2025, 1(4): 93-104

JAER

Journal of Animal Environmental Reaserch

Journal homepage: http://www.journalaer.com

Research Article

Identification of genomic loci related to the sexual maturation trait of rainbow trout using bioinformatics analysis

Saltanat Najjar Lashgari [1*], Sajjad Nazari [2], Shirin Jamshidi [3]

[1] Cold-water Fishes Research Center, Iranian Fisheries Sciences Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Tonekabon, Iran

[2] Shahid Motahary Cold-water Fishes Genetic and Breeding Research Center, Iranian Fisheries Sciences Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Yasouj, Iran

[3] International sturgeon research institute, Iranian Fisheries Sciences Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Rasht, Iran

Key Words

Bioinformatics
Genome
Sexual maturation
Rainbow trout
QTL

Article info

* Corresponding Author's email: se_lashgari@yahoo.com

Received: 23 May 2024
Reviewed: 25 June 2024
Revised: 28 Agust 2024
Accepted: 24 September 2024

Abstract

Introduction: The method of bioinformatic analysis of genomic regions is very important in quantitative trait mapping studies. This study was conducted with the aim of identifying the genomic loci related to the sexual maturation trait of rainbow trout by data meta analysis method.

Materials & Methods: For this purpose, the genome information of rainbow trout was analyzed to identify the locations of quantitative traits in the database. Then, the information related to the statistical software used in linkage mapping was presented, and then the opportunities and challenges of linkage mapping and post-mapping studies at the whole genome level were discussed. To map the locations of quantitative traits related to a molecular marker, the nucleotide sequence of that marker and to map the locations of quantitative traits related to two adjacent molecular markers, the nucleotide sequence of both adjacent markers was extracted from the respective databases. The location of each quantitative trait locus was done based on the genetic map and at a 95% confidence level, and Biomercator software was used to predict the location and confidence level of MQTL based on the maximum likelihood method.

Result: In total, the number of 11 MQTLs showed a significant relationship, and the highest number of identified quantitative trait loci were in the 6th, 8th, 12th, and 13th linkage groups.

Conclusion: The results showed that there are few trait loci for the studied trait that can be used in breeding and genetic engineering of rainbow trout.

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

مقاله علمی - پژوهشی

شناسایی جایگاه‌های ژنومی مرتبط با صفت رسیدگی جنسی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان (*Oncorhyncus mykiss*) با استفاده از تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیکی

سلطنت نجارلشگری[۱]، سجاد نظری[۲]، شیرین جمشیدی[۳]*

[۱] مرکز تحقیقات ماهیان سردآبی، مؤسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تنکابن، ایران

[۲] مرکز تحقیقات ژنتیک و اصلاح نژاد ماهیان سردآبی شهید مطهری، مؤسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یاسوج، ایران

[۳] انیستیتو بین‌المللی ماهیان خاویاری، موسسه تحقیقات علوم شیلاتی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رشت، ایران

کلمات کلیدی

بیوانفورماتیک
ژنوم
رسیدگی جنسی
قزل‌آلای رنگین‌کمان
QTL

چکیده

مقدمه: روش تجزیه و تحلیل بیوانفورماتیکی مناطق ژنومی درمطالعات نقشه‌یابی صفات کمی از اهمیت‌زیادی برخوردار می‌باشد. این مطالعه با هدف شناسایی جایگاه‌های ژنومی مرتبط با صفت رسیدگی جنسی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان به‌روش فراتحلیل داده‌ها انجام شد.

مواد و روش‌ها: بدین منظور اطلاعات ژنوم ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان برای شناسایی جایگاه‌های صفات کمی در بانک پایگاه‌های اطلاعاتی مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. سپس اطلاعات مربوط به نرم‌افزارهای آماری مورد استفاده در نقشه‌یابی ارتباطی ارائه و پس از آن فرصت‌ها و چالش‌های نقشه‌یابی ارتباطی و مطالعات پسا نقشه‌یابی در سطح کل ژنوم مورد بحث قرار گرفتند. برای نقشه‌یابی جایگاه‌های صفات کمی مرتبط با یک نشانگر مولکولی، توالی نوکلئوتیدی آن نشانگر و برای نقشه‌یابی جایگاه‌های صفات کمی مرتبط با دو نشانگر مولکولی مجاور، توالی نوکلئوتیدی هر دو نشانگر مجاور یکدیگر از پایگاه‌های اطلاعاتی مربوطه استخراج شد. مکان‌یابی هر جایگاه صفت کمی براساس نقشه ژنتیکی و در سطح اطمینان ۹۵٪ انجام و از نرم‌افزار Bio Mercator برای پیش‌بینی مکان و سطح اطمینان MQTL براساس روش حداکثر احتمال استفاده شد.

نتایج: در مجموع تعداد ۱۱ MQTL ارتباط معنی‌داری را نشان دادند و بیش‌ترین تعداد جایگاه‌های صفات کمی شناسایی شده در گروه پیوستگی ٦، ۸، ۱۲ و ۱۳ قرار داشتند.

بحث و نتیجه‌گیری: نتایج نشان داد که جایگاه‌های صفات کمی هم‌مکان برای صفت مورد مطالعه وجود دارند که می‌توانند در به‌نژادی و مهندسی ژنتیک ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان به‌کار روند.

* پست الکترونیکی نویسنده مسئول:
se_lashgari@yahoo.com

تاریخ دریافت: ۳ خرداد ۱٤۰۳
تاریخ داوری: ٥ تیر ۱٤۰۳
تاریخ اصلاح: ۷ شهریور ۱٤۰۳
تاریخ پذیرش: ۳ مهر ۱٤۰۳

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

مقدمه

صفات کمی و اقتصادی در ماهیان معمولاً پیچیده بوده و بافت‌های مختلف در بروز آن‌ها درگیر هستند .با مطالعه مسیر و شبکه‌های ژنی درگیر در بافت‌های مختلف می‌توان تحلیل و درک مناسب‌تری از چگونگی بروز صفات پیچیده پلی‌ژنیک داشت. بازسازی شبکه‌های تنظیمی در شناسایی کلیه گروه‌های ژنی که به‌طور متفاوت تنظیم شده و در بافت‌های مختلف که بر محوریت غدد درون‌ریز و تولیدمثلی آبزیان واقع هستند، مؤثر است (۵). Verardo و همکاران، پیشنهاد دادند که مطالعه تنوع ژنتیکی در بین جمعیت‌های مختلف برای یک یا چند صفت بر اساس محاسبات پس از پویش ژنومی و بر پایه شبکه‌های ژنی انجام گیرد. هم‌چنین این پژوهشگران نشان دادند که محاسبات پس‌از پویش ژنومی می‌توانند سبب افزایش درک زیستی از ژن‌های مرتبط و درگیر در بروز صفات پیچیده شوند. در زیست شناسی تمامی صفات فنوتیپی که به بررسی جنبه‌های تکاملی موجودات می‌پردازند، دارای اهمیت هستند (۵۰). اما برای آبزی‌پروران، صفات خاصی که مرتبط با تولید می‌باشند از اولویت برخوردارند؛ از جمله این صفات می‌توان به سرعت رشد، رسیدگی جنسی، وزن بدن در زمان عرضه به بازار، ضریب تبدیل غذایی، مقاومت در برابر بیماری، کیفیت گوشت و سن در زمان بلوغ اشاره نمود (۲۵). امروزه از گونه قزل‌آلای رنگین‌کمان (*Oncorhynchus mykiss*) به‌عنوان یک گونه مدل در مطالعات مرتبط با ژنوم که عمدتاً بر ژنتیک سرطان، سم‌شناسی محیطی، انتقال ژن، ژنتیک تکامل و تغذیه متمرکز بوده‌اند استفاده شده است (۴۴). روز به روز استفاده از این گونه در مطالعات ژنتیک و اصلاح نژاد در حال توسعه است. در سال‌های اخیر دو کشور فرانسه و آمریکا فعالیت‌هایی را برای ایجاد بانک اطلاعات ژنتیکی بر اساس فن‌آوری توالی‌یابی انجام می‌دهند (۳۷). اخیراً نیز برخی تحقیقات اکولوژی مولکولی در ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان به مطالعات آنالیزهای پیوستگی کل ژنوم با صفات پرداخته است (۲۰، ۲۴، ۳۱، ۳۴، ۳۶). با استفاده از فناوری‌های زیستی می‌توان به بهبود صفات کمی رشد، رسیدگی جنسی، مقاومت در برابر بیماری و دیگر صفاتی که تأثیر بسیار مهمی در تولید دارند، کمک نمود. در دهه‌های اخیر، کاربرد تئوری ژنتیک کمی برای بهبود رشد ۱۰ تا ۱۹ گونه آبزی مهم در حال پرورش در برنامه‌های اصلاح‌نژادی توسعه یافته است. این مسأله تمرکز محققین را بر درک مفاهیم ژنتیکی صفات (مانند وراثت‌پذیری و همبستگی ژنتیکی) بیش‌تر نموده است (۱۵، ۴۵، ۵۲). به‌طور کلی برنامه‌های اصلاح نژادی از تئوری ژنتیک کمی نوین برای برآورد واریانس فنوتیپی صفات بهره می‌گیرند (۴۹). متخصصین ژنتیک مولکولی با تعیین ژنوتیپ قادرند به طور مستقیم نشان دهند که چگونه تنوع فنوتیپی از تنوع ژنتیکی موجود در ژنوم ماهیان ناشی می‌شود (۴۳). اکثر صفات مهم در آبزیان کمی بوده و به‌وسیله چندین ژن کنترل می‌شوند و عوامل محیطی به‌شدت روی صفات کمی تأثیر دارند. در سال‌های اخیر با توسعه نشانگرهای مولکولی DNA از قبیل RAPD، SSR، AFLP و ISSR می‌توان مکان‌های ژنی کنترل‌کننده صفات کمی را شناسایی نمود و همانند صفات تک‌ژنی به اصلاح آن‌ها پرداخت. شناسایی جایگاه‌های صفات کمی کنترل‌کننده صفات کمی می‌توانند به فهم کنترل ژنتیکی آن‌ها و توسعه استراتژی‌های گزینش با استفاده از نشانگر کمک نمایند. اگرچه مطالعات مکان‌یابی جایگاه‌های صفت کمی در آزادماهیان به‌خصوص قزل‌آلای رنگین‌کمان توسط محققین مختلف انجام گردیده است ولی این مطالعات در مقایسه با موجودات دیگر نظیر حیوانات اهلی و گیاهان محدودتر است که علت آن، محدودیت در تهیه نقشه ژنتیکی به دلیل پایین بودن سطح چندشکلی در لاین‌های مختلف قزل‌آلای رنگین‌کمان می‌باشد. لذا انجام فراتحلیل ارتباط چندشکلی بین این ژن‌ها با صفات تولیدی در قزل‌آلای رنگین‌کمان به‌منظور شناسایی ارتباط این ژن‌ها با صفات مهم اقتصادی، کاربردی و مؤثر می‌باشد. با دنبال کردن نشانگرهای پراکنده شده در ژنوم و یافتن هماهنگی آن‌ها با تنوع صفت کمی در جمعیت مورد بررسی می‌توان به جایگاه‌های صفات کمی متعدد درگیر در کنترل صفت مورد نظر دست یافت گرچه دقت این مکان‌یابی نسبتاً کم و دست‌یافتن به ژن‌های واقعی دخالت‌کننده از روی جایگاه‌های صفات کمی مشکل خواهد بود (۱۹، ۳۰). ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان دارای صفات کیفی و کمی بسیار زیادی است (۲، ۱۴، ۳۴) که هر یک از آن‌ها می‌توانند به‌صورت بالقوه مورد اصلاح نژاد قرار گیرند اما با توجه به متفاوت بودن اهمیت اقتصادی صفات و نیز طولانی بودن روش‌های اصلاح نژاد کلاسیک، فقط تعدادی از صفات باید وارد برنامه ملی ژنتیک و اصلاح نژاد ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان شوند. لذا این مطالعه با هدف فراتحلیل داده‌ها برای شناسایی جایگاه‌های ژنومی مرتبط با صفت رسیدگی جنسی انجام شد.

