

برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی و پدیدگانی نسبت چربی به پروتئین شیر گاوهای هلشتاین با استفاده از مدل تابعیت تصادفی

لااله حکمی^۱، حسین مهربان^{۲*}، علی محرری^۳ و محمدباقر صیادنژاد^۴

۱ و ۲. دانشجوی کارشناسی ارشد ژنتیک و اصلاح نژاد دام، استادیار ژنتیک و اصلاح نژاد دام و استاد تغذیه دام، گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد

۳. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد ژنتیک و اصلاح نژاد دام، مرکز اصلاح نژاد و بهبود تولیدات دامی

۴. تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۱۲/۲۲ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۴/۱۷

چکیده

هدف از پژوهش کنونی برآورد مؤلفه‌های (کو) واریانس، وراثت‌پذیری، همبستگی‌های ژنتیکی و پدیدگانی (فنوتیپی) بین روز آزمون‌های مختلف صفت نسبت چربی به پروتئین شیر گاوهای هلشتاین در ایران با یک مدل تابعیت تصادفی بود. داده‌های این تحقیق شامل ۱۳۰۲۹۸۴ رکورد روز آزمون ۱۴۹۴۴۰ گاو هلشتاین شکم اول از ۳۰۷ گله بودند که طی سال‌های ۱۳۷۴ تا ۱۳۹۵ خورشیدی زایش داشتند. در مدل تابعیت تصادفی گروه همزمان گله-ماه رکوردگیری، سن در زمان زایش و منحنی شیردهی کل دام‌ها به‌عنوان اثرهای ثابت در نظر گرفته شدند. اثر تصادفی ژنتیک افزایشی و محیطی دائم با رتبه چهارم چندجمله‌ای متعامد لژاندر برازش داده شدند. نتایج به‌دست‌آمده نشان داد، این صفت تنوع ژنتیکی مطلوبی دارد؛ اما به دلیل پراکنش محیطی زیاد، وراثت‌پذیری آن در گامه‌های مختلف شیردهی پایین و بین ۰/۰۶ تا ۰/۰۸ متغیر بود. همبستگی‌های ژنتیکی نسبت چربی به پروتئین در مرحله‌های مختلف شیردهی در محدوده ۰/۹۹-۰/۲۴ برآورد شد. ارتباط ژنتیکی گامه اول با دوم زیاد (۰/۸۴) بود اما با مرحله‌های دیگر کاهش چشمگیری نشان داد و در محدوده ۰/۲۴ تا ۰/۵۲ قرار گرفت؛ این در حالی است که همبستگی ژنتیکی بین دیگر گامه‌های شیردهی با افزایش فاصله کاهش تدریجی نشان دادند. همبستگی‌های پدیدگانی بین گامه‌های مختلف شیردهی کمتر از همبستگی‌های ژنتیکی برآورد شد و در دامنه ۰/۲۵-۰/۰۲ مشاهده شد. به دلیل تنوع ژنتیکی این صفت، پیشرفت ژنتیکی امکان‌پذیر اما با توجه به وراثت‌پذیری پایین نیاز به شمار دختران بیشتری از هر گاو نر برای دستیابی به صحت مناسب ارزش‌های اصلاحی است.

واژه‌های کلیدی: تابعیت تصادفی، فراسنجه‌های ژنتیکی، نسبت چربی به پروتئین شیر.

Estimation of genetic and phenotypic parameters for milk fat to protein ratio of Holstein dairy cattle in Iran using random regression model

Laleh Hakami¹, Hossein Mehrban^{2*}, Ali Moharrery³ and Mohammadbagher Sayadnejad⁴

1, 2, 3. M.Sc. Student, Assistant Professor in Genetics and Animal Breeding and Professor in Animal Nutrition, Department of Animal Science, Faculty of Agriculture, University of Shahrekord, Shahrekord, Iran

4. Former M. Sc. Student, National Animal Breeding Center and Promotion of Animal Products, Iran

(Received: Mar. 13, 2018 - Accepted: Jul. 8, 2018)

ABSTRACT

The aim of this research was to estimate (co) variance components, heritability, genetic and phenotypic correlations between different stages of lactation for milk fat to protein ratio (FPR) of Holstein dairy cattle in Iran using a random regression model. The data used included 1302984 test day records of 149440 cows in 307 herds that were calved during the years of 1996 to 2017. Contemporary groups herd-month of recording (herd test day (HTD)), the age at the calving and lactation curve were considered as fixed effects in the model. Additive genetic and permanent environment effects were fitted by the Legendre's orthogonal polynomial with fourth order. The results showed that FPR had an adequate genetic variation, but due to the high environmental variations, the estimates of heritability were low in different stages of lactation and varied from 0.06 to 0.08. Genetic correlations of FPR in different stages of lactation were in the range of 0.24 to 0.99. The genetic correlations between first and second stage was high (0.84); but its decreased dramatically with other stages and ranged from 0.24 to 0.52. However, the genetic correlation between the other lactation stages was gradual decreased with increasing the interval between them. The phenotypic correlations between lactation stages were lower than the genetic correlation and were observed in the range of 0.02-0.25. Genetic improvement is possible for FPR because of genetic variation; however, more daughters are needed for each sire to achieve appropriate accuracy of breeding values due to low heritability.

Keywords: Genetic parameters, milk fat to protein ratio, random regression.

