บทที่ 5
พันธุศาสตร์ตามหลักของ เมน เดล
(Mendelian Genetics)

ความรู้ที่เราได้ทราบมาเกี่ยวกับโครงสร้างหรือคุณสมบัติทาง เคมี หรือกลวิธีในการ replicate ของสารกรรมพันธุ์ คือ DNA และ RNA ตลอดจนวิธีการในการแบ่งเซลล์นั้นยังไม่เป็นการพอเพียง เพราะ เราจะรู้แต่เพียงว่ามันมีวิธีการในการควบคุมลักษณะต่าง ๆ ได้อย่างไร แต่เราจะไม่สามารถจะทำนายได้ว่า ลักษณะ เหล่านั้นจะมีโอกาส เกิดขึ้นมาได้มากน้อยแค่ไหนในสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิด หรือแต่ละตัว ดังนั้นนอกจากที่เราจะต้องศึกษาถึงสารที่ทำหน้าที่ในการควบคุมการถ่ายทอดลักษณะแล้ว เราจำเป็นจะต้องมาทำความเข้าใจเกี่ยวกับลักษณะ เหล่านั้นที่ปรากฏออกมาให้เรา เห็นโดยตรงอีกด้วย โดยเฉพาะอย่างยิ่งกฎเกณฑ์ต่าง ๆ ซึ่ง เป็นรากฐานของวิชาพันธุศาสตร์ที่ได้มีผู้วางไว้แล้ว

<u>ทฤษฎีเกี่ยวกับการถ่ายทอดลักษณะก่อนปี ค.ศ. 1900</u>

<u>ทฤษฎีของ Hippocrates</u>

บันทึกเก่าแก่ที่สุดที่กล่าวถึงการถ่ายทอดลักษณะของสิ่งมีชีวิต ได้แก่ บันทึกของ Hippocrates ที่เขียนไว้ประมาณ 400 ปีก่อน ค.ศ. เขา เชื่อว่าลักษณะที่ปรากฏออกมาในตัวลูก เป็นผลจากการถ่ายทอดโดยตรงจากลักษณะที่ปรากฏอยู่แล้วในพ่อแม่ โดยแต่ละส่วนของร่างกายพ่อแม่จะสร้างสารสืบพันธุ์ (reproductive material) ขึ้นมา เป็นตัวแทน แล้วสารสืบพันธุ์ เหล่านี้จะไปรวมตัวกันอยู่ในอวัยวะสืบพันธุ์ เมื่อมีการสร้างคัพภะ (embryo) เกิดขึ้น สารสืบพันธุ์ดังกล่าวก็จะประกอบกัน เข้า เป็นร่างกายส่วนต่าง ๆ ตามแหล่งที่มันสร้างมา เช่น สารสืบพันธุ์ที่มาจากแขนก็จะพัฒนาไป เป็นแขน ส่วนที่มาจากตาก็จะสร้างตา เป็นต้น ดังนั้นลูกที่ เกิดขึ้นมาก็จะมีลักษณะของพ่อแม่ผสมกันอยู่ (blending) นอกจากนั้น เขายัง เชื่ออีกด้วยว่าลักษณะที่ เกิดขึ้นมาใหม่ในภายหลัง (acquired characters) ก็สามารถจะถ่ายทอดต่อไปได้อีกด้วย เนื่องจากว่าส่วนของร่างกายที่ เกิดการ เปลี่ยนแปลงนั้นก็จะสร้างสารสืบพันธุ์ขึ้นมาได้ด้วย ดังนั้นตามทฤษฎีนี้ลูกของคนขับสามล้อก็จะต้องมีกล้ามเนื้อขาที่แข็งแรงด้วย หรือลูกของคนพิการก็จะต้องพิการด้วย

<u>ทฤษฎีของ Aristotle</u>

ใน เวลาต่อมาประมาณ 350 ปีก่อน ค.ศ. Aristotle ได้วิจารณ์ถึงผลงานของ Hippocrates โดย เขาได้โต้แย้งว่ามีลักษณะหลายอย่างด้วยกันที่แม้จะถ่ายทอดต่อไปได้แต่ก็ไม่สามารถจะสร้างสารสืบพันธุ์ขึ้นมาได้ เช่น อาการ เคลื่อนไหว เสียง เล็บ ผม เนื่องจาก

ลักษณะดังกล่าวไม่มีตัวตนหรือเป็นส่วนที่เกิดจากเนื้อเยื่อที่ตายแล้วบางลักษณะ เช่น การมีหนวดเคราหรือการมีผมสีเทาหรือสีขาว ในช่วงเวลาที่มีการสืบพันธุ์อาจยังไม่ปรากฏออกมาในพ่อแม่เลยก็ได้ แต่มันก็สามารถจะไปปรากฏในลูกได้ พ่อแม่ที่พิการก็ไม่จำเป็นที่จะต้องให้กำเนิดลูกพิการเสมอไป นอกจากนั้นเขายังตั้งข้อสังเกตด้วยว่า ลูกที่เกิดมาอาจจะไปเหมือนปู่ ยา ตา ยาย มากกว่าที่จะเหมือนพ่อแม่ก็ได้ และข้อสำคัญที่เขายังไม่เข้าใจอยู่ก็คือ ถ้าหากว่ารางกายทุกส่วนของพ่อแม่ต่างก็สร้างสารสืบพันธุ์ออกมาแล้ว ในร่างกายแต่ละส่วนของลูกก็ควรจะมีอวัยวะเพิ่มขึ้นเป็นสองเท่า แต่มันก็ไม่เป็นเช่นนั้น ด้วยเหตุผลเหล่านี้ Aristotle จึงเสนอทฤษฎีขึ้นมาใหม่ว่า แทนที่รางกายแต่ละส่วนจะเป็นผู้สร้างสารสืบพันธุ์ขึ้นมาดังที่ Hippocrates เสนอไว้ สารสืบพันธุ์จะถูกสร้างขึ้นจาก nutrient substances แทน โดย nutrient substances เหล่านี้จะไหลเวียนไปตามส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย เมื่อไปถึงร่างกายส่วนใดก็จะกลายเป็นสารสืบพันธุ์เฉพาะชนิดขึ้นมา แล้วไหลเวียนกลับไปยังระบบสืบพันธุ์ เมื่อมีการผสมพันธุ์สร้างคัพภะขึ้นมา สารสืบพันธุ์พวกนี้ก็จะไปสร้างร่างกายส่วนที่สร้างมันมาอีกที นอกจากนั้นเขายังเชื่อถือความคิดที่ว่าคนสองเพศจะมีส่วนในการถ่ายทอดลักษณะไม่เหมือนกัน โดยเพศหญิงจะเป็นผู้ให้สารที่จะให้กำเนิดทารกขึ้นมา ส่วนเพศชายจะให้บางสิ่งบางอย่างที่จะทำหน้าที่กำหนดรูปร่างของทารกนั้น คล้ายกับช่างไม้ที่จะเป็นผู้ออกแบบรูปร่างของเก้าอี้ที่จะสร้างขึ้นจากไม้ที่ได้มา

