

วัตถุประสงค์การเรียนรู้

- สามารถอธิบายความหมายของพันธุศาสตร์ประชากรได้
- อธิบายสาเหตุที่มาของความผันแปรในสัตว์ได้
- สามารถบอกความหมายและสามารถคำนวณความถี่ยีนและความถี่จีโนไทป์ของประชากรได้
- บอกความหมายและข้อจำกัดของกฎ Hardy-Weinberg ได้
- อธิบายสาเหตุที่มีผลกระทบต่อสมมูลของประชากรและสามารถคำนวณความถี่ยีนที่เปลี่ยนแปลงไปได้

หลักการพันธุศาสตร์ประชากรของโดม

พันธุศาสตร์ประชากรเป็นศาสตร์แขนงหนึ่งของวิชาพันธุศาสตร์ (genetics) โดยศึกษาถึงโครงสร้างการเปลี่ยนแปลง รวมถึงวิวัฒนาการทางด้านพันธุกรรมในระดับประชากร โดยเน้นศึกษาถึงการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนและความถี่จีโนไทป์เป็นหลัก ทั้งยังศึกษาถึงปัจจัยที่มีผลกระทบต่อ การเปลี่ยนแปลงความถี่เหล่านี้ภายในประชากร โดยทั่วไปคำว่าประชากรมักจะหมายถึง กลุ่มของสิ่งมีชีวิตที่อาศัยอยู่ร่วมกันในพื้นที่หนึ่งๆ และมีการใช้แหล่งพันธุกรรมร่วมกัน (gene pool) โดยที่สัตว์แต่ละตัวต้องมีคุณสมบัติดังนี้ 1) สามารถสืบพันธุ์ระหว่างสายพันธุ์ (species) ได้โดยลูกที่คลอดออกมาต้องไม่เป็นหมัน 2) สามารถปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่อาศัยอยู่ได้เป็นอย่างดี และ 3) มีโครงสร้างทางพันธุกรรมหลากหลายทั้งในด้าน เพศ อายุ และสถานะ (ตั้งท้อง ท้องว่าง)

การที่โคโนมแต่ละตัวแสดงลักษณะต่างๆออกมาในปริมาณที่แตกต่างกันนั้นเป็นเพราะความผันแปรของการแสดงออกในแต่ละลักษณะแตกต่างกัน โดยทั่วไปความผันแปรที่เกิดขึ้นเป็นผลมาจากพันธุกรรมและสภาพแวดล้อม โดยในส่วนของพันธุกรรมสามารถเกิดความผันแปรได้ตั้งแต่ในระดับดีเอ็นเอไปจนถึงระดับโครโมโซม ในขณะที่ส่วนของสภาพแวดล้อมเป็นผลจากการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยา เช่น การปรับตัว (adaptation) ซึ่งในสภาพธรรมชาตินั้นการเปลี่ยนแปลงเป็นเวลานานสามารถส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในระดับพันธุกรรมและก่อให้เกิดเป็นการวิวัฒนาการ (evolution) ได้



ชนิดของความผันแปรในโคม

ความผันแปรในโคมสามารถแบ่งเป็น 2 ชนิด ได้แก่

1. ความผันแปรในลักษณะที่ไม่ต่อเนื่อง (discrete variation) มักพบในกรณีของลักษณะเชิงคุณภาพ (qualitative traits) โดยในขั้นตอนการเก็บข้อมูลจะใช้วิธีการนับจำนวน สังเกตหรือประเมินด้วยสายตา เช่น การมีสีขน การมีเขาหรือไม่มีเขา การมีลักษณะโครงสร้างแตกต่างกัน สำหรับวิธีการวิเคราะห์ทางสถิติจะใช้วิธีเปรียบเทียบสัดส่วนหรือเปอร์เซ็นต์ของแต่ละกลุ่มในประชากร ได้แก่ การใช้สถิติความน่าจะเป็น (probability) การทดสอบ Chi-square (χ^2 -test) เป็นต้น
2. ความผันแปรในลักษณะที่ต่อเนื่อง (continuous variation) มักพบในกรณีของลักษณะเชิงปริมาณ (quantitative traits) ซึ่งการเก็บข้อมูลใช้วิธีการ ชั่ง ตวง วัด เช่น ลักษณะน้ำหนักแรกเกิด น้ำหนักตัวรายเดือน ปริมาณผลผลิตน้ำนม อัตราการเจริญเติบโต เป็นต้น ในส่วนของข้อมูลที่เก็บบันทึกจะมีลักษณะเป็นตัวเลขต่อเนื่องซึ่งแสดงถึงปริมาณ นอกจากนี้เรายังสามารถใช้ตัวสถิติเพื่อช่วยประเมินค่าสถิติต่างๆ เช่น ค่าเฉลี่ย ความแปรปรวน ค่าสัมประสิทธิ์สหสัมพันธ์ ค่ารีเกรชัน การวิเคราะห์ความแปรปรวน เป็นต้น

คำศัพท์ที่ควรรู้จัก

ยีน (gene) เป็นชื่อเรียกหน่วยที่ควบคุมลักษณะของสิ่งมีชีวิตซึ่งสามารถถ่ายทอดลักษณะต่างๆ จากรุ่นพ่อแม่ไปสู่รุ่นลูกได้ และจากการที่ยีนอยู่บนโครโมโซมภายในนิวเคลียสซึ่งการปรากฏจะอยู่ในลักษณะเป็นคู่ ดังนั้นเราจึงเรียกยีนเหล่านี้ว่า allele

จีโนไทป์ (genotype) เป็นการเขียนสัญลักษณ์เพื่อใช้เป็นตัวแทนของการเข้าคู่กันของยีนแต่ละยีน โดยสัญลักษณ์ที่แสดงสามารถบ่งบอกถึงยีนที่แตกต่างกัน เช่น A, a, B, b เป็นต้น รูปแบบการเขียนแต่ละครั้งต้องเขียนให้อยู่ในรูปของ diploid นั่นคือ AA, Aa, aa เป็นต้น

ฟีโนไทป์ (phenotype) เป็นลักษณะที่แสดงออกมาซึ่งทำให้เราสามารถจำแนกความแตกต่างของสัตว์แต่ละตัวได้ เช่น โคมนที่มีจีโนไทป์แบบ AA แสดงถึงการมีเขา, โคมนที่มีจีโนไทป์แบบ aa แสดงถึงการไม่มีเขา เป็นต้น

ความถี่จีโนไทป์ (genotypic frequency) คือจำนวนหรือปริมาณของโคมนที่มีจีโนไทป์แบบใดแบบหนึ่งเมื่อคิดจากประชากรโคมนที่มีอยู่ทั้งหมด โดยให้ถือว่าประชากรทั้งหมดมีค่าเท่ากับ 100 หรือ 1 หน่วย โดยมีสมการในการคำนวณดังนี้

$$f(GG) = \frac{\text{จำนวนสัตว์ที่มี genotype ที่กำหนด}}{\text{จำนวนสัตว์ทั้งหมด}}$$

ความถี่ยีน (gene frequency or allele frequency) คือจำนวนหรือปริมาณของยีนหรืออัลลีลชนิดใดชนิดหนึ่งในประชากรโคมนที่มียีนอยู่ทั้งหมด โดยให้ถือว่าประชากรทั้งหมดมีค่ายีนหรืออัลลีลเท่ากับ 100 หรือ 1 หน่วย โดยมีสมการในการคำนวณดังนี้

$$f(G) = \frac{\text{จำนวนอัลลีลของยีนที่กำหนด}}{\text{จำนวนอัลลีลทั้งหมด}}$$



ตัวอย่างที่ 1: กำหนดให้ยีน R ควบคุมการมีสีแดงข่มยีน r ซึ่งควบคุมการมีสีขาวอย่างไม่สมบรูณ์ (co-dominant) ดังนั้นโคนมที่มีจีโนไทป์แบบ Rr จะมีสีโรน หากกำหนดให้โคนมฝูงหนึ่ง มีสีแดง 250 ตัว, สีโรน 450 ตัว และสีขาว 200 ตัว จงคำนวณความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีน

สี	จีโนไทป์	จำนวนสัตว์	จำนวนอัลลีล	
			R	r
แดง	RR	250	500	-
โรน	Rr	450	450	450
ขาว	rr	200	-	400
รวม		900	1,800	

ความถี่จีโนไทป์:

$$\begin{aligned} f(RR) &= 250/900 &= 0.278 \\ f(Rr) &= 450/900 &= 0.500 \\ f(rr) &= 200/900 &= 0.222 \end{aligned}$$

ความถี่ยีน:

$$\begin{aligned} f(R) &= (500+450)/1,800 &= 0.528 \\ f(r) &= (400+450)/1,800 &= 0.472 \end{aligned}$$

ข้อสังเกต: จะเห็นว่าผลรวมของความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีนจะเท่ากับ 1 เสมอ

$$f(RR) + f(Rr) + f(rr) = 1.0$$

$$f(R) + f(r) = 1.0$$

หากทราบความถี่จีโนไทป์เราสามารถคำนวณความถี่ยีนได้จาก

$$\begin{aligned} f(R) &= f(RR) + \frac{1}{2} f(Rr) \\ &= 0.278 + \frac{1}{2} (0.500) &= 0.528 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} f(r) &= f(rr) + \frac{1}{2} f(Rr) \\ &= 0.222 + \frac{1}{2} (0.500) &= 0.472 \end{aligned}$$



การทดสอบไค-สแควร์ (χ^2 -test)

การทดสอบการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของยีนโดยพิจารณาว่ายีนมีการข่มกันในลักษณะใด (ข่มสมบูรณ์ ข่มไม่สมบูรณ์ ข่มเกิน หรือไม่มีการข่มกันระหว่างยีน) วิธีหนึ่งที่ยอมรับคือ การทดสอบจากอัตราส่วนของลักษณะต่างๆที่เกิดขึ้นจากการผสมพันธุ์กับค่าที่ควรเป็นตามทฤษฎีซึ่งเรียกว่าการทดสอบ goodness of fits โดยใช้ค่าสถิติไค-สแควร์

$$\chi^2_{\text{value}} = \frac{\sum (O - E)^2}{E}$$

เมื่อ O = จำนวนที่ได้จากการสังเกต (observed number)

