

تأثیر دقت برآورد اثرات جایگاه‌های ژن‌های کمی (QTL) بر انتخاب به کمک مارکرهای ژنتیکی با در نظر گرفتن انحراف غالبیت

مجتبی طهمورث پور^{1*} - نصیرالدین مقدر²

تاریخ دریافت: 1393/04/09

تاریخ پذیرش: 1393/07/30

چکیده

هدف از این مطالعه بررسی تأثیر خطای برآورد اثرات QTL با در نظر گرفتن وجود انحراف غالبیت بر پاسخ به انتخاب به کمک مارکرهای ژنتیکی بود. جمعیتی پایه برابر 1000 نفر غیرخویشاوند و غیرهمخون بر اساس وراثت‌پذیری‌های 0/1 و 0/3 که تحت تأثیر QTL با اثرات مختلف افزایشی و غالبیت و اثر پلی ژنتیک باقی‌مانده قرار داشتند شبیه‌سازی گردید. اثرات QTL با خطای صفر، ده و بیست درصد در نظر گرفته شد و دو سطح غالبیت کامل و غیر کامل برای QTL فرض گردید. پاسخ به انتخاب برای انتخاب به کمک مارکر و انتخاب بدون استفاده از مارکر محاسبه گردید. پاسخ به انتخاب بر اساس انتخاب توده‌ای 20 درصد از افرادی که بیشترین شاخص انتخاب را داشته‌اند محاسبه گردید. نتایج نشان داد انتخاب به کمک مارکرهای ژنتیکی باعث افزایش پاسخ به انتخاب می‌شود اما وجود اثرات غالبیت در شرایطی که اثر QTL با خطا توأم باشد باعث کاهش پاسخ به انتخاب می‌گردد و در شرایطی که خطای برآورد بالا باشد پاسخ به انتخاب به کمک مارکر کمتر از پاسخ انتخاب بدون استفاده از مارکر خواهد بود. نتایج این آزمایش نشان داد پارامترهای QTL قبل از استفاده در برنامه‌های اصلاحی کاربردی بایستی از دقت بالا برخوردار باشد.

واژه‌های کلیدی: انتخاب به کمک مارکر، انحراف غالبیت، جایگاه‌های ژن‌های کمی.

مقدمه

4 تا 5 سال زمان برای کسب ارزش ارثی برای حیوانات با دقت قابل قبول نیاز دارد. نکته قابل توجه دیگر این است که روش مرسوم اصلاح نژاد بر اساس فنوتیپ و شجره در مورد صفاتی که وراثت‌پذیری بالایی دارند بسیار بیشتر کارآمد می‌باشد (14). امروزه با توسعه قابل توجه دانش و تکنیک‌های ژنتیک مولکولی در ده تا پانزده سال اخیر منبع جدید و در عین حال نسبتاً ارزانی از اطلاعات تحت عنوان ژنوتیپ مارکرهای ژنتیکی در سرتاسر ژنوم در اختیار می‌باشد که می‌توان از آنها در برآورد دقیق‌تر ارزش‌های ارثی بهره برد. از نظر کاربردی در شرایط عدم اطلاع دقیق از پارامترهای یک ژن یا توالی نوکلئوتیدی مؤثر بر بیان یک صفت می‌توان مارکرهای ژنتیکی را در حالت عدم تعادل لینکاژ⁵ با ژن‌ها یا توالی‌های کنترل‌کننده یک صفت و نزدیک به مارکر دانست (5).

