บทที่ 13
อิทธิพลของฝ่ายแม่และพันธุกรรมของลักษณะที่ควบคุมโดยยีนส์นอกโครโมโซม
(Meternal Effects and Extrachromosomal Inheritance)

นอกจากลักษณะส่วนใหญ่จะถูกควบคุมโดยยีนส์ที่อยู่บนโครโมโซมที่เรียกว่า nuclear genes หรือ chromosomal genes แล้ว ก็ยังมีลักษณะบางอย่างที่ถูกควบคุมโดยยีนส์ที่อยู่ในโครงสร้างหรืออนุภาคบางชนิดที่อยู่ใน cytoplasm ซึ่งเรียกว่า plasmagene or non-Mendelian or nonchromosomal or extrachromosomal or extranuclear or cytoplasmic genes อีกด้วย ซึ่งยีนส์เหล่านี้อาจจะเป็นอิสระหรือยังคงเกี่ยวข้องกับ nuclear genes อยู่ก็ได้ นอกจากนั้นก็ยังพบว่ามีลักษณะที่แม้ว่าจะถูกควบคุมโดย nuclear genes แต่ในการถ่ายทอดลักษณะของมันออกมานั้น มีพฤติกรรมบางอย่างที่ประหลาดไปจาก Mendelian inheritance จนอาจทำให้เกิดความสงสัยว่ามันอาจไม่ได้ถูกควบคุมโดย nuclear genes ก็ได้ ถ้าหากไม่มีการศึกษาอย่างละเอียด การที่มันเป็นเช่นนั้นก็เนื่องมาจากอิทธิพลของ cytoplasm ทั้งนี้เนื่องจากว่าใน cytoplasm นั้น เป็นแหล่งให้พลังงานและสังเคราะห์สารต่าง ๆ ที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิต การที่ nuclear genes จะ duplicate ตัวเองหรือจะควบคุมการทำงานต่าง ๆ เกี่ยวกับ enzymatic activities ก็จะต้องพึ่งพาและผ่านทางขบวนการที่เกิดขึ้นใน cytoplasm ทั้งนั้น ดังนั้น cytoplasm จึงอาจมีผลต่อการแสดงออกของ nuclear genes ได้

จากการศึกษาอย่างละเอียดกับอนุภาคต่าง ๆ ซึ่งมีอยู่อย่างมากมายใน cytoplasm พบว่าบางอย่างสามารถจะสร้างตัวเองได้ เช่น พวก plastids ชนิดต่าง ๆ ได้แก่ chloroplast (green plastids), leukoplast (white plastids) พวกนี้เวลาเซลแบ่งตัวมันก็จะแบ่งตัวตามไปด้วย แต่ไม่ใช่แบ่งแบบครึ่งต่อครึ่งเสมอไป เมื่อมีการแยกเอา plastids มาศึกษาดูก็พบว่ามันมีระบบยีนส์ของมันเอง มีทั้ง DNA, RNA และ ribosome จึงสามารถจะสร้างโปรตีนขึ้นได้

โครงสร้างอีกพวกหนึ่งคือ mitochondria ก็พบว่ามี DNA และ ribosome อยู่ สามารถจะสร้าง RNA ได้ด้วย สันนิษฐานว่าคงจะสร้างโปรตีนได้ไม่กี่ชนิด การเพิ่มจำนวนของมันจะต้อง replicate จาก mitochondria ที่มีอยู่ก่อนแล้ว

นอกจาก plastids และ mitochondria แล้ว สันนิษฐานว่ายังคงมีอนุภาคหรือโครงสร้างอีกหลายอย่างที่เป็นที่อยู่ของ cytoplasmic genes

ในการที่จะสันนิษฐานว่าลักษณะใดลักษณะหนึ่งจะถูกควบคุมโดยยีนส์ที่อยู่นอกโครโมโซมนั้น อาจอาศัยกฎเกณฑ์ต่อไปนี้ประกอบการพิจารณาได้

1. **Differences in reciprocal cross results** เมื่อนำสิ่งมีชีวิตซึ่งมีลักษณะแตกต่างกันมาผสมแบบ reciprocal crosses คือใช้แต่ละฝ่ายเป็นทั้งฝ่ายตัวผู้และฝ่ายตัวเมีย ลูกที่เกิดจากการผสมทั้งสองแบบจะแตกต่างกัน ซึ่งโดยปกติแล้วถ้าเป็นลักษณะที่มี nuclear genes ควบคุมจะได้ผลเหมือนกัน ยกเว้นกรณีของ sex linked genes

2. **Maternal inheritance or uniparental transmission** ลูกที่ได้จากการผสมแบบ reciprocal crosses จะมีแต่ลักษณะของฝ่ายแม่ปรากฏออกมาเพียงฝ่ายเดียว ทั้งนี้เพราะแม่เป็นฝ่ายให้ cytoplasm แก่ลูกเป็นส่วนใหญ่ ต่างกับกรณีของ nuclear genes ที่ทั้งสองฝ่ายสามารถจะถ่ายทอดลักษณะได้เท่า ๆ กัน

3. **Nonmappability** ในสิ่งมีชีวิตที่มีการศึกษาอย่างละเอียดเป็นอย่างดีแล้วว่ามียีนส์นำลักษณะต่าง ๆ อยู่บนโครโมโซมไหน และมี linkage group เป็นอย่างไร เมื่อนำลักษณะที่กำลังศึกษามาหา linkage กับยีนส์ที่รู้ตำแหน่งดีแล้ว แต่ไม่สามารถจะหาตำแหน่งของมันได้ ก็อาจแสดงว่ามันไม่ได้อยู่บนโครโมโซม

4. **Nonsegregation** การกระจายตัวของลักษณะใดก็ตาม ถ้าเป็นไปตามกฎของ Mendel ก็เป็นสิ่งแสดงว่ามันมียีนส์ที่ควบคุมอยู่บนโครโมโซม แต่ถ้าลักษณะนั้นไม่มีการกระจายตัวเลย ก็อาจเป็นไปได้ที่ยีนส์ของมันไม่ได้อยู่บนโครโมโซม

5. **Non-Mendelian segregation** ลักษณะนั้นมีการกระจายตัว แต่ทว่าไม่เป็นไปตามกฎของ Mendel