จะเห็นได้ว่าทั้ง Hippocrates และ Aristotle แม้จะมีความคิดเห็นแตกต่างกัน แต่ก็คล้ายกันตรงที่ว่าการถ่ายทอดลักษณะนั้นจะเป็นไปโดยตรง โดยทุกส่วนของร่างกายพ่อแม่จะสร้างตัวแทน หรือสารสืบพันธุ์ไปทำหน้าที่สร้างส่วนเหล่านั้นในตัวลูก

<u>ทฤษฎีของ Darwin</u>

ทฤษฎีของ Hippocrates และ Aristotle ยังคงได้รับความเชื่อถือต่อมาเป็นเวลานานอีกหลายศตวรรษ แม้ว่าจะมีผู้เสนอทฤษฎีต่าง ๆ ขึ้นมาใหม่ ซึ่งดัดแปลงให้แตกต่างไปจากเดิม แต่ทฤษฎีเหล่านั้นก็ยังคงยึดความเชื่อถือเดิมที่ว่าลักษณะต่าง ๆ จะถูกถ่ายทอดจากพ่อแม่ไปสู่ลูกโดยตรง จนกระทั่งถึงศตวรรษที่ 19 เมื่อ Mendel ได้สรุปผลงานของเขาในปี 1866 ซึ่งนาจะถือได้ว่าผลงานของเขาสามารถจะนำมาใช้หักล้างทฤษฎีเก่า ๆ ได้แล้ว แต่ก็ยังไม่มีผู้ใดสนใจผลงานของเขา จนกระทั่งเวลาได้ล่วงเลยมาถึงปี ค.ศ. 1900 จึงเริ่มมีคนเข้าใจ ดังนั้นในช่วงเวลาก่อนปี ค.ศ. 1900 จึงได้มีนักชีววิทยาอีกท่านหนึ่งคือ

Charles Darwin ได้เสนอทฤษฎีเกี่ยวกับการถ่ายทอดลักษณะขึ้นมาอีก เรียกทฤษฎีนี้ว่า Pangenesis มีใจความว่า ทุก ๆ เซลและเนื้อเยื่อของแต่ละสิ่งมีชีวิตตั้งแต่เริ่มพัฒนาการจนกระทั่งโตเต็มที่ จะสร้างอนุภาคเล็ก ๆ เรียกว่า gemmules ขึ้นมาเป็นตัวแทนของเซลและเนื้อเยื่อเหล่านั้น gemmules จะไหลเวียนไปตามร่างกายของพืชหรือสัตว์ แล้วจึงผ่านเข้าสู่ระบบสืบพันธุ์ ดังนั้นในเซลสืบพันธุ์จึงประกอบไปด้วย gemmules ที่มาจากส่วนต่าง ๆ ของร่างกาย เมื่อมีการผสมพันธุ์เกิดขึ้น gemmules ของพ่อแม่จะรวมเข้าด้วยกันและรับผิดชอบในการสร้างเซลและอวัยวะแต่ละส่วนของลูกตรงตามที่มันได้ถูกสร้างขึ้นมาจากพ่อแม่ ด้วยเหตุนี้ลูกก็จะมีลักษณะของทั้งพ่อและแม่ผสมกันอยู่ และในบางครั้ง gemmules อาจถูกถ่ายทอดไปเรื่อย ๆ โดยไม่แสดงลักษณะปรากฏออกมาตั้งหลายชั่วแล้วจึงจะทำให้ลักษณะของบรรพบุรุษปรากฏออกมาในภายหลัง ทฤษฎีของ Darwin นี้คล้ายคลึงกับของ Hippocrates จะต่างกันเพียงแต่ของ Darwin ระบุว่ามี gemmules รับผิดชอบในการถ่ายทอดลักษณะเท่านั้น

ประวัติของ Mendel

Gregor Johann Mendel เป็นลูกของชาวสวนผลไม้ที่ยากจน เกิดเมื่อ ค.ศ. 1822 ที่เมือง Heinzendorf ซึ่งเคยเป็นส่วนหนึ่งของประเทศออสเตรีย แต่ปัจจุบันอยู่ในประเทศเชคโกสโลวาเกีย ขณะที่เขาเป็นเด็กอยู่ ได้รับการฝึกฝนให้ทำหน้าที่ดูแลต้นผลไม้ ซึ่งเป็นผลให้เขามีความสนใจที่จะทำการทดลองกับต้นพืชในเวลาต่อมา และโดยเหตุที่ทางบ้านมีฐานะยากจน พอเขาโตขึ้นก็ออกไปอยู่ที่วัด Augustinian Monastery ที่เมือง Brünn เมื่อปี ค.ศ. 1843 และสี่ปีต่อมาก็ได้บวชเป็นพระ หลังจากนั้นอีก 2-3 ปี ก็ถูกส่งไปศึกษาต่อที่ University of Vienna เขาได้ศึกษาทางชีววิทยา กีฏวิทยา ฟิสิคส์ เคมี และคณิตศาสตร์ ซึ่งการที่เขาเคยเรียนทางคณิตศาสตร์มาก่อนนี้เอง ทำให้เขาสามารถนำมันมาใช้กับงานทดลองทางชีววิทยา จนกระทั่งค้นพบกฎเกณฑ์การถ่ายทอดลักษณะขึ้นมา หลังจากที่เรียนเสร็จแล้ว Mendel ก็ได้กลับไปอยู่วัดเดิม และทำหน้าที่เป็นครูสอนหนังสือด้วย เขาได้ใช้บริเวณที่ดินของวัดทำการเพาะปลูกพืชผักและไม้ดอก เพื่อทำการทดลองหลายอย่าง โดยเฉพาะอย่างยิ่งเขาได้ทุ่มเทความสนใจให้กับการปลูกถั่ว โดยทำการปลูกถั่วที่มีลักษณะแตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัด 22 พันธุ์ด้วยกัน แล้วทำการผสมข้ามพันธุ์ไปมา นำเมล็ดถั่วที่ได้จากการผสมพันธุ์ชั่วต่าง ๆ ไปปลูกต่อ เพื่อจะดูว่าจะมีอะไร