استفاده از اطلاعات ژنوتیپی مارکرهای در حالت تعادل لینکاژ با ژن‌های کنترل‌کننده صفات می‌تواند در شرایط مناسب باعث افزایش دقت برآورد ارزش‌های ارثی و نیز کاهش فاصله نسلی شده و در مجموع سرعت پیشرفت ژنتیکی را افزایش دهد (به‌عنوان نمونه 6، 7،

در طی سالیان متمادی بهبود ژنتیکی در صفات اقتصادی که عمدتاً جزء صفات چند ژنی³ می‌باشند، مبتنی بر استفاده از تئوری ژنتیک کمی و برآورد مجموع اثرات قابل انتقال ژن‌ها (ارزش ارثی) با استفاده از اطلاعات فنوتیپی و شجره افراد بوده است. با وجود این‌که این روش تا کنون نقش بسیار مؤثری در بهبود ژنتیکی صفات اقتصادی در دام‌های مختلف داشته (1، 2، 3 و 4) اما از محدودیت‌هایی نیز برخوردار است. این روش وابسته به وجود مقدار قابل توجهی اطلاعات فنوتیپی می‌باشد و لذا به طور طبیعی فرآیندی زمان‌بر است. به‌عنوان مثال آزمون نتاج⁴ در گاوهای شیری به حدود

1- استاد گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران،

2- محقق دانشکده علوم محیطی و روستایی، دانشگاه نیوانگلند، آرمیدال، استرالیا.
(* - نویسنده مسئول: Email: m_tahmoorespur@yahoo.com)

DOI: 10.22067/ijasr.v3i1.36829

3- Polygenic

4- Progeny test

5- Linkage disequilibrium

اجتماع محاسبه گردید.

علاوه بر QTL اثر پلی‌ژنیک برای هر یک از افراد بر اساس مشاهده تصادفی از توزیع نرمال اثرات پلی‌ژنیک با میانگین صفر و واریانس σ_p^2 استخراج گردید. بر اساس اختلاف بین واریانس افزایشی کل صفت (بر اساس وراثت‌پذیری) و واریانس ناشی از QTL محاسبه گردید. علاوه بر این یک اثر باقی‌مانده به افراد تعلق گرفت. اثر باقیمانده بر اساس مشاهده تصادفی از توزیع نرمال باقیمانده‌ها با میانگین صفر و واریانس σ_e^2 به دست آمد. از اختلاف واریانس فنوتیپی و کل واریانس افزایشی (QTL+پلی‌ژنتیک) محاسبه گردید. محاسبه پاسخ به انتخاب:

در این پژوهش برای هر یک از اثرات QTL به همراه خطای استاندارد دو شاخص انتخاب محاسبه گردید: 1) شاخص انتخاب برای انتخاب به کمک مارکر و 2) شاخص برای انتخاب بدون توجه به پارامترهای QTL و صرفاً بر اساس مجموع واریانس ژنتیکی صفت یا انتخاب بدون مارکر. شاخص انتخاب به کمک مارکر به قرار زیر بود (4).

$$(2) \quad \text{شاخص انتخاب} = b_1 \times (Y_p - \bar{y}) + b_2 \times \bar{x}$$

در این معادله Y_p ارزش فنوتیپی، \bar{x} ارزش ژنوتیپی QTL و b_1 و b_2 به ترتیب ضرایب تابعیت جزئی برای اثرات پلی‌ژنتیک و ژنوتیپ QTL می‌باشند. ضرایب b_1 و b_2 به ترتیب برابر با وراثت‌پذیری و عدد 1 در نظر گرفته شدند (4).

شاخص انتخاب بدون مارکر با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید (17).

$$(3) \quad \text{شاخص انتخاب} = b \times Y_p$$

ضریب تابعیت b برابر با مقدار وراثت‌پذیری صفت می‌باشد زیرا انتخاب فردی در تمام موارد مد نظر بود. ضریب QTL برابر واحد خواهد بود زیرا به طور تمام اثر ژنتیکی است. قابل به ذکر است که در این تحقیق هیچ گونه اثر محیطی شبیه‌سازی نگردد.