E = จำนวนที่คาดว่าจะจะเป็นตามทฤษฎี (expected number)

ถ้า χ^2_{value} ที่คำนวณได้มีค่าน้อยกว่า $\chi^2_{(df)}$ จากตาราง จะยอมรับสมมติฐานว่าอัตราส่วนเป็นไปตามทฤษฎี

ตัวอย่างที่ 2: จากตัวอย่างที่ 1 ผู้วิจัยต้องการทดสอบว่ายีน R ข่มยีน r อย่างไม่สมบูรณ์จริงหรือไม่ จึงกำหนดให้โคนมฝูงหนึ่ง มีสีแดง 250 ตัว, สีโรน 450 ตัว และสีขาว 200 ตัว

$$\begin{array}{c} Rr \times Rr \\ \swarrow \searrow \\ RR : Rr : rr \\ 1 : 2 : 1 \end{array}$$

หากยีน R ควบคุมการมีสีแดง ข่มยีน r ซึ่งควบคุมการมีสีขาวอย่างไม่สมบูรณ์จริงการผสมพันธุ์ Rr เข้าด้วยกันจะต้องได้ลูกสีแดง : สีโรน : สีขาว ในอัตราส่วน 1:2:1 ดังนั้นในการทดสอบสมมติฐานต้องเขียนในรูปแบบ

$$H_0 : \text{อัตราส่วนของสีแดง : สีโรน : สีขาว} = 1:2:1$$

$$H_A : \text{อัตราส่วนของสีแดง : สีโรน : สีขาว} \neq 1:2:1$$

ฟีโนไทป์	อัตราส่วน ที่ทดสอบ	ค่าที่ได้จากการ สังเกต	ค่าคาดหวัง ตามทฤษฎี
แดง	1	250	225
โรน	2	450	450
ขาว	1	200	225

ค่าคาดหวังตามทฤษฎีคำนวณได้จาก:

1. นับจำนวนอัตราส่วนที่ทดสอบรวมแล้วนำไปหารจำนวนสัตว์ที่ทดสอบรวม เพื่อคำนวณจำนวนสัตว์ต่อหนึ่งอัตราส่วน

$$\text{จำนวนอัตราส่วนทดสอบรวม} = 1+2+1 = 4$$

$$\text{จำนวนสัตว์ต่อหนึ่งอัตราส่วน} = 900/4 = 225$$



2. คูณกลับเข้ากับจำนวนอัตราส่วนที่ทดสอบเพื่อเป็นค่าคาดหวังตามทฤษฎี

$$\text{ค่าคาดหวังของการเกิดลูกสีแดง} = 1 \times 225 = 225$$

$$\text{ค่าคาดหวังของการเกิดลูกสีโรน} = 2 \times 225 = 450$$

$$\text{ค่าคาดหวังของการเกิดลูกสีขาว} = 1 \times 225 = 225$$

$$\begin{aligned} \chi^2_{\text{value}} &= \frac{\sum(O - E)^2}{E} \\ &= \frac{(250 - 225)^2}{225} + \frac{(450 - 450)^2}{450} + \frac{(200 - 225)^2}{225} = 5.56 \end{aligned}$$

เมื่อเปิด $\chi^2_{(2)}$ จากตารางที่นัยสำคัญ 0.05 ที่ df 2 พบว่ามีค่า 5.99

(ในการเลือกค่า degree of freedom จากตารางไค-สแควร์นั้นให้คิดจากจำนวนลักษณะที่ต้องการทดสอบ ในที่นี้ทดสอบอัตราส่วน 3 ลักษณะคือ สีแดง, สีโรน และสีขาว) และเนื่องจาก $\chi^2_{\text{value}} < \chi^2_{(2)}$ ดังนั้นจึงยอมรับ H_0 (null hypothesis) จึงสรุปว่าการควบคุมลักษณะการมีสีของโคนมเป็นแบบซ่มไม่สมบูรณ์อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

กฎของฮาร์ดี-ไวน์เบิร์ก (Hardy-Weinberg Law or Hardy-Weinberg principle)

ปี ค.ศ. 1908 Godfrey Harold Hardy นักคณิตศาสตร์ชาวสหราชอาณาจักรและ Wilhelm Weinberg นักฟิสิกส์ชาวเยอรมันต่างเสนอกฎที่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนในประชากร กล่าวคือ ในประชากรที่มีขนาดใหญ่และมีการผสมพันธุ์กันแบบสุ่มโดยที่ไม่มีปัจจัยอื่นมากกระทบต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนอันได้แก่ การกลายยีน การอพยพ และการคัดเลือกจะส่งผลให้ความถี่ยีนในรุ่นลูกเข้าสู่ภาวะสมดุล (the genetic equilibrium) โดยความถี่ยีนจะมีความถี่คงที่ในประชากร ในขณะที่ความถี่จีโนไทป์ในรุ่นลูกที่เกิดขึ้นจะเป็นไปตามกฎ binomial expansion ซึ่งมีรูปแบบสมการดังนี้ $(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$

สามารถพิสูจน์กฎ Hardy-Weinberg เมื่อผสมพันธุ์อย่างสุ่มได้ดังนี้

gamete		ความถี่ยีน		จีโนไทป์	ความถี่จีโนไทป์
พ่อ	แม่	พ่อ	แม่	ลูก	ลูก
B	B	p	p	BB	p^2
B	b	p	q	Bb	pq
b	B	q	p	Bb	pq
b	b	q	q	bb	q^2

จะเห็นว่าในรุ่นลูก

$$f(BB) = p^2, f(Bb) = 2pq, f(bb) = q^2$$

$$\text{จาก } f(B) = f(BB) + \frac{1}{2}f(Bb)$$

$$\begin{aligned} \therefore f(B) &= p^2 + pq \\ &= p(p+q) \quad ; p+q = 1 \\ &= p \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}\therefore f(b) &= 1 - f(B) \\ &= 1 - p \\ &= q\end{aligned}$$

ดังนั้นความถี่ของยีน B ในรุ่นลูกจึงเท่ากับ p และความถี่ของยีน b เท่ากับ q ซึ่งมีค่าเท่ากับความถี่ในรุ่นพ่อแม่

ตัวอย่างที่ 3: จากตัวอย่างการมีสีของโคที่ผ่านมา ซึ่งพบว่า f(R) มีค่าเท่ากับ 0.528 และ f(r) มีค่าเท่ากับ 0.472 หากปล่อยให้โคมีการผสมพันธุ์กันอย่างสุ่ม พบว่าความถี่ยีนจะเข้าสู่สมดุลโดย

ความถี่จีโนไทป์ในรุ่นลูก:

$$\begin{aligned}f(RR) &= p^2 = (0.528)^2 = 0.279 \\ f(Rr) &= 2pq = 2(0.528)(0.472) = 0.498 \\ f(rr) &= r^2 = (0.472)^2 = 0.223\end{aligned}$$

ความถี่ยีนในรุ่นลูก:

$$\begin{aligned}f(R) &= f(RR) + \frac{1}{2} f(Rr) \\ &= 0.279 + \frac{1}{2} (0.498) = 0.528 \\ f(r) &= f(rr) + \frac{1}{2} f(Rr) \\ &= 0.223 + \frac{1}{2} (0.498) = 0.472\end{aligned}$$

ข้อสังเกต: จะเห็นว่าความถี่ยีนในรุ่นลูกมีค่าเท่ากับความถี่ยีนในรุ่นพ่อแม่ตามกฎของ Hardy-Weinberg ในขณะที่ความถี่จีโนไทป์ของทั้งสองรุ่นนั้นไม่เท่ากัน ดังนั้นความถี่ยีนของประชากรจะเข้าสู่ภาวะสมดุลได้ตั้งแต่ลูกรุ่นแรกหลังจากที่มีการผสมพันธุ์อย่างสุ่ม อย่างไรก็ตามหากประชากรในรุ่นพ่อแม่มีความถี่ยีนไม่เท่ากันจะต้องมีการผสมพันธุ์อย่างสุ่มอย่างน้อย 2 ครั้ง ทั้งนี้เนื่องจากในลูกรุ่นแรกจะมีการปรับให้ความถี่ยีนในเพศผู้และเพศเมียเท่ากันก่อน หลังจากนั้นในลูกรุ่นที่ 2 ความถี่ยีนจึงจะเข้าสู่ภาวะสมดุล

ตัวอย่างที่ 4: กำหนดให้ยีน D ควบคุมการมีลักษณะปกติขมยีน d ซึ่งควบคุมลักษณะแคระ (dwarf) ในโคอย่างสมบูรณ์ หากในโคฝูงหนึ่งพบว่ามีโคที่มีลักษณะแคระจำนวน 9 ตัวจากโคทั้งหมด 625 ตัว จงคำนวณความถี่ยีนแคระของโคฝูงนี้

ลักษณะ	genotype	จำนวนสัตว์
ปกติ	DD, Dd	616
แคระ	dd	9
รวม		625



เนื่องจากยีนที่ควบคุมลักษณะปกติของโคนั้นข่มยีนแคระอย่างสมบูรณ์ทำให้ไม่สามารถแยกจำนวนสัตว์ที่มีจีโนไทป์แบบ homozygous (DD) หรือ heterozygous (Dd) ออกจากกันได้ จึงไม่สามารถคำนวณความถี่จีโนไทป์ และความถี่จากการนับจำนวนสัตว์และจำนวนอัลลีลได้

หากกำหนดให้ความถี่ยีนปกติหรือ $f(D)$ มีค่าเท่ากับ p และความถี่ของยีนแคระหรือ $f(d)$ มีค่าเท่ากับ q และกำหนดให้โคฝูงนี้มีการผสมพันธุ์กันอย่างสุ่มซึ่งจากกฎของ Hardy-Weinberg ทำให้ทราบว่าความถี่จีโนไทป์ของประชากรที่มีการผสมพันธุ์อย่างสุ่มมีค่าเท่ากับ

$$(pD+qd)^2 = p^2DD+2pqDd+q^2dd$$

จึงสามารถคำนวณความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีนได้ดังนี้