6. **Indifference to nuclear substitution** ในสิ่งมีชีวิตบางอย่าง เช่น พวกราถ้าเราทราบแล้วว่าลักษณะบางอย่างถูกควบคุมโดยยีนส์ใน nucleus ถ้าหากทำการทดลองเอา nucleus อันเดิมของมันออก แล้วเอา nucleus ที่มียีนส์ซึ่งควบคุมลักษณะตรงข้ามใส่แทนเข้าไป ถ้าปรากฏว่าลักษณะเดิมของยีนส์ยังคงปรากฏอยู่ ก็อาจเป็นได้ที่ลักษณะนั้นมียีนส์นอกโครโมโซมควบคุมอยู่ด้วย

7. **Specific induction and mutation rates** มีหลายลักษณะด้วยกันในพวกราบางอย่างที่ถูกควบคุมโดย cytoplasmic genes และสามารถจะทำให้เกิด mutation ขึ้นมาได้ เช่น พบว่าถ้าใช้ ultraviolet irradiation กับ Aspergillus nidulans และ A. glaricus จะทำให้เกิด cytoplasmic mutation ได้พวกที่มีสีแดงขึ้นมา

8. **Visible changes in cytoplasmic structures** ถ้าตรวจพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงที่เกิดกับโครงสร้างภายใน cytoplasm ร่วมกับการเกิดมีลักษณะใหม่ขึ้นมาด้วย อาจสอให้เห็นว่าเป็นการเปลี่ยนแปลงที่เกิดจาก **cytoplasmic heredity** เช่น ลักษณะที่เกี่ยวข้องกับ **kappa particles** ใน **Paramecium** หรือพวก **plastids** ในพืชชั้นสูง

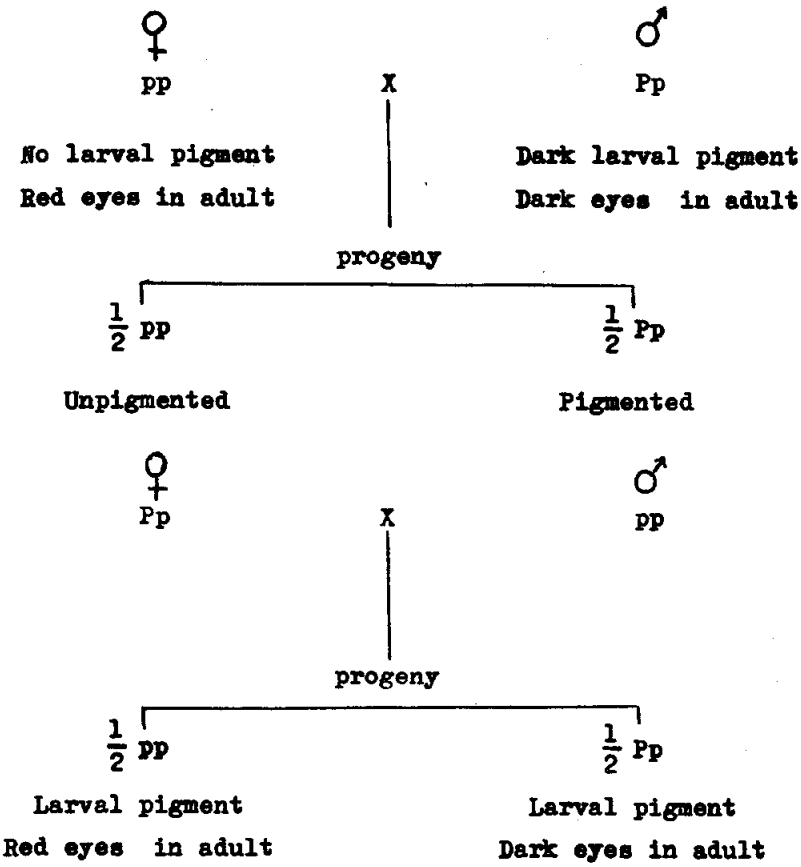
Maternal effect

ก่อนที่จะกล่าวถึง **extrachromosomal inheritance** จะขอกล่าวถึงการทดลองบางอย่างที่พบว่าการถ่ายทอดลักษณะของมันเป็น **Mendelian inheritance** แต่จะแสดงออกมาช้าไปโดยที่ผลจาก **nuclear genes** ของฝ่ายแม่จะยังคงปรากฏอยู่ใน **cytoplasm** ต่อไป แม้ว่า **cytoplasm** นั้นจะถูกถ่ายทอดไปอยู่ในเซลใหม่ที่มี **nuclear genes** แตกต่างไปจากเดิมแล้วก็ตาม ในบางกรณี **maternal effect** จะค่อย ๆ หายไปเมื่อลูกโตขึ้น แต่บางกรณี **maternal effect** จะยังคงปรากฏอยู่ตลอดชีวิตของลูก

1. **Inheritance of kynureninelessness in Ephestia**

ใน moth **Ephestia kühniella** ปกติทั้ง **larvae** และ **adults** จะมี **pigment** ทำให้ผิวหนัง ตา และอวัยวะส่วนอื่นบางอย่างมีสีเข้ม แต่จะมี **mutant** พวกหนึ่งที่สร้าง **pigment** ไม่ได้ ลักษณะดังกล่าวจะถูกควบคุมโดยยีนส์บนโครโมโซมคู่หนึ่งคือ **allele P** จะควบคุมการสร้างสาร เคมีคล้ายฮอร์โมนส์ชนิดหนึ่ง เรียกว่า **kynurenine** ซึ่งจำเป็นในการสร้าง **pigment** ส่วน **allele p** จะสร้างสารนี้ไม่ได้

ในการทดลองผสมระหว่างตัวเมีย **pp** กับตัวผู้ **Pp** พบว่าประมาณครึ่งหนึ่งของลูกที่เกิดจะมี **dark pigment** แต่ถ้าทำ **reciprocal crosses** ลูกทั้งหมดจะมี **dark pigment** แต่เมื่อหนอนที่มี **genotype pp** โตขึ้นสีจะค่อย ๆ จางหายไป ที่เป็นเช่นนี้เพราะว่าแม่ที่มี **genotype Pp** ถ่ายทอดสาร **kynurenine** ใน **cytoplasm** ไปให้แก่ไข่ทุกใบทำให้ลูกสามารถจะสร้าง **pigment** ได้ แต่เมื่อลูก **pp** ใช้สารดังกล่าวที่ได้จากแม่หมดไปแล้ว มันไม่สามารถจะสร้างต่อในร่างกายตัวเองได้ สีจึงค่อย ๆ จางหายไปเมื่อมันโตขึ้น ดังนั้นถ้าดูผลการทดลองในระยะตัวหนอน เราจะเห็นว่า **reciprocal crosses** จะให้ผลแตกต่างกัน แต่ถ้าดูในระยะที่มันโตเต็มที่แล้วจะไม่แตกต่างกัน ดังรูปที่ 13-1