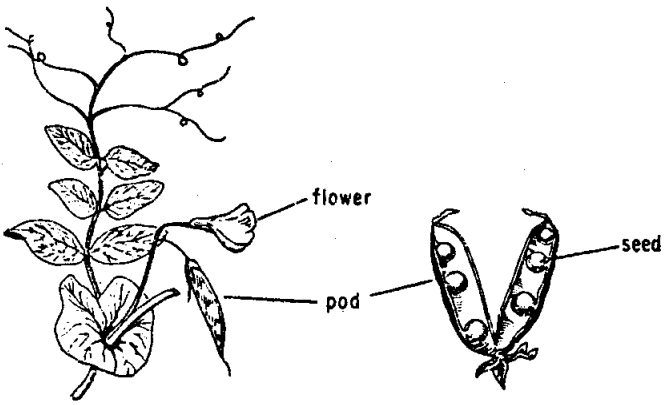
เกิดขึ้นบ้าง เขาได้สรุปผลการทดลองของเขาและรายงานต่อที่ประชุมนักวิทยาศาสตร์ของ Brünn Society for Natural History ในปี ค.ศ. 1865 และรายงานนี้ได้รับการตีพิมพ์ในปีต่อมา ซึ่งในรายงานของเขานั้นก็มีรายละเอียดของการทดลองพร้อมด้วยตารางตัวเลขต่าง ๆ และข้อสรุปที่สำคัญ ซึ่งในภายหลังต่อมาก็ได้กลายเป็นกฎในการถ่ายทอดลักษณะ แต่ทว่ารายงานของเขาที่เผยแพร่ออกมาในขณะนั้นยังไม่มีผู้ใดเข้าใจ Mendel ตายเมื่อปี ค.ศ. 1884

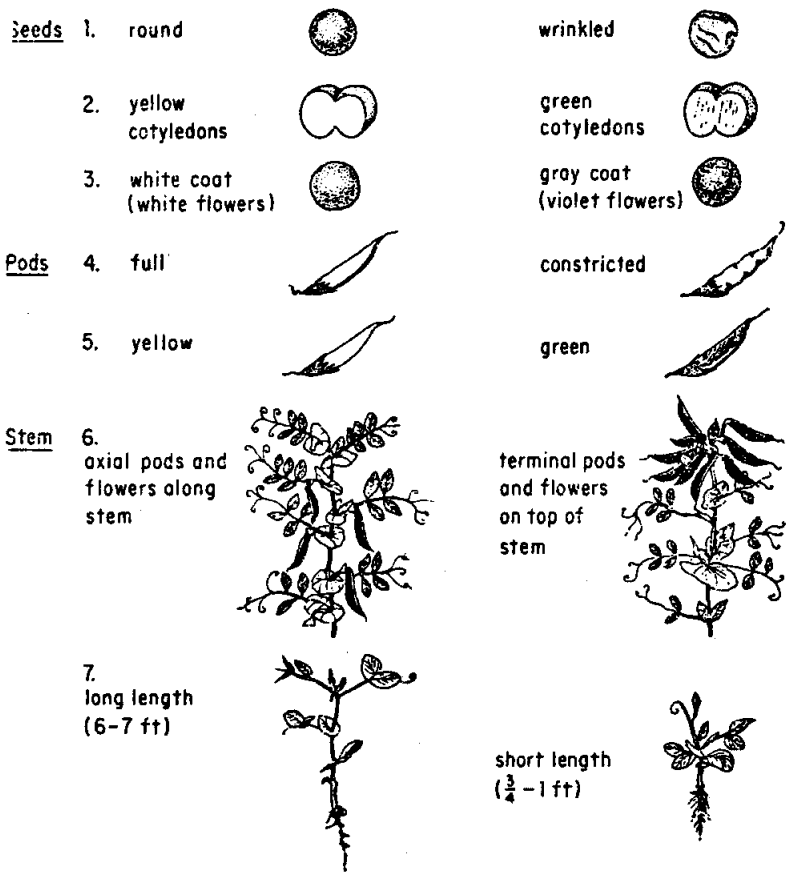
<u>การทดลองของ Mendel</u> (Mendel's Experiment)

Mendel ได้เลือกทำการทดลองกับถั่วลันเตา (garden pea, <u>Pisum sativum</u>) เพราะว่ามันเป็นพืชที่ผสมตัวเอง แต่สามารถจะทำการผสมข้ามได้ง่าย มีอายุสั้น และมีลักษณะที่แตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัดในพันธุ์ต่าง ๆ เขาได้เลือกถั่วที่มีลักษณะแตกต่างกันมาศึกษาถึง 7 ลักษณะด้วยกัน คือลักษณะเมล็ด ลักษณะสีของเมล็ด (ใบเลี้ยง) ลักษณะสีของเปลือกเมล็ดและดอก ลักษณะของฝัก ลักษณะสีของฝัก ลักษณะตำแหน่งของดอก และลักษณะส่วนสูงของลำต้น (รูปที่ 5–1) ในการศึกษาเขาจะศึกษาแต่ละลักษณะแยกกันต่างหาก

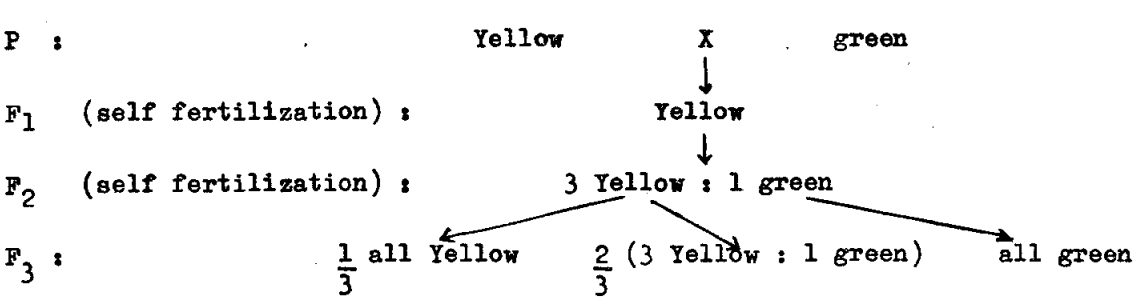
ในกรณีของลักษณะสีของเมล็ด Mendel ได้ทำการผสมถั่วพันธุ์ที่มีเมล็ดสีเหลืองกับพันธุ์ที่มีเมล็ดสีเขียว ปรากฏว่าจะได้ถั่วเมล็ดสีเหลืองหมด ไม่ว่าจะใช้ฝ่ายใดเป็นพ่อหรือแม่ก็ตาม และเมื่อนำเมล็ดที่ได้ไปปลูกต่อแล้วปล่อยให้มันผสมตัวเอง ปรากฏว่าจะได้ถั่วทั้งที่มีเมล็ดสีเหลืองและเมล็ดสีเขียวออกมาอีก โดยมีถั่วเมล็ดสีเหลือง 6,022 เมล็ด และถั่วเมล็ดสีเขียว 2,001 เมล็ด ซึ่งจะได้อัตราส่วนประมาณ 3 ต่อ 1 และเมื่อปล่อยให้มันผสมตัวเองต่อไปอีกหนึ่งชั่ว ก็พบว่าถั่วที่มีเมล็ดสีเขียวก็จะให้ลูกที่มีแต่เมล็ดสีเขียว ส่วนพวกที่มีลักษณะเมล็ดสีเหลืองนั้น จะแบ่งออกได้เป็น 2 พวก คือประมาณ $\frac{1}{3}$ จะให้ลูกที่มีเมล็ดสีเหลืองหมด และอีก $\frac{2}{3}$ จะให้ลูกที่มีทั้งเมล็ดสีเหลืองและเมล็ดสีเขียว ในอัตราส่วนประมาณ 3 ต่อ 1

