

ตอนที่ 2

การถ่ายทอดทางพันธุกรรม

บทที่ 8

หลักของการถ่ายทอดทางพันธุกรรม

เค้าโครงเรื่อง

8.1 เมนเดลและกำเนิดของพันธุศาสตร์

8.2 คอมโอมิซม

8.2.1 คอมโอมิที่เป็นพื้นฐานของการกำหนดเพศ

8.2.2 ลักษณะที่อยู่บนคอมโอมิเพศ

8.2.3 คอมโอมิชนิดอื่นและลักษณะ เชื่อมโยง

8.2.4 การเชื่อมโยง การใช้วัเปลี่ยนและคอมโอมิแบบปิง

8.2.5 การเปลี่ยนแปลงของคอมโอมิ

8.3 การผับแปรไปจากภูของเมนเดล

8.3.1 การซึมไม่ลง

8.3.2 หล่ายคู่ของยีนและลักษณะซึมร่วม

8.3.3 การถ่ายทอดทางพันธุกรรมที่ควบคุมโดยหล่ายยีน

8.3.4 อันตรกรวิยาของยีน

8.3.5 อิทธิพลของลึงแวดล้อมต่อการทำงานของยีน

ความสามารถในการลีบพันธุ์เป็นเอกลักษณ์ที่สำคัญอย่างหนึ่งของลึงมีชีวิต และลึงมีชีวิตจำเป็นต้องเกิดมาจากการลีบพันธุ์มีชีวิต ดังนั้nlึงมีชีวิตแต่ละหน่วย (แต่ละตัว) ที่มีอยู่ในปัจจุบันย่อมลีบทอดสายพันธุ์มาจากบรรพบุรุษที่เป็นต้นกำเนิดของแต่ละชนิด กล่าวอีกนัยหนึ่งคือ ลึงมีชีวิตมีความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรม (heredity) ซึ่งเป็นพื้นฐานของวิชาพันธุศาสตร์ (genetics)

มนุษย์ได้สังเกตุมนุษย์ด้วยกันเองตลอดจนลัตัวร์และฟีชรอปตัวมาซ้านาเนล่าว่า ผู้ลืบกอดจากสิ่งมีชีวิตจะมีลักษณะคล้ายคลึงกับผู้ให้กำเนิดเสมอ มีเพียงบางหน่วยเท่านั้นที่มี การผันแปร (variation) ไปจากผู้ให้กำเนิดอย่างเห็นได้ชัด ภาพรวมของการถ่ายทอดทางพันธุกรรมคือ การที่ประชากรของสิ่งมีชีวิตมีการลืบกอดลักษณะต่อเนื่องจากช่วงรุ่นหนึ่งไปยังช่วงรุ่นถัดไปโดยไม่สมข้ามพันธุ์กับสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นที่มีสายพันธุ์ใกล้เคียงกันและผสมพันธุ์กันได้ แต่ในธรรมชาติการผสมข้ามสายพันธุ์เกิดขึ้นได้เสมอ

8.1 เมนเดลและกำเนิดของพันธุศาสตร์

การค้นพบกระบวนการทางธรรมชาติเป็นผลงานร่วมของนักค้นคว้าที่ค้นพบกันไว้ใหม่มาอธิบายปรากฏการณ์ทางธรรมชาติ ในแต่ละสาขาของความรู้ทางวิทยาศาสตร์ยอมรับมีความสามารถสูงในการสานความรู้ต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกันเข้าด้วยกัน เกรгор เมนเดล (Gregor Mendel 1822-1884) นักวิชาชีววิทยาออสเตรียนักร่วมที่คิดค้นหลักการลืบกอดทางพันธุกรรมจากการทดลองของตนเองและแนวคิดที่ได้จากนักวิทยาศาสตร์อื่น จนได้รับการยกย่องว่าเป็นบิดาแห่งพันธุศาสตร์

ในช่วงกลางศตวรรษที่ 19 ยังไม่มีผู้ใดมีความรู้เรื่องของยีนและโครโนโซมและก็ยังไม่มีผู้ใดทราบว่าพ่อแม่สามารถถ่ายทอดลักษณะไปสู่ลูกได้ ยังไงกว่านั้นบางครั้งจะปรากฏข้อว่า ลูกมีลักษณะคล้ายพ่อหรือแม่เพียงฝ่ายเดียว ทำให้เมนเดลเกิดแนวความคิดที่จะทดลองหาข้อพิสูจน์ข้อข้องใจของตนเองโดยประการ มีขั้นตอนดังนี้คือ

(1) เหตุใดพืชบางชนิดจึงมีลักษณะเด่นชัดต่อเนื่องกันโดยไม่มีลักษณะอยู่ระหว่างกลางทั้ง ๆ ที่ดอกของพืชชนิดนั้นมีเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมียสามารถผสมกันเองได้โดยไม่ต้องใช้เกสรตัวผู้จากต้นอื่นต่อเนื่องกันหลายชั่วโมง เช่นจึงเลือกตัวชนิดที่ปลูกในสวน (*Pisum sativum*) มาทำการทดลองปลูกเพื่อศึกษาลักษณะตั้งกล่าว

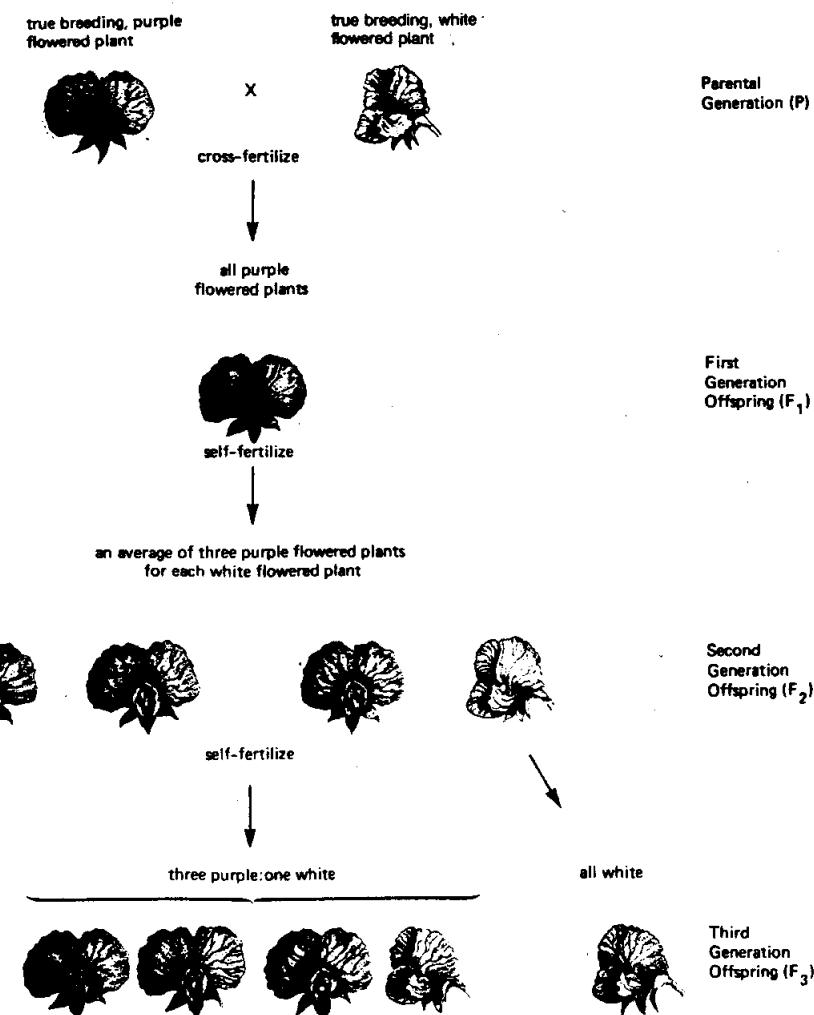
(2) เมื่อนำถั่วต่างลักษณะกันมาผสมพันธุ์กัน มีเพียงลักษณะเดียวเท่านั้นปรากฏในชั่วโมงถัดไป (รุ่นลูก) แต่ถ้าลักษณะหนึ่งไม่ปรากฏ

(3) เช้านันทึกข้อมูลลักษณะของลูกที่ปรากฏจำนวนนับต่อเนื่องกัน 3 ชั่วโมง แล้ววิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ (เช่นในสมัยนั้นยังไม่มีผู้ใดสนใจจะนำเข้ามาเกี่ยวข้อง) ทำให้ได้ขอ

สรุปที่เกี่ยวข้องกับการถ่ายทอดทางพันธุกรรมว่า ลักษณะถ่ายทอดต้องมาจากบรรพบุรุษ จนกระทั่งในปี 1906 วิลเลียม เบทสัน (William Bateson) ได้อธิบายลักษณะการถ่ายทอดทางพันธุกรรมโดยตั้งเป็นกฎให้เกี่ยวด้วยแก่ เมนเดลว่า กฎการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของ เมนเดล (Mendel's law of heredity) ซึ่งมีข้อคิดเกี่ยวข้อง 2 ประดิษฐ์คือ ลักษณะซ่อนและลักษณะตัวอย่าง (dominance and recessive) อีกประดิษฐ์คือการแยกลักษณะสืบทอดทางพันธุกรรม (segregation independent assortment) นักวิทยาศาสตร์รุ่นต่อมาได้กระชับความรู้จากการทดลองเพิ่มเติม จนได้เป็นกฎข้อที่ 1 และข้อที่ 2 ของ เมนเดล ดังที่ทราบกันแพร่หลายอยู่ในปัจจุบัน