* Corresponding author E-mail: hosseinmehrban@sku.ac.ir , hosseinmehrban@gmail.com

مقدمه

بهبود ژنتیکی صفات مهم اقتصادی گاوهای شیری برای به بیشینه رساندن سودآوری واحدهای پرورش گاو شیری از هدف‌های بسیار مهم برنامه‌های اصلاح نژادی در این حوزه است. بدین منظور نیاز است که فراسنجه‌های ژنتیکی صفات مورد نظر برای تخمین و پیش‌بینی ارزش‌های اصلاحی و در نتیجه انتخاب حیوان‌های برتر برآورد شوند.

انتخاب و اصلاح نژاد گاوهای شیری در سال‌های گذشته منجر به افزایش تولید شیر و در نتیجه آن شدت یافتن تعادل منفی انرژی (Negative energy balance) شده است (Veerkamp & Koenen, 1999). تعادل منفی انرژی، بخشی از فیزیولوژی طبیعی گاوها بوده که در اوایل شیردهی رخ می‌دهد و می‌توان آن را به شکل تفاوت بین انرژی دریافتی و انرژی مورد نیاز برای تولید شیر و نگهداری تعریف کرد. از این رو کمبود شدید انرژی دریافتی منجر به افزایش احتمال رخداد بیماری‌های سوخت‌وسازی (متابولیکی) در اوایل دوره شیردهی می‌شود (Goff & Horst, 1997). گاوها در وضعیت تعادل منفی انرژی بیشتر مستعد ابتلا به ورم پستان، مشکلات سوخت‌وساز بدن، لنگش و جابه‌جایی شیردان هستند (Goff & Horst, 1997; Collard *et al.*, 2000). این بیماری‌ها سبب کاهش تولید شیر، کاهش کیفیت شیر، افزایش هزینه‌های درمان و حذف غیراختیاری می‌شوند (Goff & Horst, 1997). بنابراین، نیاز است که صفت تعادل انرژی رکوردگیری شده تا بتوان از نظر ژنتیکی به بهبود این صفت پرداخت. با این حال اندازه‌گیری مستقیم تعادل انرژی دشوار و هزینه‌بر است. این موضوع منجر به توجه به صفات مرتبط با تعادل انرژی مانند نسبت چربی به پروتئین شیر (Fat to Protein Ratio (FPR)) شده است (Heuer *et al.*, 1999). صفت ارتباط زیادی با صفات سلامت و باروری دارد (Coffey *et al.*, 2001) و به‌عنوان شاخص بالقوه وضعیت انرژی مطرح شده است (Heuer *et al.*, 1999). نسبت چربی به پروتئین در اوایل شیردهی با تعادل انرژی ارتباط منفی دارد (Buttchereit *et al.*, 2010)؛ زیرا سوخت‌وساز پس از زایش باعث افزایش درصد چربی

می‌شود، درحالی‌که درصد پروتئین شیر تحت تعادل منفی انرژی کاهش می‌یابد (Kessel *et al.*, 2008). برخی از پژوهشگران در نتایج بررسی‌های خود نشان دادند، FPR بیشتر از ۱/۵ نشان‌دهنده تجزیه زیاد چربی است و به‌عنوان شاخصی پدیدگانی (فنوتیپی) در پیش‌بینی رخداد بیماری ادرار استودار (کتوز)، جابه‌جایی شیردان، ورم پستان و لنگش می‌تواند استفاده شود (Heuer *et al.*, 1999; Negussie *et al.*, 2008; Buttchereit *et al.*, 2011; Puangdee *et al.*, 2016; Buaban *et al.*, 2016). به دلیل اندازه‌گیری صفت درصد چربی و پروتئین به‌صورت ماهیانه، FPR را نیز می‌توان به‌صورت ماهیانه محاسبه و برای ارزیابی ژنتیکی از داده‌های روز آزمون استفاده کرد. لازمه اصلاح نژاد و پاسخ به انتخاب این است که صفت مورد نظر واریانس ژنتیکی افزایشی داشته باشد (Mrode, 2005) که نتایج برخی از بررسی‌ها نشان داده‌اند، FPR تنوع ژنتیکی دارد (Jamrozik & Buttchereit *et al.*, 2011; Schaeffer, 2012; Puangdee *et al.*, 2016).

ارزیابی ژنتیکی صفت FPR به دلیل تکرارپذیر بودن آن در طول دوره شیردهی می‌تواند توسط مدل‌های درست‌تری مانند تابعیت تصادفی صورت گیرد (Mrode, 2005). افزون بر این، نشان داده شده است که مدل‌های تابعیت تصادفی به دلیل در نظر گرفتن منحنی صفت مورد نظر، امکان برآورد و پیش‌بینی ارزش اصلاحی برای هر قسمت از منحنی شیردهی و همچنین برآورد همبستگی ژنتیکی بین روز آزمون‌های مختلف را فراهم می‌کنند. افزون بر این، نیاز نبودن به تصحیح رکوردها و به‌کار بردن حجم بیشتری از داده‌ها باعث افزایش احتمال درستی ارزیابی‌های ژنتیکی در این مدل‌ها می‌شود (Schaeffer & Dekkers, 1994; Jensen, 2001). تاکنون بررسی جامعی در زمینه برآورد فراسنجه‌های ژنتیکی نسبت چربی به پروتئین در جمعیت گاوهای هلشتاین کشور انجام نشده است. لذا هدف از پژوهش کنونی برآورد مؤلفه‌های واریانس، وراثت‌پذیری، همبستگی‌های ژنتیکی و پدیدگانی نسبت چربی به پروتئین شیر در دوره شیردهی گاوهای هلشتاین شکم اول در ایران با استفاده از مدل تابعیت تصادفی بود.

