

2. Partial and Codominance

การข่มกันแบบไม่สมบูรณ์หรือไม่มีการข่มกันระหว่าง 2 alleles จะทำให้ heterozygote มี phenotype แตกต่างออกไปจาก homozygotes และจะทำให้ได้ phenotypic ratio แตกต่างออกไปด้วย

ตัวอย่าง ไก่แก่ลักษณะสีขนและลักษณะการมีเขาในพวกวัว เมื่อผสมวัวที่มีขนสีแดงกับวัวที่มีขนสีขาว จะได้วัวลูกผสมที่มีขนสี roan คือมีทั้งขนสีแดงและขนสีขาวขึ้นปะปนกันอยู่ และเมื่อผสม F_1 เขาคอยกัน จะได้วัวที่มีขนสีแดง roan และสีขาว ในอัตราส่วน 1:2:1 ส่วนอีกลักษณะหนึ่งคือการไม่มีเขา (hornless หรือ polled) เป็น complete dominance คือลักษณะมีเขา (horned) เมื่อทำการผสมวัวที่มีเขาและไม่มีเขาเขาคอยกัน จะได้ F_1 ไม่มีเขา และใน F_2 จะได้วัวที่มีเขาและไม่มีเขาในอัตราส่วน 1:3 และเมื่อวัวที่เป็น heterozygotes ทั้งสองลักษณะมาผสมกัน จะได้ phenotypic ratio 3:6:3:1:2:1

ลักษณะการมีเขา $H > h$

R และ r เป็น incomplete dominant

	hornless red	x	horned white	
P:	HHRR		hhrr	
		↓		
F_1 :	HhRr		hornless roan	
$F_1 \times F_1$:	HhRr	x	HhRr	
		↓		
F_2 :	H-RR	3/16	hornless red	
	H-Rr	6/16	hornless roan	
	H-rr	3/16	hornless white	
	hhRR	1/16	horned red	
	hhRr	2/16	horned roan	
	hhrr	1/16	horned white	

ตัวอย่าง ลักษณะหมู่เลือดของคน เป็นแบบ codominance ทำให้คนที่มี genotype เป็น heterozygous มีลักษณะของหมู่เลือดทั้งสองปรากฏออกมารวมกันได้ ในการแต่งงานระหว่างคนที่ เป็น heterozygotes ในหมู่เลือดสองชนิด จะได้ phenotypic ratio เท่ากับ genotypic ratio คือ 1:2:1:2:4:2:1:2:1

I^A และ I^B เป็น codominant

M และ N เป็น codominant

$I^A I^B MN$	x	$I^A I^B MN$
	↓	
	$I^A I^A MM$	1/16 AM
	$I^A I^A MN$	2/16 AMN
	$I^A I^A NN$	1/16 AN
	$I^A I^B MM$	2/16 ABM
	$I^A I^B MN$	4/16 ABMN
	$I^A I^B NN$	2/16 ABN
	$I^B I^B MM$	1/16 BM
	$I^B I^B MN$	2/16 BMN
	$I^B I^B NN$	1/16 BN

II. Each gene pair affecting the same character

ยีนส์มากกว่าหนึ่งคู่มาควบคุมลักษณะเดียวกัน

เมื่อลักษณะหนึ่งลักษณะใดถูกควบคุมโดยยีนส์มากกว่าหนึ่งคู่จะทำให้ได้

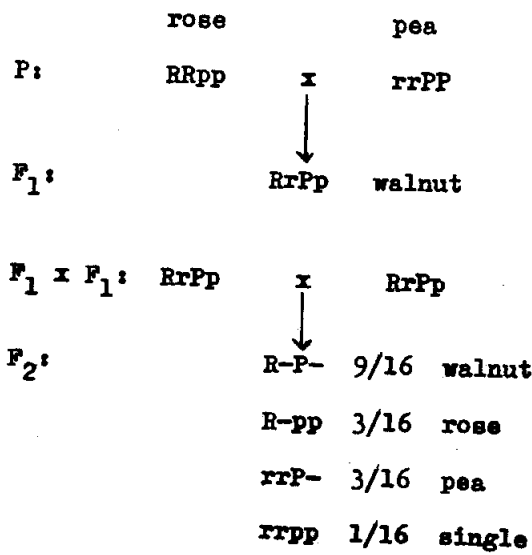
phenotypic ratio หลายแบบเกิดขึ้นแล้ว แตกชนิดและระดับของ interaction ของยีนส์ที่เกิดขึ้น เราอาจจะแยกกล่าวถึงชนิดของ interaction และ phenotypic ratio ที่เกิดขึ้นดังนี้