กฎข้อที่หนึ่งของ เมนเดล หรือ law of segregation เกี่ยวข้องกับการศึกษาลักษณะปรากฏ (phenotype) ของลักษณะถ่ายทอดเพียงลักษณะเดียว (single trait) เช่น การนำลักษณะของเรณูของถั่วดอกลิ่มวงมาผสานกับใบหอย ในถั่วดอกลิ่มขาว แล้วนำเมล็ดมาเพาะเจาะกอกเป็นต้น ต้นใหม่ทั้งหมดจะมีลักษณะเดียวกันเรียกว่า F₁ (ย่อมาจากคำว่า filial หมายความว่าชั่วรุ่นแรก) ผลที่ได้เมื่อต้นใหม่ออกดอกก็คือ ได้ถั่วดอกลิ่มวงทั้งหมด การผลิตพันธุ์โดยมีลักษณะเดียวเช่นนี้เรียกว่า โนโนไฮบริดครอส (monohybrid cross) เมื่อนำถั่ว F₁ มาผลิตภัย ก็จะได้ถั่วที่ออกดอกเป็นลิ่มวง 3 ส่วน และถั่วดอกลิ่มขาว 1 ส่วน เมื่อทดลองนำถั่วดอกลิ่มวงมาผสานกับถั่วดอกลิ่มขาวอีกครั้งหนึ่ง และถั่วดอกลิ่มขาวผสานกับถั่วลิ่มวง เอง ผลที่ได้ในชั่วรุ่นที่ 3 (F₃) คือ ถั่วดอกลิ่มวงในชั่ว F₂ จะให้ F₃ ทั้งลิ่มวงและลิ่มขาวในอัตราส่วน 3:1 แต่ถ้าถั่วดอกลิ่มขาวในชั่ว F₃ จะให้ถั่วลิ่มขาวล้วน (รูป 8-1) ดังนั้นลักษณะถ่ายทอดที่แท้จริงคือลิ่มวงและลิ่มขาว โดยมี ลิ่มวง เป็นลักษณะซ่อน (dominance) ลิ่มขาว เป็น ลักษณะตัวอย่าง หรือถูกซ่อน (recessive) ลักษณะเด่น หรือลักษณะตัวอย่างที่แท้จริงเรียกว่า โฮ莫ไซกัส (homozygous) ลักษณะผสม (ถึงแม้จะไม่ปรากฏให้เห็นเป็นลักษณะภายนอก) เรียก เฮตโรไซกัส (heterozygous) ลักษณะที่แท้จริงนั้นจะสืบทอดถังชั่วรุ่นถัดไปโดยไม่เปลี่ยนแปลง แต่ลักษณะผสมจะให้ลักษณะต่างไปในชั่วรุ่น F₂ และ F₃ เนื่องจากมีการแยก (segregate) ลักษณะในส่วนที่มีการสร้างเซลล์สืบทอดอันเป็นผลเนื่องจาก การแบ่งเซลล์แบบไม่โซซิล

รูป 8-1 ผลการทดลองของ เมนเดล โดยทำโน้ตบุ๊ค Kosch ของถั่วดอกสีม่วงและถั่วดอกสีขาว ซึ่งเป็นที่มาของกฎข้อที่หนึ่งของ เมนเดล ในภาษาไทย

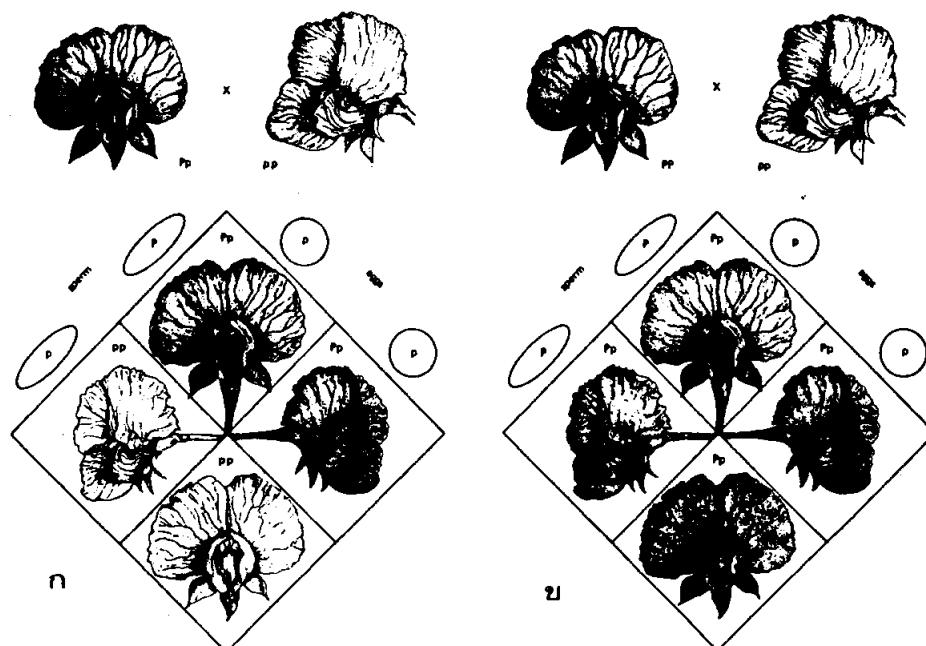


จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

ในสมัยของ เมนเดล ลิ่งที่ควบคุมลักษณะ เช่นสีของดอกเรียกว่า ปัจจัยของ เมนเดล (Mendel's factor) ต่อมาจึงมีการนำคำว่า ยีน (gene) มาใช้แทน และลักษณะที่ถูกกันอยู่ เช่นการเป็นสีม่วงหรือสีขาว เรียกว่า คู่ของยีน (allele) ในพันธุศาสตร์สมัยปัจจุบันสามารถทราบลักษณะที่ปรากฏได้ว่าพันธุลิงมีชีวิตนั่นเมื่อเป็นแบบโน้มีไซกัฟหรือเอกเกโรไซกัฟ โดยการทำ test cross กับลักษณะตัวอีกตัวหนึ่งที่เท่ากัน ถ้าลักษณะที่ต้องการทราบเป็นลักษณะซึ่งผสม ลูกที่ได้จะมีอัตราส่วนลักษณะซึ่งแม้และลักษณะด้อยในอัตราที่เท่ากัน (1:1) (รูป 8-2ก) ถ้าลักษณะที่ต้อง

การทราบเป็นลักษณะชั่งที่แท้จริง ลูกที่ได้จะมีลักษณะชั่งทั้งหมด (รูป 8-2 ข) อัตราส่วนหาได้จากการใส่สัญลักษณ์ยืนของเซลล์สืบพันธุ์เข้าไปใน Punnett square

รูป 8-2 การทำ test cross ด้านซ้ายของ Punnett square คือยืนที่มาจากการเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ ด้านขวาคือยืนที่มาจากการเซลล์สืบพันธุ์เพศเมียของตัวมาตรฐานที่ทราบว่าเป็นยืนด้อยที่แท้จริง ก. ในกรณีที่ตัวต้องการทดสอบมียืนเป็นแบบชั่งผสม ข. ในกรณีที่ตัวต้องการทดสอบมียืนเป็นแบบชั่งจริง สัญลักษณ์ P คือสีม่วงและ p คือสีขาว

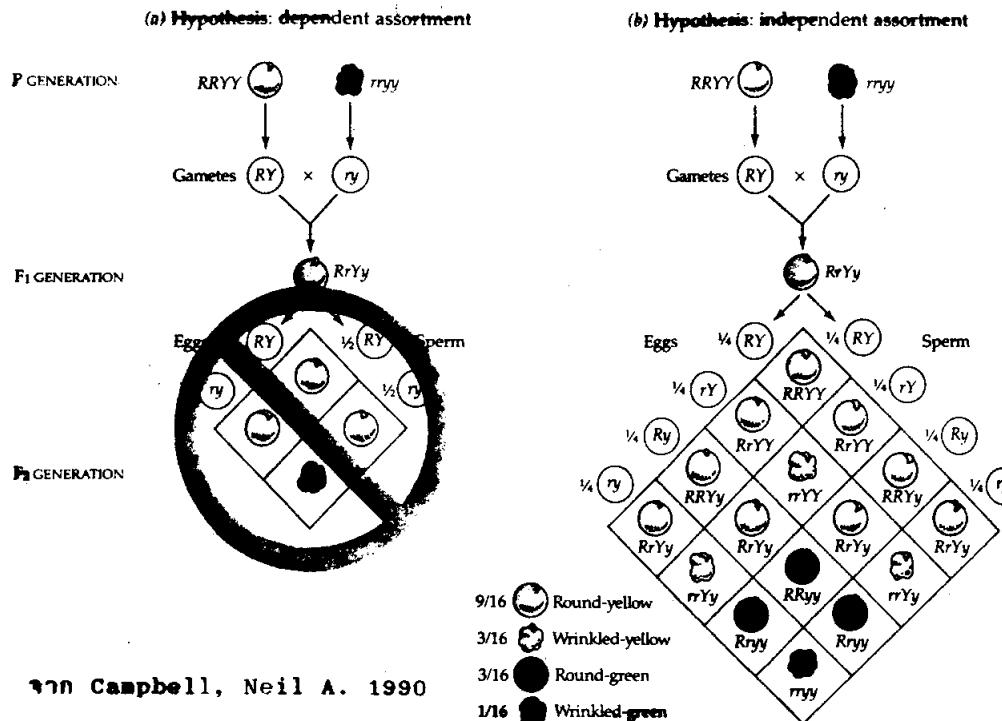


จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

กฎข้อที่สองของเมนเดล คือ law of independent assortment เกี่ยวข้องกับการแยกคู่เหมือนของยืนลักษณะหนึ่ง ซึ่งไม่มีผลต่อการแยกคู่เหมือนของยืนอีกลักษณะหนึ่ง กล่าวคือ ยืนที่แยกออกไปอยู่ในแต่ละเซลล์สืบพันธุ์มีความเป็นอิสระในการทำงานควบคุมลักษณะปรากฏ การผสมสองลักษณะเรียกว่า dihybrid cross เช่นการนำถั่วลักษณะเมล็ดเรียบสีเหลือง (ลักษณะชั่ง) มาผสมกับถั่วลักษณะเมล็ดชรุกะรัสสีเขียว (ลักษณะต้ออย) ผลที่ได้ในชั้น F_1 จะเป็นไปตามกฎข้อที่หนึ่งของเมนเดล คือได้ถั่วลักษณะเมล็ดเรียบสีเหลือง เมื่อนำ F_1 มาผสมกันเอง F_2 ที่ได้มีอัตราส่วนของลักษณะชั่งต่อลักษณะต้ออยต่างไปจากกฎข้อที่หนึ่งและยังมีลักษณะผสมชั่ง ระหว่างเมล็ดสีเขียวและเมล็ดชรุกะรัสสีเหลือง เป็นเช้ามาด้วย โดยมีอัตราส่วนเป็น 9:3:3:1