مواد و روش‌ها

داده‌های مورد استفاده شامل ۱۳۰۲۹۸۴ رکورد روز آزمون متعلق به ۱۴۹۴۴۰ گاو هلشتاین شکم اول توزیع شده در ۳۰۷ گله بودند که طی سال‌های ۱۳۷۴ تا ۱۳۹۵ زایش داشتند (جدول ۱). ویرایش داده‌ها به‌گونه‌ای انجام شد که دست‌کم شش رکورد روز آزمون به ازای هر رأس گاو ماده (با فرض یک رکورد پس از آخرین گامه شیردهی (روز ۲۷۶ به بعد) و دست‌کم یک رکورد پیش از گامه دوم شیردهی (پیش از روز ۶۵ شیردهی)) و هشت رکورد روز آزمون برای اثر گله-سال-ماه رکوردگیری (به‌عنوان اثر گله-روز آزمون (HTD)) در نظر گرفته شد. افزون بر این داده‌های گاوهایی که پدر، مادر یا هر دو نامعلوم بودند از فایل داده‌ها حذف شدند (de Roos *et al.*, 2004). همچنین روز شیردهی بین شش تا ۳۰۵ روز، سن زایش در محدوده ۱۹ تا ۳۹ ماه و بارهای دوشش روزانه سه مرتبه در نظر گرفته شدند. برای ارتباط بهتر زیرگروه‌ها (Connectedness) دست‌کم ده دختر به ازای هر گاو نر اختصاص داده شد. پس از ویرایش، شمار حیوان‌ها در شجره به ۳۴۵۷۴۹ رأس رسید که ۱۹۶۳۰۹ رأس بدون رکورد، ۶۶۹۸ رأس گاو نر و ۱۴۹۴۴۰ رأس رکورد داشتند.

ویرایش داده‌ها در محیط نرم‌افزاری SQL انجام گرفت و برای تجزیه و تحلیل داده‌ها از نرم‌افزار Remlf90 (Misztal *et al.*, 2002) در محیط لینوکس استفاده شد. مدل تابعیت تصادفی به‌صورت زیر بود:

$$y_{tij} = \text{htd}_i + \sum_{k=0}^3 \phi_{jtk} \alpha_k + \sum_{k=0}^3 \phi_{jtk} \beta_k + \sum_{k=0}^3 \phi_{jtk} u_{jk} + \sum_{k=0}^3 \phi_{jtk} pe_{jk} + e_{tij} \quad (1)$$

در این معادله، y_{tij} رکورد روز آزمون گاو زام در گامه شیردهی t ام در زیر گروه گله-سال-ماه رکوردگیری i ام، htd_i اثر ثابت گله-سال-ماه رکوردگیری (با ۱۹۷۳۰ زیر گروه)، β_k عبارت از k امین ضریب رگرسیون ثابت منحنی شیردهی (با رتبه چهارم)، α_k عبارت از k امین ضریب رگرسیون ثابت سن در زمان زایش (با رتبه چهارم)، u_{jk} و pe_{jk} به‌ترتیب k امین رگرسیون تصادفی اثر ژنتیکی افزایشی و محیطی دائمی برای حیوان زام، ϕ_{jtk} چندجمله‌ای لژاندر k ام برای رکورد روز آزمون t ام در گاو زام و e_{tij} اثر تصادفی باقیمانده است.

فرم ماتریسی رابطه (۱) به‌صورت زیر است:

$$y = Xb + Qu + Zpe + e \quad (2)$$

b بردار اثرهای ثابت (اثر گله-سال-ماه رکوردگیری، منحنی ثابت شیردهی و سن در زمان زایش)، u بردار اثر ژنتیکی ضریب‌های تابعیت تصادفی، pe بردار اثر محیطی دائمی ضریب‌های تابعیت تصادفی و e بردار اثر باقیمانده است. X ، Q و Z ماتریس‌های ضریب‌ها که به ترتیب رکوردها را به اثر ثابت، تصادفی و محیطی دائمی مرتبط می‌سازند. همچنین:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u \\ pe \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A \times G & 0 & 0 \\ 0 & I \times P & 0 \\ 0 & 0 & I \times \sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

که A ماتریس خویشاوندی، G ماتریس واریانس-کواریانس ضریب‌های رگرسیون تصادفی ژنتیکی افزایشی، P ماتریس واریانس-کواریانس ضریب‌های رگرسیون تصادفی محیطی دائمی و σ_e^2 واریانس محیطی باقی‌مانده که در این بررسی در کل دوره شیردهی همگن (به دلیل آسانی محاسباتی) در نظر گرفته شد.

جدول ۱. آمار توصیفی صفت نسبت چربی به پروتئین شیر

Table 1. Descriptive statistics of fat to protein ratio

Stage of lactation	Day in milk	Number of record	Avg	Min	Max	Std Dev	CV%
1	6-35	122249	1.14	0.27	2.76	0.30	26.72
2	36-65	131365	1.08	0.24	3.00	0.29	27.13
3	66-95	128463	1.05	0.25	3.00	0.28	26.82
4	95-125	129249	1.03	0.24	3.00	0.27	26.51
5	126-155	128364	1.02	0.24	2.69	0.27	26.01
6	156-185	128410	1.03	0.26	2.93	0.26	25.40
7	186-215	128138	1.03	0.25	3.00	0.26	24.88
8	216-245	128721	1.03	0.25	2.72	0.25	24.33
9	246-275	128585	1.04	0.24	2.96	0.25	23.73
10	276-305	149440	1.06	0.26	3.00	0.25	23.39
Total	6-305	1302984	1.05	0.24	3.00	0.27	25.73

Avg, Average; Min, Minimum; Max, Maximum; Std Dev, Standard deviation; CV, Coefficient of variation.