1. เมื่อยีนทั้งสองคู่แสดง complete dominance ลักษณะใหม่ที่ปรากฏขึ้นเป็นผลจาก interaction ระหว่าง dominant alleles ของยีนทั้งสองคู่ และระหว่าง homozygous recessive จากทั้งสองคู่เช่นเดียวกัน อาจเรียก interaction ของยีนแบบนี้ว่า atavism หรือ reversion มี phenotypic ratio 9:3:3:1

ตัวอย่าง จากการผสมโกทิมหงอนแบบ rose เขากับโกทิมหงอนแบบ pea ปรากฏว่าได้ F₁ ที่มีหงอนแบบใหม่ คือ walnut หมก และเมื่อผสม F₁ เขากันจะได้ F₂ 4 phenotypes ในอัตราส่วน 9:3:3:1 แต่ว่ามี 2 phenotypes ที่ไม่เคยพบมาก่อนในพ่อแม่เดิม คือได้ 9 walnut:3 rose:3 pea:1 single จากอัตราส่วนดังกล่าวแสดงว่ามียีน 2 คู่ที่ควบคุมลักษณะหงอนของโก โดยลักษณะ walnut จะเกิดจาก dominant alleles จากยีนทั้งสองคู่มาทำปฏิกิริยากัน ลักษณะ rose และลักษณะ pea จะเกิดจากการมี dominant allele จากยีนคู่หนึ่งอยู่ร่วมกับ homozygous recessive ของยีนคู่อีกคู่หนึ่ง ส่วนลักษณะหงอนแบบ single นั้น จะเกิดจาก double recessive เขียนเป็น diagram อธิบายได้ดังนี้ คือ

Pea = P > nonpea = p

Rose = R > nonrose = r



จากการทดลองดังกล่าว แม่จะได้อัตรา phenotypic ratio 9:3:3:1 แต่ก็มี

ข้อแตกต่างจาก dihybrid cross คือ

(1) ใน F_1 มีลักษณะที่ต่างไปจากพ่อแม่คือไม่มีลักษณะเดิมของพ่อแม่เลย จะเป็น walnut หมก

(2) ใน F_2 มี phenotype คือ walnut และ single ที่ไม่มีในพ่อแม่ปรากฏออกมา

ตัวอย่าง ในการผสมพันธุ์พืชแท้ที่มีขนสีค่ากับพันธุ์ที่มีลักษณะสีเหลืองปรากฏว่าลูกในชั่ว F_1 มีขนเป็นสีเทา ส่วนใน F_2 จะมี 4 phenotypes คือ ขนสีเทา ขนสีเหลือง ขนสีค่า และขนสีครีมน ในอัตราส่วน 9:3:3:1 พันธุกรรมของลักษณะสีขนนี้ก็อธิบายได้เช่นเดียวกับกรณีแรก คือ phenotypes ใหม่ที่เกิดขึ้นเป็นผลจาก interaction ของ dominant alleles และ homozygous recessive จากยีนส์ทั้งสองคู่ เขียน diagram ได้ดังนี้

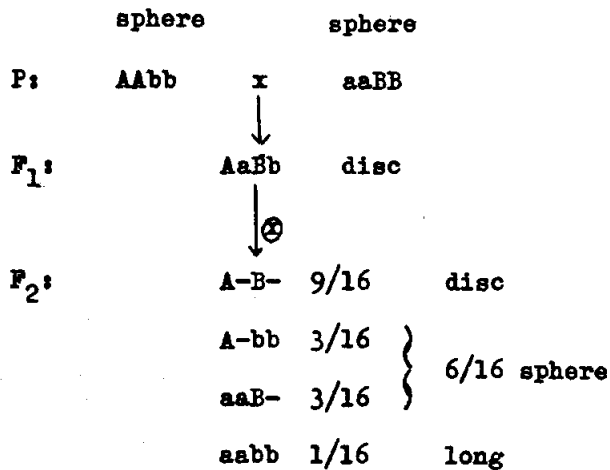
	ขนสีค่า		ขนสีเหลือง
P:	aaRR	x	AARR
		↓	
F_1 :		AaRr	ขนสีเทา
$F_1 \times F_1$:	AaRr	x	AaRr
		↓	
F_2 :	A-R-	9/16	ขนสีเทา
	A-rr	3/16	ขนสีเหลือง
	aaR-	3/16	ขนสีค่า
	aarr	1/16	ขนสีครีมน

2. เมื่อยีนทั้งสองคู่แสดง complete dominance ลักษณะใหม่ที่ปรากฏขึ้นมาเป็นผลจาก interaction ของ dominant alleles จากยีนทั้งสองคู่ จะได้ phenotypic ratio 9:6:1