(รูป 8-3)

รูป 8-3 แผนภាសการผสมแบบได้เยบริดครอสของถั่วลักขณา เมล็ดเรียวลีเหลืองกับเมล็ดชูชุระลีเรียว อัตราส่วนของลักษณะต่าง ๆ ที่ได้อุ่ด้านล่างของแผนภาร



จาก Campbell, Neil A. 1990

ถั่влักษณะที่ต้องการศึกษามีมากขึ้น การใช้ Punnett square ทำได้ยากจึงมีการประยุกต์ความน่าจะเป็นทางคณิตศาสตร์เข้ามาใช้ จะสามารถทราบอัตราส่วนลักษณะต่าง ๆ เมื่อคู่ของยีนแยกทำงานอิสระ ทำโดยพิจารณาแยก จีโนไทป์ (genotype) ของแต่ละลักษณะ ให้ออกมาคำนวณจากฐานของโมโนเยียบริด ดังนี้

$$Aa \times Aa \text{ ความน่าจะเป็น } aa \text{ ในชั้นลูก } = 1/4$$

$$Bb \times Bb \text{ ความน่าจะเป็น } bb \text{ ในชั้นลูก } = 1/4$$

$$Cc \times Cc \text{ ความน่าจะเป็น } cc \text{ ในชั้นลูก } = 1/4$$

ดังนั้นความน่าจะเป็นลักษณะต้องห้ามคือ $1/4aa \times 1/4bb \times 1/4cc = 1/64$ หากการนี้ใช้ได้เฉพาะกรณีที่เป็น ลักษณะทั่วสมบูรณ์ (complete dominance) เท่านั้น ถ้าเป็น ลักษณะทั่วไม่สมบูรณ์ ค่าของความน่าจะเป็นก็จะเปลี่ยนไป

8.2 โคโรโนไซม

ในปี 1902 วิลเลียม ชัฟตัน (William Sutton) ทำการศึกษาตัวอสูรจิของติกแตน และพบว่ามีการเคลื่อนที่ของ โคโรโนไซม ในช่วงการแบ่งเซลล์แบบไมโครชิส จึงเกิดแนวคิดว่าปัจจัยของเมนเดลน่าจะเป็นลิงเดียวกับ โคโรโนไซม แต่ข้อโต้แย้งว่าแมลงที่มี โคโรโนไซม เพียง 4 เลี้น ลักษณะต่าง ๆ ของลิงมีชีวิตแม้จากแมลงที่องค์ยังมีมากกว่า 4 ตั้งนั้นจึงเกิดความคิดว่า ยืน (ปัจจัยของเมนเดล) น่าจะเป็นส่วนหนึ่งของ โคโรโนไซม

ผู้ที่สนับสนุนแนวคิดของ ชัฟตัน คือ ทอมัส ฮันท์ มอร์แกน (Thomas Hunt Morgan) ได้ทำการศึกษาลักษณะของแมลงที่ (Drosophila melanogaster) จนพบลักษณะต่าง ๆ ของแมลงที่ซึ่งมีมากกว่าจำนวน โคโรโนไซม ที่มีเพียง 4 เลี้น เป็นการพิสูจน์ว่า ยืนอยู่บน โคโรโนไซม การที่เขามาเลือกแมลงที่ ก็ เพราะสามารถหามาเพาะเลี้ยงได้ง่าย ใช้วันนั้น ใช้เวลาเพียง 12 วัน และออกไข่มาก นำมาคำนวณทางสถิติได้ จึงทำให้การศึกษาเรื่องนั้นถูกศาสตร์ยอมรับ ให้มีผล

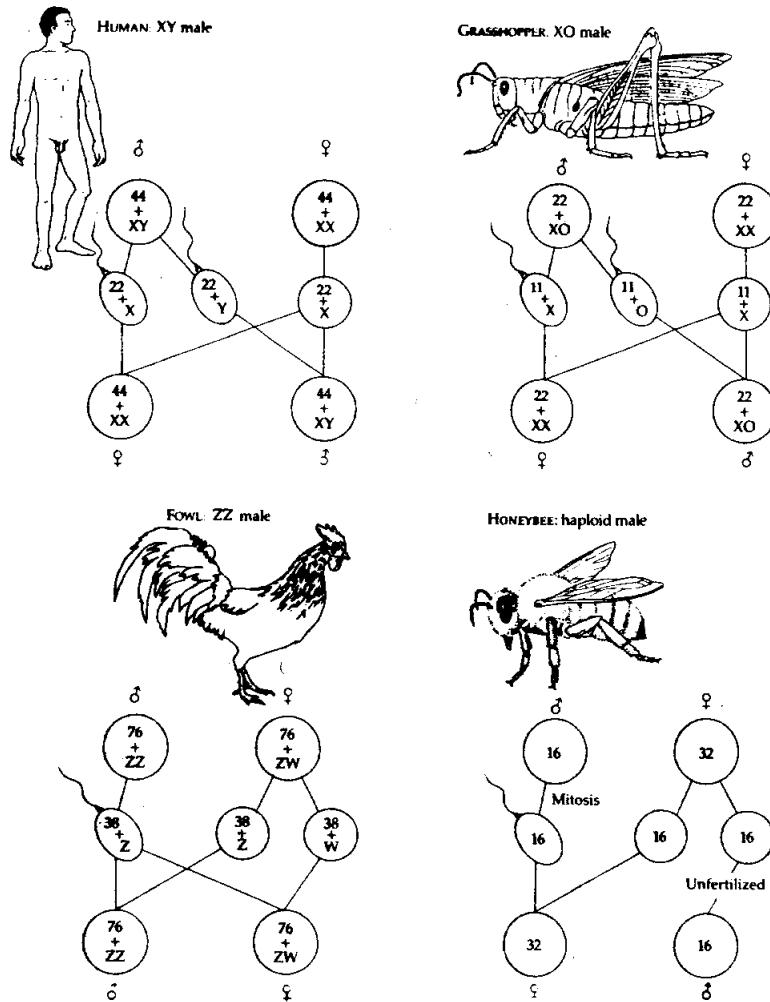
8.2.1 โคโรโนไซม ที่ เป็นพื้นฐานของการกำหนดเพศ จากการศึกษา โคโรโนไซม ของลัตต์ หลายชนิดพบว่า โคโรโนไซม ไม่ปรากฏเป็นคู่ เสมอโดยเฉพาะในสัตว์เพศผู้ เช่น ในติกแตน เพศผู้ จะมี โคโรโนไซม เป็นเลขคี่ คือ น้อยกว่า เพศเมียหนึ่ง เลี้น แมลงชนิดอื่นตลอดจนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม มี โคโรโนไซม เป็นจำนวนคู่ เท่ากันทั้ง เพศผู้และ เพศเมีย แต่ใน เพศผู้มีอยู่หนึ่งคู่ที่ไม่เหมือนกัน สำหรับ ใน เพศเมีย มีหนึ่งคู่ที่มีขนาดเล็กกว่า โคโรโนไซม คู่อื่น ๆ (รูป 8-4) โคโรโนไซม คู่นี้คือ โคโรโนไซม เพศ ซึ่งตั้งชื่อว่า **X chromosome** ใน เพศผู้ โคโรโนไซม ที่จะเข้าคู่กับ **X chromosome** คือ **Y chromosome** สัตว์ต่างชนิดกันมี โคโรโนไซม สำหรับการกำหนดเพศต่างกัน (รูป 8-4) โคโรโนไซม ที่ เหมือนกันและเข้าคู่กัน ได้ทั้งสอง เพศ เรียกว่า ออโตโซม (autosome)

สัตว์ที่มี โคโรโนไซม เพศ เป็น xx และ xy เพศของลูกที่จะเกิดมาถูกกำหนดโดย โคโรโนไซม เพศที่อยู่ในตัวอสูร ถ้าตัวอสูร雌 มี โคโรโนไซม เพศ เป็น x ลูกที่เกิดจะเป็น เพศเมีย ถ้าตัวอสูร雄 มี โคโรโนไซม เพศ เป็น y ลูกที่เกิดจะเป็น เพศผู้

ลิงมีชีวิตหล่ายชนิดไม่มี โคโรโนไซม กำหนดเพศ โดยเฉพาะนิช สัตว์บางชนิด เช่น ไส้เดือนดิน และหอยทาก มีโครงสร้างสืบพันธุ์ที่สามารถผลิตได้ทั้งสเปร์มและไข่อยู่ภายในตัวเดียวกัน เรียกว่า โนโนเชียส (monoecious) ในกรณีของพืช เกสรตัวผู้และเกสรตัวเมียอาจ

อยู่ในเดอกเดียวกัน (ถัว) หรือคนละเดอกแต่ภายในเด็กเดียวกัน (ฝักทอง) ในกรณีของสัตว์มีทั้ง อณฑะและรัง ใช้อยู่ภายในเด็กเดียวกัน อยู่ในลักษณะ กระเทย (*hermaphrodite*) หอยทะเล บางชนิดสามารถผลิตไข่หรือสเปร์มในช่วงเวลาต่างกันจากโครงสร้างสืบพันธุ์ที่เรียกว่า โภแนด (*gonad*) ขึ้นอยู่กับการกระตุ้นจากสภาวะแวดล้อม