Avg, Average; Min, Minimum; Max, Maximum; Std Dev, Standard deviation; CV, Coefficient of variation.

لژاندر در بخش ژنتیکی و محیطی دائمی از معیارهای مختلفی مانند تابع درستنمایی ($-2\log L$)، معیار اطلاعاتی آکائیک (AIC) و بیزی (BIC) استفاده می‌شود. به دلیل حجم بالای داده‌ها و آسانی محاسباتی از مقادیر ویژه ماتریس تابع‌های کواریانس ضریب‌های تابعیت تصادفی ژنتیکی و محیطی دائمی برای بررسی کافی بودن درجه برازش تابع لژاندر و کمی کردن اهمیت نسبی هر درجه استفاده شد (Pool *et al.*, 2000).

نتایج و بحث

بر پایه یافته‌های به‌دست‌آمده از این تحقیق سه مقدار ویژه اول در بخش ژنتیکی و محیطی دائمی به ترتیب ۹۹/۵۵ درصد و ۹۹/۶۳ درصد از تغییرات را بیان کردند و تنها ۰/۴۵ درصد و ۰/۳۷ درصد از تغییرات در مقدار ویژه چهارم تبیین شد که نشان‌دهنده کافی بودن درجه برازش در هر دو بخش ژنتیکی و محیطی دائمی است.

واریانس ژنتیکی افزایشی نسبت چربی به پروتئین در طول دوره شیردهی در دامنه ۰/۰۰۳ تا ۰/۰۰۶ قرار گرفت (شکل ۱). به دلیل تفاوت واحد و میانگین در صفات تولیدی و نسبت چربی به پروتئین بهتر است که مقایسه میزان تنوع این صفات بر پایه ضریب تغییرات بر مبنای ژنتیکی (CV_g) صورت گیرد. میانگین ضریب تغییرات ژنتیکی نسبت چربی به پروتئین ۵/۹۱ درصد به دست آمد که در طول دوره شیردهی در دامنه ۵/۲۵ تا ۶/۵۴ درصد قرار گرفت (شکل ۱).

برای توصیف منحنی نسبت چربی به پروتئین در طول دوره شیردهی از تابع چندجمله‌ای لژاندر (Kirkpatrick *et al.*, 1990) با توان سوم (رتبه چهارم) در هر دو بخش ژنتیکی و محیطی دائمی استفاده شد. در نتایج پژوهشی نشان داده شد، پیش‌بینی درست از رکوردهای گم‌شده با یکسان بودن رتبه چندجمله‌ای در هر دو قسمت ژنتیکی و محیطی دائمی میسر می‌شود (Pool & Meuwissen, 1999). برای برآورد همبستگی ژنتیکی بین گامه‌های مختلف شیردهی، میزان کواریانس ژنتیکی به صورت زیر به دست آمد:

$$G = \Phi K \Phi' \quad (3)$$

که در رابطه بالا G ماتریس واریانس-کواریانس ژنتیکی با ابعاد 10×10 (شمار گامه‌ها)، K ماتریس واریانس-کواریانس ضریب‌های تابعیت تصادفی ژنتیکی افزایشی (4×4)، Φ ماتریس چندجمله‌ای متعامد لژاندر (10×4) است.

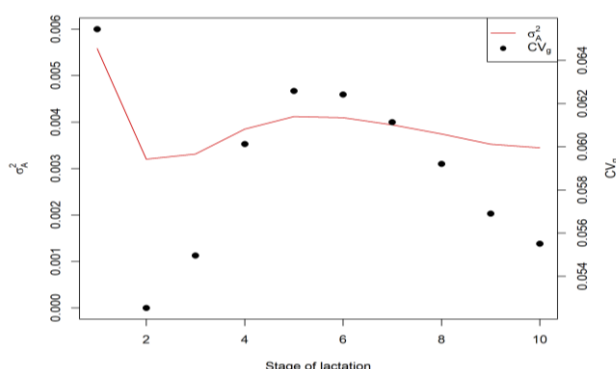
همبستگی ژنتیکی بین گامه‌های مختلف با رابطه زیر برآورد شدند:

$$\text{corr}_{ij} = \frac{\text{cov}_{ij}}{\sigma_i \sigma_j} \quad (4)$$

که در آن cov_{ij} ، کواریانس ژنتیکی بین گامه i ام و j ام، σ_i انحراف معیار ژنتیکی گامه i ام و σ_j انحراف معیار ژنتیکی گامه j ام است.

ضریب تغییرات ژنتیکی (Coefficient of variation) (CV_g) صفت در گامه‌های مختلف شیردهی از حاصل تقسیم انحراف معیار ژنتیکی افزایشی بر میانگین پدیدگانی هر گامه به دست آمد.