ตัวอย่าง ในพวก summer squash (พวกแตง น้ำเต้า) ลักษณะ fruit shape จะถูกควบคุมโดยยีนส์ 2 คู่ ในแต่ละคู่ลักษณะผลกลมจะยังเป็น dominant ทอลักษณะผลยาว แต่ถา dominant alleles จากยีนส์ทั้งสองคู่ปรากฏอยู่ด้วยกันจะทำให้ได้ผลแบนขึ้นมา ดังนั้นเมื่อทำการผสมระหว่าง 2 พันธุ์ที่มีผลกลมก็จะได้ F₁ มีผลแบน และใน F₂ จะมีต้นที่มีผลกลม ผลแบน และผลยาว ในอัตราส่วน 9:6:1

Sphere shape = A > long shape = a

Sphere shape = B > long shape = b



dominant alleles A และ B ทำให้เกิด disc shape ขึ้นมา

ตัวอย่าง ในหนู ลักษณะสีของขนจะถูกควบคุมโดยยีนส์ 2 คู่ เมื่อ dominant allele จากยีนส์คู่หนึ่งคู่โดยยวมกับ homozygous recessive จากยีนส์อีกคู่หนึ่ง จะทำให้ขนหมีสีแสดออกนที่เรียกว่า sandy แต่ถา dominant alleles จากยีนส์ทั้งสองคู่มาอยู่ด้วยกันจะได้ลักษณะขนสีแสด และเมื่อเป็น double recessive จะได้นขนสีขาว

จากการผสม

		red		white
P:	AABB	x	aabb	
		↓		
F ₁ :		AaBb		red
		↓		
F ₁ × F ₁ :	AaBb	x	AaBb	
		↓		
F ₂ :		A-B-	9/16	red
		A-bb	3/16	} 6/16 sandy
		aaB-	3/16	
		aabb	1/16	white

EPISTASIS

ใน interaction ของยีนส์ที่กล่าวมาทั้งสองแบบนี้ ลักษณะใหม่ที่ปรากฏขึ้นมา เป็นผลจาก interaction ระหว่างยีนส์ทั้งสองคู่ แต่ใน interaction แบบต่อ ๆ ไป อาจไม่มีลักษณะใหม่เกิดขึ้นมา หากแต่ phenotypic ratio ที่เปลี่ยนแปลงไปนั้น เป็นผลจากการที่ยีนส์คู่หนึ่งไปปิดบังผลของยีนส์คู่อื่น ซึ่ง interaction แบบนี้เรียกว่า epistasis เป็นการข่มขาม loci หรือระหว่าง non-allelic genes ต่างกับกรณีของการข่มแบบ ซบรรมคาที่การข่มระหว่าง alleles ของยีนส์ตำแหน่งเดียวกัน

Epistasis อาจเกิดจาก homozygous recessive ของยีนส์คู่หนึ่งข่มการแสดงออกของยีนส์อีกคู่หนึ่ง หรืออาจเกิดจาก dominant allele ของยีนส์คู่หนึ่งข่มการแสดงออกของยีนส์อีกคู่หนึ่ง และ epistatic effect อาจเกิดในทิศทางเดียว คือยีนส์คู่หนึ่งข่มยีนส์อีกคู่หนึ่ง เท่านั้น หรืออาจเกิดขึ้นได้จากทั้งสองทิศทาง

ยีนส์ที่แสดงการข่มเรียกว่า epistatic gene ส่วนยีนส์ที่ถูกข่มเรียกว่า

hypostatic gene

epistasis จะพบว่าเกิดขึ้นมากกับลักษณะสีต่าง ๆ

3. เมื่อยีนสีหนึ่งแสดง complete dominance แต่เมื่อยีนสี
 หนึ่งเป็น homozygous recessive จะข่มการแสดงออกของยีนสีอีกคู่หนึ่ง จะได้
 phenotypic ratio 9:3:4

ตัวอย่าง ในพวกหนูลักษณะสีของขนจะมี allele C ทำหน้าที่ในการสร้าง
 pigment ดังนั้น cc จะเป็น albino ส่วนยีนสีอีกคู่หนึ่ง AA
 และ Aa จะนำลักษณะขน agouti และ aa นำลักษณะขนสีดำ
 แต่ว่าลักษณะสีจะปรากฏออกมาได้ก็ต่อเมื่อมี allele C ปรากฏ
 อยุ่ควบ