รูปที่ 13-1 **Maternal effect** ที่เกิดจาก **genes P** เมื่อผสมแบบ **reciprocal crosses** ใน ***Ephestia kuhniella***

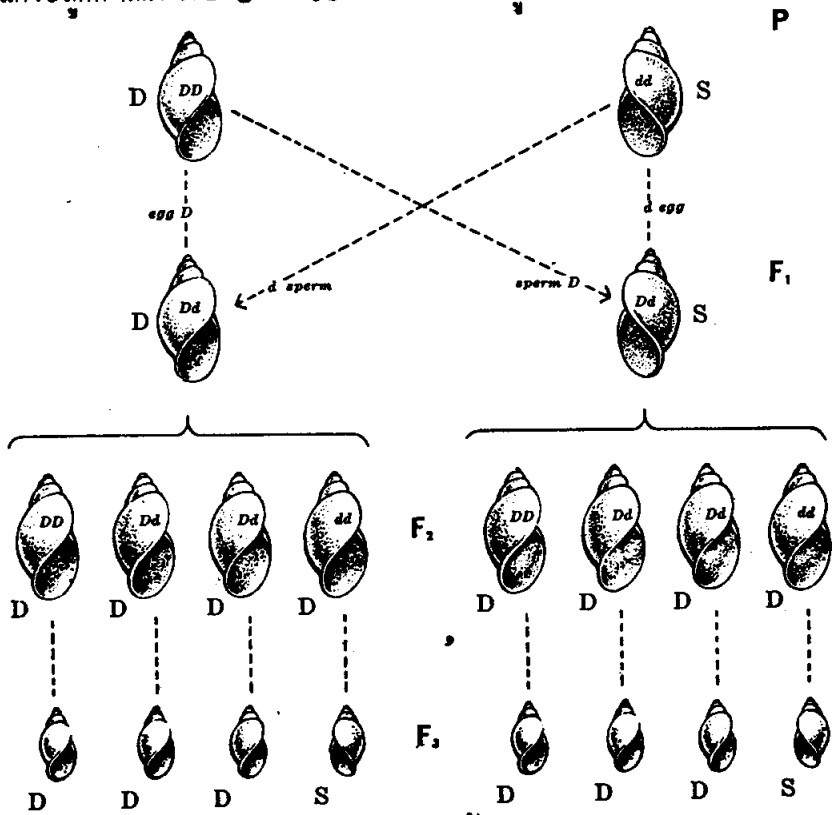
นอกจากนั้นยังได้มีการทดลองผ่าตัดเอาถุงอัณฑะ (**testis**) ของหนอน **genotype Pp** ไปใส่ในตัวเมีย **pp** ซึ่งมีตาสีแดง ปรากฏว่าตาของมันจะมีสีเข้มขึ้น และเมื่อให้มันผสมพันธุ์กันต่อไป ลูกที่มี **genotype pp** ก็มี **dark pigment** เกิดขึ้นด้วย

จะเห็นได้ว่าลักษณะการมี **pigment** นั้น ไม่ได้เกิดจากยีนส์ที่อยู่ใน **cytoplasm** เลย แต่ **maternal genes** จะไปมีอิทธิพลต่อ **egg cytoplasm** ทำให้ลูกที่ได้จาก **reciprocal crosses** มีลักษณะแตกต่างกัน

2. Delayed segregation for coiling in snails

ในหอยบางชนิดพบว่าทิศทางการวนของกนหอย เป็นลักษณะทางกรรมพันธุ์ เกิดจาก **nuclear genes** แต่มักจะทำให้เราเข้าใจผิดคิดว่ามันเกิดจาก **cytoplasmic genes** ในบาง **species** มันอาจวนไปทางขวา (**dextral**) บาง **species** อาจวนไปทางซ้าย (**sinistral**) และบาง **species** อาจวนได้ทั้งสองทาง เช่น ในหอย Limnaea peregra ซึ่งเป็นพวก **hermaphrodite** ปกติจะมีการผสมข้าม แต่สามารถจะผสมตัวเองได้ด้วย

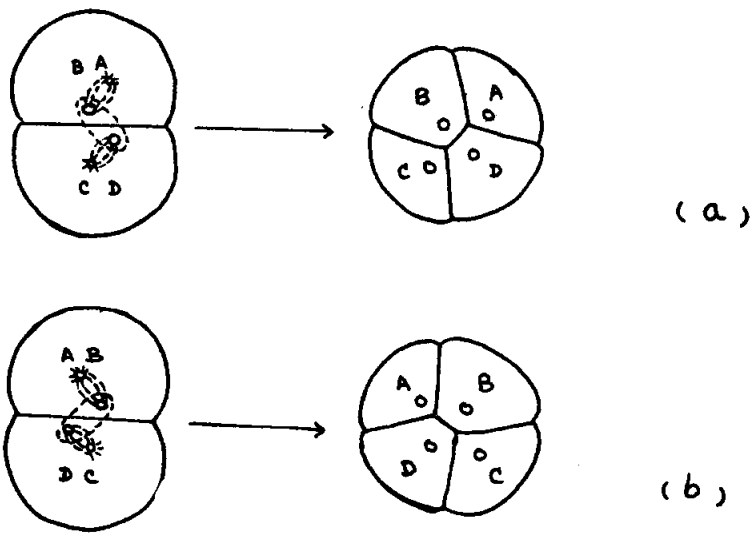
ในการผสมระหว่างพวกที่กนหอยวนทางซ้ายและวนทางขวาเข้าด้วยกัน จะได้ F_1 ที่มีการวนของกนหอย เหมือนฝ่ายแม่หมด และเมื่อปล่อยให้ F_1 ผสมตัวเอง ในชั่ว F_2 จะได้ลูกที่มีกนหอยวนทางขวาหมด และเมื่อปล่อยให้ผสมตัวเองต่อไปอีกชั่วหนึ่ง จะได้ลูก F_3 ที่มีลักษณะการวนทางขวาและวนทางซ้าย ในอัตราส่วน 3:1 จะเห็นว่าลักษณะการวนของกนหอยไปทางขวา จะข่มการวนทางซ้าย และจะปรากฏออกมาช้าไปหนึ่งชั่ว (**delayed gene expression**) ทั้งนี้เนื่องจากทิศทางการวนของกนหอยไม่ได้ถูกกำหนดโดย **genotype** ของมันเอง แต่จะถูกกำหนดโดย **genotype** ของแม่ ในรูปที่ 13 - 2 จะสังเกตเห็นว่าใน F_2 นั้น