เพื่อความเข้าใจง่าย เราจะเรียกชั่วแรกที่มีการผสมระหว่างพ่อแม่สองพันธุ์อย่างย่อว่า P (parental generation) เรียกลูกชั่วแรกที่เกิดขึ้นว่า F_1 (first filial generation) ลูกชั่วที่สองว่า F_2 (second filial generation) และ F_3, F_4 ไปเรื่อย ๆ ดังนั้นอาจแสดงแผนผังการทดลองของ Mendel ได้ดังนี้





รูปที่ 5-1 แสดงลักษณะ 7 ลักษณะของถั่วลันเตาที่ Mendel นำมาศึกษา



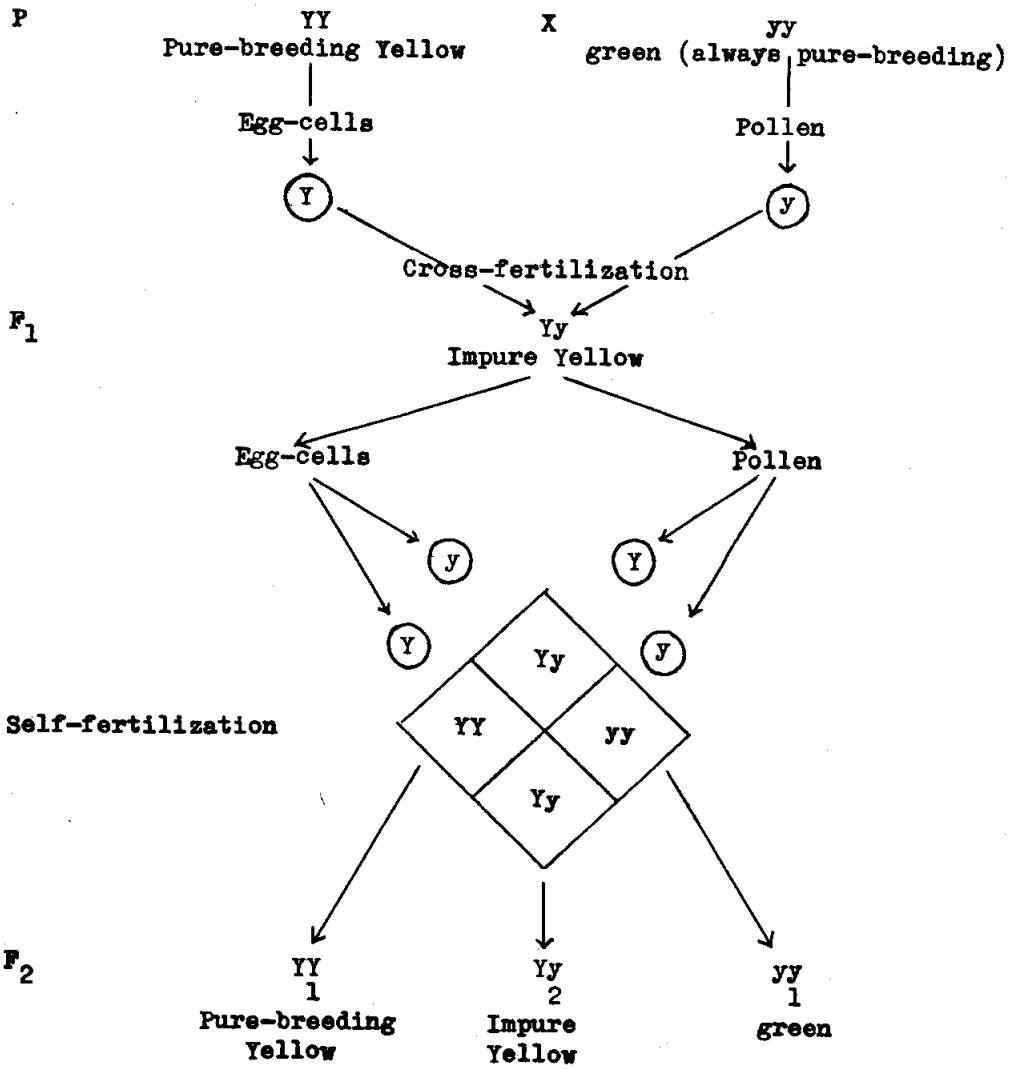
Mendel สังเกตผลการทดลองกับลักษณะอื่น ๆ อีก 6 อย่างก็ได้ผลเช่นเดียวกัน ซึ่งสามารถสรุปได้ดังนี้คือ

1. ในลูก F_1 ที่เกิดจากการผสมพันธุ์ที่มีลักษณะต่างกันเข้าด้วยกัน จะมีลักษณะปรากฏออกมาเพียงลักษณะเดียว
2. ในถั่วคู่ที่จะนำมาผสมพันธุ์กัน ไม่ว่าจะใช้ฝ่ายไหนเป็นพ่อหรือเป็นแม่ จะให้ลูกที่มีลักษณะปรากฏออกมาเหมือนกัน
3. ลักษณะที่หายไปในชั่ว F_1 จะกลับมาปรากฏอีกใน F_2 ในอัตราส่วนประมาณ $\frac{1}{4}$ ของลูกทั้งหมด

<u>กฎข้อที่หนึ่งของ Mendel</u> (Mendel's First Law)

จากผลการทดลองของเขา Mendel ก็ได้ตั้งสมมุติฐานขึ้นมา ซึ่งภายหลังก็เป็นที่ยอมรับกันว่าเป็นกฎข้อที่หนึ่งของเขาคือ Law of Segregation ซึ่งมีใจความว่าลักษณะต่าง ๆ ทางกรรมพันธุ์ (เช่นลักษณะเมล็ดสีเหลืองและเมล็ดสีเขียว) จะถูกควบคุมโดย factors อย่างเฉพาะเจาะจง factors เหล่านี้จะปรากฏอยู่เป็นคู่ ๆ เมื่อมีการสร้าง gametes ขึ้นมา factors ดังกล่าวจะถูกแยกออกจากกันโดย factors เพียงอันเดียวเท่านั้นจากแต่ละคู่จะไปปรากฏอยู่ในแต่ละ gamete เมื่อมีการปฏิสนธิ (fertilization) เกิดขึ้น โดย gametes จากเพศผู้และเพศเมียมารวมกันเป็น zygote ขึ้นมา factors ดังกล่าวก็จะกลับมาปรากฏอยู่เป็นคู่ดังเดิม จากกฎข้อนี้จะเห็นได้ว่ามันไปเข้ากันได้กับการแยกตัวของโครโมโซมในการแบ่งตัวแบบ meiosis อย่างพอเหมาะ ทั้งนี้ก็เพราะว่า factors ดังกล่าวก็คือ genes ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของ DNA strand นั่นเอง

