

روش های مختلف آمیزش و کاربرد آنها

انتخاب برای صفاتی با توارث ساده

انتخاب برای صفاتی با توارث ساده آسان است. کافی است که فقط تعداد جایگاه‌ها، تعداد آلل در هر جایگاه، نحوه بروز آلل‌ها (اینکه غالبیت کامل، غالبیت جزئی و ... دارند)، و ژنوتیپ‌ها یا ژنوتیپ‌های ممکن والدین را بدانیم. سامانه‌های آمیزش برای صفاتی با توارث ساده بسیار آسان است. با دانستن اطلاعات مذکور، می‌توان تعیین کرد که چه ترکیبات آمیزشی ژنوتیپ‌های مطلوب در نتایج ایجاد می‌کنند.

تلاقی برگشتی مکرر برای وارد کردن یک آلل

گاهی نیاز به وارد کردن آلل یا آلل‌های ویژه موجود در یک جمعیت به جمعیت دیگر است. مثلاً، وقتی برای نخستین بار در دهه‌ی ۱۹۶۰ و ۱۹۷۰ نژادهای گاو گوشتی اروپایی، که اکثراً قرمزرنگ هستند، به آمریکای شمالی وارد شدند، بسیاری پرورش دهندگان آمریکای شمالی تمایل به ایجاد سویه‌های سیاه خالص از این نژادها پیدا کردند، این کار به معنی وارد کردن آلل غالب سیاه (B) به این نژادهاست که بطور طبیعی ایجاد نشده است. سامانه آمیزشی استفاده شده برای انجام این کار نوعی تلاقی برگشتی مکرر (Repeated backcrossing or introgression) است.

وقتی از تلاقی برگشتی مکرر برای وارد کردن یک آلل ویژه استفاده می‌شود، جمعیت فاقد آلل را (جمعیت ۱) با جمعیت دارنده آن آلل (جمعیت ۲) تلاقی می‌دهند. نسل‌های متوالی نتاج با جمعیت ۱ تلاقی برگشتی (Backcrossing) داده می‌شوند، و جایگزین‌های آمیخته از فقط افراد ناقل آلل مطلوب انتخاب می‌شوند. پس از چندین نسل، تقریباً تمام ژن‌های جمعیت به جمعیت ۱ مربوط خواهند بود، اما ژن مطلوب از جمعیت ۲ (و تعداد کمی ژن‌های پیوسته) تحت تأثیر انتخاب حفظ خواهند شد. در این هنگام، به تلاقی برگشتی بیشتری نیاز نیست و آمیزش‌ها را می‌توان درون جمعیت جدید انجام داد. اگر آلل مطلوب غالب است، نیازمند به انتخاب مداوم برای پایین نگه داشتن فراوانی آلل مغلوب نیاز هستیم. گاه تلاقی برگشتی مکرر استفاده شده برای وارد کردن یک آلل در جمعیت را با گردینگ آپ اشتباه گرفته می‌شود. گردینگ آپ (Grading up) یا بعضاً تاپ گراسینگ (Top-crossing) نامیده می‌شود، شامل تلاقی‌های برگشتی مکرر است، اما در آن برای انتخاب یک آلل ویژه تلاشی نمی‌شود.

گردینگ آپ سامانه آمیزش است که برای تبدیل یک جامعه از یک نژاد به نژاد دیگر با تلاقی در نسل‌های متوالی ماده‌های حاصل از نژاد نخست با نرهای نژاد دوم طراحی می‌شود.

استراتژی‌های جفتگیری براساس عملکرد حیوان: جفتگیری تصادفی و جور شده

سامانه آمیزش را می‌توان به عنوان مجموعه‌ای از قوانین برای تصمیم‌گیری جهت آمیزش تعریف کرد. بنابراین، هیچ محدودیتی برای تعداد سامانه‌های آمیزشی ممکن وجود ندارد. باین حال، فقط استراتژی‌های آمیزش کلی معدودی وجود دارد. برخی از آنها براساس عملکرد حیوان هستند.

استراتژی‌های آمیزش انفرادی

Random Mating

جفتگیری تصادفی

جفتگیری تصادفی سامانه‌های آمیزش است که در آن جفته‌ها به طور تصادفی انتخاب می‌شوند. در جفتگیری تصادفی به معنای واقعی، همه‌ی آمیزش‌های ممکن شانس برابری دارند. برای انجام آمیزش تصادفی، اصلاحگری با دید آماری با استفاده از یک جدول اعداد تصادفی به هر حیوان ماده شماره‌ای را اختصاص می‌دهد، سپس ماده‌هایی با کمترین اعداد تصادفی را به یک نر و ماده‌هایی با اعداد تصادفی بزرگتر قرار گرفته در طبقه بعدی را به نر دیگر اختصاص می‌دهند و به همین ترتیب ادامه می‌یابد.

گاهی اوقات آمیزش تصادفی را با انتخاب تصادفی اشتباه گرفته می‌شود. اشتباه این است که تصور می‌شود پرورش دهنده‌ای که آمیزش‌ها را به طور تصادفی انجام می‌دهد برای آمیزش از یک روش کاملاً اختیاری استفاده می‌کند، که در آن هیچ تصمیمی در مورد آمیزش و انتخاب گرفته نمی‌شود. آمیزش تصادفی هیچ ارتباطی به انتخاب ندارد. گروهی از افراد انتخاب شده با شدت بالا می‌توانند به طور تصادفی آمیزش کنند. آمیزش تصادفی می‌تواند یک فن سنجیده و به دقت انتخاب شده برای آمیزش باشد و یا چنین نباشد. همانگونه که قبلاً توضیح داده شد، اگر روش BLUP برای ارزیابی نرها استفاده شود غیر تصادفی بودن آمیزش‌ها نگران‌کننده نیست چون مدل‌های BLUP بهتر می‌توانند آمیزش غیرتصادفی را در نظر بگیرند.

Assortative mating

آمیزش جور شده

آمیزش جور شده آمیزش افراد مشابه (آمیزش جور شده مثبت) یا افراد غیرمشابه (آمیزش جور شده منفی) است. «مشابه» در این متن معمولاً به معنی داشتن عملکرد مشابه در مورد یک صفت یا مجموعه‌ای از صفات است. هر استراتژی آمیزش که تصادفی نیست با توجه به عملکرد یا عملکرد مورد انتظار ضرورتاً نوعی آمیزش جور شده است. آمیزش جور شده مشکل‌تر از آمیزش تصادفی است. انجام آمیزش جور شده نیازمند

رکوردهای عملکردی، پیش بینی های ژنتیکی یا سایر معیارهای آمیزش است. حیوانات باید رتبه بندی شوند هرچند که کار ساده ای نیست، به ویژه وقتی چندین صفت در نظر گرفته شوند.

Positive Assortative Mating

آمیزش جور شده مثبت

آمیزش بلندترین نرها با بلندترین ماده ها، یا آمیزش نرهایی با بیشترین EPD با ماده های با EPD بالای مشابه مثالهایی از آمیزش جور شده مثبت هستند. آمیزش جور شده مثبت به معنی آمیزش بزرگترین با بزرگترین، کوچکترین با کوچکترین، سریعترین با سریعترین و به همین ترتیب است.

آمیزش جور شده مثبت نسبت به آمیزش تصادفی در نسل نتاج تنوع ژنتیکی و فنوتیپی بیشتری را ایجاد می کند. یکنواختی معمولاً برای پرورش دهندگان ارزشمند است، بنابراین افزایش تنوع فنوتیپی که توسط آمیزش جور شده مثبت ایجاد می شود به طور طبیعی برای این استراتژی یک عیب محسوب می شود. البته افزایش تنوع ژنتیکی از دیدگاه انتخاب مفید است. هر قدر تنوع ژنتیکی بیشتر باشد میزان پیشرفت ژنتیکی سریعتر است. از این رو آمیزش جور شده مثبت روشی برای تسریع تغییر ژنتیکی از طریق افزایش تنوع ژنتیکی است.

برخی اصلاحگران از این استراتژی برای افزایش تنوع ژنتیکی استفاده می کنند. آنها برای افزایش احتمال ایجاد یک فرزند حقیقتاً برتر، بهترین نرها را با بهترین ماده ها آمیزش می دهند. آنها از آمیزش جور شده مثبت برای تولید افرادی با بیشترین عملکرد استفاده می کنند. اگر این افراد نر باشند بسیار بهتر است، آنها می توانند تأثیر بیشتری بر نسل بعد بگذارند.

اگر هدف اصلاحی تغییر میانگین عملکرد یک جمعیت است آمیزش برای تولید بهترین افراد اهمیت دارد. مثلاً، اگر هدف اصلی یک برنامه اصلاح نژاد گاو شیری افزایش تولید شیر باشد پس آمیزش پرتولیدترین گاوهای ماده با نرهای دارای بیشترین تفاوت های پیش بینی شده برای تولید شیر روش معقولی است. از طرف دیگر، اگر سطح حد واسطی از عملکرد بهینه بوده و یکنواختی در حول و حوش آن بهینه مهم باشد، آمیزش جور شده مثبت نامناسب است. مثلاً اگر اندازه حد واسط تخم مرغ بهینه باشد آمیزش مرغها و خروسهایی با بیشترین ارزش اصلاحی برای صفت اندازه تخم مرغ معقول نیست.

Negative Assortative Mating

آمیزش جور شده منفی

آمیزش بلندترین نرها با کوتاهترین ماده ها یا آمیزش نرهایی با بیشترین EPD با ماده هایی با EPD کم نمونه هایی از آمیزش جور شده منفی هستند. آمیزش جور شده منفی یعنی آمیزش بزرگترین با کوچکترین،

کوچکترین با بزرگترین، سریعترین با کندترین و به همین ترتیب. همانطور که آمیزش جور شده مثبت تنوع ژنتیکی و فنوتیپی را در نسل نتاج افزایش می‌دهد، آمیزش جور شده منفی تنوع را کاهش می‌دهد.