รูปที่ 13-2 พันธุกรรมของลักษณะการวนของกนหอยใน Limnaea peregra D = dextral phenotype, S = sinistral phenotype, D = gene for dextrality, d = gene for sinistrality

จะมี genotypic ratio คือ DD:Dd:dd = 1:2:1 แต่ใน F_3 จะมี phenotypic ratio คือ dextral:sinistral = 3:1 ซึ่งเป็น phenotypic ratio ของ F_2

การวนของก้นหอยจะเกิดจาก genotype ของแม่เป็นผู้สร้างสารบางอย่างไว้ใน cytoplasm ของเซลภายในรังไข่ หรือใน primary oocyte เมื่อมีการสร้างไข่ขึ้นมาก็จะได้รับการถ่ายทอดสารดังกล่าวไปไว้ใน cytoplasm ของไข่ทุกใบด้วย และเมื่อเกิดการปฏิสนธิขึ้น มันจึงไปกำหนดทิศทางการวนของก้นหอยไว้ในระยะแรก ๆ ของการแบ่งเซล จากการศึกษาอย่างละเอียดพบว่า ทิศทางการวนของก้นหอยจะถูกกำหนดโดยการเรียงตัวของ spindle fibers ในระยะการแบ่งเซลครั้งที่สองหลังการปฏิสนธิ ถ้า spindle fibers ชี้ไปทางซ้ายของเส้นกึ่งกลาง มันจะวนไปทางซ้าย และถ้าชี้ไปทางขวา มันก็จะวนไปทางขวา ดังรูปที่ 13-3 ปรากฏการณ์แบบนี้เรียกว่า maternal predetermination



รูปที่ 13-3 ทิศทางการวนของก้นหอย (ตามลำดับ ABCD) ซึ่งจะถูกกำหนดโดยการเรียงตัวของ spindle fibers เมื่อมีการแบ่งตัวครั้งที่สองหลังการปฏิสนธิ

(a) การเรียงตัวที่ทำให้ก้นหอยวนไปทางซ้าย (sinistral)

(b) การเรียงตัวที่ทำให้ก้นหอยวนไปทางขวา (dextral)

Extrachromosomal inheritance

Plastids

ใน cytoplasm ของพืชสีเขียวทั้งหลายจะมี chloroplast ซึ่งเป็น plastid ชนิดหนึ่งที่มี chlorophyll อยู่ด้วย เมื่อมีการแบ่งเซลเกิดขึ้นมันจะแบ่งตัวตามไปด้วย แต่อาจแบ่งได้ไม่เท่าเทียมกัน ในการผสมระหว่างสเปอร์มกับไข่นั้น สเปอร์มแทบจะไม่มี cytoplasm อยู่เลย หรือมีก็น้อยมาก ดังนั้นพวก plastid จึงถ่ายทอดทางแม่เท่านั้น

พวก mature plastids จะเกิดจาก proplastids ที่สามารถจะแบ่งตัวเพิ่มจำนวนได้ ดังนั้นการที่ plastids ต้องเกิดจากการแบ่งตัวของโครงสร้างที่มีอยู่ก่อนแล้ว จึงจัดว่าเป็นการ self-replicating และเนื่องจากใน plastids ก็มี DNA ของมันเองอยู่ด้วย แสดงว่ามันก็คงมีระบบการควบคุมการถ่ายทอดลักษณะบางอย่างของมันที่เป็นอิสระจากโครโมโซม และสามารถจะเกิด mutation ได้ นอกจากนั้นการถ่ายทอดลักษณะเหล่านั้นก็ไม่เป็นไปตามหลักการของ Mendel ดังจะเห็นได้จากตัวอย่างต่อไปนี้

1. Variegated four-o'clocks

ในพวกต้นดอกบานเย็น (four-o'clocks, Mirabilis jalapa) บางพันธุ์มีต้นที่มีใบสีเขียว สีขาว หรือด่างอยู่ด้วยกัน และบางต้นอาจมีกิ่งที่มีแต่ใบสีเขียวล้วน หรือใบสีขาวล้วน หรือใบด่างอยู่บนต้นเดียวกัน จากการผสมข้ามโดยใช้ดอกที่อยู่บนกิ่งที่มีใบทั้งสามแบบเป็นฝ่ายตัวเมีย และใช้ละอองเกสรจากดอกที่มาจากกิ่งที่มีใบทั้งสามแบบเช่นเดียวกัน ผลที่ปรากฏออกมาคือไม่ว่าจะใช้ละอองเกสรจากกิ่งแบบไหนมาผสมก็ตาม ลูกที่เกิดขึ้นจะมีลักษณะตามกิ่งที่ใช้เป็นฝ่ายตัวเมีย นั่นคือเมล็ดที่ได้จากกิ่งที่มีใบสีขาว เมื่อนำไปปลูกจะให้แต่ต้นที่มีสีขาว ซึ่งจะตายขณะยังเล็กอยู่ เมล็ดที่ได้จากกิ่งที่มีใบสีเขียวก็จะให้แต่ลูกที่มีสีเขียวล้วน เมล็ดที่ได้จากกิ่งที่มีใบด่าง จะให้ลูกที่มีทั้งสามลักษณะในอัตราส่วนที่ไม่แน่นอน ดังตารางที่