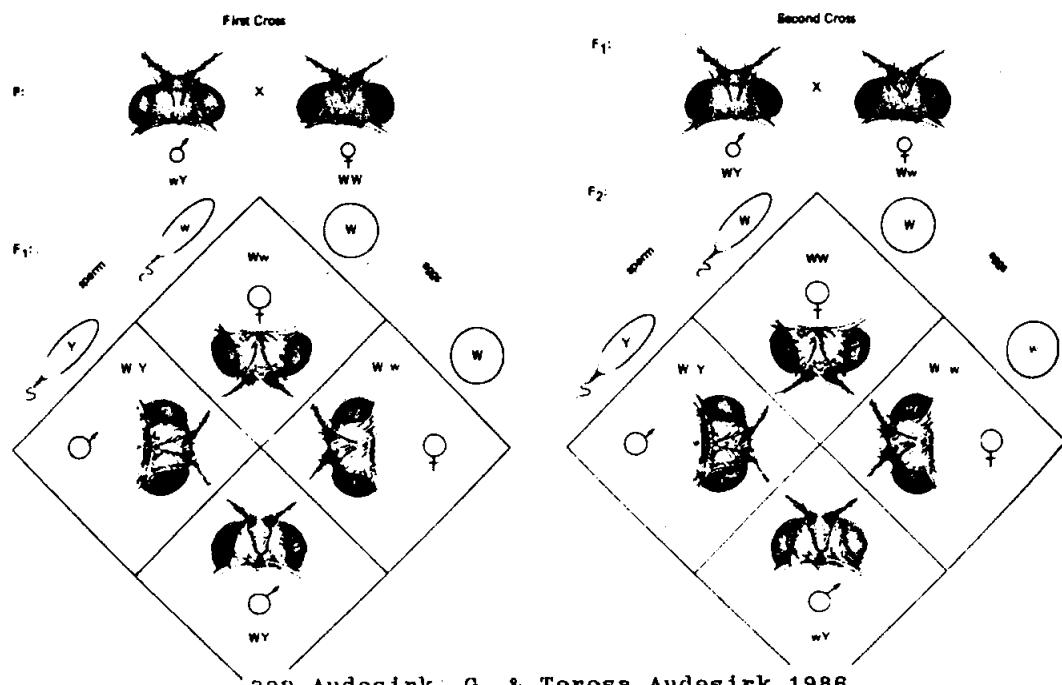
รูป 8-4 โครโนไซม์ที่เป็นพื้นฐานของการกำหนดเพศของมนุษย์ ตัวแทน ไก่ และผึ้ง ให้สังเกตในกรณีของตัวแทนที่เพศผู้ (*XO*) O แทนคำว่า zero คือไม่มีโครโนไซม์ ดังนั้นตัวแทนเพศผู้จึงมีจำนวนโครโนไซม์น้อยกว่าเพศเมียหนึ่งเส้น



จาก Campbell, Neil A. 1990

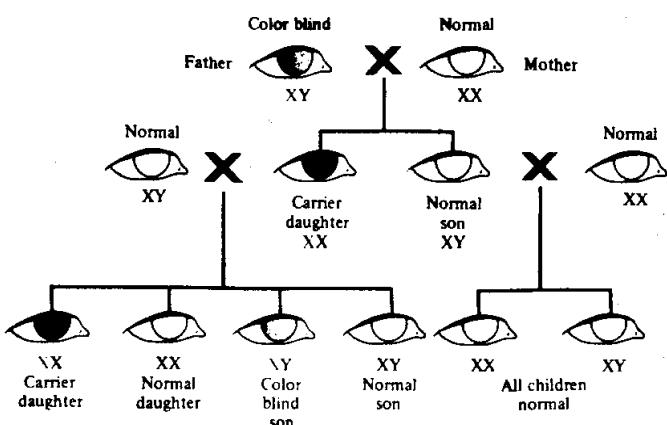
8.2.2 ลักษณะที่อยู่บนโครโนไมโครซีมเพส (sex-linkage) ก็อเป็นหลักฐานชุดแรกที่สนับสนุนความคิดของชักทันที่ว่ายีนเป็นล่วนหนึ่งของโครโนไมโครซีม จากการศึกษาแมลงหัวของมอร์แกน ในช่วงทศวรรษแรกของศตวรรษที่ 20 พบร่วมแมลงหัวเพศผู้ตากล้าวป่าอยู่ในประชากรแมลงหัว ลักษณะปกติ (wild type) ที่ตากล้าวปีกขาว จึงทำการทดลองนำแมลงหัวเพศผู้ตากล้าว มาผสมพันธุ์กับเพศเมียตากล้าวเดดง (ลักษณะปกติ) ในขั้น F_1 ปรากฏว่า แมลงหัวทั้งเพศผู้และเพศเมียตากล้าวหมด เมื่อนำ F_1 มาผสมกันเอง จะได้ F_2 แมลงหัวเพศเมียตากล้าวเดดงหมด ส่วนเพศผู้ทั้งตากล้าวเดดงและตากล้าวในอัตราส่วนเท่ากัน (รูป 8-5) จึงได้ข้อสรุปว่าตากล้าว (w) เป็นลักษณะต่ออยู่ที่คู่ของยีนควบคุมลักษณะตากล้าวเดดง (W) ซึ่งเป็นลักษณะชั่ม ยีนที่ควบคุมลักษณะตากล้าวบนโครโนไมโครซีมกำหนดเพศเมีย (X โครโนไมโครซีม) และไม่มีอยู่ในโครโนไมโครซีมกำหนดเพศผู้ (Y โครโนไมโครซีม) ดังนั้นในขั้น F_1 แมลงหัวเพศผู้จะมีตากล้าวเดดงหมด แมลงหัวเพศเมียตากล้าวเดดงจะริบแต่จะไม่เป็นเอเชกัส (pw) ซึ่งนิสูจน์ให้เห็นชัดได้ในขั้น F_2 เมื่อยืนยันลักษณะต่ออยู่ (w) บน X โครโนไมโครซีมมาร่วมกับ Y โครโนไมโครซีมที่ไม่มีคู่ของยีนเลย จึงทำให้เพศผู้ส่วนหนึ่งมีลักษณะตากล้าวป่าอยู่ก่อนมาตัวอย่าง

รูป 8-5 แผนภาพอธินายผลการทดลองของมอร์แกนเพื่อแสดงว่ายีนต่ออยู่ (ตากล้าว) ที่เป็นคู่ของยีนชั่ม (ตากล้าวเดดง) อยู่บนโครโนไมโครซีมกำหนดเพศเมีย (X โครโนไมโครซีม)



โดยทั่วไปยืนที่อยู่บนโครโน่โชมเพคแมกอยู่บน X โครโน่โชม ที่เป็นเช่นนี้เนื่องจาก X โครโน่โชมยาวกว่า Y โครโน่โชม ดังนั้นล้วนที่ยาวกว่า เมื่อมียกกำหนดลักษณะปรากฏลักษณะได้ก็สามารถศึกษาทราบได้ในชั้วรุ่น F_2 จึงมีความเป็นได้ว่า Y โครโน่โชมอาจมียีนกำหนดลักษณะอยู่ด้วยซึ่งยังไม่เป็นที่ทราบชัดนักในปัจจุบัน ในปี 1987 ได้มีกลุ่มนักวิจัยรายงานว่า Y โครโน่โชมของคนและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิดมียีนที่เรียกว่า "master" อาจเป็นยีน TDF (testis-determining factor) ซึ่งกำหนดให้กระตุ้นการเจริญของอณฑะ ในช่วงที่ยังเป็นตัวอ่อน ยังไม่เป็นที่ทราบชัดว่ายีนชนิดนี้เกี่ยวข้องกับการเจริญของอวัยวะเพศชายอย่างอื่นหรือไม่ ยีนที่อยู่บน X โครโน่โชมซึ่งเป็นที่ทราบกันดี คือ ยีนควบคุมลักษณะ ตาบอดลี (color blindness) ที่ปรากฏในเพศชายเท่านั้น เพศหญิงถังจะมียีนนี้อยู่แต่เป็นเพียงผู้พา (carrier) (รูป 8-6) อีกลักษณะหนึ่งคือยีนควบคุมการจับก้อนของโลหิตเมื่อมีบาดแผล ถ้ามียีน $X^H X^H$ หรือ $X^H X^h$ โลหิตหยุดไหลเมื่อมีบาดแผลไม่แสดงอาการโรค ฮีโนฟิเลีย (hemophilia) หญิงที่มียีน $X^h X^h$ ทำหน้าที่เป็นผู้พาไปปลุกชั้นลูก ถ้าเป็นลูกชายมียีน $X^h Y$ อาการโลหิตไหลไม่หยุดจะปรากฏเมื่อมีบาดแผลและรุนแรงขึ้นเมื่ออายุมากขึ้น ตามสถิติ ปรากฏว่าไม่มีผู้ใดมีชีวิตรอดอยู่จนถึงวัยกลางคน (รูป 8-7)

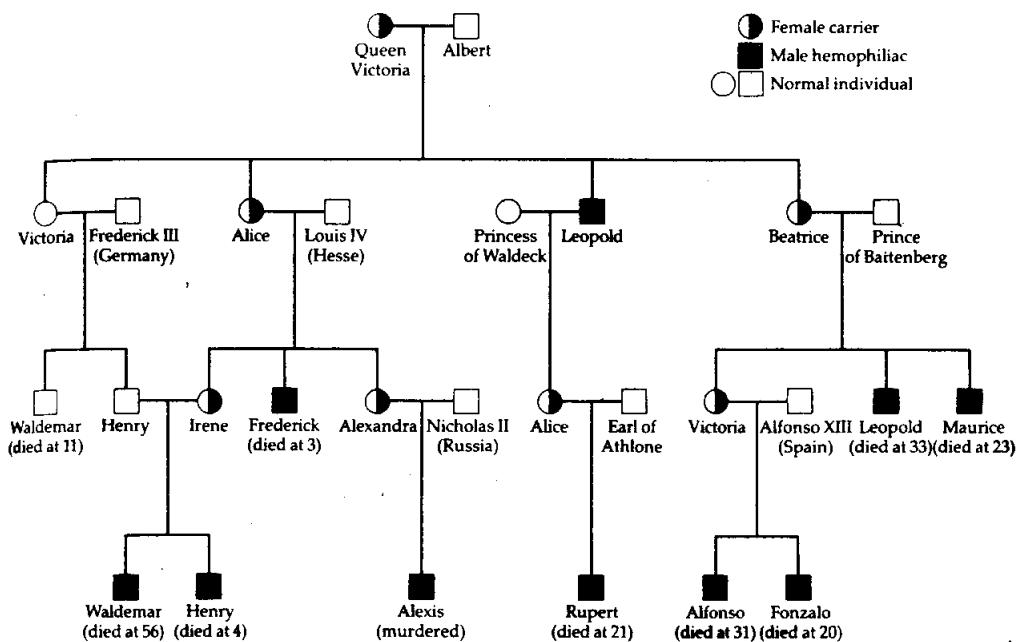
รูป 8-6 แผนภารณ์แสดงการถ่ายทอดลักษณะตาบอดลี