مواد و روش‌ها

استخراج داده‌های جایگاه صفات کمی: به‌منظور جمع‌آوری داده‌های مرتبط با صفت رسیدگی جنسی و شناسایی جایگاه آن‌ها، در مرحله نخست جستجوی جامع در تحقیقات انجام شده در ارتباط با نقشه‌یابی جایگاه صفات کمی، SNPها و SSRهای مرتبط با جایگاه صفت کمی رسیدگی جنسی در کنار دیگر انواع نشانگرها نظیر EST در پایگاه‌های مختلف نظیر Pubmed، Animal QTL، انجام شد. برای نقشه‌یابی جایگاه‌های صفات کمی مرتبط با یک نشانگر، توالی

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]
[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

نوکلئوتیدی نشانگر مولکولی (نزدیک LOD) از پایگاه‌های اطلاعاتی مربوطه استخراج شدد و علاوه بر این برای نقشه‌یابی جایگاه‌های صفات کمی مرتبط با دو نشانگر مجاور، توالی نوکلئوتیدی هر دو نشانگر مجاور یکدیگر به‌دست آمدند. تمام مقالات و پایان‌نامه‌هایی که اثر ژن‌های هورمون رشد را روی صفات مختلف در قزل‌آلای رنگین‌کمان تا سال ۱۴۰۱ مورد ارزیابی قرار داده بودند، بدون محدودیت جستجو شدند. مقالات علمی منتشر شده و پایان‌نامه‌های تحصیلات تکمیلی با استفاده از واژه‌های کلیدی رسیدگی جنسی (Maturity)، قزل‌آلای رنگین‌کمان (Rainbow trout)، چندشکلی (Polymorphism)، آلل و ژنوتیپ (Alleles and (Genotypes، تنوع ژنتیکی (Genetic diversity)، نشانگرهای ژنتیکی (Genetic markers)، ارتباط ژنتیکی (Genetic association)، صفات اقتصادی (Economic traits)، صفات تولیدی و تولیدمثلی (Production and reproduction traits)، مورد بررسی قرار گرفتند. برای جمع‌آوری داده‌های مورد نیاز از منابع و بانک‌های اطلاعاتی الکترونیکی معتبر داخل کشور همانند Iran doc، SID و Magiran، موتورهای جستجوگر Google scholar و هم‌چنین پایگاه اطلاعات علمی جهاد دانشگاهی نیز استفاده شد. مجلات معتبر انگلیسی زبان شامل Journal of Genetics ،Journal of BMC ،genomics ،Journal of Aquaculture ،Animal Genetics ،Genetics ،BMC Genetics ،Journal of Agricultural Science ،Journal of Animal Breeding and Genetics ،Scientific Reports, Science Genetics Selection Evolution نیز برای اطمینان بیش‌تر به‌صورت جداگانه جستجو شدند. برای تکمیل و گسترش داده‌ها، پایان‌نامه‌های انجام‌شده در داخل کشور نیز مورد بررسی قرار گرفتند و از اطلاعات آن‌ها نیز استفاده شد. مقالات جستجو شده براساس مجموعه‌ای از معیارهای مورد نیاز برای انجام آنالیزهای فراتحلیل جایگاه صفات کمی موردبررسی قرار گرفتند و مقالات واجد شرایط انتخاب شدند (شکل ۱). معیارهای مورد استفاده عبارت بودند از: ۱) اطلاعات جمع‌آوری شده مربوط به مقالات چاپ شده در مجلات علمی و پژوهشی معتبر و یا پایان‌نامه‌های دانشگاهی قابل ارجاع باشند. ۲) ژن‌های مرتبط با صفت رسیدگی جنسی در جمعیت‌های مورد مطالعه دارای جایگاه ژنی مشترک باشند. ۳) اثر جایگاه‌های ژنی موردنظر روی یک صفت فنوتیپی مشترک (مثلاً میزان وزن بدن) بررسی شده باشد. ۴) اطلاعات ارائه شده در بخش نتایج مقالات یا پایان‌نامه‌ها در ارتباط با اثرات ژن‌ها بر صفات اقتصادی، برای انجام فراتحلیل کافی باشند. در مجموع اطلاعاتی در این فراتحلیل گنجانده شدند که ارتباط بین چندشکلی‌های موجود در جایگاه‌های ژنی را مورد ارزیابی قرار داده بودند. این جایگاه‌های ژنی دارای بیش‌ترین تعداد پژوهش‌های انجام شده بودند که ارتباط مثبت یا منفی آن‌ها با صفت رسیدگی جنسی در ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان گزارش شده بود و هم‌چنین اطلاعات مورد نیاز برای اجرای تحقیقات فراتحلیل را نیز به‌همراه داشتند (شکل ۱).



شکل ۱: مراحل مختلف انتخاب داده‌ها جهت شناسایی جایگاه صفت کمی رسیدگی جنسی

Figure 1: Different stages of data selection to identify the locus of the quantitative trait of sexual maturity

تهیه نقشه جایگاه صفات کمی: در این مطالعه نمونه‌هایی که فراوانی آللی تعیین ژنوتیپ شده آن‌ها کم‌تر از ۹۰٪ بود، شناسایی و حذف شدند زیرا احتمال زیادی وجود داشت که خطای تعیین ژنوتیپ در آن‌ها بالا باشد. سپس نشانگرهایی که حداقل فراوانی آن‌ها کم‌تر از ۱٪ بود و هم‌چنین نشانگرهایی که نرخ تعیین ژنوتیپ شده آن‌ها در نمونه‌ها کم‌تر از ۹۰٪ محاسبه شده بود، حذف شدند. برای تست فرضیه فراتحلیل جایگاه صفات کمی (Meta-QTL) نیاز به برآورد انحراف معیار نقشه‌های جایگاه صفت کمی و در ادامه محاسبه کلاسترهای جایگاه صفت کمی طبق قانون وراثت مندلی بود. به‌منظور استخراج داده‌های صفت رسیدگی جنسی یک صفحه جداگانه در نرم‌افزار اکسل

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

تشکیل و به هر مطالعه پیش از وارد کردن داده‌ها، کد داده شد. سپس اطلاعات مربوط به هر مطالعه از جمله نام نویسندگان، مجله انتشار یافته، سال انتشار مقاله، اندازه نمونه (تعداد ماهی)، نوع چندشکلی مطالعه شده، فراوانی آللی و ژنوتیپی، انحراف معیار و خطای معیار برای گروه آزمایشی و شاهد (در صورت وجود) و میانگین حداقل مربعات صفات مورد مطالعه وارد شدند. برای جلوگیری از اشتباهات احتمالی در ثبت داده‌ها و ارزیابی مطالعات، مراحل مختلف انتخاب مطالعه، ارزیابی کلی و استخراج داده‌ها توسط نویسندگان این مقاله به صورت کاملاً مستقل انجام شد.

