشد محقق می‌شود و به صورت زیر محاسبه می‌شود (Willham, 1972):

تاکنون، مطالعات متعددی روی مرغ بومی مازندران برای توصیف منحنی رشد (Barapour *et al.*, 2021)، بررسی اثرات ژنتیکی افزایشی غیراتوزومی روی وزن بدن (Kaviani *et al.*, 2023)، اثر همخوانی روی صفات تولیدی (Rahmanian *et al.*, 2015) و بررسی مولکولی مؤثر روی صفات تخم‌گذاری (Nourbakhsh *et al.*, 2016) انجام شده‌اند. برآورد پارامترهای ژنتیکی تولید تخم برای درک معماری ژنتیکی و کاوش صفات بیولوژیکی مناسب برای بهبود تولید تخم مرغ ضروری است. با این حال، اطلاعات در این زمینه برای نژادهای بومی کاملاً محدود است. در مطالعه حاضر، با استفاده از داده‌های فنوتیپی و شجره‌ای مرغ بومی مازندران، مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی با در نظر گرفتن اثرات ژنتیکی غیرافزایشی در مدل‌های مختلف ژنتیکی بررسی شدند که می‌تواند مبنایی برای اصلاح نژاد مرغ بومی مازندران باشد.

مواد و روش‌ها

داده‌ها و صفات

داده‌های فنوتیپ و شجره‌ای مورد استفاده در این مطالعه در مرکز اصلاح نژاد مرغ بومی مازندران واقع در شمال ایران جمع‌آوری شدند. شجره با استفاده از نرم‌افزار CFC (Sargolzaei *et al.*, 2006) بررسی و خطاهای احتمالی شناسایی شد. خلاصه‌ای از ساختار شجره در جدول ۱ آمده است. صفات مورد مطالعه شامل EW1: میانگین وزن تخم‌مرغ‌های تولیدی در روز اول تخم‌گذاری، EW28: میانگین وزن تخم‌مرغ‌های تولیدی در ۲۸ هفتگی، EW32: میانگین وزن تخم‌مرغ‌های تولیدی در سن ۳۲ هفتگی، و AEW: میانگین وزن تخم‌مرغ‌های تولیدی تا هفته ۳۲ تخم‌گذاری بودند.

آنالیز آماری

از رویه مدل خطی تعمیم‌یافته (GLM) در نرم‌افزار آماری SAS (۲۰۰۴) برای تعیین اثرات ثابت معنی‌دار که باید در مدل‌های حیوانی نهایی گنجانده شوند، استفاده شد. عوامل غیر ژنتیکی شناسایی شده شامل هج و نسل در مدل‌های خطی اعمال شدند. این اثرات از نظر آماری معنی‌دار بودند و بنابراین در مدل‌های ارزیابی مورد استفاده قرار گرفتند.

سهام اثرات ژنتیکی افزایشی اتوزومی و وابسته به جنس در معماری ژنتیکی هر صفت با استفاده از نرم‌افزار WOMBAT (Meyer, 2007) ارزیابی شد. برای برآورد اثرات ژنتیکی غیراتوزومی، در معرفی فایل شجره به WOMBAT، در فایل پارامتر از گزینه SEX+ استفاده شد که به WOMBAT دستور می‌دهد کدهای جنسی حیوانات (۱(نر)، ۲(ماده)) را از ستون چهارم در فایل شجره بخواند (Meyer, 2007). با این حال، بر خلاف پستانداران، پرندگان دارای یک سیستم تعیین جنسیت ZZ-ZW هستند که در آن ماده‌ها جنس هتروگامتیک (ZW) هستند. بنابراین، ماتریس روابط خویشاوندی ساخت نرم‌افزار WOMBAT برای وراثت وابسته به جنس، آن چیزی نبود که در این مطالعه مورد نیاز بود. به منظور حل مشکل، ماتریس رابطه ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس (S) و معکوس آن (S^{-1}) با استفاده از بسته نرم‌افزاری nadiv (Wolak, 2012) در محیط R ساخته شد. این بسته از

اول تخم‌گذاری و کمترین مقدار ضریب تغییرات، برای میانگین وزن تخم تا هفته ۳۲ تخم‌گذاری مشاهده شدند. اثرات نسل و هج بر وزن تخم مرغ در سنین مختلف معنی‌دار بود ($P < 0.05$). اثر معنی‌دار نسل و هج روی صفات اقتصادی بر مرغ در مطالعات متعددی گزارش شده است. وزن بالاتر بدن در مراحل اولیه زندگی مهم است زیرا به پرندگی کمک می‌کند تا در سنین پایین به بلوغ برسد و به‌طور غیر مستقیم به افزایش تولید تخم کمک می‌کند. وزن بالاتر بدن در والد ماده ممکن است به وزن بیشتر بدن در تلاقی انتهایی کمک کند، که در گونه مرغ روستایی مطلوب است (Ullengala *et al.*, 2021).

$$h_t^2 = \frac{\sigma_a^2 + 0.5\sigma_m^2 + 1.5\sigma_{am}}{\sigma_p^2}$$

کوواریانس بین اثرات مستقیم و مادری به‌عنوان نسبتی از واریانس فنوتیپی (σ_{am})، وراثت‌پذیری مستقیم (h_a^2) و وراثت‌پذیری مادری (h_m^2) برای محاسبه همبستگی ژنتیکی افزایشی مستقیم و مادری استفاده شد.