به‌منظور دستیابی به درجه بهینه در چندجمله‌ای



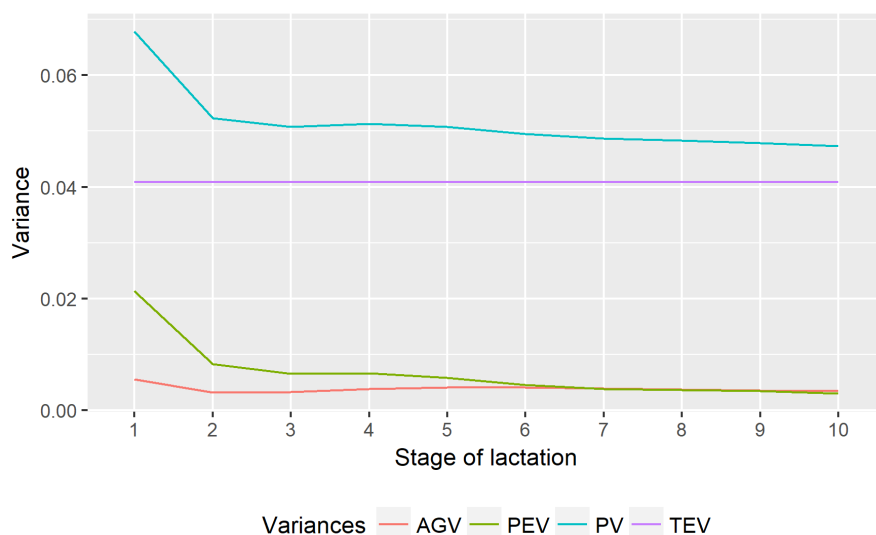
شکل ۱. تغییرات واریانس ژنتیکی افزایشی و ضریب تغییرات ژنتیکی صفت نسبت چربی به پروتئین در گامه‌های مختلف شیردهی
Figure 1. Additive genetic variance and genetic coefficient of variation changes for fat to protein ratio in different stages of lactation

موقت نیز ۰/۰۴۱ برآورد شد (شکل ۲). وراثت‌پذیری صفت نسبت چربی به پروتئین شیر در گامه‌های مختلف شیردهی بین ۶ تا ۸ درصد متغیر بود؛ بیشترین وراثت‌پذیری در گامه ششم و کمترین آن در گامه دوم برآورد شد (جدول ۲).

نتایج تحقیقات دیگری نشان دادند، وراثت‌پذیری نسبت چربی به پروتئین گاوهای هلشتاین آلمان (Buttchereit *et al.*, 2011) ۰/۲۰ تا ۰/۵۴ و در گاوهای هلشتاین تایلند (Buaban *et al.*, 2016) ۰/۱۷ تا ۰/۱۹ است. Nishiura *et al.* (2015) محدوده وراثت‌پذیری این صفت در سه شکم اول گاوهای هلشتاین ژاپن را ۰/۲۷ تا ۰/۳۱ برآورد کردند. در پژوهشی دیگر وراثت‌پذیری برای گاو هلشتاین کانادایی ۰/۱۴ تا ۰/۴۰ برآورد شد (Jamrozik & Schaeffer, 2012). تفاوت‌های میان وراثت‌پذیری‌های برآوردشده برای FPR در این پژوهش با دیگر بررسی‌های مختلف ممکن است به دلیل تفاوت میزان تغییرات فراوانی ژن‌های مؤثر بر صفت نسبت چربی به پروتئین، تفاوت در داده‌ها، دقت رکوردبرداری و انواع مختلف مدل‌ها و اثر گنجانده‌شده در آن‌ها باشد. پرسشی که می‌تواند مطرح شود این است که منشأ وراثت‌پذیری پایین FPR چیست؟

در بررسی‌های صورت گرفته روی گاو هلشتاین ضریب تغییرات (در مبنای ژنتیکی) برای تولید شیر دامنه‌ای بین ۱۰/۷۹ تا ۱۹/۵۸ (Jamrozik & Cobuci *et al.*, ۱۹۷۹-۷/۷۹)، (Schaeffer, 1997) ۷/۹۴ تا ۱۴/۶۶ (Razmkabir *et al.*, 2010) قرار داشتند که کمی بالاتر از ضریب تغییرات نسبت چربی به پروتئین در پژوهش کنونی است. اما مقدار ضریب تغییرات ژنتیکی برای صفات تولید پروتئین و چربی به ترتیب ۸/۸۷-۴/۹۶ درصد با میانگین ۶/۴۹ درصد (Jafari Torbaghan *et al.*, 2012) و ۴/۹-۷/۱ درصد (Shadparvar & Yazdanshenas, 2005) به دست آمد که نوع ژنتیکی نزدیکی به صفت نسبت چربی به پروتئین دارد. بنابراین، می‌توان گفت که صفت مورد پژوهش نوع ژنتیکی مناسبی دارد.

بیشترین مقدار واریانس محیطی دائمی در نخستین گامه شیردهی و حدود ۰/۰۲۱ مشاهده شد، پس از آن روند کاهش را طی کرد و به کمترین میزان خود ۰/۰۰۳ در دهمین گامه شیردهی رسید. همچنین واریانس پدیدگانی در طول دوره شیردهی در دامنه ۰/۰۴۷ تا ۰/۰۶۸ قرار گرفت و روندی همسان با واریانس محیطی دائمی نشان داد. واریانس محیطی



شکل ۲. واریانس‌های ژنتیکی افزایشی (AGV)، محیطی دائمی (PEV)، پدیدگانی (PV) و محیطی موقت (TEV) صفت نسبت چربی به پروتئین در گامه‌های مختلف شیردهی

Figure 2. Additive genetic (AGV), permanent environmental (PEV), phenotypic (PV) and temporary environmental (TEV) variances in different stages of lactation

همبستگی ژنتیکی در محدوده ۰/۶۳-۰/۹۹ و همبستگی پدیدگانی ۰/۱۲-۰/۳۴ در گاوهای هلشتاین تایلند گزارش شد. در نتایج پژوهشی همبستگی ژنتیکی بین مرحله‌های مختلف شیردهی گاو هلشتاین شکم اول بین ۰/۵۵ تا ۰/۹۳ برآورد شد (Buttchereit et al., 2011). روند همبستگی‌ها در پژوهش کنونی با دیگر بررسی‌ها (Negussie et al., 2008; Buttchereit et al., 2011; Negussie et al., 2013; Buaban et al., 2016) همسو است، به‌گونه‌ای که بیشترین میزان همبستگی در روز آزمون‌های مجاور و کمترین آن در روزهای دور از هم مشاهده شد.