จาก Barrett, James M. et al. 1986

รูป 8-7 แผนภูมิแสดงพันธุ์ประวัติการถ่ายทอดลักษณะโรคโลหิตໄหლไม่หยุดของผู้สืบ

เชือสายจากพระราชินีวิคตอเรียของอังกฤษ

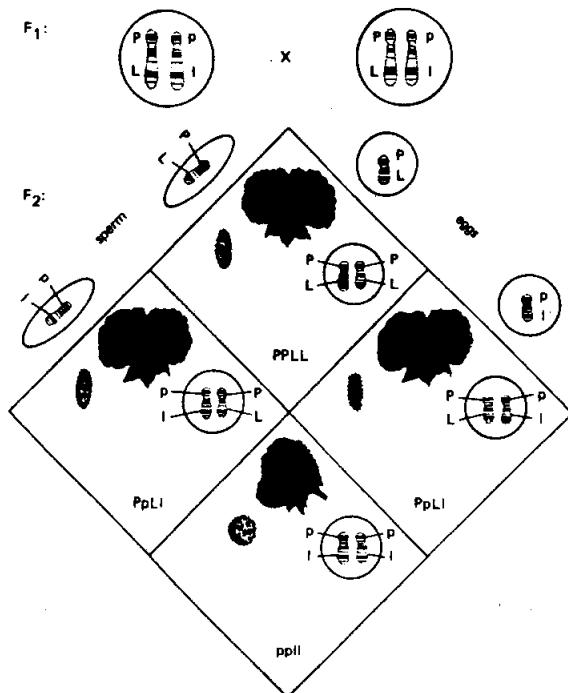


จาก Campbell, Neil A. 1990

8.2.3 โคโรโนไซม์ที่ดัดแปลงและลักษณะเชื่อมโยง โดยทั่วไปยืนที่กำหนดลักษณะต่าง ๆ จะอยู่บนօโนโไซม์ โคโรโนไซม์แต่ละเส้นมีจำนวนยืนไม่เท่ากัน บางยืนทำงานเพียงลำพัง บางยืนทำงาน เชื่อมโยง (linked) กัน เพื่อกำหนดลักษณะควบคู่กัน เช่น ลักษณะของสีตากจะเชื่อมโยงกับลักษณะของลักษณะของเรตินา ในผู้คนก็ตัวหวาน (คงจะนัดกับตัวที่เมนเดลใช้ทดลอง) ในการนี้ที่ดอกลีม่วง (P) เป็นลักษณะชั้ม ดอกลีแดง (p) เป็นลักษณะต้ออย และลักษณะเรตินารูปทรงกลมยาว (L) เป็นลักษณะชั้ม ลักษณะเรตินารูปทรงกลม (l) เป็นลักษณะต้ออย เมื่อนำตัวหวานดอกลีม่วงลักษณะเรตินารูปทรงกลมยาวที่มียืนเป็นโไฮโนไซกัส (PPLL) มาผสมกับตัวหวานดอกลีแดง ลักษณะเรตินารูปทรงกลมที่มียืนเป็นโไฮโนไซกัส (ppll) เช่นเดียวกัน F_1 ที่ได้จะเป็นดอกลีม่วง ลักษณะเรตินารูปทรงกลมยาวทั้งหมด แต่เมื่อนำ F_1 มาผสมกับเอง F_2 ที่ออกมาก็ไม่ได้อตราส่วนของฟีโนไกเป้าตามกฎข้อที่สองของเมนเดล แต่จะได้ดอกลีม่วงลักษณะเรตินารูปทรงกลมยาว 3 ส่วน และดอกลีแดงลักษณะเรตินารูปทรงกลมเพียง 1 ส่วน (รูป 8-8) ที่เป็นเช่นนี้เนื่องจากยืนไม่แยกอิสระ แต่อยู่บนโคโรโนไซม์เส้นเดียวกัน เมื่อมีการแบ่งแบบไม้ออชิลลิงถูก

แบ่งเชื่อมโยงกัน

รูป 8-8 การถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมที่มีการเชื่อมโยงสองลักษณะเข้าด้วยกันเนื่องจากยีนอยู่บนโครโนมใชมเลี้นเดียวกัน



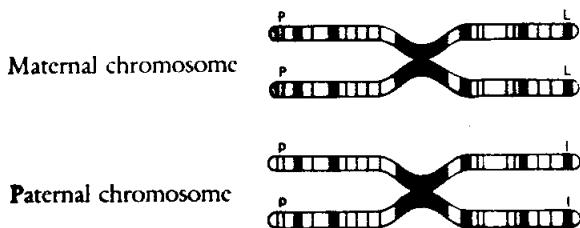
จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

8.2.4 การเชื่อมโยง การไขว้เปลี่ยนและการทำโครโนมแมปปิ้ง จากการศึกษาลักษณะ เชื่อมโยงของถัวหวานต่อกลีมวงและละອอง เรณรูปทรงกลมยาวพบว่า ในจำนวน F₂ 427 ตัวนั้นมี 2 กลุ่มคือ 19 ตัว ให้ต่อกลีมวงละອอง เรณรูปทรงกลม และ 27 ตัว ให้ต่อกลีมแดงและละອอง เรณรูปทรงกลมยาวซึ่ง เป็นลักษณะที่ผิดแยกไปจากลักษณะ เชื่อมโยงและไปเข้าลักษณะการแยกยีนทำงานอิสระเป็นบางส่วน เนื่องมาจากการ ไขว้เปลี่ยน (crossing over) จากตำแหน่งที่เลยจุดได้และสามารถ โครโนมออกไปในระยะ prophase I ทำให้ยีนที่เคยเชื่อมโยงกัน ไขว้เปลี่ยนตามโครมาทิดไปตัว� จึงทำให้เซลล์ลึบพันธุ์ได้บางเซลล์มียีนที่ทำงานเชื่อมโยงคู่ใหม่ ไม่ได้เป็นยีนที่ทำงานแบบ เชื่อมโยงตามลักษณะเดิม (รูป 8-9)

รูป 8-9 ผลของการทำโครโนไซม์แมปปิ้งแสดงให้เห็นการใช้วิธีเปลี่ยนโครมาทิดในระยะ prophase I ให้ลังเกตว่าในระยะ anaphase I ยีนที่อยู่บนโกรโนโลกัสโครโนไซม์จะต่างไปจากชุดที่มีอยู่เดิมในระยะต้น prophase I เชลล์สีบันธุ์ที่เกิดจากการแยกของโครมา กิตที่รวมกันชนใหม่ (recombined chromatid) หลังจากการใช้วิธีเปลี่ยนแล้วบางเชลล์จะได้ลักษณะเชื่อมโยงคู่ใหม่ไปด้วย

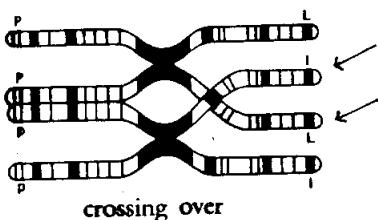
ก. ช่วงต้น prophase I

จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

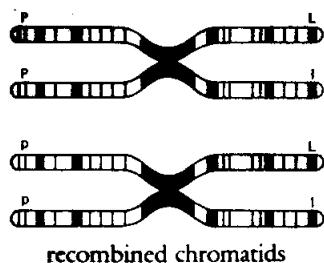


ข. ช่วงปลาย prophase I

เกิดการใช้วิธีเปลี่ยน



ค. ระยะ anaphase I



8.2.5 การเปลี่ยนแปลงของโครโนไซม์ สารก่อการกลาย (mutagen) หรือรังสีสามารถทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงชั้นที่โครโนไซม์ อาจจะทำให้โครโนไซม์หัก หรืออาจทำให้ผิดปกติในการแบ่งเชลล์แบบไมโครซิล จนทำให้เชลล์สีบันธุ์ได้รับจำนวนโครโนไซม์ไม่เท่ากัน เป็นผลให้เกิดความผิดปกติตามมา

(1) การเปลี่ยนแปลงจำนวนโครโนไซม์ เกิดขึ้นได้ 2 แบบคือ แอนิวพอloidy (aneuploidy) และพอลิพอloidy (polyploidy)

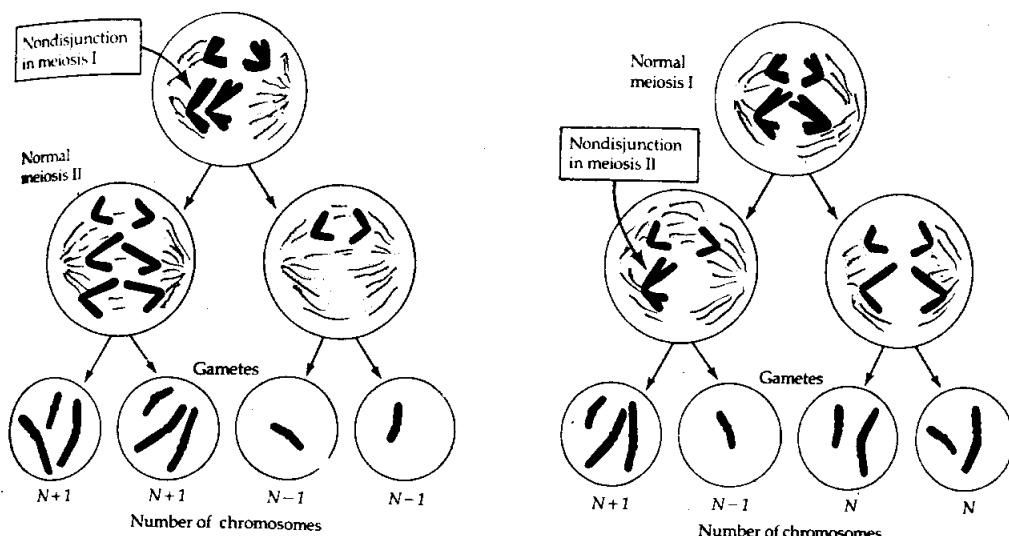
ก. แอนิวพอloidy ในทางทฤษฎี การแบ่งแบบไมโครซิล โครโนไซม์ลูกจะได้จำนวนโครโนไซม์ไปเชลล์ละเท่า ๆ กัน แต่ในธรรมชาติย่อมมีความผิดปกติขึ้นได้ เรียกว่า