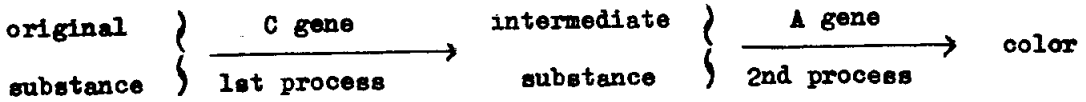
จากการผสม

Colored = C > albino = c
 Agouti = A > black = a

black albino
 P: CCaa x ccAA
 ↓
 F₁: CcAa agouti (เป็น wild type มีขนเทา)
 F₁ x F₁: CcAa x CcAa
 ↓
 F₂: C-A- 9/16 agouti
 C-aa 3/16 black
 ccA- 3/16 } 4/16 albino
 ccaa 1/16 }

ในกรณีนี้กล่าวได้ว่า allele C เป็น epistatic ต่อ A-a เพราะมันไม่
 สามารถแสดง phenotype ออกมาได้เมื่อมี cc ปรากฏอยู่ และในทำนองเดียวกัน A-a
 ก็เป็น hypostatic ต่อ allele c

เราอาจพิจารณาผลต่อการพัฒนาการที่จะมี development ของสีขนมานั้น จะมีสอง
 ขบวนการต่อเนื่องกัน โดยขบวนการแรกมี allele C ควบคุมอยู่ และขบวนการหลังมียีนสี
 A-a ควบคุม เมื่อขบวนการแรกเกิดขึ้นไม่ได้ เนื่องจากมี cc ปรากฏอยู่ ขบวนการที่สอง
 ก็เกิดขึ้นไม่ได้ ไม่ว่าจะมี allele ตัวไหนอยู่ก็ตาม

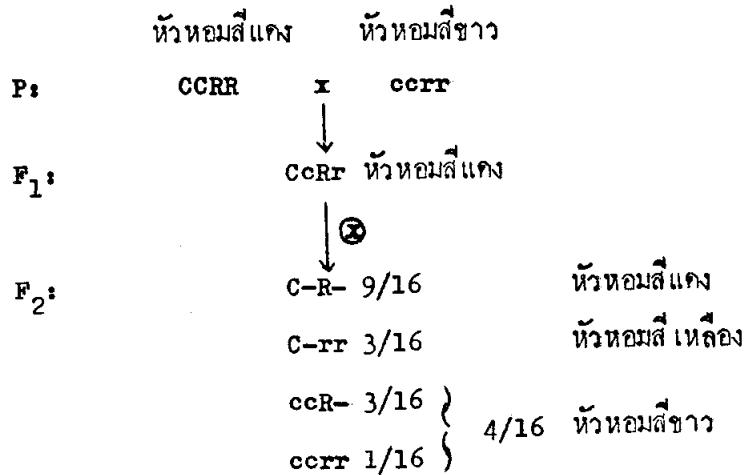


ตัวอย่าง ในทอม ลักษณะสีของหัวทอมจะถูกควบคุมโดยยีนส์ 2 คู่ การที่ทอมจะมีสีแคบหรือเหลืองก็จะต้องมี dominant allele ของยีนส์คู่หนึ่งปรากฏอยู่ด้วย ซึ่งถ้ายีนส์คู่ดังกล่าวเป็น homozygous recessive จะทำให้ทอมมีสีขาว

Colored = C > colorless (white) = c

Red = R > yellow = r

จากการผสม



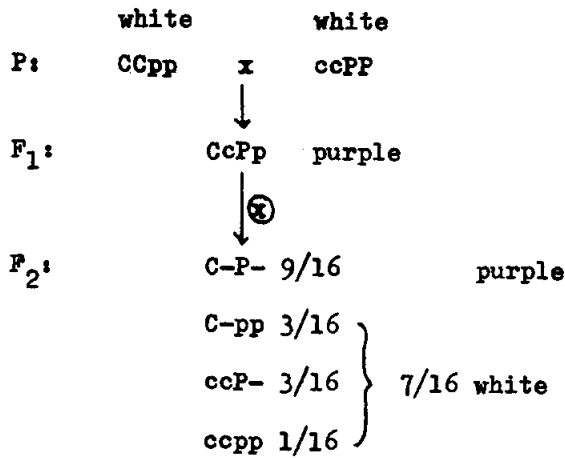
4. เมื่อยีนส์ทั้งสองคู่แสดง complete dominance แต่เมื่อยีนส์จากคู่ใดคู่หนึ่งในสองคู่เป็น homozygous recessive จะชมการแสดงผลออกของยีนส์อีกคู่หนึ่ง จะได้ phenotypic ratio 9:7