آمیزش جور شده منفی راهبرد مناسبی برای تسریع در تغییر ژنتیکی جهت دار نیست. کاهش تنوع ژنتیکی پاسخ به انتخاب را کاهش می‌دهد. ولی، اگر هدف افزایش یکنواختی فنوتیپی در حول و حوش مقدار بهینه ی حد واسط باشد این استراتژی آمیزش مفید است. در مثال مربوط به مرغ تخمگذار، خروس‌هایی با ارزش اصلاحی بالا برای اندازه تخم مرغ با مرغ‌های تولید کننده تخم مرغ‌های کوچک آمیزش داده می‌شوند (یا برعکس) که به نسبت بیشتری از مرغ‌های تخمگذار، تخم مرغ‌هایی با اندازه متوسط تولید می‌کنند. آمیزش جور شده منفی بهترین راه ایجاد افراد حد واسط است. برخی آمیزش‌های جور شده منفی را می‌توان آمیزش اصلاح کننده (Corrective mating) در نظر گرفت. این آمیزش‌ها چنان طراحی می‌شوند که نقایص یکی از والدین یا هر دو والد در نتاجشان اصلاح شوند. اگر مادیاں مطلوب شما مفصل خرگوش داسی شکل (خمیدگی زیاد در پاهای عقبی) داشته باشد این نقص را می‌توان با آمیزش این مادیاں با نریان دارای مفصل خرگوشی کم انحنا (خمیدگی بسیار کم در پاهای عقبی) تا حدود زیادی جبران کرد. آمیزش تصحیح کننده مثالی از آمیزش با هدف تکمیل کنندگی (Complementary) است که در آن عملکرد کلی فرزندان حاصل از آمیزش افرادی با ارزش‌های اصلاحی متفاوت اما مکمل بهبود می‌یابد. خروسی با ارزش اصلاحی بالا برای اندازه تخم مرغ مکمل مرغی است که تخم مرغ‌هایش بسیار کوچک‌اند. این مثال‌های مربوط به خاصیت تکمیل کنندگی برای یک صفت در مورد ترکیبی از صفات نیز مهم هستند. مثلاً آمیزش میش‌هایی که پشم کم ولی بسیار با کیفیت تولید می‌کنند با قوچهایی که پشم بیشتر با کیفیت کمتر تولید می‌کنند بره‌هایی ایجاد می‌کند که پشمی با کیفیت و وزن قابل قبول تولید می‌کنند. انواع مختلف گوسفند یکدیگر را باتوجه به هر دو صفت کامل می‌کنند. خاصیت تکمیل کنندگی، چه شامل یک صفت و چه چندین صفت باشد، ناشی از ترکیب ارزش‌های اصلاحی است. خاصیت تکمیل کنندگی «مخلوط شدن و جور شدن» ارزش‌های اصلاحی است طوری که عملکرد کلی یک فرد از عملکرد والدینش برتر باشد.

استراتژی‌های آمیزش بر مبنای رابطه شجره‌ای: پرورش خویشاوندی و پرورش غیرخویشاوندی

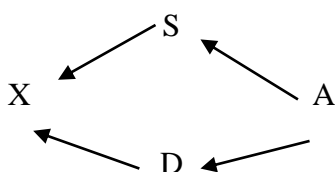
دو نوع دیگر استراتژی، پرورش خویشاوندی و پرورش غیرخویشاوندی، نه بر مبنای عملکرد بلکه بر مبنای روابط شجره‌ای هستند.

Inbreeding

پرورش خویشاوندی

به طور کلی، پرورش خویشاوندی آمیزش خویشاوندان است، از آنجا که بسیاری از حیوانات یک جمعیت تاحدودی خویشاوندند، تعریف کامل‌تر پرورش خویشاوندی آمیزش افرادی است که از میانگین جمعیت خویشاوندتراند. پرورش خویشاوندی اثرات زیادی دارد، ولی اثر اصلی و مهم آن‌ها افزایش هموزیگوسیتی است که همان افزایش تعداد جایگاه‌های هموزیگوت در افراد هم خون و افزایش فراوانی ژنوتیپ‌های هموزیگوت در یک جمعیت هم خون می‌باشد. شجره زیر را در نظر بگیرید، حیوان X هم خون است زیرا والدینش (D و S) ناتنی هستند و جد مشترکی (Common ancestor) بنام فرد A دارند. چون X از طریق پدر و مادرش نسخه‌های همسانی از یک آلل موجود در A را به ارث برده است آمیزش خویشاوندی احتمال هموزیگوت شدن X برای آن آلل و نیز برای هر کدام از دیگر ژن‌های A را افزایش می‌دهد. پس می‌توان دید که هم‌خونی نسبت جایگاه‌هایی را که در آن فردی هموزیگوت است افزایش و نسبت جایگاه-هایی را که فرد در آن هتروزیگوت است کاهش می‌دهد.

در این خصوص جدول ۱۷-۱ کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام را مطالعه نمایید.



اثرات پرورش خویشاوندی

-پروپوتنسی

یکی از پیامدهای افزایش هموزیگوسیته ناشی از پرورش خویشاوندی پروپوتنسی (propotency) بیشتر در افراد هم خون است. افرادی را پروپوتنت گویند که عملکرد فرزندان‌شان به طور ویژه‌ای مشابه خودشان و (یا) به طور ویژه‌ای یکنواخت است. از آنجایی که افراد هم خون نسبت به افراد غیرهم خون جایگاه‌های

هتروزیگوت کمتری دارند، نمی‌توانند انواع بسیار مختلفی از گامت‌ها را ایجاد کنند. در نتیجه سبب تنوع کمتر زیگوت‌ها و نهایتاً تنوع کمتر نتاج می‌گردد. به عنوان مثال فرضی، فرد هم‌خونی را که در ۳ جایگاه از ۴ جایگاه تأثیرگذار بر یک صفت هموزیگوت است با فرد غیرهم‌خونی مقایسه کنید که فقط در یکی از ۴ جایگاه هموزیگوت است.

ژنوتیپ هم‌خون: AABbCCdd

ژنوتیپ غیرهم‌خون: AaBbCCDd

گامت‌های ممکن حاصله از ژنوتیپ هم‌خون عبارتند از:

ABCd

AbCd

گامت‌های ممکن حاصله از ژنوتیپ غیرهم‌خون عبارتند از:

ABCD	AbCD	aBCD	abCD
ABCd	AbCd	aBCd	abCd

بدیهی است که فرد هم‌خون گامت‌های منحصر به فرد کمتر و در نتیجه زیگوت‌های منحصر به فرد کمتری نسبت به فرد غیرهم‌خون تولید می‌کند. مثال فقط برای چهار جایگاه بیان شده ولی همان اصول برای تعداد بسیار بیشتری جایگاه، که معمول صفات پلی ژنتیک است، نیز برقرار می‌باشد. اگر جایگاه‌های هموزیگوت فردی عمدتاً آلل‌های غالب داشته باشند فرد هم‌خون با احتمال بیشتری پریوتنت است. پس فرزندان این فرد حداقل یک آلل غالب در هر کدام از این جایگاه‌ها خواهند داشت. در صورت غالبیت کامل، اثر این جایگاه‌ها در نتاج، صرف‌نظر از اینکه چه ژن‌هایی توسط والد دیگر رسیده است، همانند والد پریوتنت خواهد بود. آنگاه نتاج به یکدیگر و والد شباهت بیشتری خواهند داشت.

-افزایش امکان بروز آلل‌های مغلوب زیانبار

دومین پیامد پرورش خویشاوندی بروز آلل‌های مغلوب زیانبار با اثرات عمده می‌باشد. اگرچه نقائص ایجادشده توسط آلل‌های مغلوب در جوامع هم‌خون تظاهر می‌یابد ولی پرورش خویشاوندی آلل‌های مغلوب زیانبار ایجاد نمی‌کند، آن‌آلها باید از قبل در جمعیت وجود داشته باشند. پرورش خویشاوندی صرف‌نظر از اینکه آیا ترکیبات هموزیگوت تازه تشکیل آلل‌های مغلوب یا غالب دارند صرفاً هموزیگویی را افزایش می‌دهد. بنابراین احتمال هموزیگوت شدن آلل‌های مغلوب زیانبار و بروز آنها را افزایش می‌دهد.

پرورش خویشاوندی بیان آلل‌های مغلوب زیانبار را افزایش می‌دهد که خود یک مشکل است. اما استفاده از پرورش خویشاوندی همراه با انتخاب برای حذف آلل‌های معیوب مغلوب از جمعیت امکانپذیر است. در اینحالت درون یک جمعیت کوچک پرورش خویشاوندی انجام شده و به طور مداوم علیه آلل‌های نامطلوب انتخاب انجام می‌شود به امید اینکه، با تکیه بر شانس، افزایش هموزیگوسی ایجاد شده توسط پرورش خویشاوندی به تثبیت آلل‌های مغلوب مطلوب و حذف آلل‌های مغلوب زیانبار بیانجامد.

Inbreeding depression

-افت هم‌خونی

بروز آلل‌های مغلوب زیانبار با اثرات عمده، به ویژه ژن‌های کشنده و نیمه کشنده پیامد بسیار مشهود پرورش خویشاوندی است که مثالی از اثر هم‌خونی بر برخی صفات با توارث ساده می‌باشد. تاثیر بیان آلل‌های مغلوب نامطلوب بر صفات پلی ژنیک کمتر مشهود است. این ژنها اثرات انفرادی کوچکی دارند ولی وقتی که باهم در نظر گرفته شوند به طور قابل توجهی عملکرد را کاهش می‌دهند این پدیده به افت هم‌خونی معروف است.

افت هم‌خونی و برتری آمیخته گری (Hybrid vigor) یا هتروزیس (Heterosis) دو حالت یک پدیده هستند. به طور ساده افت هم‌خونی ارزش نامطلوب ترکیب ژنی و هتروزیس ارزش مطلوب ترکیبی ژنی است. افت هم‌خونی ناشی از افزایش هموزیگوسی به دلیل پرورش خویشاوندی توأم با بیان آلل‌های مغلوب نامطلوب به صورت هموزیگوت است. هتروزیس حاصل افزایش هتروزیگوسی ناشی از پرورش غیرخویشاوندی و پوشانده شدن بیان آلل‌های نامطلوب مغلوب در ترکیبات هتروزیگوت است.