محاسبه پاسخ به انتخاب بر اساس فرض انجام انتخاب توده‌ای² صورت پذیرفت. برای این کار 20 درصد از افرادی که بالاترین شاخص انتخاب را در هر گروه (شاخص انتخاب با مارکر و بدون مارکر) دارا بودند انتخاب شدند و اختلاف میانگین فنوتیپ افراد انتخاب شده از میانگین اولیه اجتماع به‌عنوان پاسخ به انتخاب در نظر گرفته شد. برای جلوگیری از تأثیر اثر نمونه‌برداری ارزش‌های ژنوتیپی QTL و همچنین مقادیر تصادفی اثر پلی‌ژنیک و اثر باقی‌مانده میانگین فنوتیپی افراد انتخاب شده بر اساس 500 تکرار محاسبه و مورد استفاده قرار گرفت.

برآورد دقیق اثرات آلی و ژنوتیپی مارکرهای پیوسته با QTL‌ها نیاز به تعداد بسیار زیادی مشاهده دارد (11) که در شرایط عملی ممکن است به علت کمبود مشاهدات محقق نشود. در نتیجه برآورد پارامتر اثر QTL با خطای قابل توجه همراه می‌شود. علاوه بر این برخی گزارشات نشان داده‌اند که توزیع ژن‌های کنترل‌کننده صفات ممکن است تا حدود زیادی از توزیع نرمال فاصله داشته باشد (11) و (12). لذا پیش بینی می‌شود عدم توجه به این خطای برآورد می‌تواند موجب بروز خطا در پیش‌بینی پیشرفت ژنتیکی گردد. نکته دیگر حایز اهمیت وجود اثر ژنتیکی انحراف غالبیت می‌باشد. این اثر معمولاً نایده گرفته می‌شود ولی مقادیر اندک تا حدود قابل توجه انحراف غالبیت در صفات تولیدی و تولید مثلی گزارش شده است (16). وجود غالبیت در شرایط وجود خطا در برآورد اثر افزایشی QTL می‌تواند فنوتیپ واقعی صفت را تا حدود قابل ملاحظه متأثر کند.

هدف از این مطالعه استفاده از داده‌های شبیه‌سازی شده در بررسی تأثیر وجود مقادیر متنوعی خطا در برآورد پارامتر اثر افزایشی ژن‌های کنترل‌کننده یک صفت با در نظر گرفتن غالبیت و نیز با درجات مختلف وراثت‌پذیری در محاسبه پیشرفت ژنتیکی به کمک مارهای ژنتیکی بود.

مواد و روش‌ها

جمعیت مورد مطالعه

در این پژوهش جمعیتی پایه برابر با 1000 نفر غیر همخون و غیر خویشاوند شبیه‌سازی گردید. وراثت‌پذیری صفت مورد نظر 0/1 و 0/3 در نظر گرفته شد. علاوه بر این فرض شد صفت مورد نظر تحت تأثیر QTL با اثر افزایشی α و تعداد نامحدود ژن هر یک با اثر ژنتیکی جزئی تحت نام اثر پلی‌ژنتیک باقی‌مانده¹ می‌باشد. فرض شد QTL تنها دارای 2 آلل می‌باشد و ارزش ژنوتیپی انواع ژنوتیپ a ، d و $-a$ در نظر گرفته شد. غالبیت (d) برابر با a و یا نصف a در نظر گرفته شد. در این شرایط واریانس ناشی از QTL عبارت بود از (13):

$$(1) \quad V(g) = 2pq[a+d(q-p)]^2$$

در این معادله $v(g)$ نشان دهنده واریانس ژنتیکی QTL، p و q نشان دهنده فراوانی آلل‌های اولیه QTL و a نمایانگر ارزش ژنوتیپی هموزیگوت غالب و d نشان دهنده انحراف غالبیت می‌باشد. در این بررسی برای اثرات QTL، مقادیر 0/0، 0/1 و 0/2 خطای استاندارد در نظر گرفته شد. اجتماع در شرایط تعادل هاردی-وینبرگ در نظر گرفته شد و لذا فراوانی ژنوتیپی متناسب با فراوانی ژنی برای افراد