nondisjunction เกิดขึ้นได้ 2 กรณีคือ ในระยะ anaphase I คู่เหมือนของโครโมโซมไม่แยกออกจากกัน (รูป 8-10 ก) อีกกรณีหนึ่งคือ โครมาติดไม่ยอมแยกออกจากกันในระยะ anaphase II (รูป 8-10 ข) ไม่ว่าจะเกิดขึ้นในระยะใดก็ตาม ผลที่ได้คือเซลล์ลีบพันธุ์มีจำนวนโครโมโซมขาด ($n-1$) หรือจำนวนโครโมโซมเกิน ($n+1$) เรียกว่าแอนิวพโลยดี เมื่อเซลล์ลีบพันธุ์เหล่านี้ปฏิสนธิกับเซลล์ลีบพันธุ์ปกติจะทำให้โครโมโซมที่เป็นคู่เหมือนเพิ่มขึ้นหรือลดลงด้วย กล่าวคือถ้าเพิ่มขึ้น ($2n+1$) เรียก **trisomic** สำหรับคู่เหมือนที่เพิ่มขึ้น ถ้าลดลง ($2n-1$) เรียก **monosomic** ของคู่เหมือนที่ลดลง

รูป 8-10 การเกิดแอนิวพโลยดี เนื่องจาก nondisjunction ของโครโมโซม

ก. ในระยะไม่โอลิสตัน

ข. ในระยะไม่โอลิสตุ



จาก Campbell, Neil A. 1990

ตัวอย่างของแอนิวพโลยดีที่เป็นปัญหาความผิดปกติในคนคือ อาการ Down

Syndrome ที่เกิดขึ้นในหมู่เด็กชาวอเมริกันทุก ๆ 1 คนใน 700 คน โดยมี trisomic ของโครโมโซมคู่ที่ 21 ทำให้มีจำนวนโครโมโซมทั้งหมด 47 โครโมโซม ลักษณะที่ผิดปกติคือ ใบหน้าบิดเบี้ยว รูปร่างเตี้ย หัวใจผิดปกติ ปัญญาอ่อน ติดเชื้อโรคของระบบทางเดินหายใจได้ง่าย และยังเสี่ยงต่อโรคมะเร็ง เม็ดโลหิตขาวด้วย

การเกิด nondisjunction ขึ้นที่โครโมโซมเพศ ก็เกิดอาการผิดปกติได้ เช่นเดียว กัน ดูตาราง 8-1

ตาราง 8-1 ความผิดปกติของจำนวนโครโมโซมเพศอันเนื่องมาจากการ nondisjunction

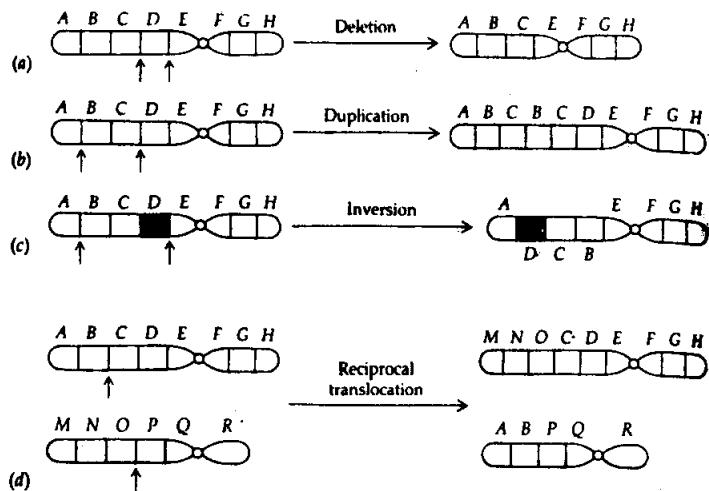
จำนวนโครโมโซม	ชื่อโรค	สาเหตุของการเกิด	ความถี่
XO	Turner syndrome เพศหญิง	ไม่ออกซิสในการสร้างไข่ หรืออสุจิ	1/10,000
XXX	Metafemale	ไม่ออกซิสในการสร้างไข่	1/2,000
XXY	Klinefelter syndrome เพศชาย	ไม่ออกซิสในการสร้างไข่ หรืออสุจิ	1/2,000
XY	ชายลักษณะปกติ	ไม่ออกซิสในการสร้างอสุจิ	1/2,000

ข. พอลิพลอยดี จำนวนโครโนมมากกว่า 2 ชุดปกติ (ดินลอดย์) คำที่ใช้เรียกจะย่อจำนวนเยพโลยด์เป็นหลัก เช่น triploidy ($3n$) tetraploidy ($4n$) สาเหตุอาจเนื่องมาจากการเกิด nondisjunction ขั้นตั้งชุด จึงได้ไข่ที่มีจำนวนโครโนมเป็น $2n$ เมื่อมีการปฏิสนธิจึงได้ไซโ哥ต $3n$ ในกรณีของการเกิด tetraploidy ไซโ哥ต $2n$ เมื่อมีการถ่ายแบบโครโนมใหม่ไม่แห่งเชลล์จึงทำให้ได้เป็น $4n$

พอลิพลอยดีพบมากในพวงพืช เช่น tetraploidy ในกล้วย เมล็ดฝ่อหรือสูญเสียหน้าที่ กลัวยังสืบพันธุ์โดยการแตกหน่อ ความรู้ด้านพอลิพลอยดีประยุกต์ใช้สำหรับงานด้านเกษตรเศรษฐกิจได้ เช่นการทำแตงโมไม่มีเมล็ด ($3n$)

(2) การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของโครโนม โครงสร้างของโครโนมเปลี่ยนได้หลายแบบ (รูป 8-11) การเปลี่ยนแต่ละแบบทำให้ตำแหน่งของยีนเปลี่ยนไปด้วย ซึ่งจะมีผลต่อลักษณะปรากฏสมอ ขั้นอยู่กับว่ายีนที่เปลี่ยนตำแหน่งนั้นทำงานแบบใด และเป็นสาเหตุของการกลายซึ่งจะกล่าวถึงในบทที่ 10

รูป 8-11 รูปแบบต่อไปนี้ ช่องการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นในโครโมโซม



จาก Campbell, Neil A. 1990

8.3 การผันแปรไปจากกุญแจของเมนเดล

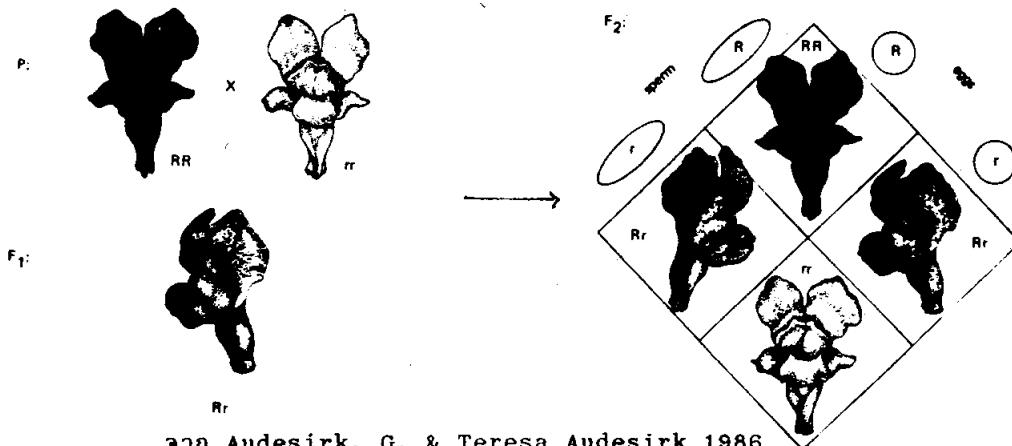
เพื่อให้เป็นที่เข้าใจการผันแปรคือ จึงควรทราบความรู้พื้นฐานเกี่ยวกับการแบ่งเชลล์ แบบไม่โคลิสและหลักของเมนเดลให้เข้าใจ ประเด็นที่พึงระวังเสมอคือ ยังอยู่บนตำแหน่งต่าง ๆ ตามความยาวของโครโมโซม ยังที่อยู่บนโครโมโซมส่วนเดียวกันและใกล้กันมีแนวโน้มที่จะเชื่อมโยงการทำงานไปด้วยกัน ยังที่อยู่ต่างโครโมโซมมีแนวโน้มที่จะแยกทำงานมีส่วน และยังที่อยู่ในตำแหน่งเดียวกันบนคู่เหมือนของโครโมโซมอาจเป็นคู่ของยังที่เป็นลักษณะซ่อนและลักษณะด้อย หรือทำหน้าที่แบบอื่น

ในธรรมชาติต้องมีการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้นได้ตลอดเวลา ดังนั้นการแสดงออกของยัง จึงไม่เป็นไปตามกฎเกณฑ์ตั้งกล่าวมาแล้วเสมอไป เนื่องจากไม่เลกุลที่ประกอบเป็นยัง มีการเปลี่ยนแปลงได้ เรียกว่า การกลาย (mutation) ซึ่งจะกล่าวถึงกลไกและผลกระทบของ การกลายต่อไปในบทที่ 10 อีกประเด็นหนึ่งที่ควรคำนึงถึงคือ ยังไม่ได้ทำหน้าที่ควบคุมการแสดงออกเนียงหนึ่งลักษณะ โดยลักษณะซ่อนบังลักษณะด้อย แต่การทำงานจะยุ่งยากซับซ้อนกว่าหนึ่นโดยเฉพาะในสิ่งมีชีวิตที่มีระบบการทำงานต่าง ๆ ของโครงสร้างซับซ้อนขึ้น การผันแปรของ基因 ทดสอบพันธุกรรมที่ควรทราบมีดังนี้

