บทที่ 8
พันธุกรรมของลักษณะทางปริมาณ
(Quantitative Inheritance)

เท่าที่ได้กล่าวถึงการถ่ายทอดลักษณะต่าง ๆ มาตั้งแต่ต้น จะเห็นได้ว่าความผันแปรที่เกิดขึ้นกับลักษณะเหล่านั้นจะเป็นแบบ discontinuous หรือ discrete variation คือสามารถจะแบ่งแยกความแตกต่างที่เกิดขึ้นออกเป็นหมวดหมู่ได้อย่างชัดเจน ลักษณะที่ปรากฏออกมาอาจบอกแต่เพียงว่าเป็นพวกไหน มีกับไม่มี เป็นกับไม่เป็น เช่น ต้นสูงกับต้นเตี้ย ดอกสีขาวกับดอกสีแดง เมล็ดสีเขียวกับเมล็ดสีเหลือง ตาสีขาวกับตาสีแดง และลักษณะหมู่เลือด หมู่ A, B AB, O เป็นต้น ลักษณะเหล่านี้จัดว่าเป็นลักษณะทางคุณภาพ (qualitative characters) มียีนส์ควบคุมอยู่น้อยคู่ แต่ละคู่จะแสดง major effect ออกมา จึงเรียกยีนส์ดังกล่าวว่า major genes สภาพแวดล้อมจะมีผลกระทบกระเทือนต่อการแสดงออกของยีนส์เหล่านี้น้อยมาก

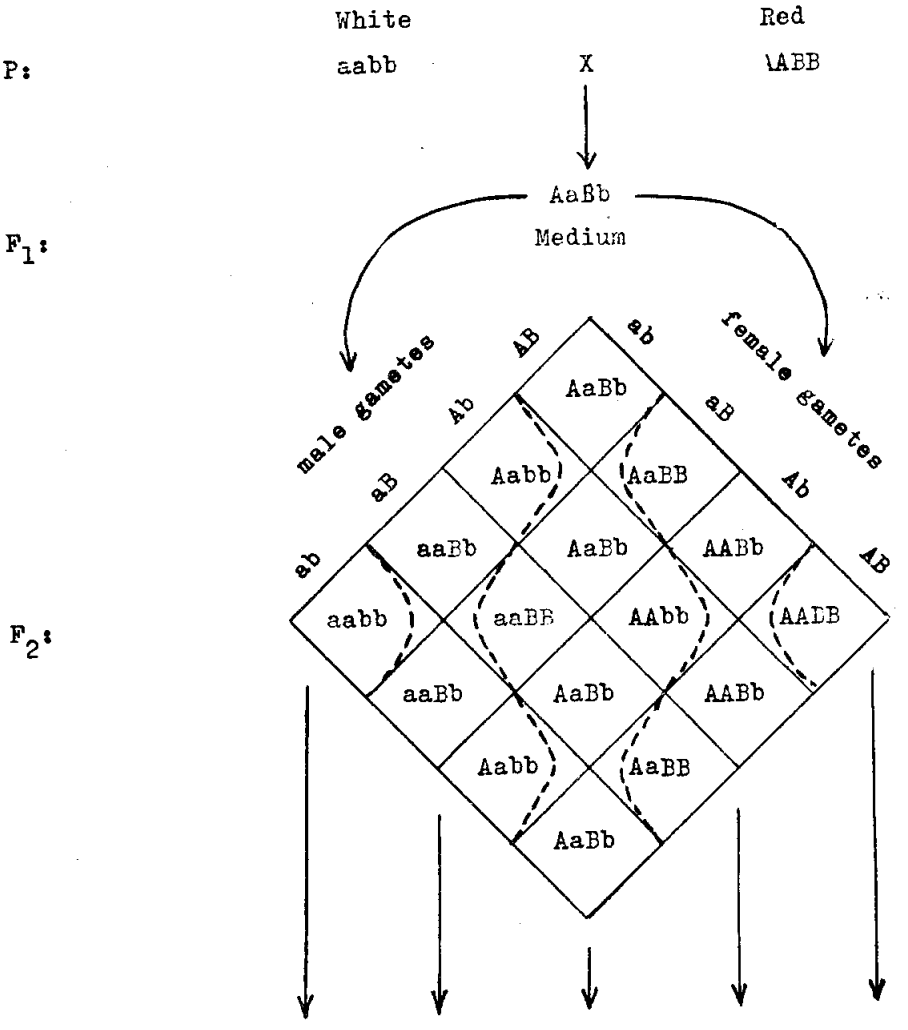