نتایج و بحث

QTL از صفر درصد تا ده درصد و نهایتاً بیست درصد مقدار پاسخ به انتخاب کاهش می‌یابد و در مواقعی که سهم QTL در واریانس کل ژنتیکی قابل توجه و با خطای بیشتری توأم است (به‌عنوان مثال بیست درصد)، پاسخ به انتخاب به کمک مارکر حتی کمتر از پاسخ انتخاب بدون استفاده از مارکر می‌باشد (جدول 2) که در انتخاب طولانی مدت می‌تواند بسیار مهم باشد. اسپلمن و همکاران (15) گزارش کردند خطای برآورد باعث کاهش پاسخ به انتخاب در طولانی مدت می‌شود ولی تأثیر زیادی بر یک نسل انتخاب نشان نداد.

نتایج همچنین نشان داد میزان کاهش پاسخ به انتخاب به کمک مارکر با افزایش وراثت پذیری صفت و وجود خطا به همراه QTL بیشتر می‌باشد. علت این امر هم این است که خطا به همراه QTL برآورد شده در وراثت‌پذیری بالاتر سهم بیشتری از واریانس ژنتیکی را با خطا توأم می‌سازد و لذا پاسخ به انتخاب کمتر می‌شود.

نتایج آزمایش نشان داد که وجود اثر انحراف غالبیت در شرایطی که QTL دارای خطای استاندارد می‌باشد باعث شدت گرفتن کاهش پاسخ به انتخاب می‌شود. این آزمایش نشان داد انحراف غالبیت کامل $(d=a)$ نسبت به انحراف غالبیت غیر کامل $(d=\frac{a}{2})$ بیشتر منجر به کاهش پاسخ به انتخاب گردید.

جدول‌های 1 و 2 نشان‌دهنده نسبت پاسخ به انتخاب به کمک مارکر به انتخاب بدون استفاده از مارکر برای وراثت پذیری‌های 0/1 و 0/3 و برای فراوانی‌های آللی مختلف QTL و دو سطح غالبیت می‌باشد. همچنین مشاهدات پاسخ به انتخاب برای سه سطح خطای استاندارد به تفکیک آورده شده است. چنانچه مشاهدات نشان می‌دهد نسبت پاسخ به انتخاب به کمک مارکر با افزایش سهم واریانس QTL در واریانس ژنتیکی کل افزایش می‌یابد. گزارشات متعددی از جمله (4 و 8) پاسخ معنا دار بیشتری را برای انتخاب به کمک مارکر در مقایسه با انتخاب بدون مارکر نشان داده‌اند. افزایش سهم واریانس QTL می‌تواند ناشی از اثر بزرگتر QTL یا فراوانی بیشتر آللی و یا سهم غالبیت باشد. افزایش نسبت پاسخ به انتخاب با افزایش واریانس QTL در تمامی سطوح خطای استاندارد ملاحظه گردید اما نسبت مقدار افزایش پاسخ به انتخاب در سطوح مختلف خطا متفاوت بودند. علت افزایش نسبت پاسخ به انتخاب با افزایش واریانس QTL در شرایطی که QTL عاری از خطا فرض شود $(SE=0.0)$ این است که وراثت‌پذیری QTL و در نتیجه ضریب تابعیت مربوطه در معادله شاخص انتخاب برابر عدد 1 خواهد بود. نتایج نشان داد با افزایش خطای استاندارد همراه با برآورد اثر

جدول 1- نسبت پاسخ به انتخاب انتخاب به کمک مارکر به انتخاب بدون مارکر - وراثت‌پذیری = 0/1

Table 1- Response to selection with marker compared to selection without marker- heritability= 0.1