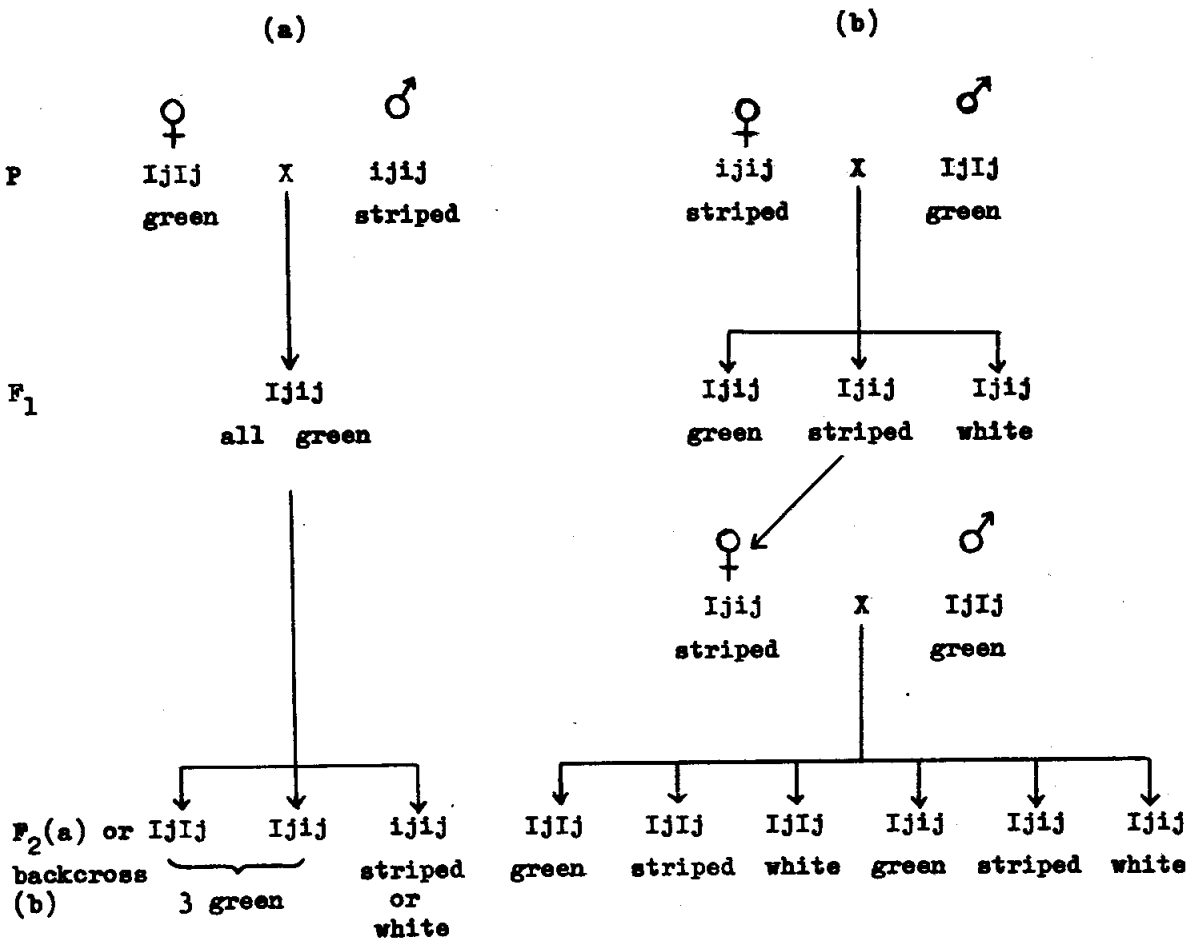
ตารางที่ 13-1 ผลการผสมระหว่างดอกบานเย็นที่มาจากกิ่งที่มีใบแบบต่าง ๆ

ดอกที่ใช้ เป็นฝ่ายตัวผู้ มาจากกิ่งที่มีใบ	ดอกที่ใช้ เป็นฝ่ายตัว เมีย มาจากกิ่งที่มีใบ	ลักษณะใบของลูก เมื่อ นำเมล็ดไปปลูก
สีขาว	สีขาว สีเขียว ด่าง	สีขาว สีเขียว สีขาว สีเขียว และด่าง
สีเขียว	สีขาว สีเขียว ด่าง	สีขาว สีเขียว สีขาว สีเขียว และด่าง
ด่าง	สีขาว สีเขียว ด่าง	สีขาว สีเขียว สีขาว สีเขียว และด่าง

ผลการทดลองดังกล่าวอธิบายได้จากการปรากฏของ plastids สองชนิดใน cytoplasm ซึ่งจะถ่ายทอดเฉพาะฝ่ายตัว เมีย เท่านั้น กิ่งที่มีใบสีขาวก็จะสร้างแต่ plastid ซึ่งไม่มีสี กิ่งที่มีใบเขียวก็จะสร้างแต่ plastid สีเขียว ส่วนกิ่งที่มีใบด่างนั้นก็จะมี plastids อยู่ทั้งสองชนิด ไข่ที่ได้รับแต่ plastid ไม่มีสีก็จะได้ลูกที่มีแต่ใบสีขาว ไข่ที่ได้รับแต่ plastid สีเขียว ก็จะให้ลูกที่มีแต่ใบสีเขียว และไข่ที่ได้รับ plastids ทั้งสองชนิดก็จะให้ลูกที่มีใบด่าง ดังนั้นกิ่งที่มีใบด่างจึงสามารถจะสร้างไข่ที่มี plastids ได้สามแบบด้วยกัน จะเห็นได้ว่าการถ่ายทอดลักษณะที่เกิดจาก plastids แบบนี้ ไม่มีผลจาก male gametophyte หรือ nuclear genes ของไข่ที่ได้รับการผสมแล้ว เข้ามาเกี่ยวข้องด้วยเลย

2. Iojap maize

ในข้าวโพดมีลักษณะผิดปกติอันหนึ่งซึ่ง เกิดขึ้นกับใบ คือการที่มีใบลาย เป็นทาง (striped) เรียกว่า iojap (มาจากชื่อ Iowa ซึ่ง เป็นแหล่งที่นำข้าวโพดที่มีลักษณะนี้มาศึกษา และมาจากคำว่า japonica ซึ่ง เป็นชื่อข้าวโพดพันธุ์หนึ่งที่มีใบลายคล้ายกัน) ลักษณะนี้ เกิดจาก recessive Mendelian genes ij ถ้าอยู่ในสภาพ homozygous แล้ว ต้นข้าวโพดจะมีใบลายหรืออาจจะมีสีขาวหมด ซึ่งจะทำให้มันตายขณะที่ยัง เป็นต้นกล้า จากการผสมข้าวโพดแบบ reciprocal crosses ระหว่าง homozygous ijij กับ normal green IjIj จะได้ผลแตกต่างกันดังรูปที่ 13-4



รูปที่13-4 พันธุกรรมของลักษณะ iojap ในข้าวโพด

(a) เมื่อใช้ต้นที่มีลักษณะ iojap เป็นฝ่ายตัวผู้ การถ่ายทอดลักษณะจะเป็นแบบ Mendelian inheritance

(b) เมื่อใช้ต้นที่มีลักษณะ iojap เป็นฝ่ายตัวเมีย การถ่ายทอดลักษณะจะเป็นแบบ non-Mendelian inheritance