ในทางธรรมชาติแล้วลักษณะที่สำคัญ ๆ เป็นจำนวนมากในคน สัตว์ และพืช จะไม่ค่อยแตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัดเจนนัก ความผันแปรที่เกิดขึ้นจะเป็นแบบ continuous variation คือไม่สามารถจะจัดแบ่งออกเป็นหมวดหมู่ได้อย่างเด่นชัด มักต้องใช้การชั่ง ตวง วัด เข้ามาช่วยในการจัดหมวดหมู่ เช่น ลักษณะที่เกี่ยวกับขนาด โครงสร้าง น้ำหนัก ความฉลาด ความสูง ผลผลิต ความสามารถในการออกไข่ และให้นม เป็นต้น ลักษณะที่วัดได้มักมีการกระจายตัวแบบ normal curve จากค่าต่ำค่อย ๆ เพิ่มไปหาค่าสูง ลักษณะเหล่านี้จัดว่าเป็นลักษณะทางปริมาณ (quantitative characters) จะถูกควบคุมโดยยีนส์มากคู่ โดยยีนส์แต่ละตัวจะมีผลต่อลักษณะเหล่านี้น้อย มักแสดงผลออกมาแบบสะสม (additive or cumulative effect) สภาพแวดล้อมจะมีผลกระทบกระเทือนต่อลักษณะที่จะปรากฏออกมามาก ดังนั้น phenotype ของมันจึงเป็นผลรวมระหว่างกรรมพันธุ์กับสภาพแวดล้อม เรียกยีนส์ที่ควบคุมลักษณะแบบนี้ว่า multiple factors or multiple genes or polygenes or minor genes และเรียกการถ่ายทอดลักษณะแบบนี้ว่า multiple-factor or multiple-gene or polygenic inheritance