تجزیه و تحلیل آماری: برای آنالیز فراتحلیل جایگاه‌های صفات کمی از نسخه ۴.۲ نرم‌افزار BioMercator v.4.2 (۳) با آدرس (https://urgi.versailles.inra.fr/Tools/BioMercator-V4) برای هر کروموزوم استفاده شد. برای تعیین تعداد جایگاه صفت کمی هر کروموزوم از روش Goffinet و Gerber استفاده شد (۱۷). برای بیش‌تر از ۱۰ جایگاه صفت کمی از روش Veyrieras استفاده شد. توزیع نرمال جایگاه‌های صفت کمی مورد مطالعه با استفاده از فرمول زیر محاسبه شد (۹):

$$S_i{}^2 = \left[\frac{CLi}{2\times 1.96}\right]2$$

مقدار تابع نرمال هر جایگاه از X تا X+۰/۵ با استفاده از تابع NORMDIST (*Pi*, QTL position; *Si*, false=0) در نرم‌افزار اکسل محاسبه شد. *Pi*: مکان کرموزوم، S_i: واریانس، مقدار false=0 به احتمال تراکم هر نشانگر و تابع $P(x)$ با حداکثر احتمال جایگاه‌های صفت کمی در هر آزمایش مرتبط می‌باشد.

$$P(x,\ x+0.5)=\frac{\sum_{i=1}^{nbQTL}\int_{x}^{x+0.5}N(P_i,\ S_i^2)d(x)}{nbE}$$

$$U(x)=\frac{nbQTL/nbE}{\text{Total length of map}}\times 0.5$$

nbQTL: تعداد جایگاه‌های صفات کمی، nbE: مجموع آزمایش‌هایی که جایگاه‌های صفات کمی شناسایی شده‌اند.

جایگاه‌های صفات کمی از داده‌های ثبت شده در بانک اطلاعات ژنومی NCBI و معرفی شده توسط محققان در کشورهای مختلف جمع‌آوری می‌شوند. این داده‌ها شامل نشانگرهای متصل به جایگاه‌های صفات کمی، گروه‌های لینکاژی، نوع وراثت‌پذیری ژن‌ها براساس شاخص لگاریتمی (LOD)، logarithm of odds، میزان تنوع فنوتیپی، اثرات افزایشی و غالبیت مورد بررسی قرار می‌گیرند.

یکپارچه‌سازی نقشه‌ها براساس آزمون شبیه‌سازی: در این مرحله توالی پرایمرها که مرتبط با جایگاه‌های صفات کمی هستند از بانک ژن استخراج و مکان قرارگیری جایگاه‌های صفات کمی در هر نقشه ژنتیکی با نقشه‌های ژنتیکی استاندارد بررسی شد. در مرحله بعد هم ترازسازی پرایمرها با توالی‌های جایگاه‌های صفات کمی با استفاده از ابزار BLASTN انجام و هر نقشه برای هر کروموزوم واحد به‌دست آمد. از نسخه ۴.۲ نرم افزار Bio Mercator جهت متاآنالیز نقشه‌های جایگاه‌های صفات کمی و هم‌چنین مکان‌یابی هر جایگاه صفات کمی استفاده شد. در نهایت لینکاژ ژنتیکی کروموزوم‌ها یا گروه‌های مختلف به کمک ابزار نقشه‌یابی مقایسه‌ای برای ماهی قزل آلای رنگین‌کمان به‌دست آمد. چنان‌چه فاصله ژنتیکی بین همولوگ‌ها کم‌تر از یک سانتی‌مورگان باشد، ژن عملکردی به‌عنوان ژن کاندیدا انتخاب و ژن‌هایی که توسط جایگاه‌های صفات کمی پوشش داده می‌شوند بر اساس برنامه Perl – based شناسایی شدند.

محاسبه شاخص ژنتیکی جایگاه صفات کمی: شاخص ژنتیکی جایگاه صفات کمی با استفاده از روش‌های (۵۳، ۵۴) براساس فرمول زیر به‌دست آمد:

$$G=aajkgjgk\sum+ajgj\sum$$

G: شاخص ژنتیکی هر جایگاه، aj: اثرات افزایش هر جایگاه صفات کمی، gj: ژنوتیپ مورد انتظار هر جایگاه صفات کمی که به مکان جایگاه‌ها (j) بر روی هر کروموزوم بستگی دارد.

شاخص فنوتیپی هر صفت براساس معادله زیر محاسبه خواهد شد:

$$yi=b\sum+۰(j(۱=(m(۱+bjxij\sum+bjkxijxik+ei$$

yi: شاخص فنوتیپی هر صفت در یک جمعیت، b۰: میانگین مدل خطی، Xij: تنوع ژنوتیپی هر فرد برای هر نشانگر؛ برای نشانگرهای هموزایگوت این عدد ۱ و برای نشانگرهای هتروزایگوت ۱- در نظر گرفته خواهد شد، bj: ضریب رگرسیون هر فنوتیپ برای هر نشانگر، bjk: ضریب رگرسیون هر فنوتیپ برای نشانگرهای پیوسته، ei: ضریب اشتباه باقی‌مانده که توزیع آن برای کل نشانگرها یکسان در نظر گرفته می‌شود.

محاسبه نسبت لگاریتمی هر جایگاه (LOD) برای تعیین وجود هر جایگاه در نقاط مختلف کروموزوم با استفاده از فرمول زیر انجام شد:

$$(۰\ \sigma\ ,\mu۰yi\Delta)\ nlog\ [f_\sum=۰L$$

Δyi: جایگاه لوکوس با در نظر گرفتن اثرات افزایشی و اپیستازی در فواصل بین ژنی می‌باشد.

این معادله برای تعیین اختلاف معنی‌دار بین ژنوتیپ‌های هر جایگاه صفات کمی به‌منظور تعیین وجود اثرات اپیستازی و افزایشی جایگاه صفات کمی مورد استفاده قرار می‌گیرد.

محاسبه شاخص های ارثی و پارامترهای ژنتیکی: مدل DFREML چندصفتی برای تعیین حداکثر لگاریتم احتمال آنالیز خواهد شد (۵). درصورتی‌که واریانس شاخص‌های تابع کم‌تر از ۱۰-۹ باشد انحراف نیز در نظر گرفته می‌شود. واریانس و وراثت‌پذیری هر صفت نیز با استفاده از DFREML محاسبه می‌شود. همبستگی ژنتیکی و فنوتیپی با استفاده از مدل خطی چندمتغیره محاسبه و برای تخمین

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]
[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

روند ژنتیکی، شاخص‌های ارثی با استفاده از روش Best linear unbiased prediction با مدل تکرارپذیری انجام می‌شود.

مدل انتخاب: دو مدل Akaike information criterion (AIC) و Bayesian information criterion (BIC) برای تعیین مدل اپتیمم انتخاب می‌شوند. این دو مدل به‌دلیل نسبت احتمال مناسب‌تر و پارامترهای چندمتغیره انتخاب می‌شوند (۲۵).

$AIC = -2\log(Li) + 2ti$, and $BIC = -2\log(Li) + ti \log(v)$

ti: تعداد پارامترهای واریانس در مدل i و v= n–p تعداد درجه آزادی.

این دو معیار در هر مدل استفاده می‌شوند و فرض می‌شود مدل با شاخص پایین‌تر، مناسب‌تر است.

ژن‌های کاندید در حد فاصل جایگاه‌های صفت کمی با استفاده از پایگاه‌های زیر به‌دست آمدند.