نتایج و بحث

آماره توصیفی صفات مورد مطالعه در جدول ۲ آمده است. بیشترین ضریب تغییرات (CV)، برای میانگین وزن تخم در روز

جدول ۱- خلاصه شجره داده‌های مورد استفاده در این مطالعه

Table 1. A summary of the pedigree of the data used in this study	
31134	تعداد کل پرندها (Original Number of birds)
21	تعداد نسل (number of generations)
10911	Inbreds in total
1055	تعداد همخون‌ها
890	Number of sires
6402	تعداد پدران
5809	-with progeny in the data
7457	-با نتاج در مجموعه داده
23183	Number of dams
872	تعداد مادران
906	-with progeny in the data
730	-با نتاج در مجموعه داده
	Individuals with progeny
	تعداد افراد دارای نتاج
	Individuals with no progeny
	تعداد افراد بدون نتاج
	with unknown sire No. of birds
	تعداد پرندهای با مادر نامشخص
	with unknown dam No. of birds
	تعداد پرندهای با پدر نامشخص
	with both parents unknown No. of birds
	تعداد پرندهای با مادر و پدر نامشخص

ژنتیکی مستقیم و مادری را نیز در بر می‌گیرد. مشابه با یافته‌های حاضر، اهمیت معنی‌دار اثرات مادری، علاوه بر اثر افزایشی مستقیم، برای تولید تخم‌مرغ و وزن تخم‌مرغ در مرغ گزارش شده است (Jasouri *et al.*, 2017; Rahmanian *et al.*, 2021; Zonuz & Kia, 2015; Rajkumar *et al.*, 2021). با این حال، برخلاف نتایج مطالعه حاضر، برخی از محققین گزارش کرده‌اند که مدل بدون اثرات مادری برای صفات تولید تخم‌مرغ مناسب است (Ghorbani *et al.*, 2012; Le Bihan-Duval *et al.*, 1998; Norris & Ngambi, 2006). می‌توان نتیجه گرفت که مجموعه داده‌های مورد استفاده نژادهای مورد بررسی و روش‌های مورد استفاده در آنالیز داده‌ها در شناسایی بهترین مدل تأثیرگذار هستند. مطابق با نتایج مطالعه حاضر، مطالعات مختلف برای صفات تولیدی نشان می‌دهند که با افزایش سن، اثر ژنتیکی افزایشی، افزایش و اثرات مادری کاهش می‌یابند (Engström *et al.*, 1992; Misztal & Besbes, 2000; Niknafs *et al.*, 2012; Ullengala *et al.*, 2021). اثرات مادری تنها بخش کوچکی (۲-۸ درصد) از واریانس فنوتیپی کل را برای صفات تولیدی در مرغ را تشکیل می‌دهند، اما نادیده گرفتن این اثرات منجر به اریبی و تخمین بیش از حد پارامترهای ژنتیکی می‌شود که اهداف اصلاح نژاد را مختل می‌کند (Ullengala *et al.*, 2021). اثرات محیطی مادری مربوط به قبل و بعد از تخم‌گذاری هستند. اثرات بعد از تخم‌گذاری ممکن است اثرات

مقادیر AIC برای صفات مورد مطالعه در مرغ بومی مازندران تحت مدل‌های مختلف حیوانی تک‌متغیره در جدول ۳ آمده‌اند. نتایج نشان دادند که واریانس فنوتیپی وزن تخم‌مرغ در مرغ بومی مازندران تحت تأثیر اثرات ژنتیکی وابسته به جنس قرار نداشت. تاکنون، مطالعه‌ای به‌منظور تعیین سهم کروموزوم جنسی در واریانس ژنتیکی صفات مرتبط با تخم‌مرغ انجام نشده است. بسیاری از مطالعات انجام شده، تولید تخم‌مرغ را در سطح ژنتیکی افزایشی اتوزومی و ژنتیک مولکولی بررسی کرده‌اند. مطالعات، نقش جایگاه‌های مرتبط با کروموزوم جنسی را در تنوع فنوتیپی صفات دیگر مرغ نشان داده‌اند. مطالعه‌ای روی هورمون‌های تولیدمثلی، ۳۱ ژن کاندید را شناسایی کرده است که به‌طور معنی‌داری با تولید تخم مرغ مرتبط هستند، و ۶۴ ژن کاندید جدید و ۱۰۸ SNP مرتبط با عملکرد تخم‌گذاری بر اساس تجزیه و تحلیل توالی ژنوم گزارش شده‌اند (Du *et al.*, 2020). همچنین، گزارش شده است که یک جایگاه صفت کمی روی کروموزوم Z اثر معنی‌داری بر صفات تولید تخم در لاین مادری مرغ گوشتی دارد (Ding *et al.*, 2022).