ตัวอย่าง จากการผสมถั่วสน เต่าที่มีลักษณะคอกสีขาวยีสองพันธุ์ เข้าด้วยกัน ปรากฏว่าได้ F₁ ที่มีคอกสีม่วง และเมื่อปล่อยให้ F₁ ผสมตัวเอง ได้ F₂ ที่มีคอกสีม่วงและสีขาวในอัตราส่วน 9:7 แสดงว่าลักษณะสีดังกล่าวถูกควบคุมโดยยีนส์ที่เป็นอิสระต่อกันสองคู่ เมื่อยีนส์คู่ใดคู่หนึ่งเป็น homozygous recessive จะทำให้โคคอกสีขาว ดังนั้น dominant allele ของยีนส์ทั้งสองจึงจำเป็นต่อการสร้างสีม่วงหรืออาจกล่าวได้ว่ามันแสดง complementary effect

Colored = C > colorless (white) = c

Purple = P > white = p

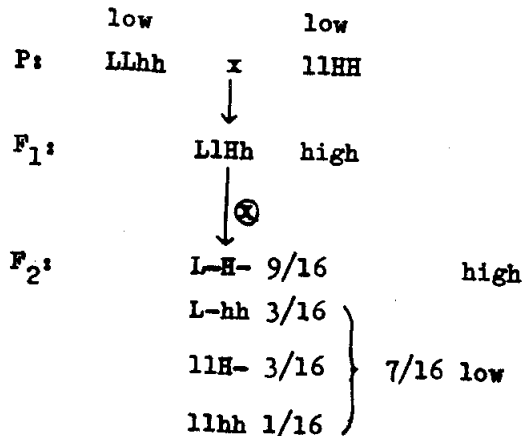
จากการผสม

ตัวอย่าง

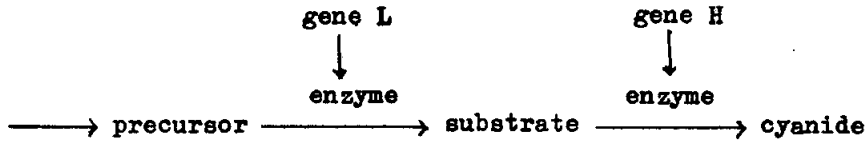
ในพวก white clover พบว่าบางสายพันธุ์ปริมาณของ cyanide จะถูกควบคุมโดยยีนส์ที่แสดง complementary effect จากการผสม white clover ที่มีปริมาณ cyanide ค่าสองพันธุ้เข้าด้วยกัน ใน F₁ จะมีปริมาณ cyanide สูง และใน F₂ จะพบว่าอัตราส่วนของพวกที่ cyanide สูงและต่ำจะเป็น 9:7

High = L > low = l

High = H > low = h



จากการศึกษาทางเคมีพบว่าขบวนการในการสังเคราะห์สาร cyanide นั้นมีอยู่สองขั้นตอนที่สำคัญ คือขั้นตอนแรกเป็นการเปลี่ยน precursor ไปเป็น substrate (คือ cyanogenic glucoside) จาก substrate จึงจะเปลี่ยนไปเป็นสาร cyanide อีกที ซึ่งในการเปลี่ยนแปลงทั้งสองขั้นตอนจะต้องมี enzyme เขามาช่วย และในการสังเคราะห์ enzyme ดังกล่าว จะต้องมียีนส์ควบคุมอยู่



ทั้งสอง dominant alleles จะเป็น complementary ซึ่งกันและกัน ถ้าขาดตัวใดตัวหนึ่งไป จะทำให้มีปริมาณ cyanide ต่ำ

นอกจากในตัวอย่างทั้งสองที่มียีนส์ 2 คู่ เขามาเกี่ยวข้องกับแล้ว จากการศึกษาก็พบว่าอีกหลายกรณีด้วยกันที่มียีนส์ 3 คู่ หรือมากกว่าแสดง complementary effect

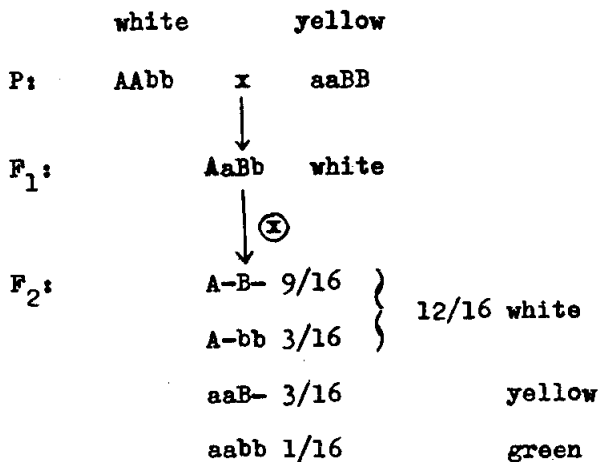
5. เมื่อยีนส์ทั้งสองคู่แสดง complete dominance แต่เมื่อ dominant allele จากยีนส์หนึ่งปรากฏอยู่จะข่มการแสดงออกของยีนส์อีกคู่หนึ่ง จะได้ phenotypic ratio 12:3:1