هستی‌شناسی ژن GO: http://www.geneontology.org/

KEGG: http://www.genome.jp/kegg/

Swissprot: http://www.gpmaw.com/html/swiss-prot.html

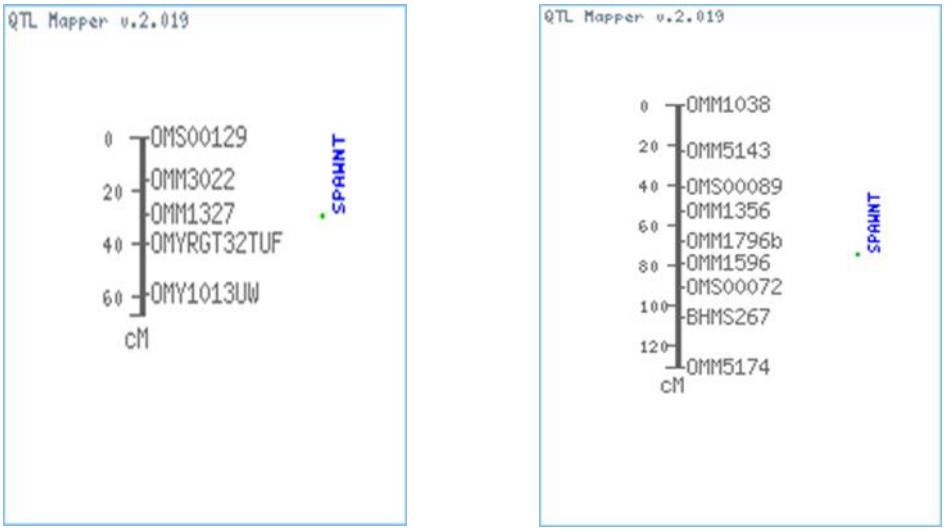
NT:https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAMblastn.PAGE

NR: https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast

در این مطالعه فراتحلیل اثرات چندشکلی ژن‌ها و ارتباط با صفت رسیدگی جنسی با استفاده از نرم‌افزار (StataCorp., LP, College Station, TX) انجام‌شد. آنالیز آماری داده‌ها برای هر متغیر پاسخ، با استفاده از مدل‌های اثرات ثابت و تصادفی برای تخمین اندازه اثر و ۹۵ درصد دامنه اطمینان اندازه اثر انجام شد. انتخاب مدل به ماهیت داده‌ها و فرضیات تحقیق بستگی دارد. در این مطالعه ابتدا داده‌ها برای هر متغیر پاسخ با استفاده از مدل‌های اثرات ثابت و تصادفی برای تخمین اندازه اثر مورد بررسی قرار گرفتند و با توجه به این‌که شاخص عدم تجانس (I2) برای همه پارامترها معنی‌دار و اندازه اثر تحقیقات با همدیگر متفاوت بود برای فراتحلیل داده‌ها از مدل اثرات تصادفی استفاده‌شد. در این مطالعه تمام متغیرهای پاسخ به‌صورت داده‌های پیوسته بودند. تاکنون پنج روش اصلی برای انجام فراتحلیل ارائه‌شده‌است که شامل یکی کردن اندازه‌اثر، ارزش P-value، رتبه، شمارش آراء و یکی کردن مستقیم می‌باشند. روش پایه‌ای فراتحلیل بر پایه یکی کردن اندازه اثر است. در مطالعه حاضر اندازه اثر برای داده‌های مختلف به‌صورت تفاوت میانگین استاندارد شده (SMD) محاسبه شد. با توجه به مقدار عدم تجانس محاسبه شده (I2)، استفاده از مدل اثرات تصادفی برای انجام متاآنالیز صحیح‌تر می‌باشد زیرا این مدل اثرات مدیریت، واریانس بین ماهیان و سایر تفاوت‌های موجود در اجرای هر مطالعه که با اثرات تیمار آزمایشی تداخل می‌کنند را در نظر می‌گیرد. تفاوت میانگین وزن داده شده برای هر متغیر پاسخ برای گزارش میانگین خام مقدار هر پاسخ محاسبه شد. نمودار جنگلی با استفاده از دستور "metan"رسم شد تا بتوان تفاوت میانگین استاندارد شده مربوط به هر متغیر را مشاهده کرد. در این‌نمودار هر مربع نشان‌دهنده میانگین اندازه اثر هر مقایسه است و خط افقی در هر مربع نشان‌دهنده دامنه اطمینان ٪۹۵ اندازه اثر می‌باشد.

نتایج

جایگاه‌های مرتبط با صفت رسیدگی جنسی با استفاده از روش‌های نقشه‌یابی مورد آنالیز قرار گرفتند (شکل‌های ۲ تا۹ و جدول ۱).

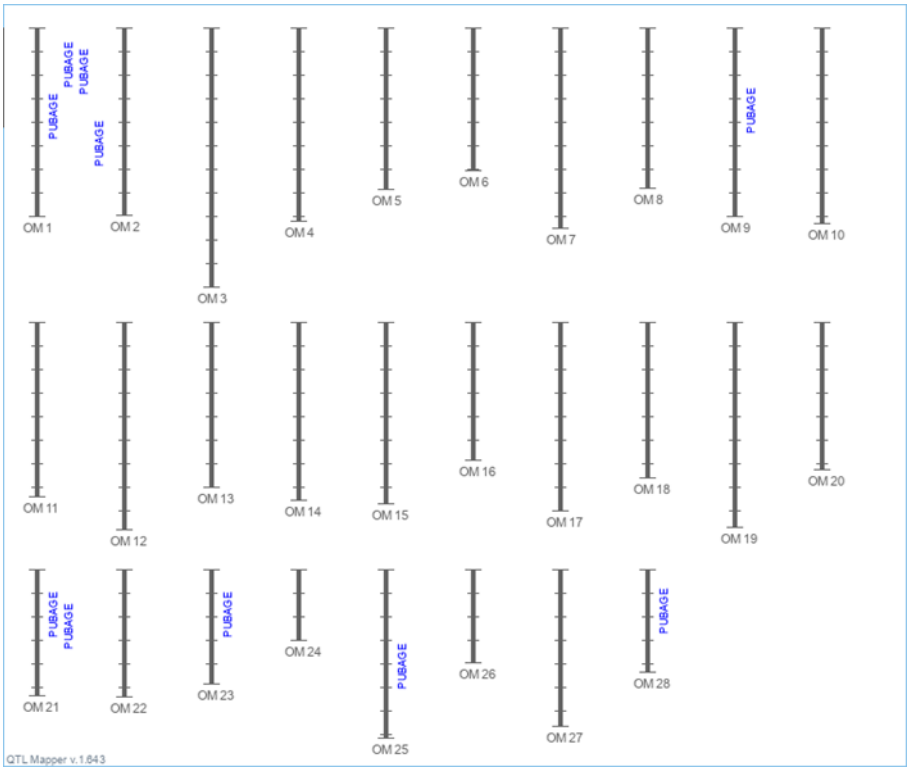


شکل ۲: نقشه جایگاه‌های صفت رسیدگی جنسی بر روی کروموزوم‌های شماره ۱۴ و ۲۸ ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 2: Map of sexual maturation trait loci on chromosomes 14 and 28 of rainbow trout

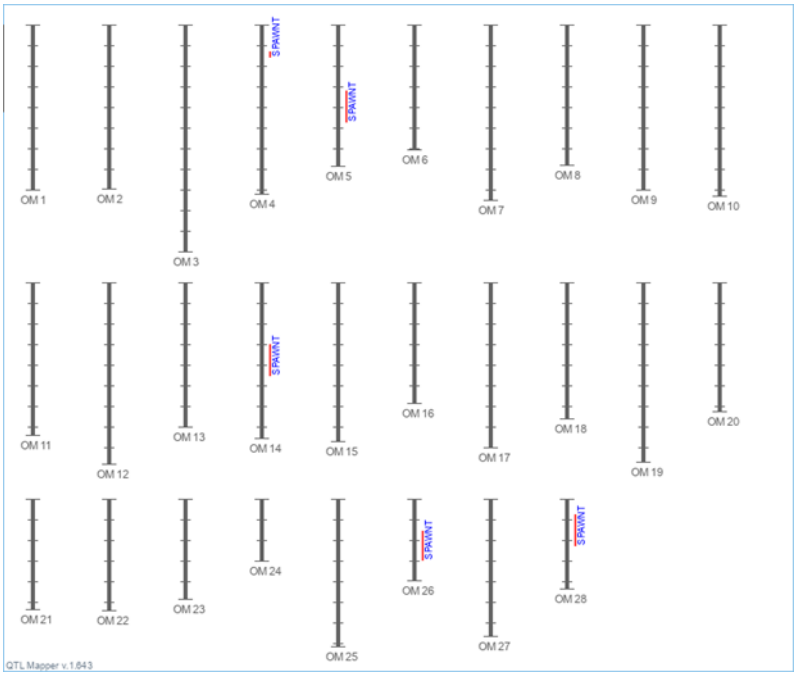
[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]



شکل ۳: نقشه جایگاه‌های صفت رسیدگی جنسی ماهیان ماده قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 3: Map of sexual maturation trait loci in female rainbow trout

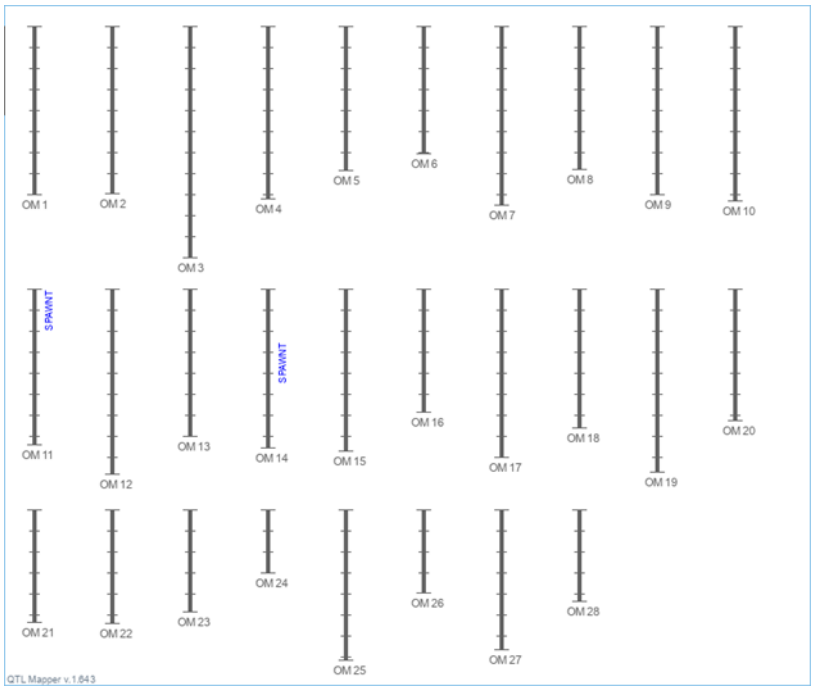


شکل ۴: نقشه جایگاه‌های صفت زمان رسیدگی جنسی ماهیان مولد ماده قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 4: Map of trait loci for sexual maturity of female rainbow trout spawners