จากการทดลอง เมื่อใช้ต้นข้าวโพดที่มีสีเขียวปกติเป็นฝ่ายตัวเมีย จะให้ลูกที่มีใบเขียวปกติหมด และเมื่อปล่อยให้ F_1 ผสมตัวเองต่อไปอีก ก็จะได้ลูก F_2 ที่มีใบสีเขียวและลาย (รวมทั้งใบขาวด้วย) ในอัตราส่วนประมาณ 3:1 แต่เมื่อใช้ต้นข้าวโพดที่มีใบลายเป็นฝ่ายตัวเมีย จะให้ลูก F_1 ที่มีลักษณะใบขาว ใบเขียว และใบลาย เกิดขึ้นทั้ง ๆ ที่มี genotype เหมือนกัน และเมื่อนำ F_1 ที่มีใบลายไปผสมต่อกับต้นที่มี genotype IjIj ลูกที่ได้ซึ่งมี genotype IjIj หรือ Ijij น่าจะมีสีเขียวตามปกติ กลับปรากฏว่ามีลักษณะสามแบบ เช่นเดียวกับในชั่ว F_1

จากการศึกษาอย่างละเอียดพบว่าลักษณะ iojap เกิดจากความผิดปกติของ plastids โดย genotype ijij จะทำให้ plastids ขาด chlorophyll เมื่อเกิดความผิดปกติขึ้นแล้ว plastids พวกนี้ซึ่งมีความสามารถที่จะแบ่งตัวเองไปเรื่อย ๆ ก็ยังคงแบ่งตัวและมีลักษณะผิดปกติต่อไปอีก แม้ว่าจะถูกถ่ายทอดไปยังต้นที่มี genotype IjIj หรือ Ijij แล้วก็ตาม และโดยเหตุที่ plastids จะอยู่ใน cytoplasm ซึ่งจะถ่ายทอดผ่านทางไข่เท่านั้น ไม่ผ่านทาง pollen จึงคล้ายกับมันแสดง maternal inheritance ไข่ใบไหนที่ได้แต่ plastids ที่ผิดปกติก็จะทำให้ได้ต้นสีขาวหมด จะตายขณะที่ยังเป็นกล้าอยู่ แต่ถ้าไข่ใบไหนได้รับ plastids ทั้งสองชนิดก็จะมีลักษณะใบลาย แต่ถ้าได้แต่พวกที่เป็นปกติก็จะได้ต้นที่มีสีเขียวหมด ดังนั้นการที่จะได้ลูกที่มีลักษณะไหนก็ขึ้นอยู่กับว่าไข่ใบนั้นจะได้รับการแบ่งปัน plastids แบบไหนไป

กรณีนี้การเปลี่ยนแปลงของ plastids ใน cytoplasm ถูกชักนำให้เกิดขึ้นโดย mutation ที่เกิดกับยีนส์บนโครโมโซมซึ่งมีพันธุกรรมแบบ Mendelian inheritance แต่ภายหลังที่เกิดการเปลี่ยนแปลงขึ้นแล้ว การถ่ายทอดลักษณะจะเป็นแบบ non-Mendelian inheritance เป็นอิสระจาก nuclear gene โดยมันจะยังคงรักษาความผิดปกติไว้ได้ แม้ว่าจะไม่มียีนส์ที่ทำให้มันเกิดขึ้นปรากฏอยู่ด้วยก็ตาม

Kappa particles in Paramecium

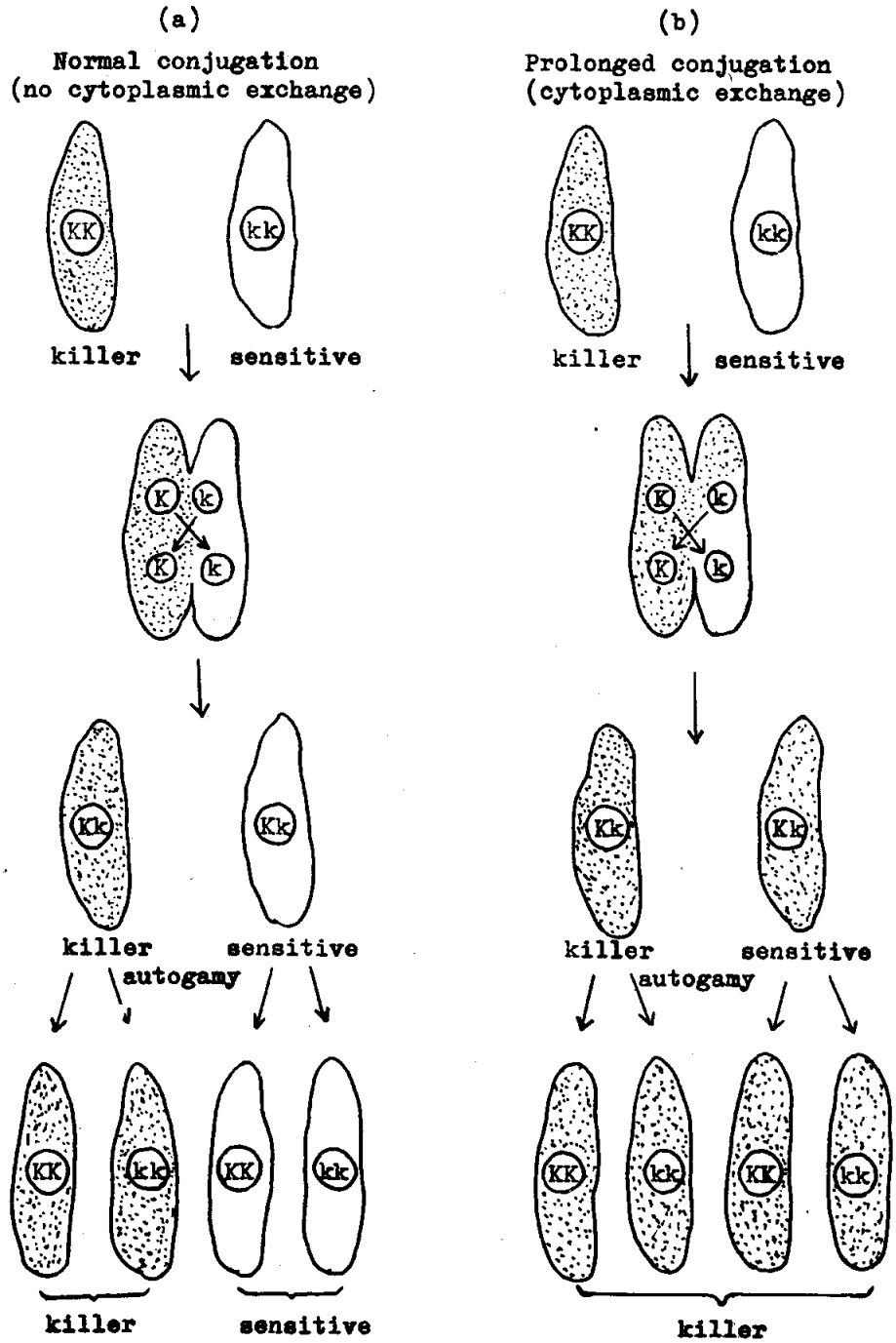
ในปี ค.ศ. 1943 Sonneborn ได้รายงานผลจากการศึกษาการถ่ายทอดลักษณะที่แปลกอันหนึ่งในพวก *Paramecium aurelia* โดยพบว่ามีบาง strain ที่เรียกว่า Killer สามารถจะขับสาร paramecin ลงไปในน้ำที่มันอาศัยอยู่ได้ และสารนี้สามารถจะฆ่าอีก strain หนึ่งของ species เดียวกันได้ เรียกพวกหลังนี้ว่า sensitive จากการตรวจดู