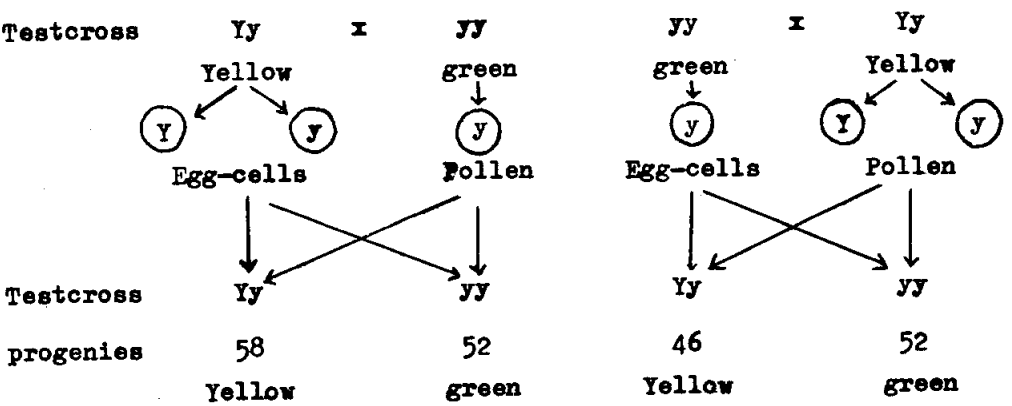
นอกจากการตั้งสมมุติฐานดังกล่าวแล้ว **Mendel** ยังพบปรากฏการณ์ของ **dominance** หรือการข่มระหว่าง **factors** อีกด้วย ทั้งนี้จากความสังเกตของเขาที่ว่า ลูกผสมระหว่างถั่ว เมล็ดสี เหลืองกับถั่ว เมล็ดสี เขียวในชั่วแรก จะได้ถั่ว เมล็ดสี เหลืองหมด ถึงแม้ว่าในลูกผสมนั้นจะมี **factors** ที่ควบคุมลักษณะ เมล็ดสี เหลืองและสี เขียวอย่างละอันก็ตาม จึงดูเหมือนว่าลักษณะ เมล็ดสี เหลืองจะข่มลักษณะ เมล็ดสี เขียวไว้ เขาจึงกำหนดให้ **factor** ที่นำลักษณะ เมล็ดสี เหลือง เป็น **dominant factor** ส่วนลักษณะ เมล็ดสี เขียว ซึ่ง เป็นลักษณะด้อยจะถูกควบคุมโดย **recessive factor** **Mendel** ได้ใช้อักษรภาษาอังกฤษมา เป็นสัญญลักษณ์ โดยใช้ตัวพิมพ์ใหญ่แทน **dominant factor** และใช้อักษรตัว เดียวกัน แต่ เป็นตัวพิมพ์เล็กแทน **recessive factor** ดังนั้นถ้าให้ **Y** แทน **factor** ที่นำลักษณะ เมล็ดสี เหลือง **y** จะแทน **factor** ที่นำลักษณะ เมล็ดสี เขียว งานทดลองของ **Mendel** สามารถจะ เขียนออกมาแสดงได้ดังรูปที่ 5-2



รูปที่5-2 แสดงการทดลองของ **Mendel** ที่ผสมต้วพันธุ์เมล็ดสีเหลือง เข้ากับพันธุ์เมล็ดสีเขียว ให้ **Y** นำลักษณะเมล็ดสีเหลือง และ **y** นำลักษณะเมล็ดสีเขียว

จากการรวม gametes จากทั้งสองฝ่าย เข้าด้วยกันในทุก ๆ ทางที่เป็นไปได้ ก็สามารถจะคำนวณหาอัตราส่วนของลูกที่มีลักษณะแตกต่างกันได้ ตามทฤษฎีแล้วคาดว่า $\frac{3}{4}$ ของลูก F_2 จะมีลักษณะ เมล็ดสีเหลือง และอีก $\frac{1}{4}$ จะมีลักษณะ เมล็ดสีเขียว หรือเมล็ดสีเหลือง : สีเขียว = 3:1 และในบรรดาพวกที่มี เมล็ดสีเหลืองทั้งหมดจะมีอยู่ราว $\frac{1}{3}$ ที่มีแต่ dominant factors คือ YY ดังนั้น เมื่อปล่อยให้ผสมตัว เอง จึงได้แต่ลูก F_3 ที่มี เมล็ดสีเหลืองหมด ส่วน F_2 ที่เมล็ดสีเหลืองอีก $\frac{2}{3}$ จะมี factors ทั้งสองชนิดอยู่ด้วยกัน คือ Yy เมื่อปล่อยให้ผสมตัว เองจึงได้ลูก F_3 ที่มีทั้ง เมล็ดสีเหลืองและ เมล็ดสีเขียวในอัตราส่วน 3 ต่อ 1 ขึ้นมาอีก

เพื่อจะเป็นการทดสอบว่าสมมุติฐานของ segregation เป็นจริงหรือไม่ Mendel ยังได้ทำการทดลองต่อ โดยใช้ F_1 ที่มี เมล็ดสีเหลืองไปผสมกับถั่วพันธุ์แท้ที่มี เมล็ดสีเขียว ซึ่งเรียกการผสมแบบนี้ว่า testcross ซึ่งตามทฤษฎีแล้วจะได้ลูก (testcross progenies) เมล็ดสีเหลืองและสีเขียวในอัตราส่วน 1:1 ผลจากการทดลองโดยใช้ F_1 เป็นฝ่ายตัว เมีย และถั่ว เมล็ดสีเขียว เป็นฝ่ายตัวผู้ ได้ลูก เมล็ดสีเหลือง 58 เมล็ด และ เมล็ดสีเขียว 52 เมล็ด และใน reciprocal cross ที่ใช้ถั่ว เมล็ดสีเขียว เป็นฝ่ายตัว เมีย และ F_1 เป็นฝ่ายตัวผู้ ได้ลูก เมล็ดสีเหลือง 46 เมล็ด และ เมล็ดสีเขียว 52 เมล็ด ดังแผนผังการทดลองในรูปที่ 5-3



รูปที่ 5-3 แสดงการทำ testcross ที่มี reciprocal cross ด้วย เพื่อทดสอบทฤษฎีของ Mendel ให้ Y นำลักษณะ เมล็ดสีเหลือง และ y นำลักษณะ เมล็ดสีเขียว