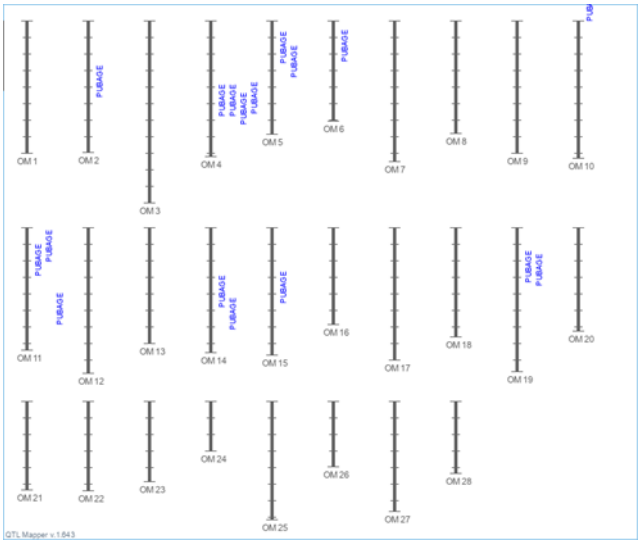
[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]



شکل ۵: نقشه جایگاه‌های صفت زمان رسیدگی جنسی ماهیان ماده ۴ ساله قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 5: Map of trait loci for sexual maturity in 4-year-old female rainbow trout

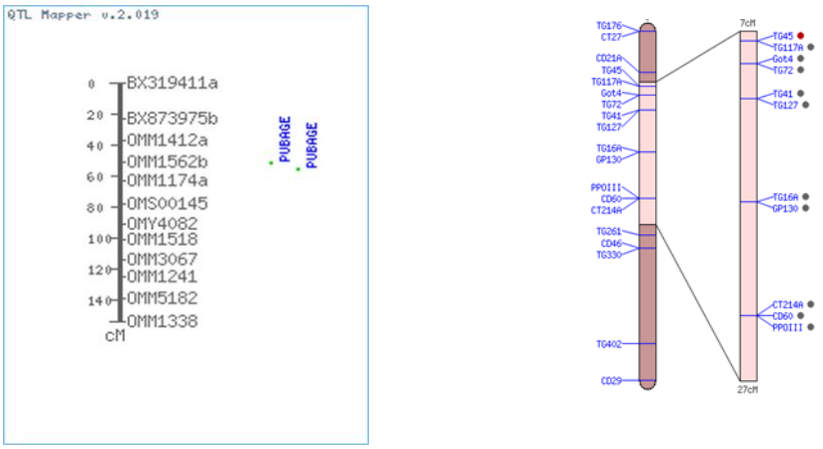


شکل ۶: نقشه جایگاه‌های صفت رسیدگی جنسی ماهیان نر قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 6: Map of sexual maturation trait loci in male rainbow trout

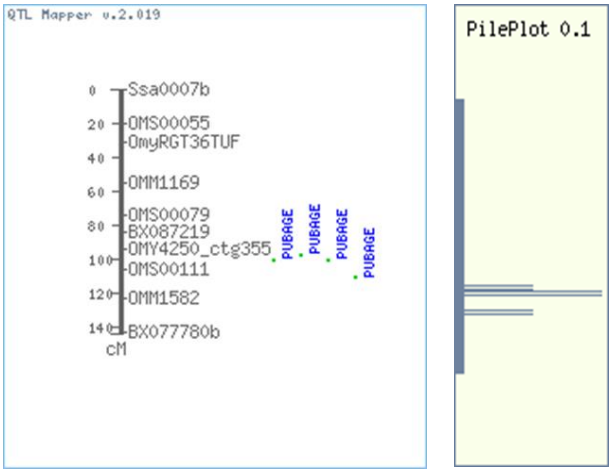
[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]



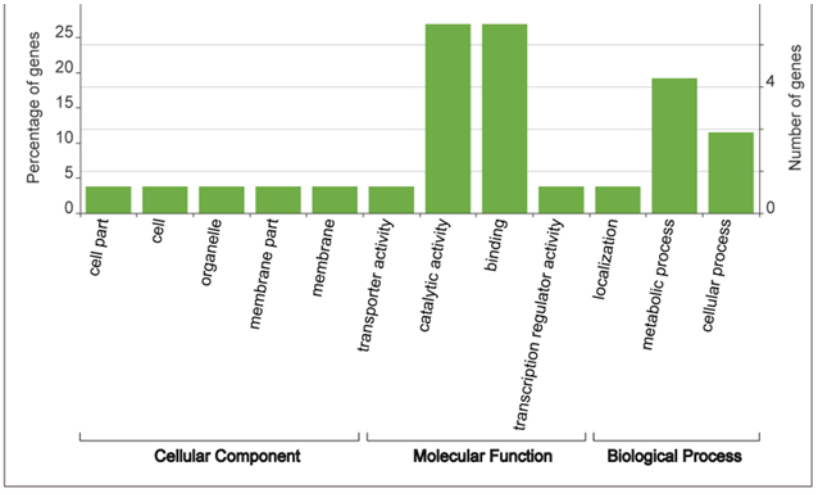
شکل ۷: نقشه جایگاه‌های صفت رسیدگی جنسی بر روی کروموزوم شماره ۲ ماهیان نر قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 7: Map of sexual maturation trait loci on chromosome number 2 of male rainbow trout



شکل ۸: نقشه جایگاه‌های صفت رسیدگی جنسی بر روی کروموزوم شماره ۴ ماهیان نر قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 8: Map of sexual maturation trait loci on chromosome 4 of male rainbow trout



شکل ۹: انتولوژی ژن‌های مرتبط با صفت رسیدگی جنسی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان

Figure 9: Ontology of genes associated with sexual maturation trait of rainbow trout

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

جدول ۱: جایگاه‌های صفات کمی برای مطالعات صفات تولید مثلی و رسیدگی جنسی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان

Table 1: Quantitative trait loci for studies of reproductive traits and sexual maturation of rainbow trout