α^1	p^2	$SE^4=0.0$			$SE=0.1$			$SE=0.2$		
		$d^3=0.0$	$d=a/2$	$d=a$	$d=0.0$	$d=a/2$	$d=a$	$d=0.0$	$d=a/2$	$d=a$
0.1	0.1	1.091	1.112	1.133	1.059	1.080	1.100	1.039	1.053	1.071
0.2	0.1	1.365	1.388	1.419	1.133	1.164	1.187	1.068	1.091	1.106
0.3	0.1	1.762	1.804	1.847	1.358	1.396	1.435	1.020	1.040	1.070
0.4	0.1	2.271	2.334	2.376	1.792	1.832	1.883	1.108	1.142	1.172
0.1	0.3	1.174	1.206	1.238	1.128	1.150	1.172	1.093	1.101	1.131
0.2	0.3	1.615	1.658	1.689	1.296	1.327	1.349	1.186	1.195	1.221
0.3	0.3	2.094	2.130	2.177	1.626	1.660	1.692	1.252	1.267	1.299
0.4	0.3	2.480	2.531	2.594	1.986	2.005	2.041	1.311	1.330	1.384
0.1	0.5	1.188	1.212	1.240	1.119	1.141	1.163	1.078	1.088	1.114
0.2	0.5	1.604	1.690	1.733	1.287	1.318	1.349	1.167	1.185	1.224
0.3	0.5	2.240	2.305	2.384	1.682	1.724	1.767	1.202	1.231	1.271
0.4	0.5	2.801	2.924	2.992	2.086	2.140	2.194	1.294	1.300	1.308

¹ تأثیر QTL

² فراوانی آلل مطلوب QTL

³ انحراف غالبیت

⁴ خطای استاندارد تأثیر QTL

¹ QTL effect

² Frequency of favorable allele

³ Dominance deviation

⁴ Standard error of QTL effect

جدول 2- نسبت پاسخ به انتخاب انتخاب به کمک مارکر به انتخاب بدون مارکر - وراثت پذیری=0.3

Table 2- Response to selection with marker compared to selection without marker- heritability=0.3

α^1	p^2	SE ⁴ =0.0			SE=0.1			SE=0.2		
		$d^3=0.0$	$d=a/2$	$d=a$	$d=0.0$	$d=a/2$	$d=a$	$d=0.0$	$d=a/2$	$d=a$
0.1	0.1	1.007	1.009	1.012	1.005	1.006	1.008	0.996	0.997	0.998
0.3	0.1	1.058	1.071	1.092	1.009	1.020	1.038	0.998	0.998	0.999
0.5	0.1	1.170	1.221	1.272	1.078	1.105	1.149	0.998	0.999	1.001
0.7	0.1	1.356	1.373	1.397	1.229	1.231	1.239	1.009	1.004	1.006
0.1	0.3	1.009	1.048	1.087	1.004	1.038	1.075	1.002	1.039	1.076
0.3	0.3	1.013	1.092	1.122	1.005	1.056	1.083	1.007	1.082	1.093
0.5	0.3	1.119	1.159	1.199	1.026	1.068	1.110	1.009	1.011	1.014
0.7	0.3	1.319	1.379	1.441	1.171	1.216	1.216	1.014	1.016	1.018
0.1	0.5	1.011	1.052	1.097	1.002	1.042	1.087	0.957	0.996	1.037
0.3	0.5	1.022	1.067	1.143	1.007	1.056	1.130	0.988	0.998	1.060
0.5	0.5	1.125	1.174	1.211	1.019	1.063	1.172	1.040	1.080	1.010
0.7	0.5	1.357	1.399	1.445	1.167	1.199	1.220	1.014	1.016	1.019

¹ تأثیر QTL

² فراوانی آلل مطلوب QTL

³ انحراف غالبیت

⁴ خطای استاندارد تأثیر QTL

¹ QTL effect

² Frequency of favorable allele

³ Dominance deviation

⁴ Standard error of QTL effect

QTL باعث کاهش بیشتر پاسخ به انتخاب نسبت به شرایطی است که انحراف غالبیت وجود نداشته باشد. نتایج این آزمایش تایید کننده این مطلب است که لازم است برآوردهای اثرات انفرادی ژن‌های کنترل کننده صفات کمی از خطای استاندارد حتی المقدور پایینی برخوردار باشند تا بتوان از آنها در انتخاب به کمک مارکر استفاده بهینه کرد. در صورت وجود درجه خطای بالا دربرآورد اثرات QTL انتخاب انتخاب بدون مارکر می‌تواند پاسخ به انتخاب بهتری ارائه کند.