بر اساس مقادیر AIC، بهترین مدل ژنتیکی برای میانگین وزن تخم‌مرغ در روز اول تخم‌گذاری مدل ۱۱ دربرگیرنده هر دو اثر مادری (ژنتیکی و محیطی دائمی) بود. همچنین، مناسب‌ترین مدل برای میانگین وزن تخم‌مرغ در هفته ۲۸، هفته ۳۲ و تا هفته ۳۲ مدل ۷ بود که علاوه بر اثرات ژنتیکی افزایشی مستقیم، اثرات ژنتیکی مادری و کوواریانس بین اثرات

قبل و بعد از هج باشند که بر صفات کیفیت تخم مرغ و وزن جوجه در هنگام هج تأثیر می‌گذارند (Rajkumar *et al.*, 2010).

برآوردهای مؤلفه‌های واریانس و پارامترهای ژنتیکی برای صفات مورد مطالعه در جدول ۴ آمده‌اند. برآوردهای وراثت‌پذیری اتوزومی برای صفات مورد مطالعه برای EW1، EW28، EW32 و AEW برابر با ۰/۳۶، ۰/۴۸، ۰/۴۶ و ۰/۴۵ بودند. وزن تخم‌مرغ یک صفت کمی بسیار ارثی است (Savegnago *et al.*, 2011) که با برآوردهای وراثت‌پذیری از ۰/۴۸ تا ۰/۶۴ (Hartmann *et al.*, 2003; Kamali *et al.*, 2007) شناخته می‌شود. مقدار وراثت‌پذیری ۰/۳۶ برای AEW در مرغ بومی اصفهان گزارش شده است (Yousefi Zonuz *et al.*, 2013). وراثت‌پذیری برآوردشده در تحقیق حاضر برای میانگین وزن تخم‌مرغ کمتر از برآورد گزارش شده در مرغ بومی فارس برای میانگین وزن تخم‌مرغ در ۳۲ هفته (۰/۶۴) بود (Kamali *et al.*, 2007). مقادیر برآوردشده در تحقیق حاضر نزدیک به وراثت‌پذیری گزارش شده روی مرغ‌های بومیUTTARA بودند که در آنها وراثت‌پذیری وزن تخم‌مرغ در هفته‌های ۴۰ و ۵۸ به ترتیب ۰/۴۷ و ۰/۴۴ گزارش شد (Singh *et al.*, 2018). مقادیر وراثت‌پذیری بالاتر در مطالعات دیگر گزارش شده‌اند. برآوردهای ۰/۶۹ و ۰/۲۲ را به ترتیب برای وزن پسته تخم مرغ و وزن پسته تخم مرغ در سن ۵۰ هفتهگی به دست آوردند. صبری و همکاران (Sabri *et al.*, 1991) مقادیر ۰/۴۹ و ۰/۳۴ را به ترتیب برای وراثت‌پذیری وزن تخم‌مرغ و وزن پسته تخم‌مرغ را بین ۲۶ تا ۵۴ هفتهگی با استفاده از روش تجزیه واریانس حداقل مربعات معمولی گزارش کردند. ما و همکاران (Ma *et al.*, 2024) وراثت‌پذیری وزن تخم‌مرغ را در هفته ۳۲ و ۴۳ به ترتیب ۰/۴۲ و ۰/۴۴ در مرغ مادر گوشتی گزارش کردند. عوامل مختلفی از جمله تأثیرات محیطی، اندازه جمعیت، نژادهای مختلف، تفاوت در روش‌های ارزیابی، و حجم و کیفیت اطلاعات ثبت شده در میزان برآورد وراثت‌پذیری نقش دارند (Ma *et al.*, 2024). وزن تخم‌مرغ تحت تأثیر واریانت‌های ژنتیکی نیز قرار دارد که می‌تواند بین نژادهای مختلف متفاوت باشند. برای مثال، تأیید شده است که ژن NUP107 نقش مهمی در رشد تخمدان و تشکیل تخمک