گروه لینکاژ	سال	Position at -1LOD	QTL سطح اطمینان	پیک ژن				LOD آستانه	
			Gene loci at -1LOD	PPVE[f]	جایگاه سانتی مورگان cM	مارکرهای SNP	PPVE[f]	در سطح لینکاژ	در سطح ژنوم
		(-2LOD)	(-2LOD)	(LODmax)[g]			(LOD)[g]		
	2008	29.03-47.1 (23.26-53.06)	(9572h, 6616m), 5351e,	8.2 (2.41)	34.1	5351e	4 (3.01)	3.41	4.1
2	2008	38.10-62.51 (31.10-82.97)	(5351e), 5488i, 9027f, 6517i, 10129, 7398f, (3713d, 10659-2)	5.6 (3.55)	52.56	12531e	3.3 (3.41)	3.08	6.31
4	2004	0.0-19.22 (0.0-26.03)	9780a, 6706p1, 10378, (3673, Contig-839-121, 16369a)	8.4 (3.42)	15.07	10378	7.4 (3.79)	3.01	5.56
	2005	19.94-28.03 (0.0-35.16)	(9780a, 6706, 10378, 3673), Contig-839-121, 16369a (5775)	9.9 (3.38)	23.03	16369a	10.9 (3.95)	2.89	4.38
	2004	44.02-71.72 (44.02-84.22)	Contig-605-491, 3056e, 4632, 10378, 6706p1, 12753e, (3673, 16369a)	6.2 (3.24)	66.73	10378	6.2 (3.15)	3	5.45
	2005	67.54-83.22 (49.23-88.78)	(Contig-605-491, 3056e, 4632, 10378, 6706p1), 12753e, 3673, 16369a, (5775)	10.7 (3.59)	75.96	16369a	9.9 (3.55)	3.03	4.25
	2007	18.01-48.51 (0-52.51)	(b54k, 10193e, 14265a, 7005e, b140m, 10438f, 9693v3, 4045h, 4613k, 650e) 1529e	4.8 (3.46)	45.51	1529e	3.7 (3.39)	2.93	5.28
	2004	84.26-102.25 (84.26-111.61)	90012, (4073)	7.56 (3.66)	97.8	90012	6.9 (3.52)	2.93	4.38
	2004	134.56-162.31 (127.56-173.24)	90012, (4073, 8438, Contig-3655-401)	7.8 (3.37)	154.04	90012	6.4 (3.27)	3.18	4.28
	2004	162.31-173.24 (140.56-173.24)	(90012, 4073), Contig-448-294, 8438, Contig-3655-401	7.1 (3.35)	173.24	Contig-3655-401	7.1 (3.35)	3	5.22
6	2007	54.52-61.21 (51.89-65.95)	2510b, 11390a	10.6 (5.44)	54.52	2510b	9.8 (5.26)	2.88	4.4
	2007	42.50-54.5 (42.50-62.05)	2510f, 2654e	12.2 (6.41)	42.5	2510f	12.2 (6.41)	2.89	6.59
	2007	21.85-52.05 (14.53-61.05)	2510f, sb16M, 2654e	3.7 (3.14)	45.28	sb16Mh	3.6 (3.1)	3.02	4.44
	2007	99.45-112.68 (97.45-16.68)	10797-4, 6718e, 6922b	5.6 (5.46)	102.68	6922b	5.1 (5.43)	2.88	4.4
	2007	74.24-84.73 (70.74-89.73)	(15170g, 8398m, 6647e), 6718e, 6922a, 7178a, 10049e	5.4 (5.66)	78.7	6922a	5.4 (5.66)	2.89	6.64
9	2006	133.03-55.46 (125.03-195.13)	7115c, 11157f, 9524a, 6899a, (4312c, 4370j)	7.7 (4.68)	151.86	11157f	7.7 (4.68)	2.78	4.29
	2006	125.96-143.41 (120.26-145.41)	6899e, (4370e)	11.6 (10.04)	125.96	6899e	12.2 (9.56)	3.12	4.22
	2010	165.57-195.13 (133.03-195.13)	(7115c, 11157f, 9524a, 6899a, 4312c, 4370j) 3053b	9.5 (3.7)	195.13	3053b	9.8 (3.67)	2.86	4.17
	2010	129.41-152.01 (116.26-152.01)	(6899e) 1667e, 6769e, 9620t1	5.3 (3.29)	152.01	9620t1	4.3 (3.29)	3	4.5
10	2010	99.26-123.98 (99.26-130.97)	7736b, 5437a, 1686c, 2871a (8228m, 4148e, 5731j)	3.9 (2.62)	107.06	5437a	3.9 (2.61)	2.37	4.4
	2010	72.64-83.03 (66.68-94.54)	(13366f, 7914h, 7235e), 7736e (10998e, 4348f)	3.6 (3.79)	80.39	7736e	3.5 (3.78)	2.5	6.44
12	2005	3.90-26.34 (0.0-43.97)	(Contig-2685-179), Contig-126-147, 6202, 7636p2, sb01 (6581)	16.4 (3.33)	16.3	7636p2	16.4 (3.33)	3.17	4.41
	2010	12.44-37.12 (5.21-42.94)	(7562c, 7636p2) 6581a, 8739j	5.7 (3.22)	25.92	6581a	4.3 (3.14)	3.02	4.29
	2006	16.34-29.62 (10.53-35.62)	(7717f), 10300f, 8739j	5.5 (3.5)	18.9	6581f	5.5 (3.5)	3.16	4.5
	2007	1.75-21.10 (0.0-80.08)	(9861k, 3364v1, 7670e) 10027-3, 5167j, 7636p2, 7562b, 7717f, sb51e, 5290k, b19g,11945e)	3.1 (3.01)	8.56	7636p2	2.9 (2.95 ns)	2.98	4.1
	2014	33.12-50.05 (27.12-52.75)	sb29b, sb06i, 3947e, 1720a, 7849a, 2470e, (8895b)	3.35 (4.42)	42.94	sb29b	4.4 (4.42)	2.96	4.17
	2014	31.12-50.05 (27.12-56.75)	sb29b, sb06i, 3947e, 1720a, 7849a, 2470e	6.3 (5.53)	45.79	1720a	6.3 (5.53)	3.07	4.16
	2012	21.62-53.99 (3.23-63.21)	(5167j, 7636p2, 7562b, 7717f, 6581f,(sb51e)	4.6 (3.16)	38.99	sb06f	2.8 (3.02)	2.9	6.44
	2015	33.62-58.21 (26.62-61.21)	sb06f, sb51e	6.8 (4.93)	54.21	sb51e	4.9 (4.67)	2.98	4.1
	2014	38.62-60.21 (25.62-63.21)	sb06f, sb51e	8 (6.01)	54.21	sb51e	6.4 (5.89)	2.96	4.25
15	2015	5.59-33.64 (0.0-39.71)	(7400e, 90001e) 7602a, 6105j, 8339b, 7414p1, 6340e (9953e)	3.11 (3.6)	19.07	8339b	3.3 (3.54)	2.9	5.68

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

بحث

در طی سال‌های اخیر استفاده از روش فراتحلیل جایگاه‌های صفات کمی جهت شناسایی ارتباط کلی ژن‌های مختلف روی صفات مهم اقتصادی در گیاهان، حیوانات و آبزیان بسیار مورد توجه قرار گرفته است (۹، ۱۰، ۱۱، ۱۹، ۲۲، ۴۲، ۴۸، ۵۲). امروزه بیش‌ترین پیشرفت ژنتیکی در ذخایر پرورشی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان در جهان از طریق اصلاح نژاد کلاسیک ایجاد شده است اما به‌کارگیری روش‌های فناوری نوین به‌ویژه روش‌های مولکولی نظیر شناسایی جایگاه‌های صفات کمی به کمک روش‌های توالی‌یابی نسل جدید (NGS) در برنامه‌های تکثیر و پرورش ماهیان می‌تواند کمک مؤثری به برنامه بهبود ژنتیکی این ذخایر نماید (۱۸، ۲۷، ۳۸، ۳۹). در مطالعه حاضر صحت پیش‌بینی‌های اثر جایگاه‌های صفات کمی مرتبط با صفت رسیدگی جنسی در برنامه انتخاب به کمک نشانگر (MAS) با استفاده از توزیع آماری نرمال و یکنواخت گاما آنالیز شد. جایگاه‌های صفات کمی ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان از پایگاه داده مرکز ملی اطلاعات بیوتکنولوژی (NCBI) و پایگاه داده جایگاه صفات کمی حیوانات (Animal QTLdb) استخراج و به‌صورت تصادفی در سطح ژنوم توزیع و اثر جایگزینی هر کدام براساس توزیع‌های آماری بررسی شد. دوره نسبتاً محدود رسیدگی تخمک از خصوصیات مهم برخی از ماهیان سردآبی می‌باشد (۲۹). به‌عنوان مثال ماهیان ماده در یک بازه زمانی یک الی دو هفته تخم‌ریزی نموده درحالی‌که ماهیان مولد نر ممکن است بیش از یک دوره اسپرم تولید نمایند. این زمان‌بندی ممکن است مانعی برای تولید تخم چشم‌زده در ماهیان پرورشی از جمله قزل‌آلای رنگین‌کمان باشد. بنابراین دستکاری زمان تخم‌ریزی جهت افزایش دوره زمانی تولید تخم اهمیت بسیار مهمی در بسیاری از گونه‌های پرورشی از جمله کاد (۳۵)، باس‌دریایی (۸)، هالیبوت (۲۱ و آزادماهیان (۶ و ۱۳) دارد. به‌گزینی مصنوعی برای زمان تخم‌ریزی در آزادماهیان نظیر ماهی آزاد کوهو (۳۲) پاسخ‌های مناسبی را به همراه داشته است. هم‌چنین کار مشابهی در قزل‌آلای رنگین‌کمان به‌صورت موفقیت‌آمیز دنبال و باعث افزایش تولید گامت برای نژادهای مختلف شد (۴۱، ۴۴). آنالیز مولدین ماده تنوع آللی بالایی را در جایگاه‌های ریزماهواره بین مولدین ماده زود و دیررس در یک فصل به‌صورت هم‌زمان نشان‌داد (۱). هم‌چنین مطالعات جایگاه‌های صفات کمی نشان داد که نشانگرهای مولکولی با تنوع زمان تخم‌ریزی در یک فصل در نژادهای مختلف ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان ارتباط معنی‌داری دارند (۲۶). هم‌مکانی جایگاه‌های صفات کمی عمده برای دیگر صفات نظیر سرعت رشد لارو (۱۹، ۳۴، ۴۰، ۴۶) و سن بلوغ جنسی (۱۹) بر روی نواحی مشابهی از کروموزوم‌ها مشخص شده است که عمدتاً مربوط به کروموزوم شماره ۵ می‌باشد و نشان‌دهنده این است که انتخاب به‌کمک نشانگر برای صفت زمان تخم‌ریزی ممکن است تغییراتی در دیگر صفات در نتیجه ارتباط ژنتیکی ایجاد نماید. در این مطالعه، در مجموع تعداد ۱۱ MQTL ارتباط معنی‌داری را نشان دادند و بیش‌ترین تعداد جایگاه‌های صفات کمی شناسایی شده در گروه پیوستگی ۶، ۸، ۱۲ و ۱۳ قرار داشتند. نتایج نشان داد که جایگاه‌های صفات کمی هم‌مکان برای صفت مورد مطالعه وجود دارند که می‌توانند در به‌نژادی و مهندسی ژنتیک ماهی قزل‌آلای رنگین کمان به‌کار روند. نتایج مطالعه حاضر با مقایسه جایگاه‌های صفات کمی مختلف که یک مرور سیستماتیک و فراتحلیل مولکولی برای ارتباط بین چندشکلی جایگاه‌های ژنی و ژن‌های مختلف با صفت رسیدگی جنسی بود، نشان داد که بین چندشکلی و صفت مورد نظر ارتباط معنی‌دار وجود دارد و این جایگاه‌ها می‌توانند در نژادهای مختلف قزل‌آلای رنگین‌کمان مورد آزمایش قرار گیرند.