ตัวอย่าง ลักษณะสีผิวของ summer squash สีขาวจะข่มสีอื่น ๆ

White = A > colored = a

Yellow = B > green = b

จากการผสม

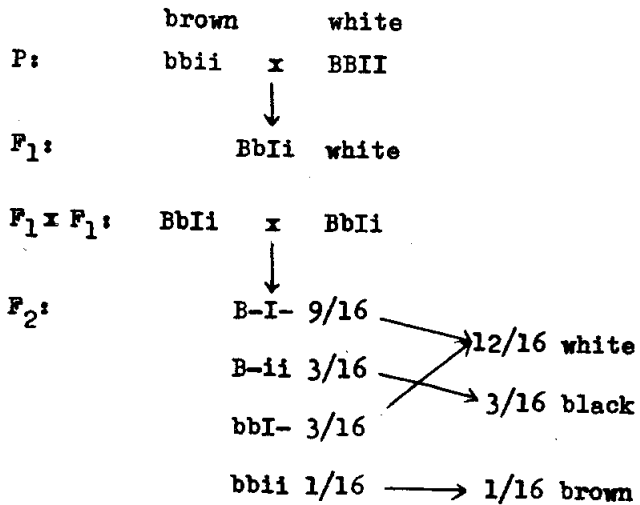


dominant allele A จะมกลักษณะสีเหลืองหรือสีเขียวของ B-b gene คือเมื่อมี homozygous recessive aa อยู่ จึงจะทำให้สีเหลืองหรือสีเขียวปรากฏออกมาได้

ตัวอย่าง ลักษณะสีขนของสุนัขมียีนส์ควบคุมอยู่สองคู่ ๆ หนึ่งจะทำหน้าที่ควบคุมการสังเคราะห์ pigments อีกคู่หนึ่งควบคุมลักษณะสี

No pigment = I > pigment = i
 black = B > brown = b

จากการผสม



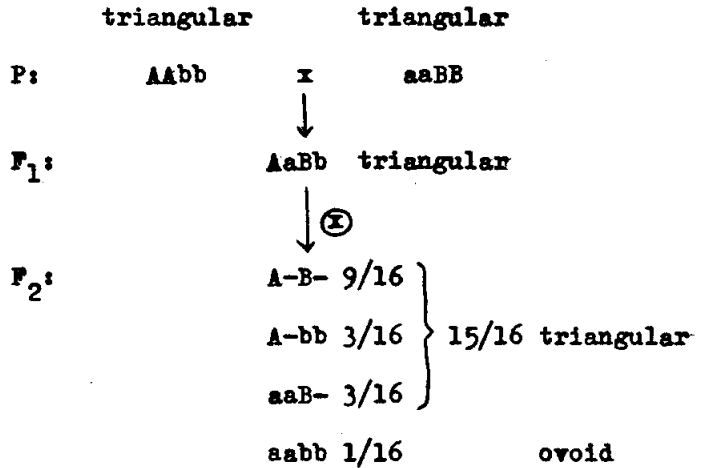
dominant allele I แสดง effect เป็น epistatic ต่อยีนส์ B-b

6. เมื่อยีนส์ทั้งสองคู่แสดง complete dominance แต่เมื่อมี dominant allele จากยีนส์ใดคู่หนึ่งปรากฏอยู่ จะขมการ แสดง ออกของยีนส์อีกคู่หนึ่ง จะได้ phenotypic ratio 15:1

ตัวอย่าง ลักษณะผักของ shepherd's purse (เป็นพืชที่พวกหนึ่งอยู่ในตระกูลเดียวกับกะหล่ำ มีผักเป็นรูปสามเหลี่ยมคล้ายดง) มียีนส์ควบคุมอยู่ 2 คู่ โดยลักษณะผักสามเหลี่ยมจะเป็นลักษณะเด่น ต่อลักษณะผักรูปไข่