دارد (França & Mendonca, 2022). در طول رشد تخمک، تقسیم و بلوغ سلولی اتفاق می‌افتد و مواد مغذی در داخل تخمک جمع می‌شوند که می‌تواند بر وزن تخم تأثیر بگذارد. بنابراین، کیفیت رشد تخمدان به‌طور مستقیم بر وزن تخم تأثیر می‌گذارد (Ma *et al.*, 2024). همچنین، بسیاری از مطالعات وراثت‌پذیری تعداد تخم‌مرغ را نیز گزارش کرده‌اند. به عنوان مثال، وراثت‌پذیری برای تعداد تخم مرغ در دو لاین تجاری مرغ سفید لگهورن ۰/۱۳ تا ۰/۴۵ و ۰/۱۰ تا ۰/۴۰ بود (Nurartiartiningasih *et al.*, 2004). در مطالعه دیگر در بین هفت لاین مادری جوجه گوشتی، وراثت‌پذیری تعداد تخم‌مرغ بین ۰/۳۴۰ تا ۰/۲۵۸ متفاوت بود (Ding *et al.*, 2022). نوسان در برآورد وراثت‌پذیری در طول سنین مختلف می‌تواند به دلیل واریانس محیطی، و همچنین به دلیل فعال شدن ژن‌های مختلف مسئول تولید تخم (Niknafs *et al.*, 2012) و تداوم تخم‌گذاری (Wolc *et al.*, 2010) باشد. برآوردهای بالاتر وراثت‌پذیری برای تعداد تخم ۰/۱۷، توده تخم‌مرغ ۰/۱۶ و وزن تخم ۰/۳۲ تا ۰/۴۳ در مرغ مازندران (Niknafs *et al.*, 2012) به دلیل نادیده گرفتن اثرات مادری در مقایسه با برآوردهای فعلی مشاهده شدند. تأثیر افزودن متغیرهای تصادفی به مدل‌ها نشان داده است که برآوردهای وراثت‌پذیری مستقیم زمانی که اثر ژنتیکی مادری نادیده گرفته می‌شود افزایش می‌یابد زیرا حذف اثر ژنتیکی مادری می‌تواند اثر ژنتیکی مستقیم افزایشی را افزایش دهد زیرا تغییرات ژنتیکی مادری در اثر ژنتیکی مستقیم افزایشی ادغام می‌شوند (Knol *et al.*, 2002). بنابراین، به نظر می‌رسد که تفاوت در متغیرهای تصادفی موجود در مدل، نقش مهمی در ارزش و کیفیت برآورد پارامترهای ژنتیکی ایفا می‌کند (Alves *et al.*, 2018). تفاوت در سن رکوردگیری، تفاوت‌های نژادی، و روش برآورد پارامترهای ژنتیکی برای تولید تخم، از دلایل احتمالی تنوع قابل توجه در برآوردهای وراثت گزارش شده در منابع علمی هستند. برای مثال، زمانی که پرنده مسن تر می‌شود، انتظار می‌رود اثر ژنتیکی مستقیم افزایش یابد (Alves *et al.*, 2018). در تمامی صفات مورد بررسی، با استفاده از مدل‌های بهینه، وراثت‌پذیری اثرات ژنتیکی مستقیم (h^2) بیشتر از وراثت‌پذیری مادری (m^2) و اثرات محیطی مادری (c^2) بود. علاوه بر این، m^2 و c^2 به‌طور کلی بسیار کوچک بودند، و با افزایش سن نیز کاهش یافتند که با مطالعات دیگر (Kavianian *et al.*, 2023; Ullengala *et al.*, 2021) نیز تطابق دارد.

جدول ۲- خلاصه مجموعه داده‌ها برای صفات مورد مطالعه در مرغ‌های بومی مازندران

Table 2. A summary of dataset for studied traits in Mazandaran native chickens

صفت	تعداد	میانگین	SD	حداقل	حداکثر	CV %
EW1	26856	45.589	6.75	28.000	64.950	13.82
EW28	25900	48.033	4.66	23.900	65.900	9.70
EW32	25057	49.56	4.79	26.36	63.59	9.66
AEW	25261	48.92	4.67	32.315	65.28	9.54

EW1: egg weight at the first day of laying, EW28: average egg weight at 28 weeks of age, EW32: average egg weight at 32 weeks of age, AEW: average egg weight for 32 weeks of laying

جدول ۳- مقادیر AIC برای صفات مورد مطالعه در جوجه‌های بومی مازندران تحت مدل‌های مختلف حیوانی تک‌متغیره (بهترین مدل به صورت پررنگ)

Table 3. AIC values for studied traits in Mazandaran native chickens under different univariate animal models (the best model in bold)

Model مدل	Effect (s) اثرات	EW1	EW28	EW32	AEW
model 1	ADD افزایشی	-32377.7	-46413.026	-37787.1	-53492.505
model 2	ADD, Z-linked افزایشی، جنسی	-32377.3	-46391.523	-37188	-53490.257
model 3	ADD, Mpe	-32337.9	-46408.353	-37718.7	-53491.336
model 4	ADD, Mpe, Z-linked	32377.8	-46389.756	-38020.8	-53490.211
model 5	ADD, MG, (Cov (a,m) = 0)	32378.56	-46413.030	-38087.1	-53493.546
model 6	ADD, MG (Cov (a,m) = 0), Z-linked	-32378	-46391.233	-38388.3	-53491.307
model 7	ADD, MG, (Cov (a,m) ≠ 0)	-32379.4	-46413.800	-38581.2	-53494.413
model 8	ADD, MG (Cov (a,m) ≠ 0), Z-linked	-32378.9	-46392.180	-38277.3	-53492.278
model 9	ADD, Mpe, MG, (Cov (a,m) = 0)	32379.23	-46411.174	-38021.7	-53492.788
model 10	ADD, Mpe, MG, (Cov (a,m) = 0), Z-linked	-32378.9	-46390.698	-38324.1	-53491.302
model 11	ADD, Mpe, MG, (Cov (a,m) ≠ 0)	-32380.2	-46410.337	-38129.1	-53493.743
model 12	ADD, Mpe, MG, (Cov (a,m) ≠ 0), Z-linked	-32379.8	-46391.644	-38431.2	-53492.350