8.3.1 การซ่อนไม่ลง (incomplete dominance) เป็นลักษณะที่พันธุ์ไม่บอยบักเกิดขึ้นในกรณีที่ลักษณะขั้นต่ำไม่โถมใช้กับ ไม่สามารถบังบั้นลักษณะด้อยโถมใช้กับได้ทั้งหมด จึงสามารถสังเกตห้องส่องลักษณะได้ในต้น F_1 เช่นการผลมพันธุ์ต้น snapdragon ที่มีดอกสีแดง (RR) กับต้น

ที่มีตอกลีชาว (*rr*) ถ้าเป็นไปตามกฎข้อที่หนึ่งของเมนเดล F_1 ที่ได้จะต้อง เป็นตอกลีแดงทั้งหมด แต่ไม่เป็นเช่นนั้น F_1 ที่ได้จะมีตอกลีชมพูทั้งหมด และเมื่อนำ F_1 มาผสมกันเองจะได้ตอกลีแดง : ตอกลีชมพู : ตอกลีชาว เป็นอัตราส่วน 1 : 2 : 1 (รูป 8-12)

รูป 8-12 การขับไม่ลงของยีนที่ควบคุมลักษณะของดอก snapdragon ทั้ง F_1 และ F_2 ให้สีตอกและอัตราส่วนของลักษณะต่างจากกฎข้อที่หนึ่งของ เมนเดล



จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

8.3.2 หลายคู่ของยีนและลักษณะร่วม (multiple alleles and codominance) สิ่งมีชีวิตแต่ละตัวจะมีคู่ของยีนลำดับรับควบคุมลักษณะอย่างหนึ่งเพียงคู่เดียว แต่การกล้ายกอให้เกิดคู่ของยีนลำดับรับควบคุมลักษณะเดียวกันเพิ่มขึ้น สิ่งมีชีวิตที่มีวัฒนาการมาก และลักษณะได้ลักษณะหนึ่งมีการผันแปรมาก ก็จะมีคู่ของยีนหลายคู่ควบคุมการทำงานลักษณะนั้น

หลายคู่ของยีนที่ควบคุมลักษณะเดียวกัน เป็นที่ทราบกันดีคือ ลักษณะของหมู่เลือด ABO การจำแนกชนิดหมู่เลือกจำแนกตามปฏิกิริยาการเกิดแอนติเจน-แอนติบอดี แอนติเจนจะอยู่ที่ส่วนผิวนอกของเยื่อหุ้มเซลล์เม็ดเลือดแดง ส่วนที่เป็นโอลิโกแซคคาไรต์พันธะอยู่กับโปรตีน หลายคู่ของยีนจะทำหน้าที่ควบคุมการสร้างโอลิโกแซคคาไรต์ ไม่เลกุลของอะมิโนซึการ ไม่เลกุลสุดท้ายของเส้นโอลิโกแซคคาไรต์จะต่อรากในหมู่เลือดแต่ละหมู่ ส่วนของแอนติบอดีอยู่ในเชื้อรัม เลือดหมู่ใดหมู่หนึ่งที่ต้องมีแอนติเจนและแอนติบอดีที่ไม่ตรงกัน มีน้ำเหลืองจะเกิดการจับกัน สำหรับหมู่ O ไม่มีแอนติเจนจึงถือว่าเป็นผู้บริจาคลาภ (universal donor) (รูป 8-13)

เลือดหมู่ AB มีลักษณะพิเศษจากหมู่อื่น เนื่องจากมีทั้งแอนติเจน A และแอนติเจน B อยู่ที่ผิวนอกของเยื่อหุ้มเซลล์เม็ดเลือดแดง แต่ในเชื้อรัมไม่มีแอนติบอดีทั้งของ A และ B การที่หมู่

AB มีแอนติเจน 2 ชนิดก็ เพราะยืนที่ควบคุมลักษณะเป็น ยืนซึ่งร่วม (codominant) ทำให้ปรากฏลักษณะทั้งของ A และ B อยู่ที่เดียวกัน รายละเอียดของหมู่เลือดจะกล่าวถึงในเรื่องของภูมิคุ้มกันในบทที่ 13

รูป 8-13 หมู่เลือด ABO ของมนุษย์ ให้ลังเกตว่าหมู่ O ไม่มีแอนติเจนจึงให้เลือดกับหมู่อื่นได้โดยไม่มีการจับกัน หมู่ AB เป็นหมู่ที่แสดงลักษณะซึ่งร่วม

BLOOD GROUP PHENOTYPE	GENOTYPES	ANTIBODIES PRESENT IN BLOOD SERUM	REACTION WHEN RED BLOOD CELLS FROM GROUPS BELOW ARE ADDED TO SERUM FROM GROUPS LISTED AT LEFT			
			O	A	B	AB
O	ii	Anti-A Anti-B				
A	I ^A I ^A or I ^A i	Anti-B				
B	I ^B I ^B or I ^B i	Anti-A				
AB	I ^A I ^B	—				

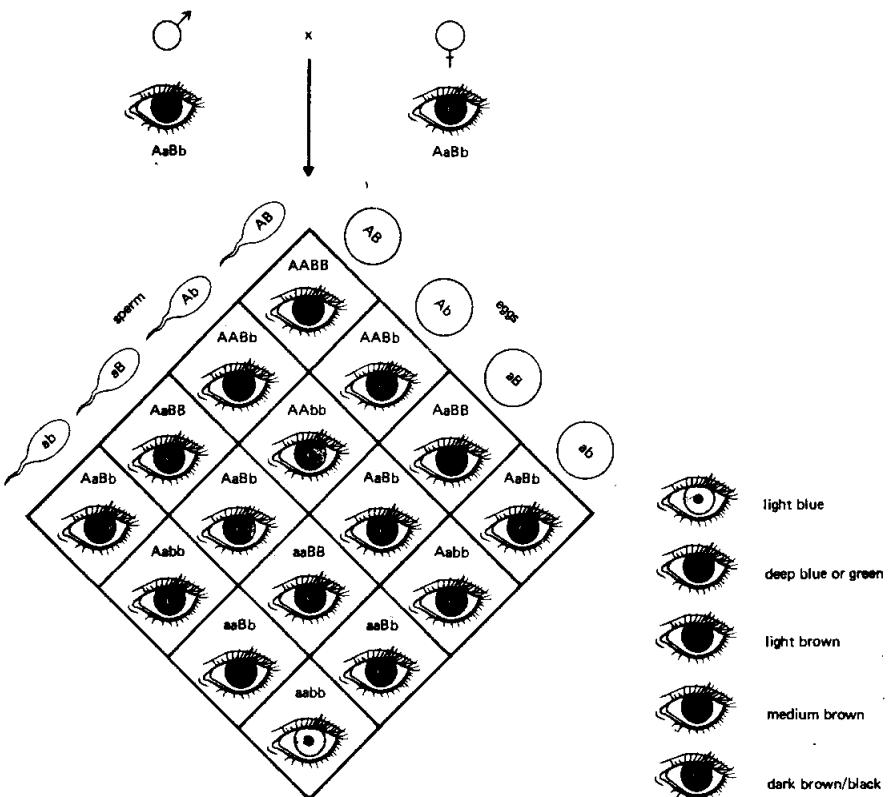
Campbell, Neil A. 1990

8.3.3 การถ่ายทอดทางพันธุกรรมที่ควบคุมโดยรายอื่น โดยทั่วไปยืนนี้ยังควบคุมหนึ่งลักษณะ แต่อ้าอาจเป็นได้ว่าหนึ่งลักษณะที่ควบคุมโดยยืนหนึ่งยืนนั้นมีอีกหนึ่งที่อยู่บนโครโมโซมอื่น นามว่าพิธิพลต่อการทำงานของยืนหนึ่งยืนดังกล่าว ปรากฏการณ์เรียกว่า **polygenic inheritance** ซึ่งเป็นลักษณะปรากฏในรูปแบบปริมาณ (quantitative trait) ซึ่งเป็นลักษณะผันแปรต่อเนื่องบางครั้งอาจมีอิทธิพลของสิ่งแวดล้อมเข้ามาเสริมด้วย ตัวอย่างที่เห็นได้ชัดคือ สีตาของมนุษย์ (รูป 8-14) และสีเปลือกเม็ดข้าวสาลี ซึ่งควบคุมโดยยืนอย่างน้อย 2 ยืน อีกตัวอย่างหนึ่งคือสีผิวของมนุษย์ซึ่งควบคุมโดยยืนอย่างน้อย 3 ยืน

ในการถ่ายทอดของมนุษย์ ประกอบด้วยยืนชั้มไม่ลงอย่างน้อย 2 ยืน คือ AA และ BB ซึ่งแยกทำงานอิสระกับคู่ของยืนคือ aa และ bb ถ้าเป็นไฮโรม่าเชกส์ AA BB จะมีตาสีน้ำตาล

เข้มจนถึงดำ ถ้าเป็นไฮโนไซกัส aa bb จะมีตาลึกลับอ่อน (อย่าลืมว่า yin นี้ก็แสดงลักษณะปรากฏได้ ดู 8.3.1) ดังนั้นถ้าเกิดจากพ่อแม่ที่มีสีเป็น AaBb คือตาสีน้ำตาลอ่อน โอกาสที่บุตรจะมีสีแตกต่างกันมีถึง 5 ช่วงสี (รูป 8-14)

รูป 8-14 แผนภาพผลลัพธ์เจนิกอนเยอร์ในแทนซ์ของลีตามนุษย์ซึ่งควบคุมโดยยีนแยกอิสระอย่างน้อย 2 ยีน



จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

8.3.4 อันตรกริยาของยีน จากหัวข้อที่กล่าวถึงมาแล้วเป็นเรื่องการทำงานของยีนแบบอิสระหรือเชื่อมโยงหรือทำงานเกื้อหนุนกัน ในธรรมชาติการทำงานของยีนชั้บช้อนกว่านั้น ยีนควบคุมลักษณะหนึ่งอาจมีอิทธิพลต่อการทำงานของยีนควบคุมลักษณะอื่นได้ เรียกว่า **gene interaction** ที่ควรทราบคือ **ไฟโลโภรปี (pleiotropy)**