همان‌گونه که در جدول ۲ مشاهده می‌شود، با افزایش فاصله بین گامه‌های مختلف شیردهی برای صفت نسبت چربی به پروتئین از همبستگی ژنتیکی کاسته می‌شود که ممکن است به دلیل کاهش شمار ژن‌های مشترک مؤثر بر هر دو گامه شیردهی باشد. مقایسه همبستگی‌های ژنتیکی و پدیدگانی مؤید این موضوع است که ارتباط زیاد بین گامه‌های مجاور توسط عامل‌های محیطی پوشانده شده و در نتیجه منجر به برآوردهای ضعیفی از همبستگی پدیدگانی بین دو گامه شیردهی مجاور می‌شود (جدول ۲). برای توضیح مطلب بالا می‌توان اجزای همبستگی پدیدگانی (r_p) را به صورت زیر نوشت (Falconer & Mackay, 1996):

$$r_p = r_g \cdot h_1 \cdot h_2 + r_E \cdot e_1 \cdot e_2$$

$$h = \sqrt{\frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}}, e = \sqrt{1 - h^2}$$

که r_g و r_E به ترتیب همبستگی ژنتیکی و محیطی و h جذر وراثت‌پذیری است.

در پژوهش کنونی همبستگی‌های محیطی بین گامه‌های مختلف شیردهی مثبت و در دامنه ۰/۰۰۲ و ۰/۲۰۱ قرار گرفتند. بنابراین، جزء $r_E \cdot e_1 \cdot e_2$ باعث افزایش همبستگی پدیدگانی خواهند شد. اما به دلیل وراثت‌پذیری پایین (ناشی از سهم زیاد تنوع محیطی) گامه‌های شیردهی، جزء $r_g \cdot h_1 \cdot h_2$ عدد بسیار کوچکی خواهد شد که منجر به کاهش همبستگی پدیدگانی نسبت به همبستگی ژنتیکی بین مرحله‌های مختلف شیردهی می‌شود.

آیا به دلیل تنوع ژنتیکی پایین این صفت است یا تنوع بالای عامل‌های محیطی؟ با توجه به وراثت‌پذیری متوسط صفاتی مانند میزان تولید پروتئین و چربی شیر و از سوی دیگر همانند بودن ضریب تغییرات ژنتیکی این صفات با FPR می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که تنوع ژنتیکی صفت مورد پژوهش و برخی از صفات تولیدی همسان بوده و علت پایین بودن وراثت-پذیری صفت نسبت چربی به پروتئین در مقایسه با برخی از صفات تولیدی نتیجه بزرگ بودن واریانس‌های محیطی است. وراثت‌پذیری پایین این صفت نشان می‌دهد، برای اصلاح نژاد این صفت با روش سنتی (پدیدگان و شجره) نسبت به صفات با وراثت‌پذیری بالاتر، نیاز است شمار دختران به ازای هر گاو نر برای دستیابی به ارزش اصلاحی با درستی بالا افزایش یابد.

نقش بیشتر عامل‌های محیطی یا به عبارت دیگر کمترین میزان وراثت‌پذیری در گامه دوم شیردهی می‌تواند به دلیل روبه‌رو شدن گاو شیری با پیامدهای ناشی از تعادل منفی انرژی در این مرحله باشد (Geishauer et al., 1999; Coffey et al., 2002; Huttman et al., 2009; Namjo et al., 2016).

همبستگی ژنتیکی نسبت چربی به پروتئین در مرحله‌های مختلف شیردهی در محدوده ۰/۲۴ تا ۰/۹۹ بود (جدول ۲). مقادیر مربوط به همبستگی ژنتیکی گامه اول با دوم زیاد (۰/۸۴) به دست آمد، اما با مرحله‌های دیگر کاهش چشمگیری نشان داد و در محدوده ۰/۲۴ تا ۰/۵۲ قرار گرفت؛ این در حالی است که همبستگی ژنتیکی بین دیگر گامه‌های شیردهی با افزایش فاصله کاهش تدریجی نشان دادند. همبستگی پدیدگانی در بازه ۰/۰۲-۰/۲۵ برآورد شد و با افزایش فاصله بین گامه‌های مختلف شیردهی، کاهش یافت (جدول ۲).

در گاوهای ایرشایر فنلاند همبستگی‌های ژنتیکی در محدوده ۰/۶۶-۰/۹۹ و همبستگی‌های پدیدگانی در محدوده ۰/۱۳-۰/۴۷ برآورد شدند (Negussie et al., 2008). در نتایج پژوهشی دیگر در گاوهای قرمز نروژ، همبستگی ژنتیکی ۰/۶۱-۰/۹۹ و همبستگی پدیدگانی ۰/۱۲-۰/۴۹ به دست آمد (Negussie et al., 2013). در نتایج بررسی (Buaban et al., 2016)

جدول ۲. وراثت‌پذیری (روی قطر)، همبستگی ژنتیکی (بالای قطر) و پدیدگانی (پایین قطر) بین گامه‌های مختلف شیردهی صفت نسبت چربی به پروتئین

Table 2. Heritability (on diagonal), genetic (upper diagonal) and phenotype correlation (below diagonal) between different stages of lactation for Fat to Protein Ratio