เราจะสังเกตได้ว่าตัวเลขต่าง ๆ ที่เขาได้จากการทดลองนั้น มันจะไม่ลงตัวพอดี แต่โดยที่ Mendel เคยเรียนเกี่ยวกับ probability ในวิชาคณิตศาสตร์มาแล้ว เขาจึงทราบดีว่าผลจาก segregation ที่ทำให้ได้อัตราส่วนของลักษณะต่าง ๆ ขึ้นมานั้น ไม่จำเป็นจะต้องลงตัวพอดี แต่ก็มีวิธีการที่สามารถจะทดสอบดูได้ว่ามันเป็นไปตามทฤษฎีหรือไม่ ซึ่งจะกล่าวถึงในภายหลัง

<u>กฎข้อที่สองของ Mendel</u> (Mendel's Second Law)

กฎข้อแรกของ Mendel ใช้กับพฤติกรรมของ factors แต่ละคู่ แต่กฎข้อที่สองจะนำมาอธิบายถึงพฤติกรรมของ factors ตั้งแต่สองคู่ขึ้นไปที่เกิดขึ้นร่วมกัน

Mendel ได้ทำการผสมพันธุ์ถั่วที่มีลักษณะแตกต่างกันมากกว่าหนึ่งอย่าง เช่น ผสมถั่วพันธุ์ที่มีเมล็ดกลมสีเหลือง เข้ากับถั่วพันธุ์ที่ให้เมล็ดย่นสีเขียว แล้วสังเกตดูผลที่ได้ในชั่วต่อ ๆ มา เขาพบว่าในชั่วแรกจะได้ถั่วที่พันธุ์ที่มีเมล็ดกลมสีเหลืองหมด ซึ่งก็ตรงตามที่เขาคาดไว้ เพราะลักษณะทั้งสองเป็นลักษณะข่ม และเมื่อปล่อยให้ F_1 ผสมตัวเองต่อไป จะได้ F_2 ที่มีลักษณะและจำนวนต่าง ๆ กันดังนี้

เมล็ดกลมสีเหลือง	315	เมล็ด
เมล็ดกลมสีเขียว	108	เมล็ด
เมล็ดย่นสีเหลือง	101	เมล็ด
เมล็ดย่นสีเขียว	32	เมล็ด

จากผลการทดลองดังกล่าว เมื่อนำมาคิดเป็นอัตราส่วนแล้วใกล้เคียงกับอัตราส่วน 9:3:3:1 มาก Mendel จึงตั้งกฎข้อที่สองขึ้นมา เรียกว่า Law of Independent Assortment ซึ่งมีใจความว่า ทั้งสอง factors ที่ควบคุมลักษณะหนึ่งอยู่ จะแยกออกจากกันได้อย่างอิสระโดยไม่ขึ้นกับ factors ที่ควบคุมลักษณะอื่น เช่น ถ้าเราสมมุติว่ามี factors อยู่สองคู่ คือ R กับ r ควบคุมลักษณะเมล็ดกลมกับเมล็ดย่น และ Y กับ y ควบคุมลักษณะเมล็ดสีเหลืองและสีเขียว ดังนั้น factors ใน F_1 จะเป็น RrYy ในขณะที่มีการสร้าง pollen และ egg cells ของ F_1 นั้น การแยกตัวของ R กับ r ไม่ได้ขึ้นอยู่กับ Y และ y หรืออาจกล่าวอีกอย่างว่า R ไม่จำเป็นที่จะต้องไปเฉพาะกับ Y ใน gamete อันหนึ่ง หรือ r ไปกับ y ใน gamete อีกอันหนึ่ง ผลจากความเป็นอิสระของ factors ทั้งสองคู่ จึงทำให้มี gametes ได้ถึงสี่ชนิดด้วยกันคือ (RY) (Ry) (rY) (ry) ในอัตราส่วน 1:1:1:1 หรือ $\frac{1}{4}:\frac{1}{4}:\frac{1}{4}:\frac{1}{4}$ ดังนั้นโอกาสที่

pollen แบบใดแบบหนึ่งจะเข้าผสมกับ egg-cells อันใดอันหนึ่ง จึงเป็น $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{16}$ ผลจากการผสมจึงเกิดขึ้นได้ 16 แบบด้วยกัน โดย $\frac{9}{16}$ จะเป็นพวกเมล็ดกลมสีเหลือง $\frac{3}{16}$ เป็นเมล็ดกลมสีเขียว $\frac{3}{16}$ เป็นเมล็ดยนสีเหลือง และ $\frac{1}{16}$ เป็นเมล็ดยนสีเขียว ดังตารางที่ 5-1

ตารางที่5-1 อัตราส่วนของลูก F_2 แบบต่าง ๆ ที่คาดว่าจะเกิดขึ้นตามกฎข้อที่สองของ Mendel เมื่อทำการผสมพอแม่พันธุ์ที่มีลักษณะแตกต่างกันสองลักษณะซึ่งถูกควบคุมโดย factors สองคู่ โดย F_1 จะสร้าง pollen และ egg-cells ออกมาในอัตราส่วนเท่า ๆ กัน ให้ R = factor for Round, r for wrinkled, Y for Yellow, y for green seeds

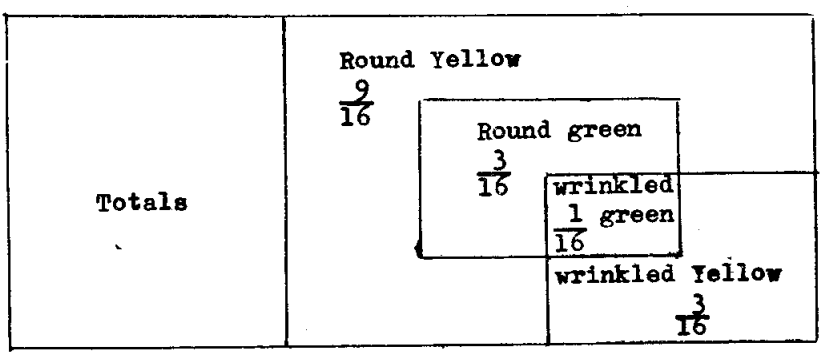
(a) เป็นชนิดต่าง ๆ ของ pollen และ egg-cells และ factors ใน F_2 พร้อมด้วยอัตราส่วน

(b) เป็นอัตราส่วนของ F_2 ลักษณะต่าง ๆ ที่เกิดขึ้น

(a)

Reproductive cells from F_1		Pollen			
		RY 1	Ry 1	ry 1	rY 1
Egg-cells	RY 1	RRYY 1	RRYy 1	RrYy 1	RrYY 1
	Ry 1	RRYy 1	RRyy 1	Rryy 1	RrYy 1
	ry 1	RrYy 1	Rryy 1	rryy 1	rrYy 1
	rY 1	RrYY 1	RrYy 1	rrYy 1	rrYY 1

(b)