ความถี่จีโนไทป์ของ homozygous recessive (ลักษณะแคระ) คำนวณได้จาก

$$f(dd) = 9/625 = 0.014$$

และจากกฎของ Hardy-Weinberg ทำให้ทราบความถี่ยีนแคระได้โดย

$$\begin{aligned} f(dd) &= q^2 \\ \therefore f(d) &= \sqrt{q^2} \\ &= \sqrt{0.014} = 0.118 \end{aligned}$$

$$\text{จาก } p+q = 1$$

$$\therefore f(D) = 1-0.118 = 0.882$$

ดังนั้นความถี่ยีนแคระมีค่าเท่ากับ 0.118 และความถี่ยีนปกติมีค่าเท่ากับ 0.882 และสามารถคำนวณความถี่จีโนไทป์ของ DD และ Dd ได้ดังนี้

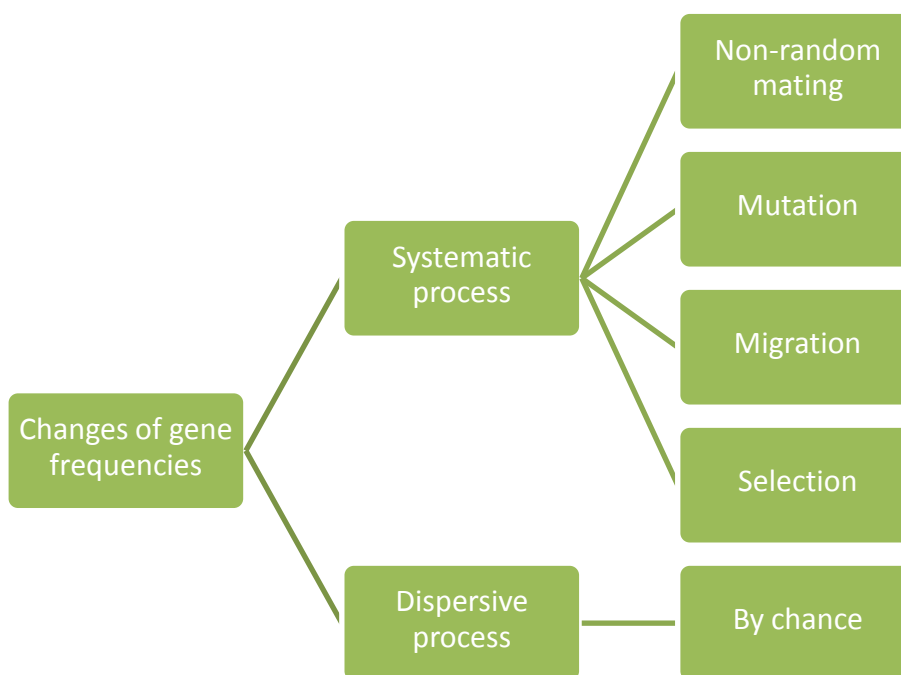
$$\begin{aligned} f(DD) &= p^2 \\ &= (0.882)^2 = 0.778 \\ f(Dd) &= 2pq \\ &= (2)(0.882)(0.118) = 0.208 \end{aligned}$$

จากกฎของ Hardy-Weinberg ทำให้ทราบว่า การผสมพันธุ์กันอย่างสุ่มในประชากรขนาดใหญ่มีผลให้ความถี่ยีนไม่มีการเปลี่ยนแปลงหรืออยู่ในภาวะสมดุลในทุกรุ่นสัตว์ ซึ่งการที่จะเกิดสภาพดังกล่าวในประชากรสัตว์ได้นั้นต้องไม่มีปัจจัยใดๆมากระทบต่อความถี่ยีน

ปัจจัยที่บัพการกระทบต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนและความถี่จีโนไทป์

สภาพของประชากรโคนมในธรรมชาติมีกลไกการควบคุมเพื่อให้ความถี่ของยีนสมดุลอยู่ได้โดยมีการผสมพันธุ์กันแบบสุ่ม อย่างไรก็ตามในการผลิตสัตว์ทั่วไปหรือในธรรมชาตินั้นอาจมีปัจจัยที่มากกระทบให้ความถี่ยีนมีการเปลี่ยนแปลงได้ตลอดเวลา บางตำราเรียกปัจจัยเหล่านั้นว่า gene force ในขณะเดียวกันโคนมเป็นแหล่งอาหารสำคัญแหล่งหนึ่ง และมีการขยายตัวจนกระทั่งทำเป็นธุรกิจฟาร์มโคนมขนาดใหญ่จึงทำให้ต้องมีการปรับปรุงพันธุ์กรรมโคนมให้มีผลผลิตตามที่ต้องการ จึงส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนและความถี่จีโนไทป์เกิดขึ้น ซึ่งปัจจัยที่มีผลกระทบต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ดังกล่าวมีด้วยกันหลายปัจจัยโดยสามารถแสดงดังภาพที่ 2.1





ภาพที่ 2.1 แสดงปัจจัยที่มีผลกระทบต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ยีน

การเปลี่ยนแปลงความถี่ยีนสามารถแบ่งได้เป็น 2 รูปแบบ ได้แก่

1. การเปลี่ยนแปลงอย่างเป็นระบบ (systematic process) ความถี่ยีนมีการเปลี่ยนแปลงอย่างมีระบบต่อเนื่อง หรือมีทิศทางซึ่งเกิดโดยปัจจัยเนื่องจาก การผสมพันธุ์อย่างไม่สุ่ม การกลายยีน การอพยพ และการคัดเลือก
2. การเปลี่ยนแปลงอย่างไม่เป็นระบบ (dispersive process) ความถี่ยีนมักเปลี่ยนแปลงอย่างไม่เป็นระบบ ไม่มีทิศทางแน่นอน มักเกิดในประชากรที่มีขนาดเล็ก ทำให้เกิดสูญหายของยีนโดยบังเอิญ (by chance)

การผสมพันธุ์อย่างไม่สุ่ม

การผสมพันธุ์ที่ไม่เป็นไปอย่างสุ่ม หมายถึง การผสมพันธุ์ระหว่างสัตว์แต่ละตัวโดยมีโอกาสที่จะได้รับการผสมพันธุ์อย่างไม่เท่าเทียมกัน ซึ่งอาจเกิดเนื่องจากการมีคนเข้าไปจัดการหรือจากพฤติกรรมของสัตว์เอง หากเป็นการผสมในลักษณะที่เหมือนกันเข้าด้วยกัน (พันธุ์เดียวกัน ขนาดเท่ากัน สีเหมือนกัน) จะเรียกว่า positive assortive mating ในขณะที่การผสมพันธุ์ในลักษณะที่ตรงข้ามกันเข้าด้วยกัน (คนละพันธุ์กัน ขนาดต่างกัน สีต่างกัน) จะเรียกว่า negative assortive mating การผสมพันธุ์ลักษณะนี้จะมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่จีโนไทป์ในขณะที่ไม่ผลต่อความถี่ยีน

ตัวอย่างที่ 5: กรณี positive assortive mating เมื่อข่มแบบไม่สมบูรณ์ ฟาร์มเลี้ยงโคนมไฮลด์ตันแดงแห่งหนึ่งต้องการจับคู่ผสมพันธุ์แบบ positive assortive mating โดยเลือกผสมโคที่มีลักษณะสีเหมือนกัน และขนาดตัวใกล้เคียงกันเข้าด้วยกัน ดังนี้

สีแดง - สีแดง	: RR x RR
สีโรน - สีโรน	: Rr x Rr
สีขาว - สีขาว	: rr x rr



กำหนดให้ยีน R ควบคุมการมีสีแดงขมยีน r ซึ่งควบคุมการมีสีขาวอย่างไม่สมบูรณ์ โดยมีผลให้โค RR, Rr, rr มีสีแดง, สีโรน, และสีขาวตามลำดับ โดยมีความถี่จีโนไทป์ในฝูงเป็น p^2 , $2pq$ และ q^2 เมื่อนำพ่อพันธุ์มาผสมกับแม่พันธุ์โคในฝูงโอกาสที่จะถ่ายทอดจีโนไทป์ที่ควบคุมสีนั้นมีค่าเท่ากับ 1 ดังนั้นความถี่ยีนจะเปลี่ยนแปลงไปดังนี้

รุ่นพ่อxแม่		อัตราส่วนลูก	ความถี่ที่ถ่ายทอดสู่รุ่นลูก		
mating	ความถี่	RR : Rr : rr	RR	Rr	rr
RR x RR	$1 \times p^2$	1:0:0	p^2	-	-
Rr x Rr	$1 \times 2pq$	1:2:1	$(1/2)pq$	pq	$(1/2)pq$
rr x rr	$1 \times q^2$	0:0:1	-	-	q^2

ดังนั้นความถี่จีโนไทป์ในรุ่นลูกจึงเป็น

$$f(RR) = p^2 + \frac{1}{2}pq$$

$$f(Rr) = pq$$

$$f(rr) = q^2 + \frac{1}{2}pq$$

ข้อสังเกต:

จะเห็นว่าความถี่ของ heterozygous genotype ลดลงครึ่งหนึ่ง

$$2pq \rightarrow pq$$

ในขณะที่ความถี่ homozygous genotype เพิ่มขึ้น

$$p^2 \rightarrow p^2 + \frac{1}{2}pq \quad \text{และ}$$

$$q^2 \rightarrow q^2 + \frac{1}{2}pq$$

แต่ความถี่ของยีนจะไม่เปลี่ยนแปลง โดย

$$\begin{aligned} f(R) &= f(RR) + \frac{1}{2}f(Rr) \\ &= (p^2 + \frac{1}{2}pq) + \frac{1}{2}pq \\ &= p^2 + pq \\ &= p(p+q) \\ &= p \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} f(r) &= f(rr) + \frac{1}{2}f(Rr) \\ &= (q^2 + \frac{1}{2}pq) + \frac{1}{2}pq \\ &= q^2 + pq \\ &= q(q+p) \\ &= q \end{aligned}$$



ตัวอย่างที่ 6: กรณี Negative assortive mating เมื่อชมแบบสมบูร์ณ ฟาร์มเลี้ยงโคออสเตรเลียนฟรี เขียนซาฮิวาลแห่งหนึ่งต้องการจับคู่ผสมพันธุ์แบบ negative assortive mating โดยเลือกผสมโคที่มีลักษณะสีไม่เหมือนกันเข้าด้วยกัน โดย