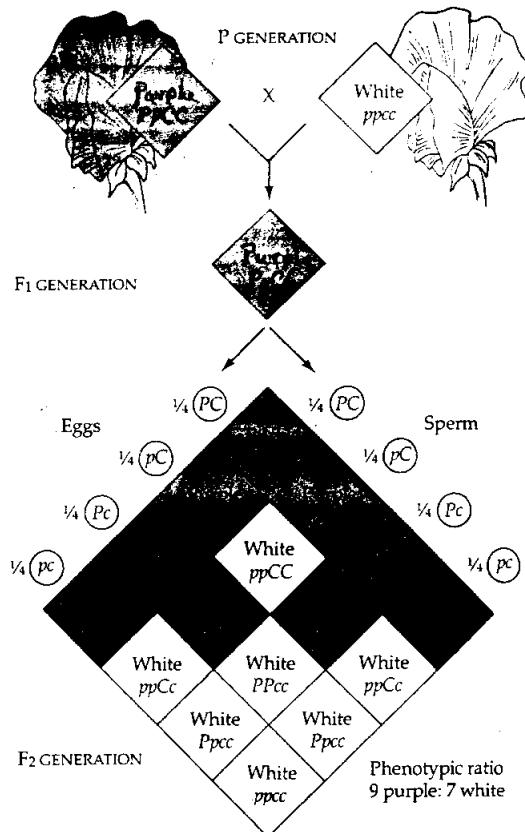
ไฟโลโภรปี เป็นลักษณะการทำงานของยีนหนึ่งยีน (มีคู่ของยีนด้วย) ที่มีอิทธิพลต่อลักษณะปรากฏหลายลักษณะ กล่าวคือไปทำให้ลักษณะปรากฏหลายลักษณะที่มีสีน้ำเงินหลายสีควบคุมอยู่ แล้วเปลี่ยนแปลงไป พนในสาเหตุการเกิดโรคของมนุษย์หลายโรค เช่น โรค sickle cell

anemia (ดูบทที่ 10) ซึ่งมีคุณของยีนเดียว มีอิทธิพลต่อการเกิดอาการของโรคได้หลายแบบ ยืน ความคุณการกระจายสารสีบนขนของแมว ไทร์ก์มีอิทธิพลเชื่อมโยงต่อลักษณะลีต้าและสมองด้วย ตัวอย่างอันตราระยะของยีนที่เห็นได้ชัดคือ เอพิสเทชิส (epistasis) ที่เกิดขึ้นกับลักษณะปรากฏของลีตอกถั่วหวาน ซึ่งควบคุมโดยคุณของยีนเดียว ไม่มีอิทธิพลต่อการทำงานของคุณของยีนอีกคู่หนึ่ง (รูป 8-15) C เป็นยีนชั่นควบคุมลักษณะการทำให้เกิดลี C เป็นยีนตัวอย ตั้งนี้ลักษณะการมีลีจังต้องมีจินไกป์เป็นแบบ CC หรือ Cc P เป็นยีนชั่นควบคุมลักษณะลีม่วง p เป็นยีนตัวอย (ลีขาว) ตั้งนี้ตามหลักของเมนเดล ถ้า PP หรือ Pp จะต้องเป็นลีม่วง แต่ไม่เป็นเช่นนั้นตัว PP หรือ Pp ไปเข้าคู่กับ cc จะทำให้ตอกถั่วหวานไม่มีลี หั้งน้ำก็ เพราะอิทธิพลของคุณของยีนตัวอย (cc) เป็นตัวกำหนดไม่ให้มีการเกิดลีจังบังการทำงานของยีนควบคุมลีม่วงจนหมด และในกรณี pp CC ถึงแม้ว่าจะมียีนควบคุมลักษณะทำให้เกิดลีได้ แต่เมื่อไม่มียีนของลีม่วงอยู่เลย ก็จะไม่ได้เช่นเดียวกัน ผลที่ได้ในขั้น F_2 คืออัตราส่วนของการลีม่วง : ตอกลีขาวเท่ากัน 9 : 7 ไม่เป็นไปตามกฎข้อที่สองของเมนเดล

อันตราระยะของยีนมีกลไกการทำงานแบบนี้ได้อีกเช่น การที่คุณของยีนคู่หนึ่งไปทำงานเสริม (supplement) กับยีนอีกคู่หนึ่ง (หรือหล่ายคู่) ในกรณีลักษณะของหงอนໄก์ ทำให้มีลักษณะหงอนໄก์ได้หลายแบบ หรือคุณของยีนคู่หนึ่งไปทำงานร่วม (complement) กับยีนอีกคู่หนึ่ง (หรือหล่ายคู่) ในกรณีลีขันของหنูตะเกาจังเห็นขันของหนูตะเกานีหลายลีคือ คำ น้ำตาล และชา หังส่องกรณียีนที่ควบคุมมีเพียง 2 คู่เท่านั้น

8.3.5 อิทธิพลของลีงแวดล้อมต่อการทำงานของยีน ลักษณะปรากฏเป็นผลเนื่องมาจากการอันตราระยะของยีนและลีงแวดล้อมช่วยเสริมตัวย ลีงมีชีวิตชนิดใดจะถูกอิทธิพลของลีงแวดล้อมทำให้ลักษณะปรากฏเปลี่ยนแปลงไปจำเป็นต้องใช้การลังเกตต่อเนื่องอย่างพินิจัน ในการเชื่อมฟช มักสังเกตได้่ายและทดลองพิสูจน์ได้่าย โดยเฉพาะการเปลี่ยนแปลงลักษณะปรากฏอันเนื่องมาจากลีงแวดล้อมทางกายภาพ สำหรับสัตว์และมนุษย์อาจสังเกตได้ยาก โดยเฉพาะการนำมนุษย์มาทดลองเป็นเรื่องที่ไม่สามารถจะทำได้ โดยทั่วไปนิยมสังเกตแยกตามประเภทของลีงแวดล้อมคือ (1) ลีงแวดล้อมภายนอกหรือทางกายภาพ และ (2) ลีงแวดล้อมภายในคือเอนไซม์และฮอร์โมน

รูป 8-15 เอกพิสเทชันในการเกิดลีขของดอกถั่วหวาน



จาก Campbell, Neil A. 1990

(1) ลิงแวดล้อมภายนอก ได้แก่ อุณหภูมิ แสงแดด สารอาหาร ลมและกระเนื้อ

ก. อุณหภูมิ พืชบางชนิด เช่น กุหลาบ (primrose) มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโต ถ้านำไปปลูกในที่ชื้งมีอุณหภูมิเกินกว่า 34 องศาเซลเซียสจะทำให้ออกดอกเป็นลีขava แสงแดด ต้นหน้าวัวชี้มีไปประดับเป็นลีชมพูหรือลีแดง เมื่อปลูกไว้ในที่ชื้งได้รับแสงตามปกติ แต่ถ้าข้ายามาปลูกในที่ร่มลีชมพูหรือลีแดงที่มีอยู่จะค่อยๆ หายไปทำให้ไปประดับเกือนั้น ในมีแต่ลีเชียว

ค. สารอาหาร มีอิทธิพลต่อทั้งพืชและลักษณะ ถ้าปลูกพืชที่ได้รับการคัดเลือกพันธุ์อย่างดีเจริญเร็ว แต่ถ้าขาดสารอาหารและน้ำตามปกติยังไม่สามารถทำให้พืชเจริญได้ สำหรับลักษณะอาจเห็นไม่เด่นชัดนัก แต่สามารถทราบได้จากลักษณะ เช่น ประชารมณุษย์ในเอเชีย ซึ่งโดยทั่วไปรุปร่างเล็กและเตี้ย แต่หลังส่งครรภ์ที่ลีส่อง ลักษณะความสูงเฉลี่ยของคนเอเชียดี

ขัน โดยเฉพาะชาวญี่ปุ่นและย่องกง ซึ่งมีเศรษฐกิจดี กินอาหารที่มีคุณค่าทางโภชนาการ จึงช่วยให้ร่างกายเจริญได้ดีขึ้น

๕. ลมและกระแสน้ำ พืชหลายชนิดโดยเฉพาะพวงสันเมื่อปลูกในที่ต่ำ (ใกล้ระดับน้ำทะเล) จะมีลำดันตรงและสูงตามปกติ แต่ถ้าปลูกไว้ในระดับสูงเกิน 2000 เมตร ลำต้นจะเคระแกรนและอี้ยงลู้ตามลมไม่ตั้งตรง สันตัวที่ปลูกในน้ำนึงจะมีก้านใบล้มและใบใหญ่ แต่ถ้าปลูกในน้ำลึกและน้ำไฟแหลม ก้านใบจะยาว ใบจะขาวเรียวเพื่อสูดอากาศกระแสน้ำ

(2) สิ่งแวดล้อมภายนอก ส่วนใหญ่เป็นกลไกการทำงานของเอนไซม์หรือเอนไซม์โมน

ก. เอนไซม์ เอนไซม์บางชนิดไวต่อการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ เช่น เอนไซม์ที่ควบคุมปฏิกิริยาการเกิดสารลีด้า อุณหภูมิเกินกว่า 34 องศาเซลเซียสเอนไซม์จะหยุดทำงาน จึงเป็นเหตุผลที่ว่าสัตว์บางชนิดเช่น แมวไทย หรือกระต่ายทิมาลายา ลีชันตามลำตัวจึงมีสีจางกว่าลีชันที่อยู่ปลายอวัยวะ (เท้าปลายหู) เพราะบริเวณเหล่านั้นมีอุณหภูมิต่ำกว่าบริเวณลำตัวเล็กน้อย

ช. ออร์โนน โดยเฉพาะออร์โนนเพคเมบากหลักๆ เช่น การทำให้มีการเจริญของอวัยวะ เพศหรือลักษณะทางเพศยังที่ส่อง (การมีหนวดเคราและลูกกระเดือกโตในเพศชาย การมีลูกกระเดือกเล็กแต่ตันโตในเพศหญิง) การมีครรชล้านในเพศชาย และการมีเข้าของลัตว์พวกกว้าง เพศผู้