เราอาจมีความสงสัยว่าทำไมอัตราส่วนดังกล่าวคือ 9:3:3:1 จึงทำให้ Mendel คิดกฎข้อที่สองขึ้นมาได้ เราจะเข้าใจได้ดีขึ้นถ้าหากนำลักษณะทั้งสองมาพิจารณาแยกกันดูว่าผลจากการผสมที่เกี่ยวข้องกับ factors เพียงคู่เดียวหรือลักษณะเดียว ซึ่งเป็น monohybrid cross นั้น จะให้ลูก F_2 ในอัตราส่วนเท่าใด และถ้าหากว่าทั้งสองลักษณะเป็นอิสระต่อกันจริงแล้ว ใน dihybrid cross (การผสมที่เกี่ยวข้องกับสองลักษณะหรือ factors สองคู่) มันควรได้ลูก F_2 ลักษณะต่าง ๆ เกิดขึ้นในอัตราส่วนเท่าใดบ้าง

จากการตั้งสมมุติฐานว่าลักษณะที่เกี่ยวข้องในการผสมเป็นอิสระต่อกันจริง ๆ แล้ว หมายความว่า ในการทดลองที่เกี่ยวข้องกับหลายลักษณะหรือ factors หลายคู่นั้น เราคาดว่าอัตราส่วนของลักษณะต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นนั้น จะได้จากผลคูณระหว่างอัตราส่วนของลักษณะที่เกิดจาก factors แต่ละคู่ จากผลการทดลองของ Mendel เราอาจนำมาพิจารณาแยกกันได้ดังนี้

Monohybrid cross

ลักษณะเมล็ด

Round = R > Wrinkled = r

P : RR X rr

F_1 : Rr Round

Rr ⊗

F_2 : RR : 2Rr : 1rr

3 Round : 1 Wrinkled

Monohybrid cross

ลักษณะสีของเมล็ด

Yellow = Y > Green = y

YY X yy

Yy Yellow

Yy ⊗

YY : 2Yy : yy

3 Yellow : 1 Green

ผลจากแต่ละ monohybrid cross จะได้สองลักษณะในอัตราส่วน 3:1 หรือ $\frac{3}{4}:\frac{1}{4}$ เมื่อรวมผลจากทั้งสอง monohybrid crosses เข้าด้วยกัน ใน dihybrid cross เราจะเห็นว่า การแสดงออกของ factors แต่ละคู่เป็นอิสระต่อกันจริง นั่นคือโอกาสที่จะได้เมล็ดกลมหรือเมล็ดย่นไม่เกี่ยวข้องกับโอกาสที่เราจะได้เมล็ดสีเหลืองหรือสีเขียว ในทางคณิตศาสตร์ถ้าหากเราอยากทราบว่า จะมีโอกาสมากน้อยแค่ไหนที่ถั่วต้นหนึ่งจะมีลักษณะหนึ่งเกิดขึ้นร่วมกับอีกลักษณะหนึ่ง เราสามารถจะคำนวณได้จากผลคูณของอัตราส่วนระหว่างทั้งสองลักษณะเข้าด้วยกัน เช่นโอกาสที่จะได้ลักษณะเมล็ดกลมสีเหลืองอยู่ในถั่วต้นเดียวกันใน $F_2 = \frac{3}{4} \times \frac{3}{4} = \frac{9}{16}$ และในทำนองเดียวกัน combination ของลักษณะต่าง ๆ ที่จะเกิดจาก factors ทั้งสองคู่สามารถจะหาได้ดังนี้คือ

F_2 $\frac{3}{4}$ Round x $\frac{3}{4}$ Yellow = $\frac{9}{16}$ Round Yellow

$\frac{3}{4}$ Round x $\frac{1}{4}$ green = $\frac{3}{16}$ Round green

$\frac{1}{4}$ wrinkled x $\frac{3}{4}$ Yellow = $\frac{3}{16}$ wrinkled Yellow

$\frac{1}{4}$ wrinkled x $\frac{1}{4}$ green = $\frac{1}{16}$ wrinkled green

หรือ (3 Round : 1 wrinkled) (3 Yellow : 1 green) = 9:3:3:1 ซึ่งเป็นอัตราส่วนที่คาดว่าจะได้จาก dihybrid cross ถ้าหากว่า factors ทั้งสองคู่เป็นอิสระต่อกันจริง ๆ

Mendel ได้ทำการทดสอบกฎข้อสองว่าจะเป็นจริงหรือไม่ โดยการนำ F_1 ซึ่งมี factors RrYy ไปผสมกับ rryy เรียกว่า testcross ซึ่งตามทฤษฎีแล้ว ถ้าหากพิจารณาแต่ลักษณะ เมล็ดเพียงอย่างเดียว ควรจะได้เมล็ดกลม : เมล็ดย่นในอัตราส่วน 1:1 และถ้าพิจารณาแต่สีของ เมล็ด จะได้สี เหลือง : สี เขียวในอัตราส่วน 1:1 เช่นเดียวกัน แต่ถาพิจารณารวมกันจะได้ ($\frac{1}{2}$ Yellow : $\frac{1}{2}$ green) ($\frac{1}{2}$ Round : $\frac{1}{2}$ wrinkled) = $\frac{1}{4}$ Round Yellow : $\frac{1}{4}$ Round green : $\frac{1}{4}$ wrinkled Yellow : $\frac{1}{4}$ wrinkled green = 1:1:1:1

ผลจากการทดลองจริง ๆ ได

55 Round Yellow

51 Round green

49 wrinkled Yellow

52 wrinkled green

นอกจากนั้น เขาก็ได้ทดลองกับลักษณะอื่น ๆ อีก ซึ่งต่างก็ให้ผลคล้ายคลึงกันและเป็นไปตามที่เขาคาดหมายไว้

กฎข้อสองของ Mendel มีประโยชน์มากในด้านการปรับปรุงพันธุ์พืช หรือสัตว์ เพราะทำให้ทราบว่าลักษณะที่ต้องการหลาย ๆ อย่างที่มันอยู่ในพืช หรือสัตว์ต่างพันธุ์นั้นสามารถจะนำมันมารวมกันได้ ในพืชต้น เดียวกันหรือสัตว์ตัว เดียวกันโดยทำการผสมพันธุ์ระหว่างพันธุ์เหล่านั้น และสามารถจะคาดหมายได้ว่าลักษณะที่ต้องการให้เกิดขึ้นนั้น จะมีโอกาส เกิดขึ้นให้ทำการคัดเลือกได้มากน้อยแค่ไหนในชั่วลูก

ข้อแตกต่างระหว่างทฤษฎีดั้งเดิมกับทฤษฎีของ Mendel (The Difference Between the Classical and Mendelian Theories)