สีดำ - สีแดง : BB x bb, Bb x bb

สีแดง - สีดำ : bb x BB, bb x Bb

การผสมพันธุ์พ่อแม่พันธุ์ที่มีลักษณะสีไม่เหมือนกันดังกล่าวจะมีผลให้ความถี่เปลี่ยนแปลงไปดังนี้

รุ่นพ่อxแม่		อัตราส่วนลูก	ความถี่ที่ถ่ายทอดสู่รุ่นลูก		
mating	ความถี่	BB : Bb : bb	BB	Bb	bb
BB x bb	$(1/2) \times q^2$	0:1:0	-	$(1/2)q^2$	-
Bb x bb	$(1/2) \times q^2$	0:1:1	-	$(1/4)q^2$	$(1/4)q^2$
bb x BB	$1 \times p^2$	0:1:0	-	p^2	-
bb x Bb	$1 \times 2pq$	0:1:1	-	pq	pq

ดังนั้นความถี่จีโนไทป์ในรุ่นลูกจึงเป็น

$$f(\text{BB}) = 0$$

$$f(\text{Bb}) = \frac{1}{2}q^2 + \frac{1}{4}q^2 + p^2 + pq$$

$$= \frac{3}{4}q^2 + p(p+q)$$

$$= \frac{3}{4}q^2 + p$$

$$f(\text{bb}) = \frac{1}{4}q^2 + pq$$

ข้อสังเกต:

จะเห็นว่าความถี่ของจีโนไทป์ต่างๆมีการเปลี่ยนไปดังนี้

homozygous dominant genotype

$$p^2 \rightarrow 0$$

heterozygous genotype

$$2pq \rightarrow \frac{3}{4}q^2 + p$$

homozygous recessive genotype

$$q^2 \rightarrow \frac{1}{4}q^2 + pq$$



การกลายยีน

การกลายยีนเป็นการเปลี่ยนแปลงระดับโมเลกุลของพันธุกรรมสัตว์ โดยมีการเปลี่ยนแปลงที่ลำดับเบสของดีเอ็นเอ (A, T, C, G) แม้ว่าโอกาสของการเกิดการกลายยีนตามธรรมชาติของสัตว์นั้นมีค่อนข้างต่ำเพียง 10^{-4} - 10^{-5} แต่หากเกิดขึ้นในส่วนของยีนใดก็จะมีผลให้ความถี่ของยีนนั้นเปลี่ยนแปลงไปด้วย การกลายยีนมี 2 แบบ ได้แก่ การกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับ (non-recurrent mutation) และแบบที่ย้อนกลับได้ (recurrent mutation) ซึ่งโดยทั่วไปแล้วการกลายยีนที่มีบทบาทต่อการเปลี่ยนแปลงของความถี่ยีนในประชากรจะเป็นการกลายยีนแบบย้อนกลับได้เป็นส่วนใหญ่ ทั้งนี้เนื่องจากในธรรมชาตินั้นการกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับมีโอกาสเกิดขึ้นต่ำกว่าและเมื่อเกิดแล้วมักเป็นไปในทางที่ทำให้สัตว์มีลักษณะไม่สมบูรณ์หรือตายไป ทำให้มีโอกาสถ่ายทอดไปยังรุ่นต่อไปได้ยาก โอกาสที่ยีนเหล่านั้นคงอยู่ในประชากรจึงน้อยเช่นกันหรือกล่าวได้ว่าความถี่ยีนดังกล่าวจะค่อยๆ ลดลง

■ การกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับ (non-recurrent mutation)

การกลายยีนลักษณะนี้จะเกิดขึ้นในทางใดทางหนึ่งแบบไม่ย้อนกลับ (one-way mutation) ดังนั้นจุดสมดุลจะเกิดขึ้นเมื่อความถี่ยีนด้านใดด้านหนึ่งมีค่าเป็น 0 และความถี่ยีนอีกด้านหนึ่งมีค่าเป็น 1



กำหนดให้ก่อนการกลายยีนมี $f(R)$, $f(r)$ มีค่าเท่ากับ p_0 , q_0 และกำหนดให้อัตราการกลายยีนมีค่า u แล้ว ความถี่ของยีนภายหลังการกลายยีน 1 รุ่น จะเปลี่ยนไป โดย

$$\begin{aligned} f(R) &= p_1 = p_0 - up_0 \\ &= p_0(1-u) \\ f(r) &= q_1 = q_0 + up_0 \end{aligned}$$

ข้อสังเกต:

เมื่อมีการกลายยีนจาก $p \rightarrow q$ จะสังเกตได้ว่าในแต่ละรุ่นนั้น $f(r)$ จะลดลงด้วยอัตรา up_0 และ $f(R)$ จะเพิ่มขึ้นด้วยอัตรา up_0

ระยะเวลาการกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับ

หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างระหว่างความถี่ยีนก่อนและหลังการกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับ ดังนั้น

$$\begin{aligned} \Delta q &= q_1 - q_0 \\ &= (q_0 + up_0) - q_0 \\ &= up_0 \end{aligned}$$

หากทราบความถี่ยีนเริ่มต้น (q_0) และความถี่ยีนสุดท้าย (q_t) ก็สามารถคำนวณระยะเวลาของการกลายยีนเป็นจำนวนรุ่น (t) ได้จากสมการความแตกต่างของความถี่ในแต่ละรุ่น (Δq) ดังนี้

$$\begin{aligned} \text{จาก} \quad \Delta q &= up \\ &= u(1-q) \end{aligned}$$

Differentiate สมการด้วยการเปลี่ยนแปลงเวลา

$$\frac{dq}{dt} = u(1-q)$$



$$dt = \frac{dq}{u(1-q)}$$

Integrate สมการด้วยระยะเวลาและความถี่

$$\begin{aligned} \int_0^t dt &= \int_{q_0}^{q_t} \frac{dq}{u(1-q)} \\ t &= \frac{1}{u} \int_{q_0}^{q_t} \frac{dq}{(1-q)} \\ &= \frac{1}{u} \left[\ln \frac{1}{(1-q)} \right]_{q_0}^{q_t} \\ &= \frac{1}{u} \left[\ln \frac{1}{(1-q_t)} - \ln \frac{1}{(1-q_0)} \right] \\ \therefore t &= \frac{1}{u} \ln \frac{(1-q_0)}{(1-q_t)} \end{aligned}$$

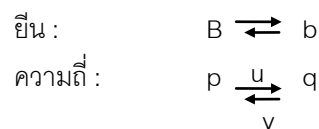
ตัวอย่างที่ 7: กำหนดให้ยีน R เริ่มต้นมีความถี่ (p) เท่ากับ 0.8 หากอัตราการกลายยีนแบบไม่ย้อนกลับ (u) จาก B → b มีค่าเท่ากับ 10^{-4} จงคำนวณระยะเวลาในการที่จะทำให้ความถี่ยีน B ลดลง 0.1

$$\begin{aligned} \text{จาก } t &= \frac{1}{u} \ln \frac{(1-q_0)}{(1-q_t)} \\ &= \frac{1}{10^{-4}} \ln \frac{(1-0.2)}{(1-0.3)} \end{aligned}$$

∴ ต้องใช้เวลา = 1,335.31 รุ่น

■ การกลายยีนแบบย้อนกลับ (recurrent mutation)

การกลายยีนลักษณะนี้จะมีการย้อนกลับได้ (two-way mutation) ดังนั้นจุดสมดุลของความถี่ยีนจะขึ้นอยู่กับความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการกลายยีนไปข้างหน้าและอัตราการกลายยีนย้อนกลับ



หากกำหนดให้อัตราการกลายยีนไปข้างหน้ามีค่าเท่ากับ u และอัตราการกลายยีนย้อนกลับมีค่าเท่ากับ v แล้วความถี่ยีนภายหลังการกลายยีน 1 รุ่นจะเปลี่ยนไปโดย

$$\begin{aligned} f(B) = p_1 &= p_0 - up_0 + vq_0 \\ &= p_0(1-u) + vq_0 \\ f(b) = q_1 &= q_0 + up_0 - vq_0 \end{aligned}$$



ข้อสังเกต:

ถ้า $up_0 > vq_0$ จะทำให้ $f(B)$ มีค่าลดลง

$up_0 < vq_0$ จะทำให้ $f(B)$ มีค่าเพิ่มขึ้น

$up_0 = vq_0$ จะทำให้ $f(B)$ มีค่าคงที่หรืออยู่ในภาวะสมดุล

ความถี่ในสมดุล

หากทราบอัตราการกลายยีนไปข้างหน้าและย้อนกลับ สามารถคำนวณความถี่ในภาวะสมดุลได้

ดังนั้น

$$vq_E = up_E$$

$$vq_E = u(1-q_E)$$

$$vq_E = u - uq_E$$

$$vq_E + uq_E = u$$

$$(v+u)q_E = u$$

$$\therefore q_E = \frac{u}{(u+v)}$$

ระยะเวลาการกลายยีนแบบย้อนกลับ

หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างของความถี่ระหว่างก่อนและหลังการกลายยีนแบบย้อนกลับ

ดังนั้น

$$\begin{aligned}\Delta q &= q_1 - q_0 \\ &= (q_0 + up_0 - vq_0) - q_0 \\ &= up_0 - vq_0\end{aligned}$$

หากทราบความถี่เริ่มต้น (q_0) และความถี่สุดท้าย (q_t) ก็สามารถคำนวณระยะเวลาของการกลายยีนเป็นจำนวนรุ่น (t) ได้จากสมการความแตกต่างของความถี่ในแต่ละรุ่น (Δq) ดังนี้

$$\begin{aligned}\text{จาก } \Delta q &= up - vq \\ &= u(1-q) - vq \\ &= u - uq - vq \\ &= u - q(u+v)\end{aligned}$$

$$\text{และ } q_E = \frac{u}{(u+v)}$$

$$\therefore u = q_E(u+v)$$

แทนค่า u ลงในสมการ Δq ดังนี้

$$\begin{aligned}\Delta q &= q_E(u+v) - q(u+v) \\ &= (u+v)(q_E - q)\end{aligned}$$