علت این امر نیز در قالب تأثیر درجات بیشتر غالبیت بر مقدار واریانس QTL قابل بررسی است که از معادله واریانس ژنتیکی ارایه شده در بخش روش‌ها قابل استنتاج است. چنانچه QTL با خطا توأم باشد و انحراف غالبیت نیز وجود داشته باشد مقدار واریانس QTL همراه با خطا در واریانس ژنتیکی کلی بیشتر از نسبت به حالتی که انحراف غالبیت وجود نداشته باشد ($d=0.0$) خواهد بود در نتیجه پاسخ واقعی انتخاب به کمک مارکر کاهش می‌یابد.

نتیجه گیری کلی

نتایج این آزمایش بر اساس شبیه‌سازی نشان داد که وجود خطای استاندارد در برآورد QTL منجر به کاهش پاسخ به انتخاب می‌شود. در شرایطی که انحراف غالبیت نیز وجود داشته باشد خطای برآورد

سپاسگزاری

نویسندگان از دانشگاه فردوسی مشهد به خاطر تأمین هزینه‌های انجام و انتشار این طرح پژوهشی تشکر و قدردانی می‌کنند.

منابع

- 1- Dekkers, J. C. M, and F. Hospital. 2002. The use of molecular genetics in improvement of agricultural populations. *Nature Reviews Genetics*, 3: 22-32.
- 2- Dalton, R. 2009. No bull: genes for better milk. *Nature*, 457: 369-369.
- 3- Oltenuacu, P. A, and D. M. Broom. 2010. The impact of genetic selection for increased milk yield on the welfare of dairy cows. *Animal Welfare*, 19: 39-49.
- 4- Lande, R, and R. Thompson. 1990. Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics*, 124: 743-756.
- 5- Meuwissen T. H. E, and J. A. M. Van Arendonk. 1992. Potential improvements in rate of genetic gain from marker-assisted selection in dairy cattle breeding. *Journal of Dairy Science*, 75: 1651-1659.

- 6- Ruane J, and J. J. Colleau. 1994. The value of marker assisted selection when one QTL is marked. Page 80 in Proc. The 46th Annual Meeting European, Association for Animal Production, Edinburgh, UK.
- 7- Meuwissen, T. H. E. and M. E. Goddard. 1996. The use of marker haplotypes in animal breeding schemes. *Genetics Selection Evolution*, 28:161-176.
- 8- Dekkers, J. C. M, and F. Hospital. 2002. Utilization of molecular genetics in genetic improvement of plants and animals. *Nature Reviews: Genetics*, 3: 22-32.
- 9- Villanueva, B., R. Pong-Wong., J. Fernandez, and M. A. Toro. 2005. Benefits from marker-assisted selection under an additive polygenic genetic model. *Journal of Animal Science*, 83: 1747-1752.
- 10- Goddard, M. E, and B. J. Hayes. 2002. Optimisation of response using molecular data. Page 22 in Proc. The 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France.
- 11- Goddard. M. E. 2008. Genomic selection: prediction of accuracy and maximisation of long term response. *Genetica*, 136(2): 245-257.
- 12- Meuwissen, T. H. E., B. J. Hayes, and M. E. Goddard. 2001. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157: 1819-1829.
- 13- Falconer, D. S, and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- 14- Dekkers, J. C. M. 2004. Commercial application of marker and gene assisted selection in livestock: strategies and lessons. *Journal Animal Science*, 82: E313-E328.
- 15- Spelman, R. J, and J. A. M. Van Arendonk. 1997. Effect of inaccurate parameter estimates on genetic response to marker-assisted selection in an outbred population. *Journal of Dairy Science*, 80(12): 3399-3410.
- 16- Palucci, V., L. R. Schaeffer., F. Miglior, and V. Osborne. 2007. Non-additive genetic effects for fertility traits in Canadian Holstein cattle. *Genetics Selection Evolution*, 39: 181-193.