ผลงานของ Mendel สามารถจะทำมาหักล้างความเชื่อถือเก่าแก่ที่เสนอมาตั้งแต่สมัยของ Hippocrates ได้อย่างสิ้นเชิง ความแตกต่างระหว่างทฤษฎีดั้งเดิมกับทฤษฎีของ Mendel พอจะสรุปได้ดังนี้

Classical Theory	Mendelian Theory
1. แต่ละส่วนของร่างกายของสิ่งมีชีวิตจะถ่ายทอดลักษณะที่ปรากฏอยู่นั้นโดยตรงไปให้แก่ลูก ดังนั้นลักษณะที่ปรากฏอยู่แล้วในพ่อแม่จะปรากฏออกมาอีกในชั่วลูก	1. การถ่ายทอดลักษณะจะไม่เป็นไปโดยตรง แต่จะผ่านทาง factors ที่นำลักษณะอย่างเฉพาะเจาะจง และ factors เหล่านี้ จะถูกถ่ายทอดจากชั่วหนึ่งไปยังอีกชั่วหนึ่ง การที่จะมีลักษณะต่าง ๆ ปรากฏออกมาในชั่วลูกอีกหรือไม่ ก็แล้วแต่โอกาสที่ dominant และ recessive factors ที่นำลักษณะเหล่านั้นจะมาอยู่รวมกันเป็นคู่อีกครั้ง เมื่อมีการปฏิสนธิเกิดขึ้น
2. ลักษณะที่ปรากฏอยู่ในชั่วพ่อแม่อาจไปมีอิทธิพลต่อการถ่ายทอดลักษณะได้ เช่น การเกิดมีชิ้นส่วนของร่างกายหรืออวัยวะเกิดขึ้นใหม่ หรือสูญเสียไป การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวสามารถจะถ่ายทอดไปยังชั่วลูกได้	2. ลักษณะที่ปรากฏอยู่ไม่อาจไปบังคับหรือทำให้ factor มีการเปลี่ยนแปลงได้ แม้ว่าลักษณะที่บาง factors ควบคุมอยู่นั้นจะไม่ได้แสดงออกมาในชั่วนั้นก็ตาม เช่น การมี recessive factor r นำลักษณะเมล็ดยนแฝงอยู่กับ dominant factor R ซึ่งนำลักษณะเมล็ดกลม แม้ว่าพ่อแม่จะมีลักษณะเมล็ดกลม factor r ก็จะยังคงนำลักษณะเมล็ดยนอยู่

การค้นพบผลงานของ Mendel (The Rediscovery of Mendel's Work)

ในช่วงระยะเวลาหลังจากที่ **Mendel** เสนอผลงานของเขาออกมาจนถึงปี ค.ศ. 1900 เป็นช่วงที่นักวิทยาศาสตร์ต่าง ๆ ได้พยายามค้นคว้าหาทฤษฎีของวิวัฒนาการ และได้พัฒนาวิชาการต่าง ๆ ให้เจริญก้าวหน้ามากยิ่งขึ้น เช่น การพัฒนากล้องจุลทัศน์ใหม่กำลังขยายมากขึ้น และได้ใช้วิธีการใหม่ ๆ ในการเตรียมสไลด์ ทำให้สามารถจะศึกษาเซลได้ละเอียดขึ้น ตลอดจนได้ทราบถึงขบวนการที่เกี่ยวข้องกับการแบ่งเซล นั่นคือลูกจะเป็นผลจากการรวมตัวของเซลจากพ่อแม่ คือการรวมตัวระหว่างไข่จากแม่และสเปอร์มจากพ่อ ลักษณะต่าง ๆ จะถูกถ่ายทอดไปโดยผ่านทางเซลพวกนี้ และขบวนการแบ่งเซลก็จะมีอยู่สองขบวนการด้วยกัน คือ **mitosis** จะทำให้เซลใหม่มีจำนวนโครโมโซมเท่าเดิม และ **meiosis** จะทำให้เซลใหม่มีจำนวนโครโมโซมลดลงครึ่งหนึ่ง เมื่อมีการรวมตัวเข้ากับเซลของอีกฝ่ายหนึ่ง จึงจะได้เซลที่มีจำนวนโครโมโซมเท่าเดิม

ในปี ค.ศ. 1900 เป็นช่วงเวลาที่ความรู้เกี่ยวกับขบวนการต่าง ๆ ของการแบ่งเซลแบบ **mitosis** และ **meiosis** เป็นที่ทราบกันดีแล้ว และมีการศึกษาเกี่ยวกับการถ่ายทอดลักษณะต่าง ๆ เพิ่มมากขึ้น ในปีนี้เองก็มีนักวิทยาศาสตร์สามคนคือ **De Vries** ชาวฮอลแลนด์ **Correns** ชาวเยอรมัน และ **Tschermak** ชาวออสเตรีย ซึ่งต่างก็ได้ทำการศึกษาการถ่ายทอดลักษณะในพืช และได้ผลเช่นเดียวกับ **Mendel** ได้รายงานว่า งานทดลองทางพันธุศาสตร์นั้น ได้มีผู้ศึกษาไว้มากกว่า 35 ปีแล้ว โดยนักบวชคนหนึ่งชื่อ **Mendel** เมื่อมีการนำกฎของ **Mendel** มาใช้รวมกับขบวนการแบ่งเซลแบบ **meiosis** เพื่อที่จะอธิบายถึงกลวิธีในการถ่ายทอดลักษณะต่าง ๆ ปรากฏว่ามันไปด้วยกันได้อย่างสมบูรณ์ที่สุด **Mendel** ได้สังเกตว่าลักษณะต่าง ๆ ของถั่วจะถูกถ่ายทอดไปโดยหน่วยพันธุกรรมที่เขาเรียกว่า **factors** ซึ่งปัจจุบันนี้ก็เป็นที่ทราบกันดีว่า คือการถ่ายทอดของ **factors** บนโครโมโซมจากพ่อแม่ไปยังลูกนั่นเอง ภายหลังต่อมาหน่วยพันธุกรรมเหล่านี้ก็ได้รับการเรียกเสียใหม่โดย **Johannsen** ในปี ค.ศ. 1909 ว่า **genes** และการศึกษาทางวิทยาศาสตร์เกี่ยวกับการถ่ายทอดลักษณะต่าง ๆ ก็ได้กลายเป็นวิชาพันธุศาสตร์ **(Genetics)** และ **Mendel** ก็ได้รับการยกย่องว่าเป็นบิดาของวิชาพันธุศาสตร์

คำจำกัดความของศัพย์บางคำ (Some Definitions)

ก่อนที่จะกล่าวต่อไปถึงรายละเอียดของวิชาพันธุศาสตร์ เราควรจะมาทำความเข้าใจกับศัพย์บางคำที่จะต้องกล่าวถึงบ่อย ๆ เสียก่อน เพื่อที่จะทำให้การอธิบายรายละเอียดของเรื่องต่อ ๆ ไปทำได้กะทัดรัดลง