Stage of lactation	Stage 1	Stage 2	Stage 3	Stage 4	Stage 5	Stage 6	Stage 7	Stage 8	Stage 9	Stage 10
Stage 1	0.082	0.844	0.523	0.334	0.262	0.259	0.289	0.319	0.316	0.236
Stage 2	0.246	0.061	0.900	0.779	0.714	0.686	0.673	0.660	0.642	0.595
Stage 3	0.119	0.176	0.065	0.973	0.937	0.903	0.865	0.826	0.799	0.781
Stage 4	0.048	0.142	0.191	0.075	0.990	0.966	0.927	0.883	0.854	0.842
Stage 5	0.023	0.119	0.175	0.196	0.081	0.991	0.964	0.926	0.898	0.878
Stage 6	0.029	0.106	0.153	0.175	0.180	0.083	0.990	0.966	0.941	0.908
Stage 7	0.048	0.097	0.128	0.147	0.157	0.162	0.081	0.992	0.974	0.931
Stage 8	0.066	0.090	0.107	0.121	0.135	0.146	0.153	0.077	0.992	0.949
Stage 9	0.065	0.083	0.096	0.109	0.122	0.135	0.145	0.148	0.074	0.976
Stage 10	0.030	0.073	0.102	0.119	0.129	0.134	0.136	0.135	0.134	0.073

قابل توجهی نداشت؛ اگرچه بیشترین و کمترین میزان آن به ترتیب در گامه ششم و دوم شیردهی به دست آمد. اما به دلیل وراثت‌پذیری پایین نیاز به شمار دختران بیشتری از هر گاو نر نسبت به صفاتی با وراثت‌پذیری بالاتر است. همبستگی ژنتیکی گامه اول با دوم زیاد (۰/۸۴) بود اما با مرحله‌های دیگر کاهش چشمگیری نشان داد و در محدوده ۰/۲۴ تا ۰/۵۲ قرار گرفت؛ این در حالی است که همبستگی ژنتیکی بین دیگر گامه‌های شیردهی با افزایش فاصله کاهش تدریجی نشان دادند. به دلیل تنوع زیاد محیطی، همبستگی‌های پدیدگانی بین گامه‌های مختلف شیردهی بسیار کمتر از همبستگی‌های ژنتیکی برآورد شد.

سپاسگزاری

داده‌های مورد استفاده در این تحقیق توسط مرکز اصلاح‌نژاد و بهبود تولیدات دامی کشور تأمین شد که بدین‌وسیله نویسندگان مراتب قدردانی خود را از مسئولان و کارشناسان آن مرکز اعلام می‌کنند.

همبستگی ژنتیکی بین برخی از گامه‌های شیردهی به اندازه‌ای کم است که می‌توان آن‌ها را دو صفت مختلف در نظر گرفت. بنابراین، مدل‌های ۳۰۵ روز به دلیل فرض همبستگی ژنتیکی برابر یک در گامه‌های مختلف شیردهی ممکن است کارایی لازم برای این صفت را نداشته باشند. از سوی دیگر، مشکلات محاسباتی مدل‌های تابعیت تصادفی نسبت به ۳۰۵ روز بسیار بیشتر است. اما می‌توان با گروه‌بندی روزهای مختلف شیردهی بر پایه ماتریس همبستگی ژنتیکی بین گامه‌های شیردهی با استفاده از روش‌های مختلف خوشه (کلاستر) کردن از یک‌سو شمار گامه‌ها را کاهش داد و از سوی دیگر همبستگی ژنتیکی بین مرحله‌های مختلف شیردهی را در نظر گرفت.

نتیجه‌گیری کلی

صفت نسبت چربی به پروتئین تنوع ژنتیکی مناسبی داشته و امکان پیشرفت ژنتیکی برای این صفت وجود دارد. وراثت‌پذیری در طول دوره شیردهی تغییر

REFERENCES

1. Buaban, S., Duangiinda, M., Suzuki, M., Masuda, Y., Sanpote, J. & Kuchida, K. (2016). Genetic relationships of fertility traits with test-day milk yield and fat-to-protein ratio in tropical smallholder dairy farms. *Journal of Animal Science*, 87, 627-637.
2. Buttchereit, N. E., Stamer, N., Junge, W. & Thaller, G. (2010). Evaluation of five lactation curve models fitted for fat: protein ratio of milk and daily energy balance. *Journal of Dairy Science*, 93, 1702-1712.
3. Buttchereit, N., Stamer, E., Junge, W. & Thaller, G. (2011). Short communication: Genetic relationships among daily energy balance, feed intake, body condition score, and fat to protein ratio of milk in dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 94, 1586-1591.
4. Cobuci, J. A., Euclides, R. F., Lopes, P. S., Costa, C. N., Torres, R. D. A. & Pereira, C. S. (2005). Estimation of genetic parameters for test-day milk yield in Holstein cow using a Random Regression Model. *Genetics and Molecular Biology*, 28(1), 75-83.
5. Coffey, M. P., Emmans, G. C. & Brotherstone, S. (2001). Genetic evaluations of dairy bulls for energy balance traits using random regression. *Journal of Dairy Science*, 85, 2669-2678.