چون افت هم‌خونی و هتروزیس تابعی از ارزش ترکیبی ژن هستند از این رو نمی‌توانند به ارث برسند. فرزند حاصل از جفت گیری بین دو فرد بسیار هم خون ولی غیرخویشاوند که از افت هم‌خونی رنج می‌برند اصلاً هم خون نبوده و درحقیقت درجه بالایی از هتروزیس را نشان می‌دهد. به طور مشابه، فرزندان حاصل از جفت گیری بین دو فرد غیر هم خون ولی خویشاوند نزدیک که هتروزیس قابل توجهی دارند هم خون بوده و ممکن است نشانه‌های افت هم‌خونی را نشان دهند. افت هم‌خونی و هتروزیس از طریق توارث در جامعه باقی نمانده بلکه از طریق سامانه‌های جفتگیری طراحی شده برای تأثیرگذاری بر هموزیگوسی و هتروزیگوسی باقی می‌مانند. افت هم‌خونی و هتروزیس نه تنها تحت تأثیر تعداد نسبی جایگاه‌های هموزیگوت و هتروزیگوت تأثیرگذار بر یک صفت است، بلکه تحت تأثیر درجه غالبیت بروز یافته در هر جایگاه نیز می‌باشد.

در این خصوص جدول ۱۷-۲ کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام را مطالعه نمائید.

یک فرض اساسی این تئوری توضیح دهنده هتروزیس و افت هم‌خونی این است که آلل‌های مغلوب عموماً نامطلوب بوده یا حداقل مطلوبیت کمتری از آلل‌های غالب دارند. اگر چنین نباشد، بیان آلل‌های مغلوب سودمند خواهد بود و عملکرد با پرورش خویشاوندی بهبود و با پرورش غیرخویشاوندی کاهش می‌یابد. درحقیقت، اکثر آلل‌های مغلوب نسبت به آللهای غالب مطلوبیت کمتری دارند و دلیل آن احتمالاً به نیروهای تکاملی مربوط است. آلل‌های غالب مطلوب بر آلل‌های مغلوب مطلوب مزیت انتخابی دارند. در چندین نسل نخست پس از ایجاد آلل‌های جدید (جهش)، فراوانی این آللهای ضرورتاً کم است. در فراوانی‌های کم، اکثر این آللهای در هتروزیگوت‌ها قرار دارند. آلل‌های غالب در هتروزیگوت‌ها بیان می‌شوند، و انتخاب فراوانی‌های ژنی آلل‌های غالب مطلوب را افزایش و فراوانی‌های ژنی آلل‌های غالب نامطلوب را کاهش می‌دهد. به عبارت دیگر، آلل‌های مغلوب در هتروزیگوت‌ها بروز نمی‌یابند. بنابراین فشار کمی‌ برای کاهش یا افزایش فراوانی‌های آلل‌های مغلوب وجود دارد. نتیجه کلی اینکه مشارکت آلل‌های مغلوب مطلوب بسیار آسانتر از آلل‌های مغلوب با مطلوبیت برابر در جامعه است. غالبیت آلل‌های مطلوب نتیجه تکامل است. این تاحدودی توضیح می‌دهد که چرا صفات مرتبط با سازگاری (Fitness) بیشترین میزان هتروزیس و افت هم‌خونی را نشان می‌دهند، این صفات در ارتباط با توانایی حیوان برای زنده ماندن و تولیدمثل هستند. انتخاب طبیعی هزاران سال بر این صفات عمل کرده است. در نتیجه بسیاری آلل‌های مطلوب که بر صفات سازگاری اثر می‌گذارند درجه زیادی از غالبیت را نشان می‌دهند که سبب هتروزیس و افت هم‌خونی بیشتر می‌شود. صفات سازگاری و دیگر صفاتی که به مقدار زیادی هتروزیس و افت هم‌خونی را بروز می‌دهند وراثت پذیری کمی دارند (البته نه همیشه). برعکس، صفاتی با وراثت پذیری بالا مانند صفات مرتبط با ساختار اسکلتی هتروزیس و افت هم‌خونی کمتری را نشان می‌دهند. اگر به اجزاء مدل ژنتیکی توجه کنیم ملموس است:

$$P=\mu+BV+GCV+E$$

صفاتی که هتروزیس و افت هم‌خونی زیادی را بروز می‌دهند شدیداً تحت تأثیر اثرات غالبیت (یعنی اثرات ترکیبی ژن) قرار می‌گیرند. بنابراین عملکرد حیوان قویاً با ارزش ترکیبی ژن مرتبط است. و اگر عملکرد ارتباط بسیار نزدیکی با ارزش ترکیبی ژن داشته باشد، با احتمال بسیار کمی (حداقل به طور نسبی) به ارزش اصلاحی وابسته است. بنابراین ارتباط بین عملکرد و ارزش اصلاحی ضعیف است، به عبارت دیگر، وراثت پذیری کم است. از طرف دیگر، صفاتی که هتروزیس یا افت هم‌خونی کمی را بروز داده یا اصلاً بروز نمی‌دهند به مقدار بسیار کم تحت تأثیر اثرات ترکیبی ژن هستند. عملکرد در این صفات با احتمال بسیار بیشتری با ارزش اصلاحی مرتبط است تا ارزش ترکیبی ژن. یعنی، احتمالاً وراثت پذیری این صفات بیشتر است.

ضریب هم‌خونی

Inbreeding coefficient

مقدار هم‌خونی در یک فرد با ضریب هم‌خونی (F_X) اندازه‌گیری می‌شود. به عبارت دقیق، ضریب هم‌خونی احتمال این است که هر دو آلل یک جایگاه در فرد، همسانی اجدادی (Identical by descent) باشند. دو آلل موجود در یک جایگاه فرد همسانی اجدادی هستند در صورتی که نسخه‌های آلل منفردی باشند که از جد مشترک والدین فرد به ارث رسیده است. بنابراین حالت همسانی اجدادی متفاوت از هموزیگوت بودن است. زن‌های هموزیگوت عملکرد یکسان و احتمالاً ساختار شیمیایی یکسان دارند. گاهی اوقات به آنها مشابه در حالت (Alike in state) گفته می‌شود. ولی ضرورتاً نسخه‌هایی از یک آلل منفرد اجدادی نیستند. آلل‌های دارای همسانی اجدادی، حالت مشابه دارند ولی آلل‌های مشابه در حالت، ممکن است دارای همسانی اجدادی باشند یا نباشند. چون ضریب هم‌خونی یک احتمال است، از صفر در حیوانات غیرهم‌خون تا ۱ در حیواناتی با حداکثر هم‌خونی، یا ۰ تا ۱۰۰ درصد تغییر می‌کند. فردی با ضریب هم‌خونی ۰/۲۵ را ۲۵٪ هم‌خون می‌گویند. به این معنی است که در یک جایگاه معین فرد، به احتمال ۰/۲۵ دو آلل همسانی اجدادی دارند، پس می‌توان انتظار داشت که ۲۵٪ جایگاه‌های فرد دارای جفت آلل‌های با همسانی اجدادی هستند. بنابراین می‌توان ضریب هم‌خونی را به عنوان نسبت محتمل جایگاه‌های یک فرد تعریف کرد که آلل‌هایی با همسانی اجدادی دارند.

نسبت جایگاه‌های یک فرد که آلل‌های هموزیگوت دارند، درمقایسه با نسبت جایگاه‌های دارنده آلل‌های همسانی اجدادی، همیشه بزرگتر از ضریب هم‌خونی فرد است. همه حیوانات، حتی افراد غیرهم‌خون، جفت آلل‌های هموزیگوت دارند. بنابراین در نسبتی از جایگاه‌های همه حیوانات آلل‌های مشابه در حالت (هموزیگوت نه همسانی اجدادی) وجود دارد. چون جایگاه‌های هموزیگوت هر دو نوع همسانی اجدادی و مشابه حالت را در بر می‌گیرند، نسبت جایگاه‌های فرد که هموزیگوت هستند ضرورتاً بزرگتر از نسبت جایگاه‌هایی است که همسانی اجدادی می‌باشند.

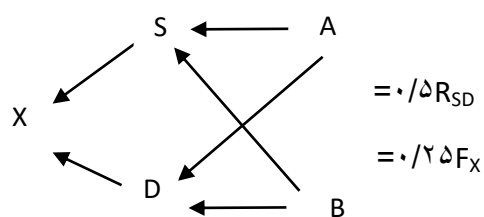
ضریب خویشاوندی راییت

Wrights coefficient of relationship

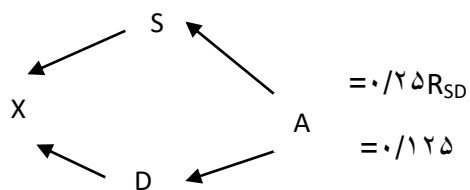
مقدار هم‌خونی یک فرزند از روی میزان خویشاوندی بین والدینش تعیین می‌شود. از این رو اغلب مایل به دانستن میزان خویشاوندی دو فرد هستیم. ارتباط شجره‌ای با ضریب خویشاوندی راییت (R_{XY}) اندازه‌گیری می‌شود که از نام ژنتیکدان آمریکایی سیوال راییت گرفته شده است. ضریب راییت همانند ضریب هم‌خونی تعریف می‌شود. این نسبت احتمال همسانی اجدادی آلل‌های دو فرد است. به طور نسبی، ضریب راییت از صفر برای افراد کاملاً غیرخویشاوند تا ۱ برای دوقلوهای همسان متغیر است.