ADD: model including autosomal additive genetic effect (Model with no Z-linked effect), Z-linked: model including sex-linked additive genetic effect, Mpe: maternal permanent environmental effect, MG: maternal additive genetic, EW1: egg weight at the first day of laying, EW28: average egg weight at 28 weeks of age, EW32: average egg weight at 32 weeks of age, AEW: average egg weight for 32 weeks of laying

رکورد (Maniatis & Pollott, 2003) می‌توانند جهت و اندازه کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری را تحت تأثیر قرار دهند. بنابراین، نیاز به یک تعریف مناسب از مدل بیولوژیکی بسیار مورد تأکید است، زیرا اثرات مستقیم و مادری می‌توانند بسته به شرایط محیطی برهم‌کنش داشته باشند و به‌طور بالقوه منجر به اربیبی برآورد همبستگی ژنتیکی مستقیم و مادری شوند (Clément *et al.*, 2001; Heydarpour *et al.*, 2008). همبستگی منفی بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری نشان دهنده تضاد بین این اثرات است. بنابراین، در نظر گرفتن هر دو اثر در ارزیابی ژنتیکی و برنامه‌های اصلاحی مهم است. این همبستگی منفی همچنین ممکن است ناشی از ساختار داده‌ها باشد که اجازه تفکیک اثرات مستقیم و مادری را نداده است؛ یعنی زمانی که تعداد مادرهایی که دارای فرزندان دختر که خوشان دارای رکورد موجود در فایل داده‌ها هستند کافی نباشد (Heydarpour *et al.*, 2008). به‌طور کلی، تغییرات در ساختار داده‌ها می‌توانند بر تخمین پارامترهای ژنتیکی برای صفات متعدد تأثیر بگذارند. در مطالعه‌ای به این منظور، بر اهمیت ساختارهای داده قوی، رکوردهای فنوتیپی مادر (بیش از ۳۵ درصد) و اطلاعات کامل شجره‌نامه برای به‌دست آوردن برآوردهای قابل اعتماد از پارامترهای ژنتیکی در گاو گوشتی تأکید شده است (Bignardi *et al.*, 2024). محققین با استفاده از تجزیه و تحلیل چندصفتی، تأثیر تغییر درصد مادرهای دارای رکورد (۰، ۲۰، ۳۵، ۵۰ و ۷۰ درصد) را بر برآورد پارامترهای ژنتیکی در گاو گوشتی Nelore ارزیابی و گزارش کردند که برآوردهای وراثت‌پذیری مستقیم در ساختارهای داده متفاوت نسبتاً پایدار باقی ماندند، در حالی که وراثت‌پذیری مادری و کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری تغییرات مهمی را نشان دادند.

مطالعات مختلف همبستگی ژنتیکی منفی را بین اثرات مستقیم و مادری در مرغ نشان داده‌اند. این تخمین منفی ممکن است ناشی از مدل مورد استفاده یا ساختار داده باشد (Maniatis & Pollott, 2003). ارزیابی اثرات مادری به داده‌های گسترده‌ای در مورد مادران و مادرزرگ‌ها نیاز دارد. این داده‌ها شامل اطلاعات تعداد مادرهای دارای کوردهای عملکردی، رکوردهای نتاج هر مادر و داده‌های ثبت شده در طی چندین نسل هستند (Maniatis & Pollott, 2003). علاوه بر این، تمایز بین مؤلفه ژنتیکی مادر و اثرات محیطی دائمی مادری مستلزم ثبت رکوردهای مکرر روی مادران و وجود این مادران در مجموعه داده‌ها است (Gerstmayr, 1992; Maniatis & Pollott, 2003). بیش از ۷۰ سال است که کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری در اصلاح نژاد حیوانات مورد بحث قرار گرفته است (Dickerson, 2017). از آن زمان، مطالعات متعددی در این زمینه انجام شده‌اند. یکی از دلایل علاقه بیشتر به کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری این است که طبق تعریف، وراثت‌پذیری کل (h^2) یک برآورد از نسبتی از تفاوت انتخاب است که اگر انتخاب بر اساس ارزش فنوتیپی نتاج باشد محقق می‌شود و وقتی ارزش آن مثبت باشد، وراثت‌پذیری کل صفت افزایش می‌یابد. در نتیجه، پاسخ به انتخاب برای یک صفت تحت تأثیر اثرات مستقیم و مادری تسریع می‌شود. از سوی دیگر، مقادیر منفی کوواریانس بین اثرات ژنتیکی مستقیم و مادری بر پاسخ به انتخاب اثر معکوس دارد (Bignardi *et al.*, 2024). عوامل متعددی، مانند گزارش‌دهی انتخابی (Mallinckrodt *et al.*, 1995)، برهم‌کنش پدر و گله (Lee & Pollak, 1997)، ساختار جمعیت (Heydarpour *et al.*, 2008; Maniatis & Pollott, 2003) و نسبت مادران و مادرزرگ‌های مادری دارای

جدول ۴- برآورد اجزای واریانس و پارامترهای ژنتیکی برای وزن تخم‌مرغ در جوجه‌های بومی مازندران تحت بهترین مدل حیوانی
Table 4. Estimates of variance components and genetic parameters for egg weight in Mazandaran native chickens using the best animal model