Differentiate สมการด้วยการเปลี่ยนแปลงเวลา

$$\frac{dq}{dt} = (u+v)(q_E - q)$$

$$dt = \frac{dq}{(u+v)(q_E - q)}$$



Integrate สมการด้วยระยะเวลาและความถี่

$$\begin{aligned} \int_0^t dt &= \int_{q_0}^{qt} \frac{dq}{(u+v)(q_E - q)} \\ t &= \frac{1}{(u+v)} \int_{q_0}^{qt} \frac{dq}{(q_E - q)} \\ &= \frac{1}{(u+v)} \left[\ln \frac{1}{(q_E - q)} \right]_{q_0}^{qt} \\ &= \frac{1}{(u+v)} \left[\ln \frac{1}{(q_E - q_t)} - \ln \frac{1}{(q_E - q_0)} \right] \\ \therefore t &= \frac{1}{(u+v)} \ln \frac{(q_E - q_0)}{(q_E - q_t)} \end{aligned}$$

ข้อสังเกต:

หากกำหนดให้การคำนวณหาระยะเวลาการกลายยีนมีสูตรทั่วไปเป็น

$$t = k \ln \frac{(Q - q_0)}{(Q - q_t)}$$

พบว่า การคำนวณหาระยะเวลาการกลายยีนแบบย้อนกลับได้และแบบไม่ย้อนกลับนั้นมีความแตกต่างกันดังนี้

1) ค่าสัมประสิทธิ์ (k) ของการกลายยีนแบบย้อนกลับมีค่าเป็น $\frac{1}{(u+v)}$ ในขณะที่แบบไม่

ย้อนกลับจะมีค่าเป็น $\frac{1}{u}$

2) ค่าความถี่ยีนซึ่งอยู่ในรูปเบี่ยงเบนจากค่าความถี่ยีนสมดุล (Q) ของการกลายยีนแบบย้อนกลับมีค่าเป็น q_E ในขณะที่แบบไม่ย้อนกลับจะมีค่าเท่ากับ 1

ตัวอย่างที่ 8: ถ้าเดิมประชากรมีความถี่ $q = 0.2$ เมื่อเกิดกลายยีนโดยมีอัตราไปข้างหน้า ($B \rightarrow b$) หรือ u เท่ากับ 4.2×10^{-5} และมีอัตราการกลายยีนย้อนกลับ ($b \rightarrow B$) หรือ v เท่ากับ 2.1×10^{-5} จงคำนวณความถี่ของยีนในชั่วที่ 1 และเมื่อถึงสมดุล

$$\begin{aligned} q_1 &= q_0 + up_0 - vq_0 \\ &= 0.2 + (4.2 \times 10^{-5})(0.8) - (2.1 \times 10^{-5})(0.2) \\ &= 0.2 + (0.294 \times 10^{-4}) \\ q_E &= \frac{u}{(u+v)} \\ &= \frac{4.2 \times 10^{-5}}{(4.2 \times 10^{-5}) + (2.1 \times 10^{-5})} \\ &= 0.6667 \end{aligned}$$



$$p_E = 1 - 0.6667$$

$$= 0.3333$$

ตัวอย่างที่ 9: จากตัวอย่างเดิมจงคำนวณระยะเวลาในการที่ทำให้ความถี่ขึ้น b เพิ่มขึ้น 10%

$$q_t = 0.2 + (0.2)\left(\frac{10}{100}\right)$$

$$= 0.22$$

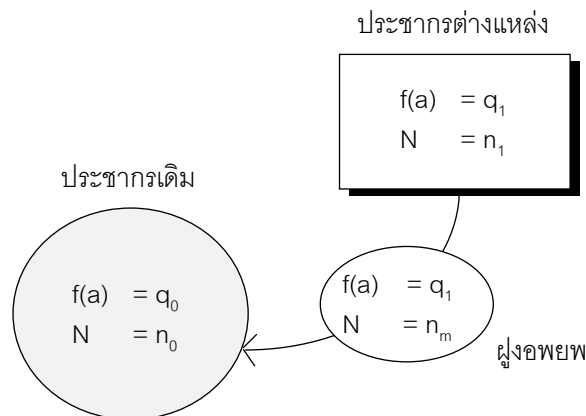
$$t = \frac{1}{(u+v)} \ln \frac{(q_E - q_0)}{(q_E - q_t)}$$

$$= \frac{1}{(4.2 \times 10^{-5}) + (2.1 \times 10^{-5})} \ln \frac{(0.6667 - 0.20)}{(0.6667 - 0.22)}$$

$$\therefore \text{ต้องใช้เวลา} = 695.23 \text{ วัน}$$

การอพยพ

การอพยพเป็นปัจจัยหลักและพบได้เสมอในการเปลี่ยนแปลงความถี่ของยีนในประชากรสัตว์ เมื่อมีการอพยพของฝูงสัตว์รวมถึงมีการขนย้ายนำเข้าสู่สัตว์จากต่างสถานที่หรือต่างประชากรดังภาพที่ 2.2



ภาพที่ 2.2 ลักษณะการอพยพของฝูงสัตว์

เมื่อสิ้นสุดการอพยพแล้วความถี่ของประชากรเดิมซึ่งมีสัตว์อพยพเข้ามาจะมีความถี่เปลี่ยนแปลงเป็น

$$q'_0 = q_0 + m(q_1 - q_0)$$

เมื่อ

$$q'_0 = \text{ความถี่ของประชากรที่มีสัตว์อพยพเข้ามาแล้ว}$$

$$q_0 = \text{ความถี่ของประชากรเดิม}$$

$$q_1 = \text{ความถี่ของประชากรจากต่างแหล่ง}$$

$$m = \text{อัตราการอพยพ} = \frac{n_m}{n_0 + n_m}$$

$$n_0 = \text{จำนวนสัตว์ในประชากรเดิม}$$

$$n_m = \text{จำนวนสัตว์ที่มีการอพยพเข้ามา}$$



หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างของความถี่ระหว่างก่อนและหลังการอพยพ ดังนี้

$$\begin{aligned}\Delta q &= q'_0 - q_0 \\ &= q_0 + m(q_1 - q_0) - q_0 \\ &= m(q_1 - q_0)\end{aligned}$$

ตัวอย่างที่ 10: กำหนดให้โคนมฟาร์ม A เดิมมีจำนวน 8,000 ตัวและมีความถี่ยืนของลักษณะการทนต่อความเครียดเนื่องจากความร้อน (q_0) เท่ากับ 0.2 ในขณะที่โคนมฟาร์ม B มีความถี่ยืนดังกล่าว (q_1) เท่ากับ 0.6 หากมีการนำฝูงโคนมจากฟาร์ม B เข้ามาเลี้ยงร่วมกับฝูงโคนมฟาร์ม A จำนวน 2,000 ตัว จงคำนวณความถี่ของยืนของฝูงโคนมหลังจากที่มีการนำเข้ามาเลี้ยงร่วมกัน

$$\begin{aligned}q'_0 &= q_0 + m(q_1 - q_0) \\ &= 0.2 + \left(\frac{2,000}{8,000 + 2,000}\right)(0.6 - 0.2) \\ &= 0.2 + 0.08 \\ &= 0.28 \\ p'_0 &= 1 - 0.28 \\ &= 0.72 \\ \Delta q &= q'_0 - q_0 \\ &= 0.28 - 0.2 \\ &= 0.08\end{aligned}$$

การคัดเลือก

การคัดเลือกสัตว์บางลักษณะไว้เพื่อการผสมพันธุ์และขยายพันธุ์มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ยืนของฝูงสัตว์ โดยความถี่ในรุ่นลูกขึ้นกับความสามารถในการถ่ายทอดยีน (fitness) จากรุ่นพ่อแม่ที่ถูกคัดเลือกไว้ ถ้ากำหนดให้แต่ละ genotype ของสัตว์มีความสามารถในการถ่ายทอดด้วยสัดส่วนเต็มที่เท่ากับ 1 และกำหนดให้สัมประสิทธิ์การคัดเลือก (selection coefficient, s) หมายถึงสัดส่วนของสัตว์ที่ถูกคัดเลือก ดังนั้นความสามารถในการถ่ายทอดยีนไปยังลูกในรูปสัดส่วนของประชากร (relative fitness) จึงมีค่าเท่ากับ $1-s$ การคัดเลือกสัตว์ในฝูงแบ่งได้เป็นการคัดเลือกเพื่อการคัดออก (culling) และการคัดเลือกไว้ทำพันธุ์ต่อไปในอนาคต (favouring) และเนื่องจากแต่ละยีนมีการควบคุมการแสดงออกแตกต่างกันไปหลายแบบ ทำให้การคัดเลือกแต่ละแบบมีผลต่อความถี่ยืนแตกต่างกันออกไป ดังนั้นในลำดับต่อไปจะนำเสนอรูปแบบการคัดเลือกแบบต่างๆ



- การคัดเลือกที่ลักษณะ recessive เมื่อมีการควบคุมแบบเข้มสมบูรณ์ มีวิวัฒนาการเพื่อกำจัดลักษณะ recessive (aa) และเก็บลักษณะ dominant (AA, Aa) ไว้ในฝูง

Genotype	ความถี่เริ่มต้น	relative fitness	ความถี่รุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือก
AA	p_0^2	1	p_0^2
Aa	$2p_0q_0$	1	$2p_0q_0$
aa	q_0^2	1-s	$(1-s)q_0^2$
	$p_0^2+2p_0q_0+q_0^2$		$p_0^2+2p_0q_0+(1-s)q_0^2$

$$\begin{aligned} \text{ความถี่จีโนไทป์รวมก่อนคัด} &= p_0^2+2p_0q_0+q_0^2 \\ &= 1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ความถี่จีโนไทป์รวมหลังคัด} &= p_0^2+2p_0q_0+(1-s)q_0^2 \\ &= p_0^2+2p_0q_0+q_0^2-sq_0^2 \\ &= 1-sq_0^2 \end{aligned}$$