ضریب خویشاوندی رایت را می‌توان به عنوان همبستگی بین ارزشهای اصلاحی دو فرد تعریف کرد که صرفاً به دلیل خویشاوندی آنها می‌باشد. چون خویشاوندان ژن‌هایی مشترک و بنابراین اثرات مستقل ژنی مشترک دارند لذا انتظار داریم به طور متوسط ارزش اصلاحی شان مشابه یا حداقل مشابه تر از ارزش اصلاحی افراد غیرخویشاوند باشد. ضریب رایت آن شباهت را به صورت همبستگی اندازه گیری می‌کند. نمودارهای برداری زیر چندین جفت گیری معمول را نشان می‌دهند. در کنار هر آمیزش ضریب هم‌خونی فرزند حاصل (F_x) و ضریب رایت مربوط به خویشاوندی والدین (R_{SD}) ذکر شده است. هرچقدر رابطه‌ی شجره‌ای بین والدین نزدیکتر باشد، هم‌خونی در نتاج بیشتر است. در این مثالها ضریب هم‌خونی فرزند دقیقاً نصف ضریب خویشاوندی والدین است. این وضعیت اغلب اوقات، ولی نه همیشه، صادق است. اگر حداقل یکی از والدین خودش هم خون باشد، ضریب هم‌خونی فرزند ممکن است تا حدودی بیشتر از نصف ضریب خویشاوندی والدین باشد. آمیزش نشان داده در انتهای سمت راست شکل آمیزش افراد هم‌خون ولی غیرخویشاوند است. اگرچه والدین هم‌خون‌اند ولی چون غیرخویشاوند هستند نتاج آنها هم‌خون نیست. هر والد جفت آلل‌های همسانی اجدادی دارد ولی اگر والدینش هیچ جد مشترکی نداشته باشند هیچ راهی وجود ندارد که نتاج جفت آلل‌های همسان داشته باشند. این مثال نشان می‌دهد که چگونه می‌توان با یک آمیزش افراد غیرخویشاوند هم‌خونی را کاهش داد و یا از بین برد.

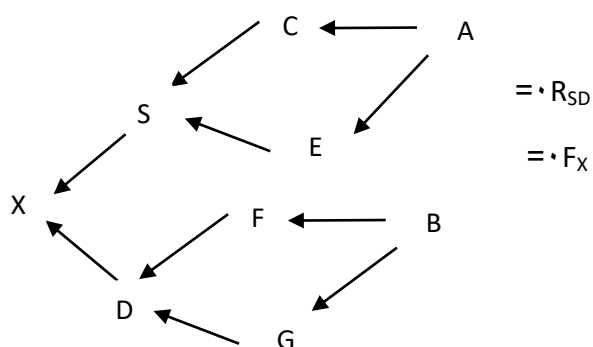
آمیزش تنی



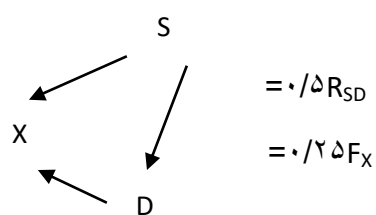
آمیزش ناتنی



آمیزش افراد هم خون غیرخویشاوند



آمیزش پدر با دختر



محاسبه ضریب هم خونی

فرمول محاسبه ضریب هم خونی حیوان X (حاصل از آمیزش خواهر و برادر ناتنی) به صورت زیر است:

$$F_X = \sum_{CA=1}^K \left(\frac{1}{2}\right)^{n_1+n_2+1} (1 + F_{CA})$$

که CA = یک جد مشترک پدر و مادر X

K = تعداد اجداد مشترک در شجره X

n_1 = تعداد نسلهای جداکننده جد مشترک از پدر X

n_2 = تعداد نسلهای جداکننده جد مشترک از مادر X

F_{CA} = ضریب هم خونی جد مشترک

محاسبه ضریب خویشاوندی رایت

فرمول ضریب خویشاوندی رایت بین افراد X و Y چنین است:

$$R_{XY} = \frac{\sum_{CA=1}^K \left(\frac{1}{2}\right)^{n_1+n_2+1} (1+F_{CA})}{\sqrt{1+F_X} \sqrt{1+F_Y}}$$

در فرمول خویشاوندی n_1 و n_2 تاحدودی متفاوت از فرمول هم‌خونی تعریف می‌شوند. در اینجا n_1 تعداد نسل‌های جداکننده جد مشترک از X است - نه از والدین X- و n_2 تعداد نسل‌های جداکننده جد مشترک از Y است. فرمول خویشاوندی چیزی شبیه به فرمول همبستگی است، یک نسبت با حاصلضرب جذرها در مخرج. این اتفاقی نیست. ضریب رایت به صورت همبستگی بین ارزشهای اصلاحی دو فرد است که صرفاً به دلیل ارتباط خویشاوندی بین آنها است.

محاسبه ضرائب هم‌خونی و خویشاوندی با استفاده از روش مسیر (Path method)

اگر بخواهیم تعداد کمی ضریب هم‌خونی یا خویشاوندی را محاسبه کنیم و شجره نسبتاً ساده باشد (یعنی تعداد نسبتاً محدودی نسل و اجداد مشترک داشته باشد) روش میسر مناسب است. یک مزیت روش مسیر این است که مستقیماً از تعاریف ضرائب هم‌خونی و خویشاوندی پیروی می‌کند. لازمه این روش شبیه سازی مسیرهایی است که جریان آلل‌های همسان از اجداد مشترک به والدین نتاج هم‌خون یا افراد مورد نظر برای تعیین رابطه خویشاوندی آنها را نشان می‌دهد.

برای مطالعه بیشتر به صفحات ۴۸۲ تا ۴۸۶ کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام مراجعه نمائید.

محاسبه R_{XY} و F_X با استفاده از BLUP و ارزیابی ژنتیکی در مقیاس وسیع

از زمان ارائه روش BLUP و ارزیابی ژنتیکی در مقیاس وسیع، محاسبه ضرائب خویشاوندی و هم‌خونی با استفاده از فایل‌های شجره بزرگ حاصل از اطلاعات مزرعه‌ای امکانپذیر شده است. ضرائب هم‌خونی از نتایج فرعی آنالیزهای BLUP مدل حیوانی می‌باشند. ضرائب خویشاوندی در این آنالیزها محاسبه نمی‌شوند،

بلکه با ایجاد «آمیزشهای فرضی» روابط خویشاوندی حیوانات موردنظر تعیین می گردند. در بر گرفتن روابط خویشاوندی حیوانات در گله های مختلف مزیت استفاده از BLUP در مبحث ارزیابی ژنتیکی در مقیاس وسیع می باشد. این امر به هنگام تبادل ژرم پلاسم بین گله اهمیت ویژه ای می یابد. در این روش فقط کسانی که به کل مجموعه های داده دسترسی دارند، دانشگاه، انجمن نژادی یا کارکنان دولت، قادر به انجام محاسبات واقعی هستند. برای محدود پرورش دهندگانی که برنامه های نرم افزاری BLUP را برای پیش بینی ژنتیکی درون و بین گله ای استفاده می کنند محاسبه ضرائب خویشاوندی و هم خونی با این روش ساده تر از جدول خویشاوندی است.

دلایل استفاده از پرورش خویشاوندی

افزایش یکنواختی

در اکثر گونه های حیوانات اهلی، پرورش خویشاوندی روشی برای افزایش یکنواختی درون نژادی بوده است که به طور ویژه ای برای صفاتی با توارث ساده مانند رنگ پوشش و رنگ پر صادق است، این صفات اثر قابل توجهی بر ظاهر حیوان دارند. با افزایش هموزیگوسی و در نتیجه فرصت بروز آلل های مغلوب، پرورش خویشاوندی امکان انتخاب برای کاهش فراوانی یا حتی حذف آلل های ناخواسته مربوط به رنگ پوشش، رنگ پر، وجود شاخ و غیره را افزایش می دهد.

اثر هم خونی بر یکنواختی صفات پلی ژنیک کمتر نمایان است. از لحاظ تئوریک، حیوانات خویشاوند باید از حیوانات غیرخویشاوند یکنواخت تر باشند زیرا ژن های مشترک بسیاری دارند و ارزشهای اصلاحی شان مشابه است. گاهی اوقات اصلاح گران برای بیشتر کردن این شباهت از طریق افزایش رابطه شجره ای میان افراد درون یک جمعیت، پرورش لاین را انتخاب می کنند.

در سطوح بسیار زیاد هم خونی، لاین های هم خون از لحاظ ژنتیکی یکنواختند و اعضای لاین هایی با حداکثر هم خونی (مثلاً، لاین های هم خون موشهای آزمایشگاهی) معادل دوقلوهای هم سان هستند. درون چنین لاینهایی هیچ تنوع ژنتیکی وجود ندارد. تنوع ژنتیکی درون جوامعی با هم خونی متوسط به عواملی مانند تعداد جایگاههای تاثیرگذار بر یک صفت، اهمیت اثرات ترکیبی ژن، فراوانی ژنی (به ویژه فراوانی آللهای مغلوب) و اینکه آیا برخی جایگاهها اثرات اصلی دارند، بستگی دارد. عموماً عقیده بر این است که تغییر پذیری ژنتیکی صفات پلی ژنیک با هم خونی کاهش می یابد، اما در کار آزمایشگاهی مواردی نشان داده شده است که تغییرپذیری ژنتیکی واقعاً افزایش می یابد.

پژوهش نیز نشان می دهند که افراد هم خون نوعاً در پاسخ به اثرات محیطی نسبت به افراد غیر هم خون متنوعتر هستند. به طور کلی، به نظر می رسد که افراد هم خون به تنش حساس ترند. مثلاً، در سالهای خشک تولید شیر گاوهای جوان هم خون بیشتر از تولید شیر گاوهای جوان غیرهم خون آسیب می بیند. چنین حساسیتی تنوعی را افزایش می دهد که منشاء محیطی دارد. لذا حتی اگر افراد هم خون از لحاظ ژنتیکی برای صفی پلی ژنیک یکنواخت تر از افراد غیر هم خون باشند، اغلب از لحاظ فنوتیپی یکنواخت تر نیستند. آمیخته های F_1 دو جمعیت هم خون حقیقتاً از لحاظ ژنتیکی و فنوتیپی یکنواخت هستند زیرا والدینشان هم خون و در نتیجه نسبتاً هموزیگوت هستند و نوع گامتهای مشارکت کننده آنها در ایجاد نسل بعد یکنواخت تر است، F_1 ها نیز دورگ هستند و به تنش های محیطی حساسیت کمتری دارند.