Effect of the Accuracy of Estimated QTL Effect on Marker Assisted Selection Response Considering the Dominance Deviation

M. Tahmoorespur^{1*}- N. Modgaddar²

Received: 30-6-2014

Accepted: 22-10-2014

Introduction During years genetic improvement of economically important traits, which are amongst polygenic traits, has been based on the estimation of breeding values i.e. the total heritable effects of genes, based on pedigree and phenotypic records. This approach had limitations such as being time consuming and demanding massive phenotypic information. Nowadays, high throughput genomic technologies are available that provide genotypes of dense markers across genome towards estimating breeding values more accurately. Accurate estimation of allelic and genotypic effects of markers in linkage with QTLs needs a lot of phenotypic observations which is not always available in practice. Therefore, the amount of error of estimated QTL effect could be high. Further, the distribution of the effects of genes controlling traits might be non-normal. In case of overlooking these facts, the predicted genetic progress can be erroneous. The objective of this study was to find the influence of the accuracy of QTL effect estimation, considering the dominance deviation, on marker assisted selection response.

Materials and Methods A base population of 1000 unrelated, non-inbred individuals was simulated according to a trait with heritability of 0.1 and 0.3. The trait was affected by residual polygenic and QTL with additive effect associated with 0.0, 0.1 and 0.2 standard errors and complete or incomplete dominance effect. The genotypic effects of the three QTL genotypes were a , d and $-a$, respectively for dominant homozygotes, heterozygotes and recessive homozygotes. The QTL had two alleles and the dominance deviation was considered either equal to or half of the genotypic effect a . The population was in Hardy-Weinberg equilibrium. The polygenic variance was calculated as the difference between total additive genetic variance and QTL variance. Residual variance was equal to the difference between phenotypic variance and total additive genetic variance. Two selection was employed; one with polygenes and marker information, and the other one with polygenic variance without marker information. The difference between mean of selected group and the population mean was considered as response to selection. The selection response calculated by truncation selection based on the performance of top 20% with and without using QTL information over 500 repetitions.

Results and Discussion The results showed higher response for marker assisted selection compared to conventional selection without marker information, but it also showed the presence of dominance effect for QTL effect associated with estimation errors leads to decrease in marker assisted selection response. The superiority of genetic progress with marker assisted selection is proportional to the QTL variance contributing to the total genetic variance. Increasing standard error of QTL effect to 10 and 20 percent, led to lower genetic response to selection. When the contribution of QTL variance in total genetic variance is higher, with high levels of standard error of QTL effect, the response to selection was even lower than response to selection without marker information. Complete dominance further decreased the genetic response compared to incomplete dominance. This is because the genetic variance is more influenced by the dominance variance in case of complete dominance.

Conclusion This study showed that QTL information may be used in practical selection programs when estimated parameters are of high accuracy to be used in practical selection programs. Estimating QTL effects with error causes that selection response would be even lower than polygenic selection if the associated error rate is high. Estimated effects of genes controlling quantitative traits should have less error rate in order to be used in breeding programs.

Keywords: Dominance deviation, Marker assisted selection, QTL.

1- Professor of Animal Sciences Department, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Iran,
2-Researcher, School of Environmental and Rural Science, University of New England, Armidale, Australia.
(*- Corresponding Author Email: m_tahmoorespur@yahoo.com)