cytoplasm ของพวก killer พบว่ามีอนุภาคชนิดหนึ่งซึ่งมี DNA ด้วย เรียกว่า kappa particles จะเป็นผู้สร้างสาร paramecin ส่วนใน cytoplasm ของพวก sensitive จะไม่มีอนุภาคดังกล่าว

Paramecium พวกนี้เป็น diploid การสืบพันธุ์ของมันอาจเป็นแบบไม่ใช้เพศ คือแบ่งตัวออกโดยตรงจากหนึ่งเป็นสอง (binary fission) จะได้ paramecium ที่มี genotype เหมือน ๆ กัน หรืออาจสืบพันธุ์แบบมีเพศ โดย paramecium สองตัวที่มี mating type ชนิดเดียวกัน จะมาเชื่อม (conjugate) เข้าด้วยกัน ในระหว่างนี้ nucleus ของทั้งสองตัวจะแบ่งตัวแบบ meiosis และตามด้วยการแบ่งตัวแบบ mitosis จนขั้นสุดท้าย แต่ละตัวจะมี gametic haploid nuclei เพียงสองอันเท่านั้น จากนั้นมันจะทำการแลกเปลี่ยน haploid nuclei กันฝ่ายละอันโดยผ่านทาง cytoplasmic bridge แล้ว nuclei ของทั้งสองฝ่ายก็จะรวมกันเข้าเป็น diploid nucleus อีก ดังนั้นภายหลัง conjugation ทั้งสองตัวจะมีโครโมโซม และ nuclear genes เหมือนกันทุกประการ ปกติ cytoplasmic bridge จะเชื่อมกันอยู่จนกระทั่งเสร็จสิ้นการแลกเปลี่ยน nuclei โดยไม่มีการแลกเปลี่ยน cytoplasm แต่ถ้ามันเชื่อมกันนานเกินกว่านั้น ก็อาจจะมีการแลกเปลี่ยน cytoplasm เกิดขึ้นด้วย

จากการใช้เทคนิคพิเศษสามารถจะนำพวก killer และ sensitive มา conjugate กันได้ และเมื่อศึกษาต่อไปถึงการถ่ายทอดลักษณะพบว่า พวก killer จะมี dominant allele K อยู่ ส่วนพวก sensitive นั้น จะมี genotype เป็น kk

ในการทดลองอันหนึ่งที่นำเอา killer KK กับ sensitive kk มา conjugate กัน ผลที่ได้คือทั้งสองฝ่ายจะมี genotype เป็น Kk แต่จะมี phenotype เป็นแบบไหนนั้นขึ้นอยู่กับว่ามันจะเชื่อมกันนานแค่ไหน ถ้าหากว่ามันเชื่อมกันในเวลาอันสั้น ตัวที่ได้ cytoplasm จาก killer และลูกหลานที่เกิดจากการแบ่งตัวของมันจะเป็น killer หมด ส่วนตัวที่ได้ cytoplasm จาก sensitive และลูกหลานของมันก็จะเป็น sensitive หมด ถ้าหากว่าปล่อยให้มันเชื่อมกันนานจนมีการแลกเปลี่ยน cytoplasm เกิดขึ้น จะได้แต่ killer เท่านั้น (รูปที่ 13-5) เพราะทั้งสองฝ่ายจะได้ kappa particles ไป ดังนั้นจากผลการทดลองก็แสดงว่าอนุภาคเหล่านี้เองที่เป็นที่อยู่ของยีนส์ที่นำลักษณะ killer



รูปที่13-5 ผลจาก conjugation ระหว่าง Paramecium aurelia พวก killer (KK) กับพวก sensitive (kk): (a) เมื่อไม่มีการแลกเปลี่ยน cytoplasm และ (b) เมื่อมีการแลกเปลี่ยน cytoplasm ด้วย genotype kk ที่เป็น killer พอนานไปจะไม่มี kappa particles เหลืออยู่ กลายเป็น sensitive ได้

หลังจากที่การแลกเปลี่ยน nuclei เสร็จสิ้นไปแล้ว Paramecium อาจมีการเปลี่ยนแปลงต่อไปอีกที่เรียกว่า autogamy คือ diploid nucleus จะแบ่งตัวแบบ meiosis ต่อได้ nucleus สี่อัน แต่สามอันจะสลายตัวไป อันที่เหลือจะแบ่งตัวต่อแบบ mitosis ได้ haploid nucleus ที่เหมือนกันสองอัน ซึ่งจะกลับรวมกันเข้าอีกครั้ง กลายเป็น diploid nucleus ไป ซึ่งจะยังผลให้ยีนส์ในทุกตำแหน่งเป็น homozygous หมด ดังนั้นถ้าตัวที่มี genotype Kk มี autogamy ต่อไปจะได้ Paramecium ที่เป็น homozygous KK และ kk ในอัตราส่วนเท่า ๆ กัน

ถึงแม้ว่าการสร้างสาร paramecin นั้นจะขึ้นอยู่กับ kappa particle แต่การที่จะมี phenotype เป็นพวก killer นั้น ยังต้องขึ้นอยู่กับ nuclear genes อีกด้วย ทั้งนี้เพราะว่าการที่ kappa particle จะแบ่งตัวทวีจำนวนขึ้นได้นั้นจะต้องมี allele K ปรากฏอยู่ใน nucleus ด้วย คือจะต้องมี genotype เป็น KK หรือ Kk ขณะเดียวกัน allele K ก็ไม่สามารถจะก่อให้เกิด kappa particle ขึ้นมาได้ ถ้าหากมันไม่ปรากฏอยู่ก่อนแล้วใน cytoplasm ดังนั้นพวก Kk จะเป็น killer หรือ sensitive ก็ขึ้นอยู่กับว่ามันได้รับการถ่ายทอด kappa particle หรือไม่ ความสัมพันธ์ระหว่าง nuclear genes และ plasmagenes จะดูได้จากตารางที่ 13-2