افزایش برتری آمیخته گری

هم خونی را می توان برای افزایش برتری آمیخته گری، نه در خود افراد هم خون، بلکه در تلاقی های حاصل از آنها به کار برد. اصلاحگران نبات (مثلاً، شرکتهائی که ذرت هیبرید تولید می کنند) به طور معمول تعدادی لاین را هم خون می کنند، سپس تلاقی های این لاین ها را برای تولید محصول و دیگر صفات عملکردی آزمون می نمایند. این تکنیک زمانی بین اصلاح گران طیور تخمگذار نیز مرسوم گردید. با این حال، در اکثر گونه های حیوانات اهلی استفاده بجا و حساب شده از هم خونی برای افزایش برتری آمیخته گری نادر است. لاین های هم خون به طور ساده نژادهای ایجاد شده ای هستند و جفت گیری افراد خالص همان نژاد را به جای پرورش خویشاوندی، پرورش نژاد خالص یا Straightbreeding می گویند.

Outbreeding

پرورش غیر خویشاوندی

پرورش غیرخویشاوندی نقطه مقابل پرورش خویشاوندی است و جفت گیری افراد غیرخویشاوند می باشد. از آنجا که هیچ یک از حیوانات درون یک جمعیت کاملاً غیر خویشاوند نیستند، یک تعریف صحیح تر پرورش غیرخویشاوندی جفت گیری افرادی است که خویشاوندی شان از میانگین جمعیت کمتر می باشد. هر جفت گیری که ضرورتاً افراد غیرخویشاوند در آن دخیل هستند را می توان یک جفت گیری غیر خویشاوندی در نظر گرفت. پرورش غیرخویشاوندی، به عنوان یک راهبرد جفت گیری، به طور معمول تر به آمیخته گری (جفت گیری نرهای یک نژاد یا ترکیبی از نژادها با ماده های نژاد دیگر یا ترکیبی از نژادها) یا تلاقی لاین ها (جفت گیری نرهای یک لاین یا ترکیبی از لاین ها با ماده های لاین دیگر یا ترکیبی از لاین ها) اشاره دارد.

اثرات پرورش غیر خویشاوندی

همانگونه که اثر اولیه پرورش خویشاوندی افزایش هموزیگوسیتی است، اثر اولیه پرورش غیرخویشاوندی افزایش هتروزیگوسیتی می باشد و همانگونه که تمام دیگر اثرات پرورش خویشاوندی ناشی از افزایش هموزیگوسیتی می باشد، همه (یا تقریباً همه) دیگر اثرات پرورش غیر خویشاوندی نتیجه افزایش هتروزیگوسیتی است.

پوشاندن بروز آللهای مغلوب زیانبار با اثرات عمده

با افزایش هموزیگوسیتی، پرورش خویشاوندی احتمال هموزیگوت شدن و بروز آللهای مغلوب زیانبار با اثرات عمده را افزایش می دهد. در اثر پرورش غیر خویشاوندی عکس این حالت رخ می دهد. با افزایش هتروزیگوسیتی، اکثر آللهای مغلوب زیانبار، که به صورت هتروزیگوت هستند بروز نمی یابند و اصطلاحاً می گوئیم که بروزشان در هتروزیگوت ها «پوشانده» شده است. به این دلیل است که دورگ ها ناهنجاری های ژنتیکی کمتری را نسبت به سگهای نژاد خالص نشان می دهند و افراد آمیخته کمتری به طور کلی از مشکلاتی از این نوع آسیب می بینند.

پرورش غیرخویشاوندی آللهای مغلوب زیانبار را حذف نمی کند. برعکس، پرورش غیرخویشاوندی آللهای مغلوب زیانبار را با پوشاندن بروزشان برای همیشه نگه می دارد و هر دوی انتخاب طبیعی و غیر طبیعی را علیه این آللهای بی اثر می کند. اگر فراوانی این آللهای کم باشد اثرشان بر جمعیت غیرخویشاوند حداقل است.

مثال صفحه ۴۹۹ کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام را مطالعه نمائید.

برتری آمیخته گری

در صفات پلی ژنیک که به میزان زیادی تحت تاثیر اثرات غیر افزایشی مانند غالبیت می باشند نتیجه پرورش خویشاوندی افت ارزش ترکیبی ژنی است که آن را افت هم خونی می نامیم. برای همین صفات نتیجه پرورش غیر خویشاوندی افزایش ارزش ترکیبی ژنی است که آن را برتری آمیخته گری یا هتروزیس می نامیم.

هر چه دو نژاد یا لاین غیرخویشاوندتر باشند، برتری آمیخته گری مورد انتظار در تلاقی های بین آنها بیشتر است. دو فرد حاصل از جوامع بسیار خویشاوند احتمالاً در بسیاری جایگاههای متناظر هموزیگوت هستند. وقتی این افراد با هم جفت گیری کنند نتاجشان ضرورتاً در آن جایگاهها هموزیگوت می باشند. بنابراین، برتری آمیخته گری کمی مشاهده می شود. برعکس، دو فرد از جوامع غیرخویشاوند در بسیاری جایگاهها در

هتروزیگوتند. مثلاً در نظر بگیرید که در جایگاه B ژنوتیپ فردی BB و ژنوتیپ فرد دیگری bb است. وقتی این افراد جفت گیری کنند نتاجشان ضرورتاً هتروزیگوت (Bb) هستند و برتری آمیخته گری ایجاد می شود. برای اطلاعات بیشتر جدولهای صفحات ۵۰۳ و ۵۰۴ کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام را مطالعه نمائید.

برتری آمیخته گری برای تولید در تعدادی از گونه ها اهمیت فوق العاده ای دارد. برتری آمیخته گری اثرات عمده ای بر باروری و قابلیت زنده مانی دارد. بنابراین می بینیم که به صفاتی مانند میزان آبستنی، تعداد نتاج و میزان شیرگیری نیز ارتباط دارد این صفات از لحاظ اقتصادی بسیار مهم هستند. به همین دلیل، آمیخته گری، معمول ترین شکل پرورش غیرخویشاوندی در بسیاری گونه ها، نوعاً برای افزایش برتری آمیخته گری بکار می رود.

تکمیل کنندگی نژادی

وقتی ارزش های اصلاحی جوامع متفاوتند می توان پرورش غیرخویشاوندی را برای بهره گیری از تکمیل کنندگی نژادی بکار برد، تکمیل کنندگی نژادی بهبود در عملکرد کلی نتاج آمیخته حاصل از تلاقی نژادهای متفاوت اما مکمل از لحاظ تیپ زیستی است.

اندازه گیری برتری آمیخته گری

در عمل، برتری آمیخته گری به عنوان تفاوت بین میانگین عملکرد آمیخته ها و میانگین عملکرد لاین ها یا نژادهای خالص والدین و یا عملکرد لاین والدینی برتر است. از لحاظ ریاضیاتی،

$$HV = \bar{P}_{F_1} - \bar{P}_P$$

که HV = برتری آمیخته گری اندازه گیری شده برحسب واحد صفت

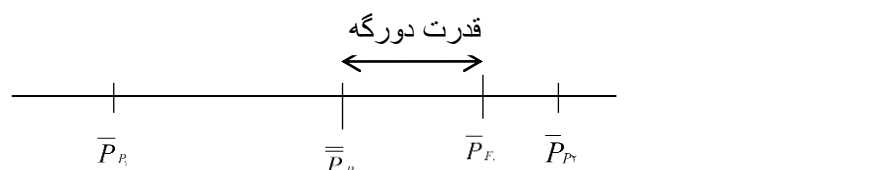
$$\bar{P}_{F_1} = \text{میانگین عملکرد آمیخته ها}$$

$$\bar{P}_P = \text{میانگین عملکرد هر ۲ لاین والدین} = \frac{\bar{P}_{P_1} + \bar{P}_{P_2}}{2}$$

$$\bar{P}_{P_1} = \text{میانگین عملکرد لاین نخست والدین که}$$

$$\bar{P}_{P_2} = \text{میانگین عملکرد لاین دوم والدین و}$$

نمودار (a) حالتی را نشان می دهد که در آن لاین های والدینی عملکرد مشابهی دارند و عملکرد آمیخته ها بهتر از هر لاین والدین است. در نمودار (b) یکی از لاین های والدینی برتر از لاین دیگر است و حتی اگر آمیخته ها همان مقدار برتری آمیخته گری حالت (a) را بروز دهند عملکردشان هنوز کمتر از بهترین لاین والدین است.



برتری آمیخته گری اغلب به صورت درصد نمایش داده می‌شود درصدی از عملکرد لاین‌های والدین. از لحاظ

$$\%HV = \frac{\overline{P}_{F_1} - \overline{P}_P}{\overline{P}_P} \times 100 \quad \text{ریاضی،}$$

مثال

اگر میانگین وزن یک سالگی در بره های نژاد خالص A برابر ۹۸ پوند و نژاد خالص B برابر ۱۰۶ پوند و F_1 حاصل از تلاقی گوسفندان نژادهای $A \times B$ برابر ۱۱۳ پوند باشد، پس:

$$\overline{P}_P = \frac{\overline{P}_{P_1} + \overline{P}_{P_2}}{2} = \frac{98 + 106}{2} = 102 \text{ پوند}$$

و

$$\%HV = \frac{\overline{P}_{F_1} - \overline{P}_P}{\overline{P}_P} \times 100 = \frac{113 - 102}{102} \times 100 = 10.8\%$$

بین برتری آمیخته گری (ارزش ترکیبی ژن) و ارزش اصلاحی باید توازنی در نظر گرفت. به همان مقدار که می‌خواهیم برتری آمیخته گری را حداکثر کنیم، باید تلاش نمود تا در این فرایند هم ارزش اصلاحی آسیب نبیند. به طور مشابه، حداکثر کردن ارزش اصلاحی در صورتیکه مقدار قابل توجهی از برتری آمیخته‌گری را نتوان نگهداری کرد پسندیده نیست

برتری آمیخته گری انفرادی، مادری و پدری

جزء مستقیم یک صفت اثر ژن های فرد بر عملکردش است. جزء مادری اثر ژن های مادری فرد است که از طریق محیط فراهم شده توسط مادر بر عملکرد فرد اثر می گذارد. تعریف جزء پدری بسیار شبیه جزء مادری است اثر ژن های پدر یک فرد که از طریق محیط فراهم شده توسط پدر بر عملکرد فرد اثر می گذارد. تمام صفات یک جزء مستقیم دارند، ولی همه صفات جزء مادری ندارد، و تعداد نسبتاً کمی از صفات جزء پدری دارند. نرخ آبستنی مثال خوبی است زیرا هر سه جزء را دارد. جزء مستقیم نرخ آبستنی مربوط به اثر ژن های جنین است که بر زنده مانی اش می گذارد. جزء مادری مربوط به اثر ژن های مادر است که بر محیط رحم و توانایی آبستنی اش اثر می گذارد. جزء پدری به ژن های پدر مربوط است که بر توانایی اش در آبستن نمودن ماده ها اثر می گذارد.