Trait مدل	σ_a^2	σ_s^2	σ_c^2	σ_m^2	σ_e^2	σ_p^2	h^2_a	h^2_s	m^2	c^2	r_{am}
EW1	11.617	---	0.729	1.8	18.4673	32.61	0.36	---	0.06	0.02	-0.65
EW28	14.156	---	---	1.44	13.124	28.72	0.48	---	0.05	---	-0.53
EW32	17.834	---	---	0.6	19.86	38.294	0.46	---	0.02	---	-0.58
AEW	15.669	---	---	0.56	18.461	34.59	0.45	---	0.02	---	-0.46

EW1: egg weight at the first day of laying, EW28: average egg weight at 28 (ew28) weeks of age, EW32: average egg weight at 32 weeks of age, AEW: average egg weight for 32 weeks of production, σ_a^2 , σ_s^2 , σ_m^2 , σ_c^2 , σ_e^2 and σ_p^2 are autosomal direct additive variance, sex-linked direct additive variance, maternal direct genetic variance, maternal permanent environmental variance, residual variance, and phenotypic variance, respectively; h^2_a : autosomal direct heritability, h^2_s : Sex linked heritability, m^2 : maternal heritability: σ_m^2 / σ_p^2 , c^2 is σ_c^2 / σ_p^2

نتیجه‌گیری کلی

اثرات مادری (ژنتیکی و محیطی) را نیز در نظر می‌گرفت. این اثرات مادری، هرچند که سهم کوچکی از واریانس فنوتیپی کل را تشکیل دادند، در برآورد پارامترهای ژنتیکی نقش مهمی دارند؛ بنابراین، نادیده گرفتن این اثرات می‌تواند به ارزیابی در تخمین وراثت‌پذیری و کاهش صحت ارزیابی ژنتیکی منجر شود.

نتایج این مطالعه نشان می‌دهند که اثرات ژنتیکی افزایشی وابسته به جنس، مشارکت معنی‌داری در واریانس ژنتیکی وزن تخم در مرغ بومی مازندران ندارند. بر اساس نتایج، بهترین مدل برای توضیح واریانس ژنتیکی وزن تخم مرغ، مدلی بود که

References

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723.
- Alves, K., Schenkel, F. S., Brito, L. F., & Robinson, A. (2018). Estimation of direct and maternal genetic parameters for individual birth weight, weaning weight, and probe weight in Yorkshire and Landrace pigs. *Journal of Animal Science*, 96(7), 2567–2578.
- Alwell, J.-J. S., Abdur-Rahman, A., & Chukwujindu, N. S. (2018). Heritability estimates of egg weight and egg shell weight in Ikenne, Nigeria. *International Journal of Scientific World*, 6(1), 38–42.
- Barapour, M., Gholizadeh, M., Hafezian, H., & Farhadi, A. (2021). Comparison of some Non-Linear Statistical Models to Describe the Growth Curve of Mazandaran Native Chickens. *Research on Animal Production*, 12(33), 132–138. <https://doi.org/10.52547/rap.12.33.132> [In Persian]
- Bignardi, A. B., da Silva Netto, M., Pereira, R. J., Boligon, A. A., Ferraz, J. B. S., Eler, J. P., & Santana, M. L. (2024). Maternal phenotypic records shape the genetic parameter estimates in Nelore beef cattle. *Livestock Science*, 105425.
- Clément, V., Bibé, B., Verrier, É., Elsen, J.-M., Manfredi, E., Bouix, J., & Hanocq, É. (2001). Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genetics Selection Evolution*, 33(4), 369.
- Dickerson, G. (2017). Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain.
- Ding, J., Ying, F., Li, Q., Zhang, G., Zhang, J., Liu, R., Zheng, M., Wen, J., & Zhao, G. (2022). A significant quantitative trait locus on chromosome Z and its impact on egg production traits in seven maternal lines of meat-type chicken. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 13(1), 96.
- Du, Y., Liu, L., He, Y., Dou, T., Jia, J., & Ge, C. (2020). Endocrine and genetic factors affecting egg laying performance in chickens: A review. *British Poultry Science*, 61(5), 538–549.
- Engström, G., Liljedahl, L. E., Wilhelmson, M., & Johansson, K. (1992). The pattern of genetic and environmental variation in relation to ageing in laying hens. *Genetics Selection Evolution*, 24(3), 265–275.
- Falconer, D. S. (1965). Maternal effects and selection response, 3, 763–774.
- Fathi, M., Abou-Emera, O., Al-Homidan, I., Galal, A., & Rayan, G. (2022). Effect of genotype and egg weight on hatchability properties and embryonic mortality pattern of native chicken populations. *Poultry Science*, 101(11), 102129.
- Fernando, R. L., & Grossman, M. (1990). Genetic evaluation with autosomal and X-chromosomal inheritance. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, 75–80.