ตารางที่ 13-2 Phenotypes resulting from different combinations of genotypes and "plasmagenotypes"

Genotype	Plasmagenotype	Phenotype
KK or Kk	kappa	killer
KK or Kk	no kappa	sensitive
kk	no kappa	sensitive
kk	kappa	unstable (kappa disappears)

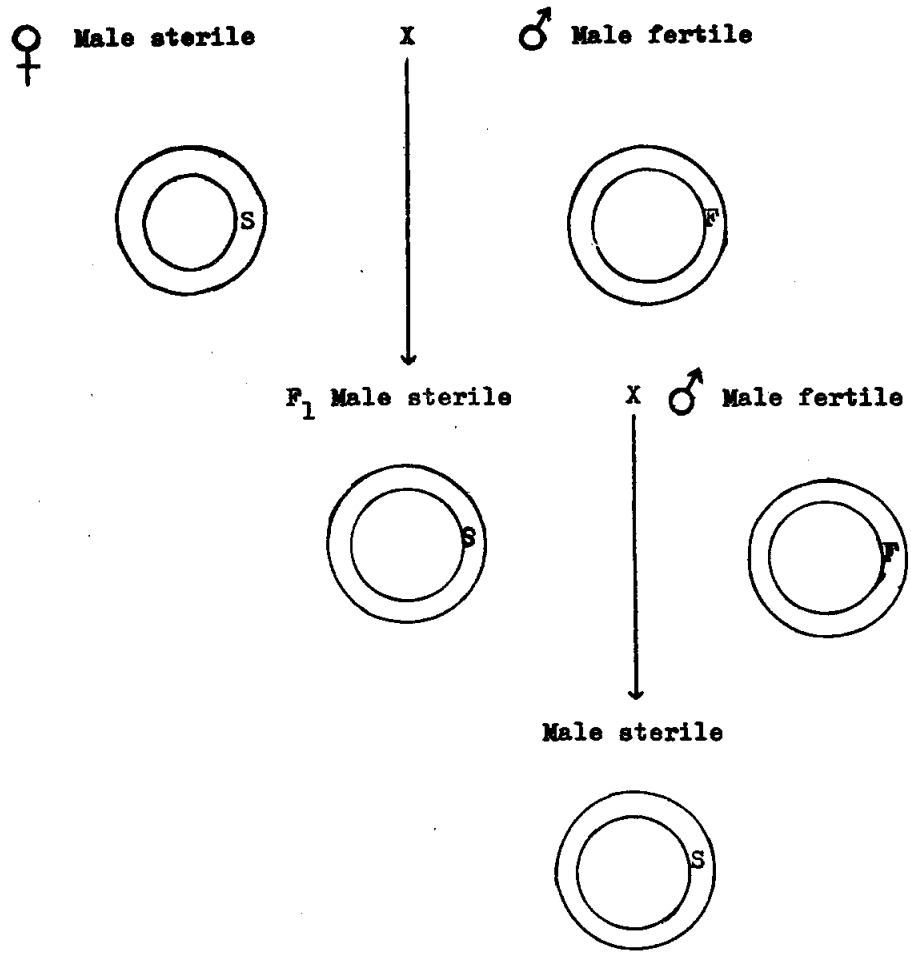
จากการทดลอง genotype kk สามารถจะมี kappa particle ใน cytoplasm ได้ แต่มันไม่สามารถจะทวีจำนวนขึ้นได้ เมื่อมีการแบ่งตัวไปหลาย ๆ ครั้ง มันจะหายไป ส่วนพวก KK หรือ Kk นั้น อาจทำให้มันกลายเป็น sensitive ได้ ถ้าเร่งให้มันทำการแบ่งตัวอย่างรวดเร็วจนทำให้ kappa particle แบ่งตัวตามไม่ทัน จนในที่สุดไม่มี kappa particle อยู่ใน cytoplasm เลย และสามารถจะทำให้มันกลับกลายมาเป็น killer ได้อีก เมื่อให้มันได้อนุภาคเหล่านั้นจากการแลกเปลี่ยนกับตัวอื่นหรือได้จากตัวที่ตายแล้ว แม้เพียงอนุภาคเดียวก็ตาม

ในการศึกษากับกล้องจุลทัศน์อีเลคตรอนพบว่า kappa particle มีโครงสร้างคล้ายกับ bacteria จึงทำให้มีการสันนิษฐานว่า เดิมมันอาจเป็น parasite ที่อาศัยอยู่ใน cytoplasm ของ Paramecium และต้องพึ่งสารบางอย่างจาก K gene เพื่อสร้างตัวเองทวีจำนวนขึ้น พอนานเข้ามันก็ปรับตัวกลายเป็นอนุภาคหนึ่งของ cytoplasm ไป

กรณีของ kappa particle เป็นตัวอย่างอันดีที่แสดงถึงความสัมพันธ์ระหว่าง nuclear gene และ plasmagene

Cytoplasmic male sterility in corn

ในข้าวโพดมีลักษณะหนึ่งคือ male sterility ที่ทำให้ดอกตัวผู้เป็นหมัน โดยที่ต้นข้าวโพดที่เป็น male sterile จะยังคงสร้างช่อดอกตัวผู้ (tassel) อยู่ แต่จะมี anther ลีบ และไม่มี pollen ปกติลักษณะนี้จะเกิดจาก nuclear genes หลายตำแหน่งด้วยกัน แต่ในบางสายพันธุ์ก็พบว่าเป็น male sterile ซึ่งไม่สามารถจะหาตำแหน่งของยีนส์ที่ควบคุม หรือ linkage group ได้ โดยมันจะมีการถ่ายทอดทาง cytoplasm เท่านั้น ไม่มี segregation และเมื่อนำ pollen จากต้นปกติมาผสมให้กับต้นที่เป็น male sterile จะได้ลูกที่เป็น male sterile หมด ดังรูปที่ 13-6



รูปที่ 13-6 การถ่ายทอดลักษณะของ cytoplasmic male sterility ในข้าวโพด
S = male sterile factor, F = male fertile factor

อย่างไรก็ตาม ผลจาก cytoplasmic male sterility ไม่ใช่ว่าจะเป็นอิสระจากยีนส์ใน nucleus เสียทีเดียว จากการศึกษาพบว่ามี chromosomal gene ตัวหนึ่ง ที่สามารถจะทำให้ลักษณะ male sterility หายไปได้ และมีความสัมพันธ์ระหว่าง gene - cytoplasm คล้ายคลึงกับในกรณีของ kappa particle ใน Paramecium