6. Coffey, M. P., Simm, G. & Brotherstone, S. (2002). Energy balance profiles for the first three lactations of dairy cows estimated using random regression. *Journal of Dairy Science*, 85, 2669-2678.
7. Collard, B. L., Boettcher, P. J., Dekkers, J. C., Petitclerc, D. M. & Schaeffer, L.R. (2000). Relationships between energy balance & health traits of dairy cattle in early lactation. *Journal of Dairy Science*, 83, 2683-2690.
8. de Roos, A. P. W., Harbers, A. G. F. & de Jong G. (2004). Random Herd Curves in a Test-Day Model for Milk, Fat, and Protein Production of Dairy Cattle in the Netherlands. *Journal of Dairy Science*, 87, 2693-2701.
9. Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. (4th ed.). Longman, London
10. Geishauser, T., Leslie, K., Duffield, T. & Edge, V. (1999). The association between first DHI milk-test parameters and subsequent displaced abomasum diagnosis in dairy cows. *Berl Munch Tierarztl Wochenschr*, 112(1), 1-4.
11. Goff, J. P & Horst, R. L. (1997). Physiological changes at parturition and their relationship to metabolic disorders. *Journal of Dairy Science*, 80, 1260-1268.
12. Heuer, C., Schukken, Y. H. & Dobbelaar, P. (1999). Postpartum BCS and results from the first test day milk as predictors of disease, fertility, yield, and culling in commercial dairy herds. *Journal of Dairy Science*, 82, 295-304.
13. Huttman, H., Stamer, E., Junge, W., Thaller, G. & Kalm, E. (2009). Analysis of feed intake and energy balance of high-yielding first lactating Holstein cows with fixed and random regression models. *Animal*, 3, 181-188.
14. Jafari Torbaghan, M., Farhangfar, e., Bastani, M., Mohammad Nazari, B. & Worry, E. (2012). Genetic evaluation of cows for milk protein yield trait using fixed and random regression test day models. *Animal production research*, 2, 9-20. (in Farsi)
15. Jamrozik, J. & Schaeffer, L. R. (1997). Estimates of Genetic Parameters for a Test Day Model with Random Regressions for Yield Traits of First Lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 80, 762-770.
16. Jamrozik, J & Schaeffer, L. R. (2012). Test-day somatic cell score, fat-to-protein ratio and milk yield as indicator traits for sub-clinical mastitis in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 129, 11-19.
17. Jensen, J. (2001). Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models. *Journal of Dairy Science*, 84, 2803-2812.
18. Kessel, S., Stroehl, M., Meyer, H. H., Hiss, S., Sauerwein, H., Schwarz, F. J. & Bruckmaier, R. M. (2008). Individual variability in physiological adaptation to metabolic stress during early lactation in dairy cows kept under equal conditions. *Journal of Animal Science*, 86, 2903-2912.
19. Kirkpatrick, M., Lofsvold, D. & Bulmer, M. (1990). Analysis of the Inheritance Selection and Evolution of Growth Trajectories. *Genetics*, 124, 979-993.
20. Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., Auvray, B., Druet, T. & Lee, D.H. (2002). BLUPF90 and related programs (BGF90). In: *Proceedings of 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 19-23 Aug., Montpellier, France, pp. 1-2.
21. Mrode, R. A. (2005). *Linear models for the prediction of animal breeding value*. Cambridge. pp. 505.
22. Namjo, M., Farhangfar, H., Bashteni, M. & Eghbal, A. R. (2016). Assessment of the impacts of different factors on the occurrence of negative energy balance in Iranian dairy cows using a logistic generalised linear model. *Journal of Ruminant Research*, 4(3), 96-116. (in Farsi)
23. Negussie, E., Strandén I. & Mantysaari, E. A. (2013). Genetic associations of test-day fat: protein ratio with milk yield, fertility, and udder health traits in Nordic Red cattle. *Journal of Dairy Science*, 96, 1237-1250.
24. Negussie, E., Strandén, I. & Mantysaari, E. A. (2008). Genetic associations of clinical mastitis with test-day somatic cell count and milk yield during first lactation of Finnish Ayrshire. *Journal of Dairy Science*, 91, 1189-1197.
25. Nishiura, A., Sasaki, O., Aihara, M., Takeda, H. & Satoh, M. (2015). Genetic analysis of fat-to-protein ratio, milk yield and somatic cell score of Holstein cows in Japan in the first three lactations by using a random regression model. *Animal Science Journal*, 86, 961-969.
26. Pool, M. H. & Meuwissen, T. H. E. (1999). Reduction of the number of parameters needed for a polynomial random regression test day model. *Livestock Production Science*, 64, 133-145.
27. Pool, M. H., Janss, L. L. G. & Meuwissen, T. H. E. (2000). Genetic Parameters of Legendre Polynomials for First Parity Lactation Curves. *Journal of Dairy Science*, 83, 2640-2649.
28. Puangdee, S., Duangjinda, M., Boonkum, W., Katawatin, S., Buaban, S. & Thepparat, M. (2016). Genetic associations between milk fat-to-protein ratio, milk production and fertility in the first two lactations of Thai Holsteins dairy cattle. *Journal of Animal Science*, 88(5), 723-730.

29. Razmkabir M., Moradi Shahrabak, M., Pakdel, A. S. & Nejati-Javaremi, A. (2010). Estimation of Genetic Parameters of test day records of milk yield in Iranian Holstein Cows. *Iranian Journal of Animal Science*, 2, 171-178. (in Farsi)
30. Schaeffer, L. R. & Dekkers, J. C. M. (1994). Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. In: *Proceedings of 5th world congress genetics applied livestock production*, Guelph, Ontario, Canada, pp.443-446.
31. Shadparvar, A. A. & Yazdanshenas, M. S. (2005). Genetic Parameters of Milk Yield and Milk Fat Percentage Test Day Records of Iranian Holstein Cows. *Asian-Australasian Journal of Animal Science*, 18(9):1231-1236.
32. Veerkamp, R. F. & Koenen, E. P. C. (1999). Genetics of food intake live weight, condition score and energy balance. in: J.D. Oldham, G. Simm, A.F. Groen, B.L. Nielsen, J.E. Pryce, T.L.J. Lawrence (eds), *Metabolic Stress in Dairy Cows*. *British Society of Animal Science*, Occasional publication. 24, 63-73.