هر جزء ژنتیکی یک صفت مستقیم، مادری و پدری قابلیت تاثیر گذاردن بر برتری آمیخته گری را دارد، و این نوع از برتری آمیخته گری را به ترتیب برتری آمیخته گری مستقیم (Individual hybrid vigor)، مادری (maternal hybrid vigor) و پدری (paternal hybrid vigor) می نامیم. اگر عملکرد نتایج آمیخته بهتر از والدین خالصشان باشد افزایش عملکرد را به برتری آمیخته گری انفرادی نسبت می دهیم. اگر مادران آمیخته و بهتر باشند برتری آمیخته گری مادری حاصل می شود. اگر پدران آمیخته و بارورتر باشند می گوئیم برتری آمیخته گری پدری را بروز می دهند. برتری آمیخته گری انفرادی تابعی از ترکیبات ژنی موجود در نسل کنونی است. مثلاً، برتری آمیخته گری انفرادی نرخ آبستن (به عنوان صفتی از فرزندان) به ترکیبات ژنی جنین یعنی در نسل نتاج بستگی دارد. برعکس، برتری آمیخته گری مادری و پدری تابعی از ترکیبات ژنی موجود در نسل قبلی است. برتری آمیخته گری مادری و پدری برای نرخ آبستن به ترکیبات ژنی مادران و پدران بستگی دارد.

در جدول زیر تخمین های برتری آمیخته گری انفرادی، مادری و پدری (برحسب درصد) برای برخی صفات و گونه ها فهرست شده اند. توجه کنید که برای برخی صفات (مانند، سن در زمان بلوغ، ضریب تبدیل خوراک، یا تعداد روزها برای رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند)، برتری آمیخته گری منفی است که دال بر برتری آمیخته گری نامطلوب نمی باشد بلکه تابعی از روش اندازه گیری صفت است. مثلاً، برتری آمیخته گری سن در زمان بلوغ سبب می شود که حیوانات در سن کمتری بالغ شوند. سامانه جفت گیری در حیوانات تجاری از هر سه نوع برتری آمیخته گری بهره می برد. پرورش خوک، مثال خوبی در این زمینه است. خوک های دورگ زنده مانی بهتر و رشد سریعتری از خوک های خالص دارند. خوک های ماده دورگ فرزندان بزرگتر و سنگین تری ایجاد

می‌کنند. خوک های نر دورگ نرخ آبستنی را افزایش می‌دهند. موسسات پرورش دهنده خوک نوعاً هر دوی ماده ها و نرهای دورگ را ایجاد می‌کنند (هر جنس از نژادهای مختلفی توسعه می‌یابد) به گونه ای که تولیدکنندگان از هر سه نوع برتری آمیخته گری بهره می‌برند. برای برخی صفات، اثر تجمعی برتری آمیخته گری انفرادی، مادری و پدری به طور شگفت آوری بالاست به ویژه برای صفاتی که ترکیبی از نرخ رشد، تولید شیر و باروری هستند. مثلاً تعداد بره های از شیر گرفته شده به ازای هر میش جفت گیری کرده را در نظر بگیرید. با توجه به تخمین های برتری آمیخته گری موجود در جدول ۲-۱۸، انتظار می‌رود که میشهای Straightbred به میزان ۱۵ درصد بره F_1 بیشتری از بره های Straightbred تولید نمایند. اگر میشها از F_1 باشند، باید $1/15 \times 1/15 = 1/32$ یا ۳۲ درصد بره بیشتری از آنچه تولید نمایند که با Straightbreeding حاصل می‌شود. و یک سامانه از میشهای F_1 که با قوچهای F_1 غیرخویشاوند جفت گیری کنند باید $1/32 \times 1/32 = 1/1024$ یا ۳۶ درصد بره بیشتری از سامانه‌های Straightbreeding تولید نمایند.

تخمین‌های برتری آمیخته گری انفرادی (I)، مادری (M) و پدری (P) برای تعدادی از صفات و گونه ها.

منبع: کتاب مفاهیم اصلاح نژاد دام صفحه ۵۱۹

گونه	صفت	%HV _I	%HV _M	%HV _P
گاو (گوشتی)	نرخ آبستنی (صفت گاو)	۶/۰	-	۶/۰
	وزن تولد	۳/۰	۱/۵	-
	وزن شیرگیری	۵/۰	۸/۰	-
	تعداد شیرگیری شده به ازای ۱۰۰ گاو	۳/۰	۸/۰	۵/۰
	جفتگیری کرده			
	وزن شیرگیری به ازای هر گاو جفتگیری کرده	۷/۰	۱۵/۰	۶/۰
	ضریب تبدیل خوراک (خوراک به اضافه وزن)			
	وزن یکسالگی	-۱/۰	-	-
	سن در زمان بلوغ			
		۶/۰	۲/۰	-
گاو (شیری)	تولید شیر	-۵/۵	-	-
	تولید چربی	۶/۰	-	-
	درصد چربی	۷/۰	-	-
	وزن بلوغ	-	-۱/۰	-
	فاصله از زایش تا نخستین تلقیح	۵/۰	-	-
	تعداد تلقیح به ازای هر آبستن	-۱/۰	-	-
	فاصله از نخستین تلقیح تا آبستن	-۱۳/۰	-	-
	درصد زنده مانگی گوساله	-۱۷/۵	-	-
		۱۵/۵	-	-

خوک	نرخ آبستنی (صفت خوک ماده)	۳/۰	-	۷/۰
	تعداد تولد خوک متولد شده	۲/۰	۸/۰	-
	تعداد تولد خوک شیرگیری شده	۹/۰	۱۱/۰	-
	وزن ۲۱ روزگی نتاج	۱۲/۰	۱۸/۰	-
	تعداد روز تا رسیدن به وزن ۲۳۰ پوند	-۷/۰	-۱/۰	-
	ضریب تبدیل خوراک (خوراک به اضافه وزن)	-۲/۰	-	-
	ضمانت چربی پستی			
	سطح مقطع ماهیچه پستی	۱/۵	۴/۰	-
		۱/۰	۱/۰	-
گوسفند	نرخ آبستنی (صفت میش)	۸/۰	-	۶/۰
	نرخ بره زایی (صفت میش)	۳/۰	-	۸/۰
	تعداد بره متولد شده	۳/۰	۸/۰	-
	وزن شیرگیری ۶۰ روزگی	۵/۰	۹/۰	-
	تعداد بره شیرگیری شده به ازای هر میش	۱۵/۰	۱۵/۰	۳/۰
	جفتگیری کرده			
	وزن پشم ناشر	۵/۰	-	-
	طول دسته الیاف	۰/۰	-	-
	وزن بلوغ میش	۵/۰	-	-
طیور	سن در نخستین تخمگذاری	-۴/۰	-	-
	تولید تخم	۱۲/۰	-	-
	وزن تخم	۲/۰	-	-
	ضریب تبدیل خوراک (گرم خوراک به ازای هر گرم تخم)	-۵/۰	-	-
	قابلیت جوجه درآوری (صفت جوجه)	۴/۰	۲/۰	-
	افزایش وزن روزانه	۵/۰	-	-
	ضریب تبدیل خوراک (خوراک مصرفی به اضافه وزن)	-۱۱/۰	-	-
	وزن بدن	۳/۰	-	-

افت برتری آمیخته گری

حداکثر برتری آمیخته گری در F_1 یا تلاقی نخست جمعیت های غیرخویشاوند (گرچه نه ضرورتاً نژاد خالص) است و به مقدار برتری آمیخته گری بدست آمده در این تلاقی اولیه را برتری آمیخته گری F_1 می گویند.

سوالات اساسی زیر در خصوص حداکثر برتری آمیخته گری موجود در نسل اول مطرح است:

- آیا می توان این مقدار برتری آمیخته گری را حفظ کرد؟

- اگر افراد F_1 برای ایجاد F_2 باهم تلاقی کنند برتری آمیخته گری چه تغییری می‌کند؟

- اگر دورگ ها با لاین ها یا نژادهای والدین تلاقی برگشتی داده شوند این برتری آمیخته گری چه تغییری می‌کند؟

برای پاسخ به این سوالها فرضیات زیر را در نظر بگیرید:

فرض نخست، غالبیت تنها عامل تأثیرگذار بر برتری آمیخته گری است و اپیستازی تاثیری ندارد. به این معنی که مدل غالبیت را برای برتری آمیخته گری فرض خواهیم کرد. برای اکثر صفات و در بسیاری جوامع مدل غالبیت به خوبی کار می‌کند. اما حالاتی وجود دارد که در آنها اثرات متقابل میان جایگاه‌ها (اپیستازی) بر مقدار برتری آمیخته گری بروز یافته تأثیر می‌گذارد.

فرض دوم، فرض خواهیم کرد که برتری آمیخته گری (قدرت دورگه‌ای) با هتروزیگوسیته ارتباط خطی دارد (یعنی، به ازای هر یک درصد افزایش در هتروزیگوسیته برتری آمیخته گری افزایش ثابتی دارد).