نتیجه‌گیری: در این مطالعه بررسی اثر برخی از ژن‌های بزرگ اثر بر صفات مهم اقتصادی در ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان به‌روش فراتحلیل جایگاه‌های صفات کمی بود. انتظار می‌رود که با ترکیب اطلاعات حاصل از تحقیقات مستقل به‌روش فراتحلیل بتوان اطلاعات جامع‌تر از اثر واقعی ژن‌های کاندیدا روی صفات فنوتیپی مختلف به‌دست آورد. نتایج این مطالعه در مجموع نشان داد که برخی از جایگاه‌های صفات کمی در گونه قزل‌آلای رنگین‌کمان با صفت رسیدگی جنسی در ارتباط هستند. بنابراین با توجه به این‌که انجام آنالیزهای فراتحلیل جایگاه‌های صفات کمی اطلاعات جامع‌تر و با قدرت آماری بالاتری نسبت به اطلاعات حاصل از تحقیقات مستقل فراهم می‌آورد اجرای تحقیقات مشابه برای ژن‌های بزرگ‌اثر دیگر به‌خصوص در ارتباط با صفات رشد، ضریب چاقی، مقاومت در برابر بیماری‌های باکتریایی و ویروسی در ماهی قزل‌آلای رنگین‌کمان پیشنهاد می‌شود.

منابع

1. **Allen, M.S., Ferguson, M.M. and Danzmann, R.G., 2014.** Molecular markers for variation in spawning date in a hatchery population of rainbow trout *(Oncorhynchus mykiss*). *Marine Biotechnology*. 16(3): 289-298. https://doi.org/10.1007/s10126-013-9547-7
2. **Ando, H. and Urano, A., 2005.** Molecular regulation of gonadotropin secretion by gonadotropin releasing hormone in salmonid fishes. *Zoological Science*. 22(4): 379-389. https://doi.org/10.2108/zsj.22.379
3. **Arcade, A., Labourdette, A., Falque, M., Mangin, B. and Chardon, F., 2004.** Bio Mercator: integrating genetic maps and QTL towards discovery of candidate genes. *Bioinformatics*. 20: 2324-2326. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bth230
4. **Barbosa-Cánovas, G.V., Medina-Meza, I., Candoğan, K. and Bermúdez-Aguirre, D., 2014.** Advanced retorting, microwave assisted thermal sterilization

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]
[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

(MATS), and pressure assisted thermal sterilization (PATS) to process meat products. *Meat science*. 98(3): 420-434. https://doi. org/10.1016/j.meatsci.2014.06.027

5. **Boldman, K.G., Kriese, L.A., Van Vleck, L.D., Van Tassell, C.P. and Kachman, S.D., 1995.** A manual for use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances. US Department of Agriculture. Agricultural Research Service. 114 p.
6. **Bromage, N., Randall, C., Davies, B., Thrush, M., Duston, J., Carillo, M. and Zanuy, S., 1993.** Photoperiodism and the control of reproduction and development in farmed fish. *Aquaculture: fundamental and applied research*. 43: 81-102. https://doi.org/10. 1029/CE043p0081
7. **Canovas, S., Ivanova, E., Romar, R., García-Martínez, S., Soriano-Ubeda, C., García-Vázquez, F.A., Saadeh, H., Andrews, S., Kelsey, G. and Coy, P., 2017.** DNA methylation and gene expression changes derived from assisted reproductive technologies can be decreased by reproductive fluids. *Elife*. 6: e23670. https://doi.org/10. 7554/eLife.23670
8. **Carrillo, M., Bromage, N., Zanuy, S., Serrano, R. and Prat, F., 1989.** The effect of modifications in photoperiod on spawning time, ovarian development and egg quality in the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*. 81(3-4): 351-365. https://doi.org/10.1016/0044-8486(89) 90159-2
9. **Chardon, F., Virlon, B., Moreau, L., Falque, M., Joets, J., Decousset, L., Murigneux, A. and Charcosset, A., 2004.** Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome. *Genetics*. 168: 2169-2185: https://doi.org/10.1534/genetics.104.032 375
10. **Danan, S., Veyrieras, J.B. and Lefebvre, V., 2011.** Construction of a potato consensus map and QTL meta analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *BMC Plant Biology*. 11: 16. https://doi.org/10.1186/1471-22 29-11-16
11. **Drew, R.E., Schwabl, H., Wheeler, P.A. and Thorgaard, G.H., 2007.** Detection of QTL influencing cortisol levels in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*. 272(1): S183-S194. https://doi.org/10.1016/ j.aquaculture.2007.08.025
12. **Easton, A.A., Moghadam, H.K., Danzmann, R.G. and Ferguson, M.M., 2011.** The genetic architecture of embryonic developmental rate and genetic covariation with age at maturation in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology*. 78(2): 602-623. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02881.x
13. **Gall, G.A. and Neira, R., 2004.** Genetic analysis of female reproduction traits of farmed coho salmon (*Oncorhyncus kisutch*). *Aquaculture*. 234(1-4): 143-154. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.01.029
14. **Gharbi, K., Gautier, A., Danzmann, R.G., Gharbi, S., Sakamoto, T., Høyheim, B., Taggart, J.B., Cairney, M., Powell, R., Krieg, F. and Okamoto, N., 2006.** A linkage map for brown trout (*Salmo trutta*): chromosome homeologies and comparative genome organization with other salmonid fish. *Genetics*. 172(4): 2405-2419. https://doi.org/10.1534/genetics.105.048330
15. **Gjerde, B., 1986.** Growth and reproduction in fish and shellfish. *Aquaculture*. 57(1-4): 37-55. https://doi.org/10. 1016/0044-8486(86)90179-1
16. **Gjerde, P.F., Block, J. and Block, J.H., 1986.** Egocentrism and ego resiliency: Personality characteristics associated with perspective-taking from early childhood to adolescence. *Journal of Personality and Social Psychology*. 51(2): 423.
17. **Goffinet, B., and Gerber, S., 2000.** Quantitative trait loci: a meta-analysis. *Genetics*. 155: 463-473. https://doi.org/ 10.1093/genetics/155.1.463
18. **Guo, J., Li, C., Teng, T., Shen, F., Chen, Y., Wang, Y., Pan, C. and Ling, Q., 2018.** Construction of the first high-density genetic linkage map of pikeperch (*Sander lucioperca*) using specific length amplified fragment (SLAF) sequencing and QTL analysis of growth-related traits. *Aquaculture*. 497: 299-305. https://doi.org/10. 1016/j.aquaculture.2018.07.047
19. **Haidle, L., Janssen, J.E., Gharbi, K., Moghadam, H.K., Ferguson, M.M. and Danzmann, R.G., 2008.** Determination of quantitative trait loci (QTL) for early maturation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Mar Biotechnol.* 10(5): 579-592. https://doi.org/10.1007/s1012 6-008-9098-5
20. **Hale, M.C., Thrower, F.P., Berntson, E.A., Miller, M.R. and Nichols, K.M., 2013.** Evaluating adaptive divergence between migratory and nonmigratory ecotypes of a salmonid fish, *Oncorhynchus mykiss*. G3: Genes, Genomes. *Genetics*. 3(8): 1273-1285. https://doi.org/10. 1534/g3.113.006817
21. **Holmefjord, I., Gulbrandsen, J., Lein, I., Refstie, T., Léger, P., Huse, I., Harboe, T., Sorgeloos, P., Olsen, Y., Bolla, S. and Reitan, K.I., 1993.** An intensive approach to Atlantic halibut fry production. *Journal of the World Aquaculture Society*. 24(2): 275-284. https://doi.org/10. 1111/j.1749-7345.1993.tb00016.x
22. **Hao, Z., Li, X., Liu, X., Xie, C., Li, M., Zhang, D. and Zhang, S., 2010.** Meta-analysis of constitutive and adaptive QTL for drought tolerance in maize. *Euphytica.* 174: 165-177. https://doi.org/10.1007/s10681-009-0091-5
23. **Hohenlohe, P.A., Day, M.D., Amish, S.J., Miller, M.R., Kamps-Hughes, N., Boyer, M.C., Muhlfeld, C.C., Allendorf, F.W., Johnson, E.A. and Luikart, G., 2013.** Genomic patterns of introgression in rainbow and westslope cutthroat trout illuminated by overlapping paired-end RAD sequencing. *Molecular ecology*. 22(11): 3002-3013. https://doi.org/10.1111/mec.12239
24. **Hohenlohe, P.A., Amish, S.J., Catchen, J.M., Allendorf, F.W. and Luikart, G., 2011.** Next-generation RAD sequencing identifies thousands of SNPs for assessing hybridization between rainbow and westslope cutthroat trout. *Molecular ecology resources*. 11: 117-122. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02967.x
25. **Jensen, M., 2001.** Value Maximization, Stakeholders Theory and the Corporate Objective Function. *Journal of Applied Corporate Finance*. 14: 8-21. https://doi.org/10. 1111/j.1745-6622.2001.tb00434.x
26. **Leder, E.H., Danzmann, R.G. and Ferguson, M.M., 2006.** The candidate gene, clock, localizes to astrong spawning time quantitative trait locus region in rainbow trout. *J Hered*. 97: 74-80. https://doi.org/10.1093/jhered/ esj004.
27. **Liu, Y., Wang, H., Wen, H., Shi, Y., Zhang, M., Qi, X., Zhang, K., Gong, Q., Li, J., He, F., Hu, Y. and Li, Y., 2020.** First high-density linkage map and QTL fine mapping for growth-related traits of spotted sea bass (*Lateolabrax maculatus*). *Marine Biotechnology*. 22: 526-538. https://doi. org/10.1007/s10126-020-09973-4
28. **Kearsey, M. and Pooni, H.S., 1996.** The genetical analysis of quantitative traits. London: Chapman and Hall.
29. **Migaud, H., Davie, A. and Taylor, J.F., 2010.** Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species. *Journal of Fish Biology*. 76: 27-68. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649. 2009.02500.x
30. **Moghadam, H., Poissant, J., Fotherby, H., Haidle, L., Ferguson, M. and Danzmann, R., 2007.** Quantitative