Triangular = A > ovoid = a
 Triangular = B > ovoid = b

จากการผสม



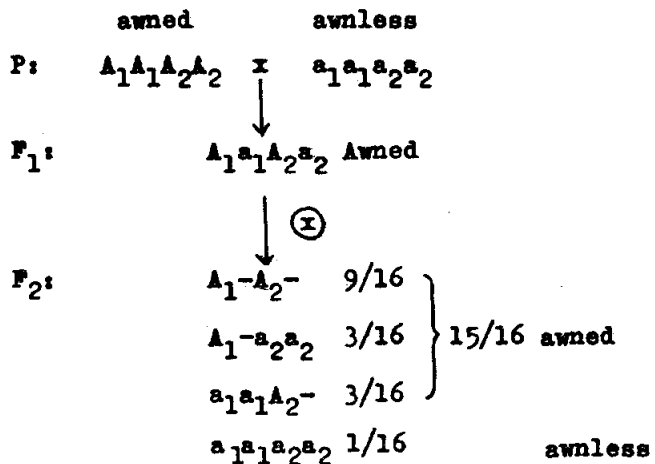
Dominant allele จากยีนส์คู่ใดคู่หนึ่งจะข่ม homozygous recessive ของยีนส์อีกคู่หนึ่ง
 ไม่ให้แสดงลักษณะ ovoid ออกมา

ตัวอย่าง ในข้าวลักษณะการมีหางหรือ awn มียีนส์ 2 คู่ควบคุมอยู่ เมื่อมี
 dominant allele ของยีนส์คู่ใดคู่หนึ่งหรือทั้งสองคู่ปรากฏอยู่
 จะทำให้ลักษณะ awn ปรากฏออกมา ส่วนลักษณะไม่มีหางหรือ
 awnless จะปรากฏออกมาได้ก็ต่อเมื่อมี genotype เป็น
 double recessives เท่านั้น

$$Awned = A_1 > awnless = a_1$$

$$Awned = A_2 > awnless = a_2$$

ในการผสม



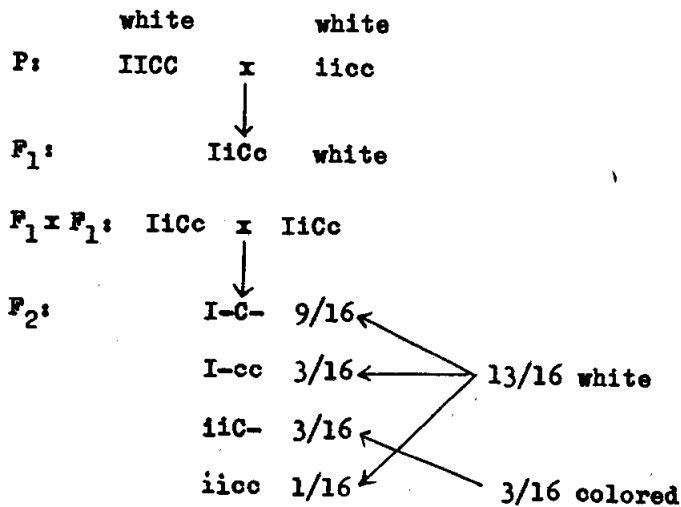
Dominant allele ของยีนสีใดตัวหนึ่งไปข่มไม่ให้ลักษณะ awless ที่เกิด จาก homozygous ของยีนสีอีกตัวหนึ่งปรากฏออกมา แสดงว่า dominant allele จาก ยีนสีทั้งสองคู่แสดง duplicating effect

7. เมื่อยีนสีทั้งสองคู่แสดง complete dominance แต่เมื่อ dominant allele จากยีนสีตัวหนึ่งปรากฏอยู่ จะข่มการแสดงออกของยีนสีที่ที่สอง และถ้ายีนสีที่สอง ปรากฏอยู่ในรูป homozygous recessive จะข่มการแสดงออกของยีนสีแรกจะได้ phenotypic ratio 13:3

ตัวอย่าง ในพวกเบ็ด ไก่ ลักษณะสีของขน

Color inhibition = I > color appearance = i
 Colored = C > white = c

จากการผสม



Dominant allele I จะข่มการแสดงออกของ allele c ไว้ทำให้ไก่มีแต่ สีขาว แมวบาง genotype จะมี allele C ที่นำลักษณะสีปรากฏอยู่ควบก็ตาม และเมื่อ มี homozygous recessive cc ปรากฏอยู่ ก็จะไม่ทำให้ไก่มีสี แมวจะไม่มี dominant allele I ควบก็ตาม