در عمل، این فرضیات، حداقل برای صفات پلی ژنیک مانند سرعت رشد و یا تولید شیر معتبراند. برای بررسی این که چگونه برتری آمیخته گری تحت تأثیر تلاقی های مختلف قرار می‌گیرد، لازم است تا فقط یک جایگاه فرضی تأثیرگذار بر یک صفت فرضی را بررسی کنیم. اما به خاطر داشته باشید در عالم واقعیت جایگاه های بسیاری بر صفت پلی ژنیک اثر می‌گذارند. جایگاه موردنظرمان را جایگاه J بنامیم. فراوانی آللی در این جایگاه در دو جمعیت والدین خالص، نژاد A و B متفاوت است. در نژاد A، p (فراوانی آلل J) برابر $0/3$ و q (فراوانی آلل j) برابر $0/7$ است. در نژاد B، p و q به ترتیب $0/7$ و $0/3$ هستند. با فرض وجود تعادل هاردی- واینبرگ، نسبت هتروزیگوت ها در جایگاه J نژاد A

$$H_A = 2pq = 2(0/3)(0/7) = 0/42$$

است و در نژاد B

$$H_B = 2pq = 2(0/3)(0/7) = 0/42$$

است. میانگین هتروزیگوسیته در ۲ نژاد والدین نیز چنین است؛

$$\overline{H} = \frac{H_A + H_B}{2} = \frac{0.42 + 0.42}{2} = 0.42$$

این عدد را به خاطر بسپارید زیرا مبنای مقایسه‌های بعدی است. اکنون دو نژاد والدین را برای ایجاد نتاج F_1 تلاقی می‌دهیم.

		نژاد B		J	j	$P = 0.21$
		نژاد A		$p = 0.49$	$q = 0.51$	$Q = 0.21$
						$H = 0.09 + 0.49 = 0.58$
						$p = P + \frac{1}{2}H = 0.5$
						$q = Q + \frac{1}{2}H = 0.5$
$A \times B = F_1$	$J_p = 0.49$	JJ	Jj	0.21	0.51	
	$j_q = 0.51$	Jj	jj	0.49	0.21	

هتروزیگوسیته در جمعیت حاصل از نخستین تلاقی 0.58 است، 0.16 بیشتر از جمعیت والدین خالص

(0.16 = 0.42 - 0.58). با فرض اینکه جایگاه J و دیگر جایگاه‌های تأثیرگذار بر صفت فرضی ما درجه قابل توجهی از غالبیت را بروز دهند، این افزایش هتروزیگوسیته به برتری آمیخته‌گری قابل توجهی می‌انجامد. برای پیش‌بینی نتایج جفت‌گیری‌های بعدی به محاسبه فراوانی‌های ژنی در جمعیت F_1 نیازمندیم که برابرند با:

$$p = P + \frac{1}{2}H = 0.21 + \frac{1}{2}(0.58) = 0.5$$

$$q = Q + \frac{1}{2}H = 0.21 + \frac{1}{2}(0.58) = 0.5 \quad \text{و}$$

اکنون برای ایجاد نسل F_2 ، F_1 ها را با هم تلاقی می‌دهیم.

		F_1	J	j		
			$p=0.5$	$q=0.5$	$P = 0.25$	
		F_1			$Q = 0.25$	
					$H = 0.25 + 0.25 = 0.5$	
$F_1 \times F_1 = F_2$	J		JJ	Jj	$p = P + \frac{1}{2}H = 0.5$	
		$p=0.5$	0.25	0.25	$q = Q + \frac{1}{2}H = 0.5$	
	j		Jj	jj		
		$q=0.5$	0.25	0.25		

هتروزیگوسیته در F_2 ها 0.5 است، از مقدار هتروزیگوسیته در F_1 ها 0.8 کاسته شده است. توجه کنید که 0.5 دقیقاً بین مقدار هتروزیگوسیته در نژادهای خالص (0.42) و مقدار هتروزیگوسیته در F_1 هاست (0.58). با در نظر گرفتن مثال ذکر شده، این نتیجه مهمی است که نشان می‌دهد برتری آمیخته‌گری حاصل از تلاقی دو نژادی F_1 در F_2 ها نصف می‌شود. نسل F_2 هنوز در مقایسه با نژادهای خالص برتری آمیخته‌گری را بروز می‌دهد- ولی نه به اندازه برتری آمیخته‌گری F_1 . برتری آمیخته‌گری باقی مانده در نسل‌های بعدی دورگ‌ها (نسل‌های بعد از نسل تلاقی نخست (F_1)) را برتری آمیخته‌گری ابقاء شده (Retained hybrid vigor) یا هتروزیس ابقاء شده (Retained heterosis) می‌نامیم. برتری آمیخته‌گری ابقاء‌شده معمولاً به عنوان نسبتی از برتری آمیخته‌گری F_1 (حداکثر) بیان می‌شود. در این مثال، برتری آمیخته‌گری ابقاء شده 50 درصد حداکثر آن است.

اگر F_2 ها برای ایجاد F_3 ها باهم تلاقی داده شوند چه اتفاقی می‌افتد؟ آیا هتروزیگوسیته و برتری آمیخته‌گری بیشتر کاهش می‌یابد؟

	F_1	J	j	
		$p=0.5$	$q=0.5$	
F_1				$P = 0.25$
				$Q = 0.25$
				$H = 0.25 + 0.25 = 0.5$
	J	JJ	Jj	$p = P + \frac{1}{2}H = 0.5$
	$p=0.5$	0.25	0.25	$q = Q + \frac{1}{2}H = 0.5$
$F_2 \times F_2 = F_3$				
	j	Jj	jj	
	$q=0.5$	0.25	0.25	

جواب منفی است. فراوانی‌های ژنی در F_2 ها (0.5 و 0.5) با فراوانی‌های ژنی در F_1 ها فرقی ندارند. بنابراین، جفت‌گیری F_2 ها با F_2 ها به فراوانی‌های ژنی و ژنوتیپی مشابه جفت‌گیری F_1 ها با F_1 ها می‌انجامد. F_2 ها در تعادل هاردی-واینبرگ هستند و نیز F_2 ها، F_4 ها (تلاقی‌های $F_4 \times F_3$)، F_5 ها و در تعادل هاردی-واینبرگ خواهند بود. مادامی که اندازه جمعیت در این نسل‌های پیشرفته‌ی دورگ‌ها به اندازه کافی بزرگ باشد که از هم خونی جلوگیری شود، پس از نسل F_2 هیچ برتری آمیخته‌گری از بین نمی‌رود. اگرچه برتری آمیخته‌گری بین نسل‌های F_1 و F_2 نصف می‌شود ولی در نسل‌های بعدی تلاقی‌های دو نژادی ثابت می‌ماند.

تصور سطح ثابتی از برتری آمیخته‌گری ابقاء شده در نسل‌های آتی دورگ‌ها مفید و معمولاً صحیح است، اما به یک جفت فرضیات مهم بستگی دارد:

- از هم خونی جلوگیری شود.

- مدل غالبیت برای توجیه برتری آمیخته‌گری مناسب باشد.

اگر جمعیت دورگ‌ها به اندازه کافی بزرگ باشد، فرض نخست تحقق می‌یابد. به نظر می‌رسد فرض دوم در اکثر موارد، ولی نه همیشه، درست است. انتخاب طولانی در برخی جوامع هم خون سبب تثبیت آلل‌های معینی می‌شود، و بلوک‌هایی از جایگاه‌های دارای ترکیبات اپیستاتیک مطلوب تشکیل می‌گردد. این بلوک‌های

اپیستاتیک در یک جمعیت هم خون دست نخورده باقی می‌مانند، اما آمیخته‌گری آلل‌های جدیدی را معرفی می‌نماید، و این بلوک‌ها را می‌شکند. اگر جایگاه‌هایی که جزئی از یک بلوک اپیستاتیک هستند روی کروموزوم‌های مختلفی قرار گیرند یا با فاصله پیوسته باشند، بلوک در نسل F_2 می‌شکند. اما اگر برخی از این جایگاه‌ها پیوستگی نزدیکی داشته باشند، کراسینگ اور سبب شکستن تدریجی بلوک طی چندین نسل می‌شود. افت ارزش ترکیب ژنی ناشی از نوترکیبی آلل‌های پیوسته در دورگ‌ها را افت نوترکیبی (Recombination loss) می‌نامند. در مواردی که افت نوترکیبی مهم است، برتری آمیخته‌گری ابقاء شده پس از نسل F_2 ثابت نمی‌ماند، بلکه قبل از رسیدن به تعادل کاهش می‌یابد.

اگر تلاقی برگشتی انجام دهیم - هیبردها را با یک والد نژاد خالص تلاقی دهیم - چه اتفاقی می‌افتد. نسل F_1 حاصل از تلاقی $A \times B$ را با نژاد A تلاقی برگشتی می‌دهیم.

		F_1	J	j	
		$p=0.5$	$q=0.5$		
$A \times F_1 = BC_1$	نژاد				
	A				
	J	JJ	Jj		
	$p=0.3$	0.15	0.15		
	j	Jj	jj		
	$q=0.7$	0.35	0.35		

$P = 0.15$
 $Q = 0.35$
 $H = 0.15 + 0.35 = 0.5$
 $p = P + \frac{1}{2}H = 0.4$
 $q = Q + \frac{1}{2}H = 0.6$

هتروزیگوسیته از 0.58 به 0.5 در نسل BC_1 (تلاقی برگشتی اول یا Backcross one) کاهش می‌یابد. تلاقی‌های برگشتی برتری آمیخته‌گری کمتری از F_1 ‌ها بروز می‌دهند. تلاقی برگشتی بیشتر (غیره و $A \times BC_2$ و $A \times BC_1$) سبب کاهش کمتر هتروزیگوسیته و برتری آمیخته‌گری می‌شود.

		BC _۱	J	j	
			p=•/۴	q=•/۶	
A×BC _۱ =BC _۲	نژاد	A			
		J	JJ	Jj	$P = 0.12$ $Q = 0.42$ $H = 0.15 + 0.35 = 0.46$ $p = P + \frac{1}{2}H = 0.35$ $q = Q + \frac{1}{2}H = 0.65$
		p=•/۳	•/۱۲	•/۱۸	
		j	Jj	jj	
		q=•/۷	•/۲۸	•/۴۲	

		BC _۲	J	j	
			p=•/۳۵	q=•/۶۵	
A×BC _۲ =BC _۳	نژاد	A			
		J	JJ	Jj	$P = 0.105$ $Q = 0.455$ $H = 0.195 + 0.2455 = 0.44$ $p = P + \frac{1}{2}H = 0.325$ $q = Q + \frac{1}{2}H = 0.675$
		p=•/۳	•/۱۰۵	•/۱۹۵	
		j	Jj	jj	
		q=•/۷	•/۲۴۵	•/۴۵۵	

توجه کنید که چگونه فراوانی های ژنی و ژنوتیپی در نسل های متوالی تلاقی برگشتی به فراوانی های ژنی و ژنوتیپی نژاد A شبیه و شبیه تر می شوند. با تداوم تلاقی گری برگشتی با نژاد A ضرورتاً آمیخته گری ترفیعی را برای نژاد خالص A انجام می دهیم.