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]

wide association analysis with a 50K transcribed gene SNPChip identifies QTL affecting muscle yield in rainbow trout. *Frontiers in* Genetics. 9(387): 387. https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00387.

43. **Shultz, F.T., 1986.** Developing a commercial breeding program. *Aquaculture*. 57: 65-76. https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90181-X

44. **Siitonen, L. and Gall, G.A.E., 1989.** Response to selection for early spawn date in rainbow trout, Salmo gairdneri. *Aquaculture*. 78(2): 153-161. https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90029-X

45. **Sonesson, A.K., 2007.** Within-family marker-assisted selection for aquaculture species. *Genetics Selection Evolution*. 39: 301-317. https://doi.org/10.1186/1297-9686-39-3-301

46. **Sundin, K., Brown, K.H., Drew, R.E., Nichols, K.M., Wheeler, P.A. and Thorgaard, G.H., 2005.** Genetic analysis of a development rate QTL in backcrosses of clonal rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*. 247(1-4): 75-83. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.054

47. **Thorgaard, G.H., Bailey, G.S., Williams, D., Buhler, D.R., Kaattari, S.L., Ristow, S.S., Hansen, J.D., Winton, J.R., Bartholomew, J.L., Nagler, J.J. and Walsh, P.J., 2002.** Status and opportunities for genomics research with rainbow trout. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 133(4): 609-646. doi: 10.1016/s1096-4959(02)00167-7

48. **Trijatmiko, K.R., Prasetiyono, J., Thomson, M.J., Cruz, C.M.V., Moeljopawiro, S. and Pereira, A., 2014.** Meta-analysis of quantitative trait loci for grain yield and component traits under reproductive-stage drought stress in an upland rice population. *Molecular Breeding*. 34: 283-295. Doi: 10.1007/s11032-013-0012-0

49. **Vandeputte, M., Kocour, M., Mauger, S., Dupont-Nivet, M., De Guerry, D., Rodina, M., Gela, D., Vallod, D., Chevassus, B. and Linhart, O., 2004.** Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture*. 235(1-4): 223-236. https://doi. org/10.1016/j.aquaculture.2003.12.019.

50. **Verardo, L.L., Lopes, M.S., Wijga, S., Madsen, O., Silva, F.F., Groenen, M.A.M., Knol, E.F., Lopes, P.S. and Guimarães, S.E.F., 2016.** After genome-wide association studies: Gene networks elucidating candidate genes divergences for number of teats across two pig populations. *Journal of Animal Science.* 94(4): 1446-1458. doi: 10.2527/jas.2015-9917

51. **Veyrieras, J.B., Goffinet, B. and Charcosset, A., 2007.** MetaQTL: a package of new computational methods for the meta-analysis of QTL mapping experiments. *BMC Bioinformatics.* 8: 49. https://doi.org/10.1186/1471-2105.8-49

52. **Wang, N., Ingersoll, C.G., Dorman, R.A., Brumbaugh, W.G., Mebane, C.A., Kunz, J.L. and Hardesty, D.K., 2014.** Chronic sensitivity of white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to cadmium, copper, lead, or zinc in laboratory water-only exposures. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 33(10): 2246-2258. https://doi.org/10.1002/etc.2641

53. **Whittaker, J.C., Thompson, R. and Visscher, P.M., 1996.** On the mapping of QTL by regression of phenotype on marker-type. *Heredity*. 77(1): 23-32. https://doi.org/10.1038/hdy.1996.104

54. **Zeng, Z.B., 1994.** Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics*. 136(4): 1457-1468. https://doi.org/10.1093/genetics/136.4.1457

trait loci for body weight, condition factor and age at sexual maturation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): comparative analysis with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Molecular Genetics* and *Genomics*. 277: 647-661. https://doi.org/10.1007/s00438-007-0215-3

31. **Narum, S.R., Buerkle, C.A., Davey, J.W., Miller, M.R. and Hohenlohe, P.A., 2013.** Genotyping-by-sequencing in ecological and conservation genomics. *Molecular ecology.* 22(11):.2841. https://doi.org/10.1111/mec.12350

32. **Neira, R., Díaz, N.F., Gall, G.A., Gallardo, J.A., Lhorente, J.P. and Alert, A., 2006.** Genetic improvement in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). II: Selection response for early spawning date. *Aquaculture.* 257(1-4): 1-8. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.03.001

33. **Nichols, K.M., Young, W.P., Danzmann, R.G., Robison, B.D., Rexroad, C., Noakes, M., Phillips, R.B., Bentzen, P., Spies, I., Knudsen, K. and Allendorf, F.W., 2003.** A consolidated linkage map for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Animal genetics*. 34(2): 102-115. https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2003.00957.x

34. **Nichols, K.M., Edo, A.F., Wheeler, P.A. and Thorgaard, G.H., 2008**. The genetic basis of smoltification-related traits in *Oncorhynchus mykiss*. *Genetics*. 179(3): 1559-1575. https://doi.org/10.1534/genetics.107.084251

35. **Norberg, B., Brown, C.L., Halldorsson, O., Stensland, K. and Björnsson, B.T., 2004.** Photoperiod regulates the timing of sexual maturation, spawning, sex steroid and thyroid hormone profiles in the Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquaculture*. 229(1-4): 451-467. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00393-4

36. **Ostberg, C.O., Hauser, L., Pritchard, V.L., Garza, J.C. and Naish, K.A., 2013.** Chromosome rearrangements, recombination suppression, and limited segregation distortion in hybrids between Yellowstone cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii bouvieri*) and rainbow trout (*O. mykiss*). *BMC genomics*. 14(1): 570. https://doi.org/10. 1186/1471-2164-14-570

37. **Palti, Y., Gao, G., Miller, M.R., Vallejo, R.L., Wheeler, P.A., Quillet, E., Yao, J., Thorgaard, G.H., Salem, M. and Rexroad 3rd, C.E., 2014.** A resource of single-nucleotide polymorphisms for rainbow trout generated by restriction-site associated DNA sequencing of doubled haploids. *Molecular Ecology Resources*. 14(3): 588-596. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12204

38. **Peng, W., Xu, J., Zhang, Y., Feng, J., Dong, C., Jiang, L., Feng, J., Chen, B., Gong, Y., Chen, L. and Xu, P., 2016.** An ultra-high density linkage map and QTL mapping for sex and growth-related traits of common carp (*Cyprinus carpio*). *Scientific reports*. 6(1): 26693. https:// doi.org/10.1038/srep26693

39. **Qiu, W., Liu, S., Chen, J., Hu, L., Wu, M. and Yang, M., 2016.** The primary culture of carp (*Cyprinus carpio*) macrophages and the verification of its phagocytosis activity. *In Vitro Cell Dev Biol Anim*. 52: 10-19. doi: 10.1007/s11626-015-9942-7

40. **Robison, B.D., Wheeler, P.A., Sundin, K., Sikka, P. and Thorgaard, G.H., 2001.** Composite interval mapping reveals a major locus influencing embryonic development rate in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Heredity*. 92(1): 16-22. https://doi.org/10.1093/jhered/92. 1.16

41. **Sadler, S.E., McLeod, D., Mckay, L.R., Moccia, R.D., 1992.** Selection for early spawning and repeatability of spawn date in rainbow trout. *Aquaculture.* 100: 103.

42. **Salem, M., Al-Tobasei, R., Ali, A., Lourenco, D., Gao, G., Palti, Y., Kenney, B., Leeds, T.D., 2018.** Genome

[Downloaded from www.journalaer.com on 2026-11-15]

[DOI: 10.22034/aer/1.4.93]