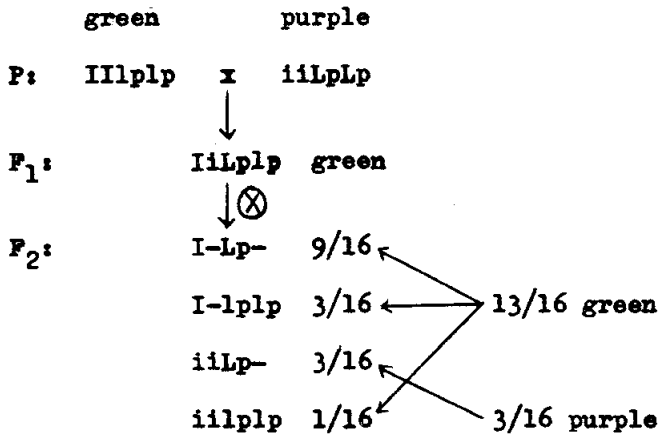
allele I ข่มไม่ให้มีสี
 homozygous cc ข่มไม่ให้มีสี

ตัวอย่าง ในข้าวลักษณะสีของใบข้าว

Inhibitor = I > color appearance = i

Purple = Lp > green = lp

ในการผสม



Modifiers หรือ **modifying genes** หมายถึงยีนที่สามารถจะเปลี่ยนแปลงหรือ **modify** การแสดงออกหรือ **phenotypic effects** ของยีนอื่น ๆ

จากการศึกษาพบว่ามีอยู่บ่อย ๆ ที่ยีนตัวหนึ่งหรือคู่หนึ่ง สามารถจะไปเปลี่ยนแปลง **phenotypic effect** ของยีนอื่น ๆ ได้ เช่น อาจไปเปลี่ยนแปลง **phenotypic effect** ในทางลดการแสดงออก (dilution) หรือเพิ่มการแสดงออกของยีนอื่นให้มากขึ้น (enhancement) หรืออาจไปทำให้ยีนอื่นแสดง **phenotype** ออกมาไม่ได้เสีย ตัวอย่างโคแก ในพวกแมลงหวี่จะมียีน **dimorphos** ที่กระทบกระเทือนต่อการแสดงออกของลักษณะปีกกึ่งที่มียีน **vestigial wing** ควบคุมอยู่ ถ้าหากว่าพวกแมลงหวี่ปีกกึ่งไม่มียีน **dimorphos** ปรากฏอยู่เลย มันจะมีปีกเล็กนิดเดียว แต่ถ้ามียีน **dimorphos** อยู่เลย จะทำให้ปีกมันโตขึ้นจน เกือบ เป็นปกติ ตัวอย่างอีกอันโคแก ลักษณะลายจุด (spotted pattern) ในหนังวัว **Holstein** จะมียีนตัวหนึ่งควบคุมอยู่ แต่ปริมาณของจุดที่มีสีดำและสีขาวจะมี **modifiers** จำนวนมากควบคุมกัน เขามา เกี่ยวของอยู่เลย

Modifiers อาจเป็น **dominant** หรือ **recessive** ก็ได้ และอาจมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของยีนอื่น เป็นอย่างมาก หรือทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลง เพียง เล็กน้อยก็ได้ และในบางครั้งอาจมี **modifiers** บางตัวที่ถึงกับป้องกันการแสดงออกของยีนอื่นเสีย เช่น ในยีนส์พวกที่เป็น **suppressors** หรือ **inhibitors** (แสดงผลออกมาแบบ **epistatic effect**)

Modifiers บางตัวอาจไม่มี **phenotype** ของมันเอง โดยมันเพียงแต่จะไปเปลี่ยนแปลง **phenotype** ของยีนส์ตัวอื่น เช่น อาจไปทำให้ระดับของ **dominance** ของยีนส์บางคู่ เปลี่ยนแปลงหรือทำให้ **phenotype** ของบาง **allele** ปรากฏออกมาไม่ได้เสีย มีหลายกรณีพบว่ายีนส์หนึ่งนอกจากจะมี **phenotype** ของตัวเองแล้วมันยังทำหน้าที่เป็น **modifier** กระทบกระเทือนต่อลักษณะอื่น ๆ อีกด้วย เช่น ยีนส์ที่นำลักษณะ **white eye** ในแมลงหวี่จะมีผลต่อลักษณะสีของ **testes** ด้วย หรือแมวที่มีทาสีฟ้าจะหนวกรหรือในกรณีของยีนส์ **polymorph** ในแมลงหวี่ซึ่งพบว่ามันจะก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในหลายลักษณะควบกัน เช่น ลักษณะสีของตา ลำตัว ขนาดของปีก ขนาดของลำตัว อัตราการเจริญเติบโต เป็นต้น

ยีนส์ตัวหนึ่งตัวใดที่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงในหลาย ๆ ลักษณะ เรียกว่ามันมี **pleiotropic effect** (noun **pleiotropy**)