- França, M. M., & Mendonca, B. B. (2022). Genetics of ovarian insufficiency and defects of folliculogenesis. *Best Practice & Research Clinical Endocrinology & Metabolism*, 36(1), 101594. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.beem.2021.101594>
- Gerstmayr, S. (1992). Impact of the data structure on the reliability of the estimated genetic parameters in an animal model with maternal effects. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 109(1-6), 321–336.
- Ghafouri-Kesbi, F., & Abbasi, M. A. (2019). Autosomal and X-linked additive genetic effects on body weight, body measurements and efficiency-related traits in sheep. *Small Ruminant Research*, 180, 21–26.
- Ghorbani, S., Kamali, M. A., Abbasi, M. A., & Ghafari-Kesbi, F. (2012). Estimation of Maternal Effects on Some Economic Traits of North Iranian Native Fowls Using Different Models. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 14(1), 95-101.
- Goto, T., & Tsudzuki, M. (2017). Genetic mapping of quantitative trait loci for egg production and egg quality traits in chickens: A review. *The Journal of Poultry Science*, 54(1), 1–12.
- Hartmann, C., Johansson, K., Strandberg, E., & Rydhmer, L. (2003). Genetic correlations between the maternal genetic effect on chick weight and the direct genetic effects on egg composition traits in a White Leghorn line. *Poultry Science*, 82(1), 1–8.
- Heydarpour, M., Schaeffer, L. R., & Yazdi, M. H. (2008). Influence of population structure on estimates of direct and maternal parameters. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 125(2), 89–99.
- Jasouri, M., Zamani, P., & Alijani, S. (2017a). Dominance genetic and maternal effects for genetic evaluation of egg production traits in dual-purpose chickens. *British Poultry Science*, 58(5), 498–505.
- Jasouri, M., Zamani, P., & Alijani, S. (2017b). Dominance genetic and maternal effects for genetic evaluation of egg production traits in dual-purpose chickens. *British Poultry Science*, 58(5), 498–505.
- Kamali, M. A., Ghorbani, S. H., Moradi Sharbabak, M., & Zamiri, M. J. (2007). Heritabilities and genetic correlations of economic traits in Iranian native fowl and estimated genetic trend and inbreeding coefficients. *British Poultry Science*, 48(4), 443–448. <https://doi.org/10.1080/00071660701505013>
- Kaur, S., Ratwan, P., Kumar, M., & Singh, A. (2024). Overview of performance and genetic parameters of economic traits in Indian native chicken breeds. *World's Poultry Science Journal*, 80(2), 547–563. <https://doi.org/10.1080/00439339.2024.2309528>
- Kaviani, F., Gholizadeh, M., & Hafezian, H. (2023). Autosomal and Z-linked genetic evaluation for body weight in Mazandaran native chicken using different models for dosage compensation on the Z chromosome. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 140(2), 198–206.
- Knol, E. F., Ducro, B. J., Van Arendonk, J. A. M. & Van der Lende, T. (2002). Direct, maternal and nurse sow genetic effects on farrowing-, pre-weaning-and total piglet survival. *Livestock Production Science*, 73(2–3), 153–164.
- Le Bihan-Duval, E., Mignon-Grasteau, S., Millet, N., & Beaumont, C. (1998). Genetic analysis of a selection experiment on increased body weight and breast muscle weight as well as on limited abdominal fat weight. *British Poultry Science*, 39(3), 346–353.
- Lee, C., & Pollak, E. J. (1997). Relationship between sire× year interactions and direct-maternal genetic correlation for weaning weight of Simmental cattle. *Journal of Animal Science*, 75(1), 68–75.
- Ma, X., Ying, F., Li, Z., Bai, L., Wang, M., Zhu, D., Liu, D., Wen, J., Zhao, G., & Liu, R. (2024). New insights into the genetic loci related to egg weight and age at first egg traits in broiler breeder. *Poultry Science*, 103(5), 103613.
- Mallinckrodt, C. H., Golden, B. L., & Bourdon, R. M. (1995). The effect of selective reporting on estimates of weaning weight parameters in beef cattle. *Journal of Animal Science*, 73(5), 1264–1270.
- Maniatis, N., & Pollott, G. E. (2003). The impact of data structure on genetic (co) variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. *Journal of Animal Science*, 81(1), 101–108.
- Meuwissen, T. H. E., & Luo, Z. (1992). Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution*, 24(4), 305. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-24-4-305>
- Meyer, K. (1992). Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livestock Production Science*, 31(3–4), 179–204.