∴ ความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีนในรุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือกจะมีค่าดังนี้
ความถี่จีโนไทป์ :

$$f(AA) = \frac{p_0^2}{1-sq_0^2}$$

$$f(Aa) = \frac{2p_0q_0}{1-sq_0^2}$$

$$f(aa) = \frac{(1-s)q_0^2}{1-sq_0^2}$$

ความถี่ยีน :

$$\begin{aligned} f(A) &= f(AA) + \frac{1}{2}f(Aa) \\ &= \frac{p_0^2}{1-sq_0^2} + \frac{1}{2}\left(\frac{2p_0q_0}{1-sq_0^2}\right) \\ &= \frac{p_0^2 + p_0q_0}{1-sq_0^2} \\ &= \frac{p_0(p_0 + q_0)}{1-sq_0^2} \end{aligned}$$

$$\therefore p_1 = \frac{p_0}{1-sq_0^2}$$



$$\begin{aligned}
f(a) &= f(aa) + \frac{1}{2}f(Aa) \\
&= \frac{(1-s)q_0^2}{1-sq_0} + (-)\left(\frac{2p_0q_0}{2}\right) \\
&= \frac{(1-s)q_0^2 + p_0q_0}{1-sq_0} \\
&= \frac{(q_0^2 - sq_0^2 + p_0q_0)}{1-sq_0} \\
&= \frac{q_0(q_0 - sq_0 + p_0)}{1-sq_0} \\
&= \frac{q_0(q_0 - sq_0 + 1 - q_0)}{1-sq_0} \\
\therefore q_1 &= \frac{q_0(1-sq_0)}{1-sq_0}
\end{aligned}$$

ตัวอย่างที่ 11: หากกำหนดให้อัตราการคัดเลือก aa มีค่า 0.5 และ $f(AA)$, $f(Aa)$, $f(aa)$ มีค่า 0.36, 0.48, 0.16 ตามลำดับ จงคำนวณความถี่ของยีนภายหลังการคัดเลือก 1 รุ่น

$$\begin{aligned}
f(A) &= p_1 = \frac{p_0}{1-sq_0} \\
&= \frac{0.6}{1-(0.5)(0.16)} \\
&= 0.652 \\
f(a) &= q_1 = \frac{q_0(1-sq_0)}{1-sq_0} \\
&= \frac{(0.4)(1-0.2)}{1-(0.5)(0.16)} \\
&= 0.348
\end{aligned}$$

หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างของความถี่ระหว่างรุ่นก่อนและรุ่นที่เกิดภายหลังการคัดเลือก
ดังนั้น

$$\begin{aligned}
\Delta q &= q_1 - q_0 \\
&= \frac{q_0(1-sq_0)}{1-sq_0} - q_0 \\
&= \frac{q_0 - sq_0^2 - q_0(1-sq_0^2)}{1-sq_0} \\
&= \frac{-sq_0^2 + sq_0^3}{1-sq_0} \\
&= \frac{-sq_0^2(1-q_0)}{1-sq_0}
\end{aligned}$$



กรณีที่มีการคัดเลือกทั้งลักษณะ recessive ออกหมดทุกครั้งในแต่ละรุ่น (complete selection) เช่น ลักษณะมรณะ หรือลักษณะที่ต้องการคัดออกจากฝูงอื่นๆ พบว่าความถี่ยีน q ของรุ่นที่เกิดภายหลังจากคัดเลือกและ Δq จะมีค่าดังนี้

$$\begin{aligned} \text{จาก } q_1 &= \frac{q_0(1-sq_0)}{1-sq_0} \text{ และ } \Delta q &= \frac{-q_0^2(1-q_0)}{1-q_0^2} \\ \text{เมื่อ } s &= 1 \text{ ดังนั้น} \\ q_1 &= \frac{q_0(1-q_0)}{1-q_0^2} \\ &= \frac{q_0(1-q_0)}{(1+q_0)(1-q_0)} \\ &= \frac{q_0}{(1+q_0)} \\ \text{และ } \Delta q &= \frac{-sq_0^2(1-q_0)}{1-sq_0^2} \\ &= \frac{-q_0^2(1-q_0)}{(1+q_0)(1-q_0)} \\ &= \frac{-q_0^2}{(1+q_0)} \end{aligned}$$

สำหรับการคัดเลือกทั้งลักษณะ recessive ออกทั้งหมด หากทราบความถี่ยีนเริ่มต้น (q_0) และความถี่ยีนสุดท้าย (q_t) ก็สามารถคำนวณระยะเวลาของการคัดเลือกที่เป็นจำนวนรุ่น (t) ได้จากสมการความแตกต่างของความถี่ในแต่ละรุ่น (Δq) ดังนี้

$$\text{จาก } \Delta q = \frac{-q^2}{(1+q)}$$

Differentiate สมการด้วยการเปลี่ยนแปลงเวลา

$$\begin{aligned} \frac{dq}{dt} &= \frac{-q^2}{(1+q)} \\ dt &= -\frac{(1+q)dq}{q^2} \end{aligned}$$

Integrate สมการด้วยระยะเวลาและความถี่

$$\begin{aligned} \int_0^t dt &= -\int_{q_0}^{q_t} \frac{(1+q)dq}{q^2} \\ t &= -\left[\int_{q_0}^{q_t} \frac{1}{q^2} dq + \int_{q_0}^{q_t} \frac{1}{q} dq \right] \\ &= -\left[-\frac{1}{q} + \ln(q) \right]_{q_0}^{q_t} \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
 &= - \left[\frac{1}{q_0} - \frac{1}{q_t} + [\ln(q_t) - \ln(q_0)] \right] \\
 &= - \left[\frac{1}{q_0} - \frac{1}{q_t} + \ln \frac{(q_t)}{(q_0)} \right] \\
 &= \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_0} + \ln \frac{(q_0)}{(q_t)} \\
 \therefore t &= \frac{q_0 - q_t}{q_0 q_t} + \ln \frac{(q_0)}{(q_t)}
 \end{aligned}$$

ตัวอย่างที่ 12: กำหนดให้ลักษณะการมีกีบเท้าติดกันในโคนม (mule foot) เป็นลักษณะ homozygous recessive และถูกควบคุมด้วยยีนคู่เดียว หากโคนมฝูงหนึ่งมีความถี่ของลักษณะดังกล่าว 20% จงคำนวณระยะเวลาที่จะทำให้ความถี่ยีนนี้ลดลงครึ่งหนึ่ง หากทำการคัดเลือกโคนมดังกล่าวทั้งหมดในแต่ละรุ่นอย่างต่อเนื่อง

$$\begin{aligned}
 \text{จาก } t &= \frac{q_0 - q_t}{q_0 q_t} + \ln \frac{(q_0)}{(q_t)} \\
 &= \frac{0.2 - 0.1}{(0.2)(0.1)} + \ln \frac{(0.2)}{(0.1)} \\
 &= 5 + 0.693 \\
 \therefore \text{ ต้องใช้เวลาคัด } &= 5.693 \text{ รุ่น}
 \end{aligned}$$

■ การคัดเลือกลักษณะ dominant เมื่อมีการควบคุมแบบข้ามสมบูรณ

มีวัตถุประสงค์เพื่อกำจัดลักษณะ dominant (AA, Aa) และเก็บลักษณะ recessive (aa) ไว้ในฝูง

Genotype	ความถี่เริ่มต้น	relative fitness	ความถี่รุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือก
AA	p_0^2	1-s	$(1-s)p_0^2$
Aa	$2p_0q_0$	1-s	$(1-s)2p_0q_0$
aa	q_0^2	1	q_0^2
	$p_0^2 + 2p_0q_0 + q_0^2$		$(1-s)p_0^2 + (1-s)2p_0q_0 + q_0^2$

$$\begin{aligned}
 \text{ความถี่ genotype รวมก่อนคัด} &= p_0^2 + 2p_0q_0 + q_0^2 \\
 &= 1
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{ความถี่ genotype รวมหลังคัด} &= (1-s)p_0^2 + (1-s)2p_0q_0 + q_0^2 \\
 &= p_0^2 - sp_0^2 + 2p_0q_0 - 2sp_0q_0 + q_0^2 \\
 &= p_0^2 + 2p_0q_0 + q_0^2 - sp_0^2 - 2sp_0q_0 \\
 &= (p+q)^2 - sp_0(p_0 + 2q_0) \\
 &= 1 - sp_0(1 - q_0 + 2q_0)
 \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
&= 1-sp_0(1+q_0) \\
&= 1-s(1-q_0)(1-q_0) \\
&= 1-s(1-q_0^2)
\end{aligned}$$

∴ ความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีนในรุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือกจะมีค่าดังนี้
ความถี่จีโนไทป์ :

$$f(AA) = \frac{(1-s)p_0^2}{1-s(1-q_0^2)}, f(Aa) = \frac{(1-s)2p_0q_0}{1-s(1-q_0^2)}, f(aa) = \frac{q_0^2}{1-s(1-q_0^2)}$$

ความถี่ยีน :

$$\begin{aligned}
f(A) &= f(AA) + \frac{1}{2}f(Aa) \\
&= \frac{(1-s)p_0^2}{1-s(1-q_0^2)} + \frac{1}{2} \left(\frac{(1-s)2p_0q_0}{1-s(1-q_0^2)} \right) \\
&= \frac{p_0^2 - sp_0^2 + p_0q_0 - sp_0q_0}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{p_0(p_0 - sp_0 + q_0 - sq_0)}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{p_0(p_0 - sp_0 + (1-p_0) - s(1-p_0))}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{p_0(p_0 - sp_0 + 1 - p_0 - s + sp_0)}{1-s(1-q_0^2)}
\end{aligned}$$

$$\therefore p_1 = \frac{(1-s)p_0}{1-s(1-q_0^2)}$$

$$\begin{aligned}
f(a) &= f(aa) + \frac{1}{2}f(Aa) \\
&= \frac{q_0^2}{1-s(1-q_0^2)} + \frac{1}{2} \left(\frac{(1-s)2p_0q_0}{1-s(1-q_0^2)} \right) \\
&= \frac{q_0^2 + p_0q_0 - sp_0q_0}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{q_0(q_0 + sp_0 - p_0)}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{q_0(q_0 + (1-q_0) - s(1-q_0))}{1-s(1-q_0^2)} \\
&= \frac{q_0(q_0 + 1 - q_0 - s + sq_0)}{1-s(1-q_0^2)}
\end{aligned}$$

$$\therefore q_1 = \frac{q_0(1-s + sq_0)}{1-s(1-q_0^2)}$$



ตัวอย่างที่ 13: หากกำหนดให้อัตราการคัดเลือก A_1 มีค่า 0.5 โดย $f(AA)$, $f(Aa)$, $f(aa)$ มีค่า 0.36, 0.48, 0.16 ตามลำดับ จงคำนวณความถี่ของยีนภายหลังการคัดเลือก 1 รุ่น

$$\begin{aligned} f(A) &= p_1 = \frac{(1-s)p_0}{1-s(1-q_0^2)} \\ &= \frac{(1-0.5)(0.6)}{1-(0.5)(1-0.16)} \\ &= 0.517 \\ f(a) &= q_1 = \frac{q_0(1-s+sq_0)}{1-s(1-q_0^2)} \\ &= \frac{0.4(1-0.5+(0.5)(0.4))}{1-(0.5)(1-0.16)} \\ &= 0.483 \end{aligned}$$

หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างของความถี่ระหว่างรุ่นก่อนและรุ่นที่เกิดภายหลังการคัดเลือก ดังนั้น

$$\begin{aligned} \Delta q &= q_1 - q_0 \\ &= \frac{q_0(1-s+sq_0)}{1-s(1-q_0^2)} - q_0 \\ &= \frac{q_0 - sq_0 + sq_0^2 - q_0(1-s(1-q_0^2))}{1-s(1-q_0^2)} \\ &= \frac{q_0 - sq_0 + sq_0^2 - q_0 + sq_0 - sq_0^3}{1-s(1-q_0^2)} \\ &= \frac{sq_0^2 - sq_0^3}{1-s(1-q_0^2)} \\ &= \frac{sq_0^2(1-q_0)}{1-s(1-q_0^2)} \end{aligned}$$

กรณีที่มีการคัดเลือกลักษณะ dominant ออกหมดทุกครั้งในแต่ละรุ่น (complete selection) เช่นกรณีของลักษณะมรณะ หรือลักษณะที่ต้องการตัดออกจากฝูงอื่นๆ พบว่าความถี่ยีน q ของรุ่นที่เกิดภายหลังการคัดเลือกและ Δq จะมีค่าดังนี้

$$\begin{aligned} \text{จาก } q_1 &= \frac{q_0(1-s+sq_0)}{1-s(1-q_0^2)} \text{ และ } \Delta q = \frac{sq_0^2(1-q_0)}{1-s(1-q_0^2)} \\ \text{เมื่อ } s &= 1 \text{ ดังนั้น} \\ q_1 &= \frac{q_0(1-1+q_0)}{1-1-q_0^2} \\ &= \frac{q_0^2}{q_0^2} \\ &= 1 \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
 \text{และ} \quad \Delta q &= \frac{q_0^2 (1 - q_0)}{1 - 1 - q_0^2} \\
 &= \frac{q_0^2 (1 - q_0)}{q_0^2} \\
 &= 1 - q_0
 \end{aligned}$$

สำหรับการตัดทิ้งลักษณะ dominant ออกทั้งหมด หากทราบความถี่ยีนเริ่มต้น (q_0) และความถี่ยีนสุดท้าย (q_t) ก็สามารถคำนวณระยะเวลาของการตัดทิ้งเป็นจำนวนรุ่น (t) ได้จากสมการความแตกต่างของความถี่ในแต่ละรุ่น (Δq) ดังนี้

$$\text{จาก} \quad \Delta q = 1 - q$$

Differentiate สมการด้วยการเปลี่ยนแปลงเวลา

$$\frac{dq}{dt} = 1 - q$$

$$dt = \frac{dq}{1 - q}$$

Integrate สมการด้วยระยะเวลาและความถี่

$$\begin{aligned}
 \int_0^t dt &= \int_{q_0}^{q_t} \frac{dq}{1 - q} \\
 t &= \left[\ln \frac{1}{1 - q} \right]_{q_0}^{q_t} \\
 &= \ln \frac{1}{1 - q_t} - \ln \frac{1}{1 - q_0} \\
 \therefore t &= \ln \frac{(1 - q_0)}{(1 - q_t)}
 \end{aligned}$$

ตัวอย่างที่ 14: กำหนดให้ลักษณะการไม่มีเขาในโคเป็นลักษณะ dominant และถูกควบคุมด้วยยีนคู่เดียว ถ้าปัจจุบันฝูงโคนมแห่งหนึ่งมีความถี่ของลักษณะดังกล่าว 10% จงคำนวณระยะเวลาที่ทำให้ความถี่ยีนลดลงเหลือ 1% หากทำการตัดทิ้งโคนมดังกล่าวทั้งหมดในแต่ละรุ่นอย่างต่อเนื่อง

$$\begin{aligned}
 \text{จาก} \quad t &= \ln \frac{(1 - q_0)}{(1 - q_t)} \\
 &= \ln \frac{(1 - 0.90)}{(1 - 0.99)}
 \end{aligned}$$

$$\therefore \text{ต้องใช้เวลาคัด} = 2.301 \text{ รุ่น}$$



- การคัดเลือกที่ลักษณะ dominant และ recessive เมื่อมีการควบคุมแบบข่มไม่สมบูรณ์ มีวิวัฒนาการเพื่อเพื่อกำจัด homozygous recessive กับ dominant (aa,AA) และเก็บ heterozygous genotype (Aa) ไว้ในฝูง

Genotype	ความถี่เริ่มต้น	relative fitness	ความถี่รุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือก
AA	p_0^2	$1-s_1$	$(1-s_1)p_0^2$
Aa	$2p_0q_0$	1	$2p_0q_0$
aa	q_0^2	$1-s_2$	$(1-s_2)q_0^2$
	$p_0^2+2p_0q_0+q_0^2$		$(1-s_1)p_0^2+2p_0q_0+(1-s_2)q_0^2$

$$\begin{aligned} \text{ความถี่ genotype รวมก่อนคัด} &= p_0^2+2p_0q_0+q_0^2 \\ &= 1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ความถี่ genotype รวมหลังคัด} &= (1-s_1)p_0^2+2p_0q_0+(1-s_2)q_0^2 \\ &= p_0^2-s_1p_0^2+2p_0q_0+q_0^2-s_2q_0^2 \\ &= p_0^2+2p_0q_0+q_0^2-s_1p_0^2-s_2q_0^2 \\ &= 1-s_1p_0^2-s_2q_0^2 \end{aligned}$$

∴ ความถี่จีโนไทป์และความถี่ยีนในรุ่นต่อไปที่เกิดจากฝูงคัดเลือกจะมีค่าดังนี้
ความถี่จีโนไทป์ :

$$f(AA) = \frac{(1-s_1)p_0^2}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2}$$

$$f(Aa) = \frac{2p_0q_0}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2}$$

$$f(aa) = \frac{(1-s_2)q_0^2}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2}$$

ความถี่ยีน :

$$\begin{aligned} f(A) &= f(AA) + \frac{1}{2}f(Aa) \\ &= \frac{(1-s_1)p_0^2}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2} + \frac{1}{2}\left(\frac{2p_0q_0}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2}\right) \\ &= \frac{p_0^2-s_1p_0^2+p_0q_0}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2} \\ &= \frac{p_0^2+p_0q_0-s_1p_0^2}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2} \\ &= \frac{p_0(p_0+q_0)-s_1p_0^2}{1-s_1p_0^2-s_2q_0^2} \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
 &= \frac{p_0 - s_1 p_0^2}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 \therefore p_1 &= \frac{p_0(1 - s_1 p_0)}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 f(a) &= f(aa) + \frac{1}{2} f(Aa) \\
 &= \frac{(1 - s_2) q_0^2}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} + \left(\frac{1}{2}\right) \left(\frac{2 p_0 q_0}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2}\right) \\
 &= \frac{q_0^2 - s_2 q_0^2 + p_0 q_0}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 &= \frac{q_0^2 + p_0 q_0 - s_2 q_0^2}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 &= \frac{q_0(q_0 + p_0) - s_2 q_0^2}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 &= \frac{q_0 - s_2 q_0}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 \therefore q_1 &= \frac{q_0(1 - s_2 q_0)}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2}
 \end{aligned}$$

ตัวอย่างที่ 15: หากกำหนดให้อัตราการคัดเลือก AA มีค่า 0.5 และ aa มีค่า 0.2 โดย $f(AA)$, $f(Aa)$, $f(aa)$ มีค่า 0.36, 0.48, 0.16 ตามลำดับ จงคำนวณความถี่ของยีนภายหลังการคัดเลือก 1 รุ่น

$$\begin{aligned}
 f(A) &= p_1 = \frac{p_0(1 - s_1 p_0)}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 &= \frac{0.6(1 - 0.3)}{1 - (0.5)(0.36) - (0.2)(0.16)} \\
 &= 0.533 \\
 f(a) &= q_1 = \frac{q_0(1 - s_2 q_0)}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} \\
 &= \frac{0.4(1 - 0.08)}{1 - (0.5)(0.36) - (0.2)(0.16)} \\
 &= 0.467
 \end{aligned}$$

หากกำหนดให้ Δq เป็นความแตกต่างของความถี่ระหว่างรุ่นก่อนและรุ่นที่เกิดภายหลังการคัดเลือก ดังนั้น

$$\begin{aligned}
 \Delta q &= q_1 - q_0 \\
 &= \frac{q_0(1 - s_2 q_0)}{1 - s_1 p_0^2 - s_2 q_0^2} - q_0
 \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
&= \frac{q_0(1-s_2q_0) - q_0(1-s_2p_0^2 - s_2q_0^2)}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{q_0 - s_2q_0^2 - q_0 + s_2p_0^2q_0 + s_2q_0^3}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{-s_2q_0^2 + s_2p_0^2q_0 + s_2q_0^3}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{-s_2q_0^2 + s_2(1-p)q_0^2 + s_1p_0^2q_0}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{-s_2q_0^2 + s_2q_0^2 - s_2p_0q_0^2 + s_1p_0^2q_0}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{s_1p_0^2q_0 - s_2p_0q_0^2}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
&= \frac{p_0q_0(s_1p_0 - s_2q_0)}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2}
\end{aligned}$$