پیش بینی برتری آمیخته گری

در اصلاح دام، برتری آمیخته گری (ارزش ترکیبی ژن) افراد را به همان روش پیش بینی ارزش اصلاحی، تفاوت نتاج یا توان تولیدی پیش بینی نمی شود. اما برای انجام تصمیم های آمیخته گری، اغلب دانستن برتری آمیخته گری مورد انتظار از یک سامانه جفت گیری یا تلاقی معین مفید می باشد.

مثلاً فرض کنید که ماده های دورگی دارید و می خواهید برتری آمیخته گری حاصل از تلاقی آنها با نرهای یک نژاد یا ترکیبی از نژادها را پیش بینی نمایید. اگر نژادهای مورد نظر و نسبت هر نژاد در پدرها و مادرها را بشناسیم، اگر برتری آمیخته گری حداکثر یا F_1 ویژه صفت برای هر ترکیب دو نژادی یکسان باشد، اگر تخمین معقولی از برتری آمیخته گری صفت در F_1 داشته باشیم، و (سرانجام) اگر بتوانیم با خیال راحت مدل غالبیت را برای برتری آمیخته گری فرض کنیم (یعنی افت نوترکیبی نگران کننده نباشد) می توان با استفاده از یک فرمول نسبتاً ساده برتری آمیخته گری را پیش بینی نمود. این فرمول نسبت ترکیب نژادی مولدهای نر و ماده را با تخمین برتری آمیخته گری F_1 برای پیش بینی برتری آمیخته گری ابقاء شده در نتاج ترکیب می کند. با استفاده از نماد جمع، فرمول به این صورت است:

$$R\hat{H}V = (1 - \sum_{i=1}^n P_{s_i} P_{d_i}) F_1 \hat{H}V_i$$

در اینجا $R\hat{H}V$ = پیش بینی برتری آمیخته گری ابقاء شده (برحسب واحد صفت)

p_{si} = نسبت i امین نژاد در مولدین نر

p_{di} = نسبت i امین نژاد در مولدین ماده

$F_1 \hat{H}V$ = برتری آمیخته گری F_1 صفت

n = تعداد کل نژادهای دخیل

در حالت بسط یافته فرمول به صورت زیر است:

$$R\hat{H}V = [1 - (Ps_1Pd_1 + Ps_2Pd_2 + \dots + Ps_nPd_n)]F_1\hat{H}V$$

مثلاً تلاقی قوچ هایی که ۵۰ درصد نژاد A و ۵۰ درصد B را دارند با قوچهایی که ۲۵ درصد نژاد A، ۲۵ درصد نژاد B و ۵۰ درصد نژاد C دارند را در نظر بگیرید. چقدر از برتری آمیخته گری وزن شیرگیری در ۶۰ روزگی طی این تلاقی ابقاء می شود؟

برتری آمیخته گری F_1 برای این صفت را حدود ۴ پوند فرض کنید. برتری آمیخته گری انفرادی ابقاء شده (با نماد I) در بره های حاصل از تلاقی $[(A \times B) \times (C \times (A \times B))]$ به صورت زیر است:

$$\begin{aligned} R\hat{H}V &= (1 - \sum_{i=1}^n Ps_iPd_i)F_1\hat{H}V_1 \\ &= [1 - (0.5(0.25) + 0.5(0.25) + 0(0.5))](4.0) = 0.75(4.0) \\ &= 3.0lb \end{aligned}$$

از آنجا که وزن شیرگیری تحت تأثیر هر دوی برتری آمیخته گری انفرادی و مادری است و چون مادران این بره ها خودشان آمیخته اند باید برتری آمیخته گری مادری را نیز با استفاده از همان فرمول محاسبه کردولی باید ترکیب نژادی والدین مادرها را نیز بدانیم. با فرض اینکه مادران از قوچ های نژاد خالص C و میش هایی با ۵۰ درصد نژاد A و ۵۰ درصد نژاد B حاصل شده باشند و برتری آمیخته گری F_1 برای جزء مادری وزن شیرگیری در ۶۰ روزگی تقریباً همانند جزء مستقیم آن (۴ پوند) است، برتری آمیخته گری ابقاء شده در میش های $C \times (A \times B)$ باید چنین باشد:

$$\begin{aligned} R\hat{H}V_M &= (1 - \sum_{i=1}^n Ps_iPd_i)F_1\hat{H}V_M \\ &= [1 - (0(0.5) + 0(0.5) + 1(0))](4.0) = \\ &1(4.0) = 4.0 \text{ پوند} \end{aligned}$$

با ترکیب کردن پیش بینی های برتری آمیخته گری انفرادی و مادری، کل برتری آمیخته گری موردانتظار در بره های آمیخته برابر است با:

$$R\hat{H}V = R\hat{H}V_I + R\hat{H}V_M = 3.0 + 4.0 = 7.0 \text{ پوند}$$

می‌توان یک قدم جلوتر رفته و میانگین فنوتیپ بره‌های آمیخته را (با صرف نظر کردن از اثرات محیطی گروه-های همزمان) پیش‌بینی کرد. مرحله نخست محاسبه میانگین فنوتیپی هموزن شده برای ترکیبات نژادی بره هاست. نرها ۵۰ درصد A و ۵۰ درصد B و ماده‌ها ۲۵ درصد A، ۲۵ درصد B و ۵۰ درصد C هستند. ترکیب نژادی نتاج به طور ساده میانگین ترکیب نژادی والدین است، لذا بره‌ها:

$$\text{نژاد A } \frac{1}{2}(0.5 + 0.25) = 0.375$$

$$\text{نژاد B } \frac{1}{2}(0.5 + 0.25) = 0.375$$

$$\text{نژاد C } \frac{1}{2}(0.5 + 0.5) = 0.25$$

اگر میانگین فنوتیپی نژادهای A، B و C به ترتیب ۴۵، ۵۵ و ۴۰ پوند باشند میانگین هم وزن شده نتایج آمیخته برابر است با:

$$\bar{P} = 0.375(45) + 0.375(55) + 0.25(40) = 47.5 \text{ پوند}$$

مرحله دوم اضافه کردن برتری آمیخته‌گری است، بنابراین:

$$\bar{P} = \bar{P} + R\hat{H}V = 47.5 + 7.0 = 54.5 \text{ پوند}$$

برخی اوقات پیش‌بینی برتری آمیخته‌گری به خودی خود مورد نظر نیست و بیشتر علاقه مند به مقایسه برتری آمیخته‌گری پیش‌بینی شده حاصل از یک تلاقی ویژه با یک معیار دیگر مانند برتری آمیخته‌گری F_1 هستیم. با یک تغییر ساده در فرمول می‌توان این کار را انجام داد. اگر، از فرمول اصلی

$$R\hat{H}V = (1 - \sum_{i=1}^n P s_i P d_i) F_1 \hat{H}V$$

جزء برتری آمیخته‌گری F_1 (یعنی $F_1 \hat{H}V$) را جدا کنیم، باقی مانده نشان دهنده نسبت برتری آمیخته‌گری F_1 یا حداکثر برتری آمیخته‌گری قابل حصول از یک تلاقی ویژه است. پس درصد تخمین برتری آمیخته‌گری ابقاء

$$\% R\hat{H}V = (1 - \sum_{i=1}^n P s_i P d_i) \times 100 \quad \text{شده برابر است با}$$

در مثال ذکر شده قبلی در خصوص وزن شیرگیری در گوسفند:

$$\begin{aligned} \%RHV_I &= (1 - \sum_{i=1}^n Ps_i Pd_i) \times 100 \\ &= [1 - (0.5(0.25) + 0.5(0.25) + 0(0.5))] \times 100 = 75\% \end{aligned}$$

به عبارت دیگر، $\frac{3}{4}$ حداکثر برتری آمیخته گری انفرادی در بره های $(A \times B) \times (C \times (A \times B))$ تحقق می یابد. برای مادران $C \times (A \times B)$:

$$\begin{aligned} \%RHV_M &= (1 - \sum_{i=1}^n Ps_i Pd_i) \times 100 \\ &= 1 - (0(0.5) + 0(0.5) + 1(0)) \times 100 = 100\% \end{aligned}$$

تمام برتری آمیخته گری F_1 ، به دلیل اینکه F_1 های حقیقی هستند یعنی نژاد پدری و مادری متفاوت دارند، در این میش ها تحقق می یابد.

در فرمول بالا، $\sum_{i=1}^n Ps_i Pd_i$ درجه تلاقی برگشتی (Degree of backcrossing) نامیده می شود که مقدار نسبی تلاقی گری برگشتی در یک جفت گیری را اندازه گیری می کند. تلاقی برگشتی جفت گیری یک فرد (نژاد خالص یا دورگه) با هر فرد دیگر (نژاد خالص یا دورگه) است که با آن در یک یا چند نژاد یا لاین اجدادی مشترک است. ما می خواهیم مقدار تلاقی برگشتی را به حداقل برسانیم زیرا حداقل کردن تلاقی برگشتی به معنی حداکثر کردن قدرت دورگه ای است.

در بره های حاصل از $(A \times B) \times (C \times (A \times B))$ ، نژاد A و B در هر دوی پدرها و مادرهای بره ها مشترک است و درجه تلاقی برگشتی $\frac{0}{25} = \frac{0}{5} + \frac{0}{5} + \frac{0}{5} + \frac{0}{5} = 0$ یا ۲۵ درصد است. در مورد میش های $C \times (A \times B)$ هیچ نژادی در هر دوی پدرها و مادرها مشترک نیست و درجه تلاقی برگشتی $\frac{0}{25} = \frac{0}{5} + \frac{0}{5} + \frac{1}{5} = 0.2$ است، هیچ تلاقی برگشتی وجود ندارد.