- Meyer, K. (2007). WOMBAT: a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *Journal of Zhejiang University Science B*, 8(11), 815–821. <https://doi.org/10.1631/jzus.2007.B0815>
- Misztal, I., & Besbes, B. (2000). Estimates of parental-dominance and full-sib permanent environment variances in laying hens. *Animal Science*, 71(3), 421–426.
- Niknafs, S., Nejati-Javaremi, A., Mehrabani-Yeganeh, H., & Fatemi, S. A. (2012). Estimation of genetic parameters for body weight and egg production traits in Mazandaran native chicken. *Tropical Animal Health and Production*, 44, 1437–1443.
- Norris, D., & Ngambi, J. W. (2006). Genetic parameter estimates for body weight in local Venda chickens. *Tropical Animal Health and Production*, 38(7), 605–609.
- Nourbakhsh, S. A., Hashemi, A., Ansari Pirsaraei, Z., & Moradi, N. (2016). Allelic Variation in the Promoter Region of Prolactin Gene in different Population of Native Fowls. *Research on Animal Production*, 7(13), 193–198. <https://doi.org/10.18869/acadpub.rap.7.13.198> [In Persian]
- Nurgiartiningasih, V. M. A., Mielenz, N., Preisinger, R., Schmutz, M., & Schueler, L. (2004). Estimation of genetic parameters based on individual and group mean records in laying hens. *British Poultry Science*, 45(5), 604–610.
- Rachman, M. P., Bamidele, O., Dessie, T., Smith, J., Hanotte, O., & Gheyas, A. A. (2024). Genomic analysis of Nigerian indigenous chickens reveals their genetic diversity and adaptation to heat-stress. *Scientific Reports*, 14(1), 2209. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52569-4>
- Rahmanian, A., Hafezian, H., Rahimi, G. H., Farhadi, A., & Baneh, H. (2015). Inbreeding depression for economically important traits of Mazandaran native fowls. *British Poultry Science*, 56(1), 22–29. <https://doi.org/10.1080/00071668.2014.989490>
- Rajkumar, U., Prince, L. L., Rajaravindra, K. S., Haunshi, S., Niranjana, M., & Chatterjee, R. N. (2021). Analysis of (co) variance components and estimation of breeding value of growth and production traits in Dahlem Red chicken using pedigree relationship in an animal model. *PLOS ONE*, 16(3), e0247779. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247779>
- Rajkumar, U., Rajaravindra, K. S., Niranjana, M., Reddy, B. L. N., Bhattacharya, T. K., Chatterjee, R. N., & Sharma, R. P. (2010). Evaluation of Naked neck broiler genotypes under tropical environment. *Indian Journal of Animal Sciences*, 80(5), 463–466.
- Rath, P. K., Mishra, P. K., Mallick, B. K., & Behura, N. C. (2015). Evaluation of different egg quality traits and interpretation of their mode of inheritance in White Leghorns. *Veterinary World*, 8(4), 449.
- Sabri, H. M., Wilson, H. R., Wilcox, C. J., & Harms, R. H. (1991). Comparison of energy utilization efficiency among six lines of White Leghorns. *Poultry Science*, 70(2), 229–233.
- Sargolzaei, M., Iwaisaki, H., & Colleau, J. J. (2006). CFC: A tool for monitoring genetic diversity. *Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 13–18.
- Savegnago, R. P., Buzanskas, M. E., Nunes, B. do N., Ramos, S. B., Ledur, M. C., Nones, K., & Munari, D. P. (2011). Heritabilities and genetic correlations for reproductive traits in an F2 reciprocal cross chicken population. *Genetics and Molecular Research*, 1337–1344.
- Singh, M. K., Kumar, S., Sharma, R. K., Singh, S. K., Singh, B., & Singh, D. V. (2018). Heritability estimates of adult body weight and egg production traits in indigenous Uttara chickens. *International Journal of Genetics*, ISSN, 975–2862.
- Ullengala, R., Prince, L. L., Paswan, C., Haunshi, S., & Chatterjee, R. (2021). Variance component analysis of growth and production traits in Vanaraja male line chickens using animal model. *Animal Bioscience*, 34(4), 471–481. <https://doi.org/10.5713/ajas.19.0826>
- Willham, R. L. (1972). The role of maternal effects in animal breeding: III. Biometrical aspects of maternal effects in animals. *Journal of Animal Science*, 35(6), 1288–1293.
- Wolak, M. E. (2012). nadiv: an R package to create relatedness matrices for estimating non-additive genetic variances in animal models. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 792–796.
- Wolc, A., Bednarczyk, M., Lisowski, M., & Szwaczkowski, T. (2010). Genetic relationships among time of egg formation, clutch traits and traditional selection traits in laying hens. *Journal of Animal and Feed Sciences*, 19(3), 452–459.
- Yang, H., Li, Y., Yuan, J., Ni, A., Ma, H., Wang, Y., Zong, Y., Zhao, J., Jin, S., Sun, Y., & Chen, J. (2023). Research Note: Genetic parameters for egg production and clutch-related traits in indigenous Beijing-You chickens. *Poultry Science*, 102(9), 102904. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2023.102904>

- Yousefi Zonuz, A., Alijani, S., Mohammadi, H., Rafat, A., & Daghigh Kia, H. (2013). Estimation of genetic parameters for productive and reproductive traits in Esfahan native chickens. *Journal of Livestock Science and Technologies*, 1(2), 34–38.
- Zhi, Y., Wang, D., Zhang, K., Wang, Y., Geng, W., Chen, B., Li, H., Li, Z., Tian, Y., & Kang, X. (2023). Genome-wide genetic structure of henan indigenous chicken breeds. *Animals*, 13(4), 753.
- Zonuz, A. Y., & Kia, H. D. (2013). Estimation of maternal effects on the north-Iranian native chicken traits using Bayesian and REML methods. *Slovak Journal of Animal Science*, 46(2), 52–60.