จุดที่ความถี่ยีนสมดุลสามารถคำนวณได้จากสมการ $s_1p = s_2q$ ดังนั้น

$$\begin{aligned}
s_1p &= s_2(1-p) \\
s_1p &= s_2 - s_2p \\
s_1p + s_2p &= s_2 \\
p(s_1 + s_2) &= s_2 \\
\therefore p_E &= \frac{s_2}{s_1 + s_2} \\
\text{และ } q_E &= \frac{s_1}{s_1 + s_2}
\end{aligned}$$

กรณีที่มีการคัดเลือกทั้งลักษณะ dominant และ recessive ออกหมดทุกครั้งในแต่ละรุ่น (complete selection) เพื่อต้องการลักษณะ heterozygous หรือต้องการสัตว์ลูกผสม พบว่าความถี่ยีน q ของรุ่นที่เกิดภายหลังการคัดเลือกและ Δq จะมีค่าดังนี้

$$\begin{aligned}
\text{จาก } q_1 &= \frac{q_0(1-s_2q_0)}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
\text{และ } \Delta q &= \frac{p_0q_0(s_1p_0 - s_2q_0)}{1-s_1p_0^2 - s_2q_0^2} \\
\text{เมื่อ } s_1 = s_2 = 1 \text{ ดังนั้น} \\
q_1 &= \frac{q_0(1-q_0)}{1-p_0^2 - q_0^2}
\end{aligned}$$



$$= \frac{p_0 - q_0}{1 - p_0^2 - q_0^2}$$

$$\text{จาก } p^2 + 2pq + q^2 = 1, \therefore 2pq = 1 - p^2 - q^2$$

$$= \frac{p_0 q_0}{2p_0 q_0}$$

$$= \frac{1}{2}$$

$$\text{และ } \Delta q = \frac{p_0 q_0 (p_0 - q_0)}{1 - p_0^2 - q_0^2}$$

$$\text{จาก } p^2 + 2pq + q^2 = 1, \therefore 2pq = 1 - p^2 - q^2$$

$$= \frac{p_0 q_0 (p_0 - q_0)}{2p_0 q_0}$$

$$= \frac{1}{2} (p_0 - q_0)$$

ตัวอย่างที่ 16: กำหนดให้การมีสีแดงในโคมี่จีนไทป์ AA, สีขาวมีจีโนไทป์ aa, และสีโรนมี่จีโนไทป์ Aa ถ้าต้องการสร้างฝูงโคมี่ที่มีสีโรนทั้งหมดตั้งนั้นจึงต้องคัดโคมี่ที่มีสีแดงและสีขาวออกจากฝูง โดยโคมี่แดงสามารถคัดได้ทั้งหมดแต่โคมี่ขาวคัดได้เพียงครั้งหนึ่ง หากคัดเลือกในลักษณะนี้อย่างต่อเนื่องในแต่ละรุ่นแล้วจงคำนวณความถี่ยีนที่จุดสมดุล

$$\text{จาก } q_E = \frac{s_1}{s_1 + s_2}$$

$$= \frac{1}{1 + 0.5}$$

$$= 0.6667$$

$$\text{และ } p_E = 1 - 0.6667$$

$$= 0.3333$$

การสูญหายของยีน

การสูญหายไปของยีนอันเนื่องมาจากขนาดของประชากรที่มีขนาดเล็กเกินไป ดังนั้นจึงเป็นการเพิ่มโอกาสที่สัตว์จะเกิดการผสมพันธุ์อย่างไม่อิสระ ซึ่งความบังเอิญ (chance) ดังกล่าวทำให้ความถี่ของยีนใดยีนหนึ่งจึงเข้าใกล้ 0 หรือยีนสูญหายไป (lost) ในขณะที่ยีนที่เป็นคู่อัลลีลอีกยีนหนึ่งจะมีความถี่เข้าใกล้ 1 (fixed)

สมมติว่าประชากรสัตว์ขนาดเล็กฝูงหนึ่ง มีลักษณะดังนี้

Genotype	จำนวน	
	ตัวผู้	ตัวเมีย
AA	5	5
Aa	2	2
aa	1	1
รวม	8	8



หากมีการผสมพันธุ์แบบสุ่มที่ทำให้เกิดเหตุการณ์ดังนี้

aa ตัวเมีย ผสมกับ AA ตัวผู้ -> ได้ลูก Aa 1 ตัว

aa ตัวผู้ ผสมกับ AA ตัวเมีย -> ได้ลูก Aa 1 ตัว

Aa ทั้ง 2 คู่ผสมพันธุ์กันเอง -> บังเอิญได้ลูก AA 2 ตัว

AA อีก 4 คู่ผสมพันธุ์กัน -> ได้ลูก AA 4 ตัว

จะทำให้เกิดประชากรในรุ่นลูกดังนี้

Genotype	จำนวน	
	ตัวผู้	ตัวเมีย
AA	3	3
Aa	1	1
aa	0	0
รวม	4	4

จะเห็นได้ว่าการผสมพันธุ์แบบสุ่มในประชากรที่มีขนาดเล็กดังกล่าวมีโอกาสหรือความบังเอิญที่จะทำให้เกิดการสูญหายไปของ genotype ได้ เรียก genotypic lost (จากตัวอย่าง genotype aa จะหายไป)

ความถี่ยีนในรุ่นลูกจะเป็น

$$f(A) = p = (6+1)/8 = 0.875$$

$$f(a) = q = 1/8 = 0.125$$

จากประชากรลูกที่เกิดขึ้น จะเห็นได้ว่ายีน a มีโอกาสจะสูญหายไปได้มาก เพราะหากการผสมพันธุ์ครั้งต่อไป เป็นดังนี้

Aa 2 ตัวผสมพันธุ์กัน -> บังเอิญได้ลูก AA 1 ตัว

AA 6 ตัวผสมพันธุ์กัน -> ได้ลูก AA 3 ตัว

หรือ

Aa ตัวเมีย ผสมกับ AA ตัวผู้ -> บังเอิญได้ลูก AA 1 ตัว

Aa ตัวผู้ ผสมกับ AA ตัวเมีย -> บังเอิญได้ลูก AA 1 ตัว

AA 2 ตัวผสมพันธุ์กัน -> ได้ลูก AA 2 ตัว

ทั้งสองกรณี จะทำให้เกิดประชากรในรุ่นลูกดังนี้

Genotype	จำนวน
AA	4
Aa	0
aa	0
รวม	4

จะเห็นได้ genotype aa และ Aa ได้หายไป โดยพบว่าความถี่ยีนในรุ่นลูกครั้งนี้จะเป็น

$$f(A) = p = 4/4 = 1 \quad (A \text{ gene fix})$$

$$f(a) = q = 0/4 = 0 \quad (a \text{ gene lost})$$



คำถามท้ายบท

1. จงอธิบายหลักการของกฎฮาร์ดีและไวน์เบอร์กและมีปัจจัยใดที่มีผลกระทบต่อความถี่ยีน
2. จงอธิบายกฎ binomial expansion
3. จงบอกประโยชน์ของ Chi-square test และ Goodness of fit
4. ถ้าประชากรหนึ่งมีโคสีแดง (RR) = 600 ตัว สีโรน (Rr) = 300 ตัว และสีขาว (rr) = 100 ตัว จงคำนวณความถี่ของ gene และ genotype
5. ถ้าความถี่ของ gene A = 0.6 และ ความถี่ของ gene a = 0.4 แล้ว อัตราการกลายยีนจาก A เป็น a = 0.2 และอัตราการกลายยีนจาก a เป็น A = 0.1 แล้ว เมื่อเกิดการกลายยีน ในลูกรุ่นที่ 1 จะมีความถี่ของยีนเป็นเท่าใด และความถี่ของยีนเท่าใดจึงจะเข้าสู่สมดุล
6. หากความถี่ของ genotype AA = 0.49 , Aa = 0.42 และ aa = 0.09 เมื่อทำการคัดเลือกสิ่งมีชีวิตที่เป็น Aa ออกจากฝูงทั้งหมด ความถี่ของ gene และ genotype หลังการคัดเลือกจะเป็นเท่าใด
7. ในประชาหนึ่งมีโคนมอยู่ 800 ตัว ($f(a) = 0.8$) เมื่อนำสัตว์จากอีกฝูงหนึ่งเข้ามาจำนวน 200 ตัว ($f(a) = 0.5$) อยากทราบว่า ความถี่ของ gene จะเป็นเท่าใด
8. จงอธิบายการเกิด genetic drift ในประชากรขนาดเล็ก



บรรณานุกรม

- Brown, A. H. D. and B. S. Weir. 1983. Measuring genetic variability in plant populations. In: Isozymes in Plant Genetics and Breeding, Part A (S.D. Tanksley and T.J. Orton, eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 219-239.
- Buckler, E. S., Thornsberry, J. M. and S. Kresovich. 2001. Molecular diversity, structure and domestication of grasses. *Genet. Res., Camb.* 77: 213-218.
- de Vicente, M. C. and T. Fulton. 2003. Using Molecular Marker Technology in Studies on Plant Genetic Diversity. (<http://www.ipgri.cgiar.org/publications/pubfile.asp>).
- Doolittle, D. P. 1987. *Population Genetics: Basic Principles*. Springer-Verlag, Berlin.
- Gregorius, H. R. 1980. The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Biometrics* 36: 643-652.
- Hartl, D. L. 1988. *A Primer of Population Genetics* (2nd edn.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Hillis, D. M., C. Moritz, and B. K. Mable. 1996. *Molecular Systematics* (2nd ed.). Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Karp, A., P. G. Isaac and D. S. Ingram. 1998. *Molecular Tools for Screening Biodiversity: Plants and Animals*. Chapman & Hall, London.
- Labate, J. A. 2000. Software for population genetic analyses of molecular marker data. *Crop Sci.* 40: 1521-1528.
- Mohammadi, S. A. and B. M. Prasanna. 2003. Analysis of genetic diversity in crop plants - salient statistical tools and considerations. *Crop Sci.* 43: 1235-1248.
- Silva, A. P. and M. Russo. 2000. Techniques and statistical data analysis in molecular population genetics. *Hydrobiologia* 420: 119-135.
- Weir, B. S. 1996. *Genetic Data Analysis II: Methods for discrete population genetic data* (2nd edition). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