<u>Multiple Factors</u>

ในปี ค.ศ.1906 Yule ได้เสนอแนะว่า continuous quantitative variation อาจเป็นผลจากการแสดงออกร่วมกันของยีนส์เป็นจำนวนมาก โดยแต่ละตัวต่างก็มีผลเพียงเล็กน้อยต่อลักษณะเหล่านั้น หลังจากนั้นไม่นาน H. Nilson-Ehle ซึ่งเป็นนักพันธุศาสตร์ชาวสวีเดนได้รายงานผลการทดลองที่แสดงให้เห็นว่ายีนส์ที่ควบคุมลักษณะทางปริมาณนั้นก็มี segregation และ assortment ตามกฎของเมนเดลเช่นเดียวกัน โดยเขาได้ทำการศึกษา

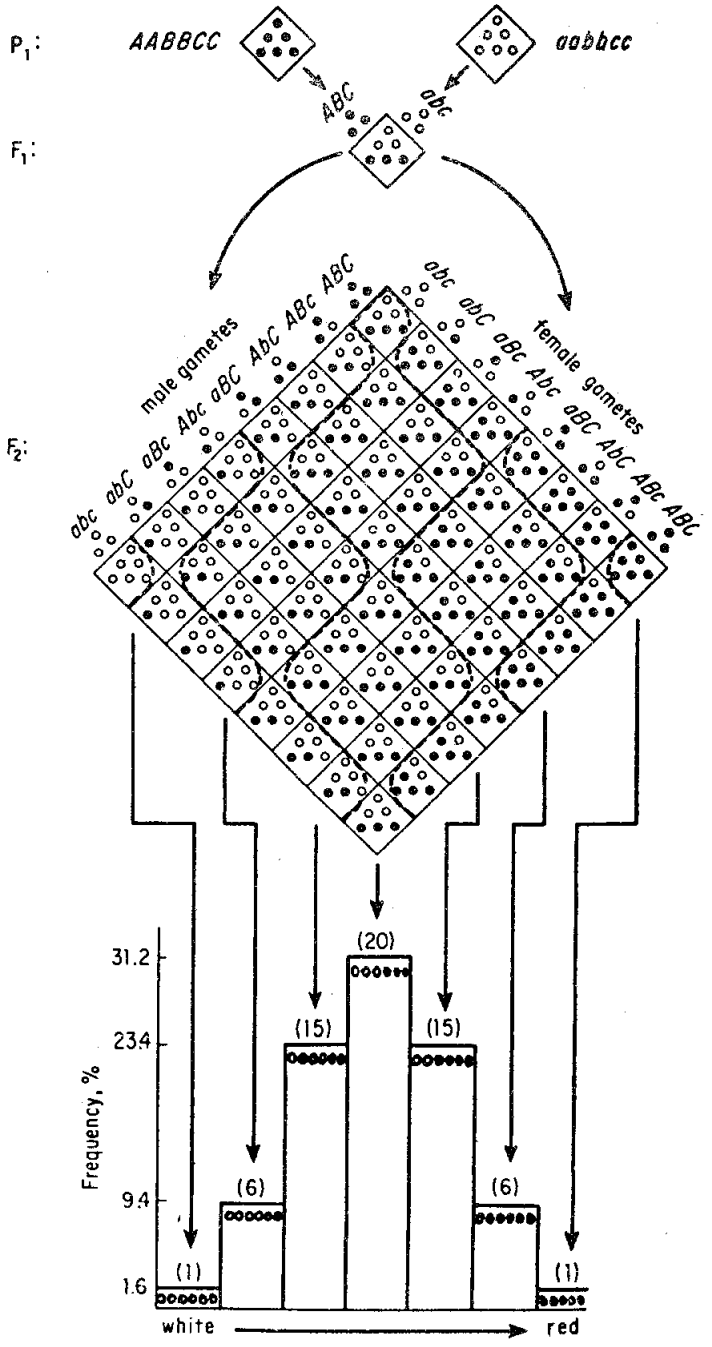
กับลักษณะสีของ เมล็ดข้าวสาลีซึ่งมียีนส์ เกี่ยวข้องอยู่ถึงสามคู่ด้วยกัน คือ Aa, Bb, Cc โดย alleles A, B, C แต่ละตัวจะมีความสามารถในการสร้าง red pigment ได้พอ ๆ กัน ส่วน alleles a, b, c จะไม่สามารถสร้าง pigment ได้เลย ถ้าหากพิจารณาถึงการถ่ายทอดลักษณะของยีนส์แต่ละคู่แยกกันแล้ว ในการผสมระหว่าง heterozygotes เช่น Aa x Aa จะได้ลูกที่มี เมล็ดสีแดงและ เมล็ดสีขาวในอัตราส่วน 3:1 (3A- : laa) ถ้าหากนำ heterozygotes ในยีนส์สองคู่มาผสมกันก็จะได้ลูกที่มี เมล็ดสีแดงและสีขาวในอัตราส่วน 15:1 [15(A-B-, A-bb, aaB-) : 1 aabb] และในทำนองเดียวกันถ้าหากทำการผสมระหว่าง heterozygotes ที่มียีนส์ เกี่ยวข้องสามคู่ก็จะได้อัตราส่วน 63 แดง : 1 ขาว

ในบรรดา เมล็ดข้าวสาลีที่มีสีแดงนั้น ถ้าหากนำมาพิจารณาดูให้ดีแล้วจะพบว่ามันไม่ได้มีสีแดง เหมือนกันทีเดียว จะมีสีตั้งแต่แดงจาง ๆ ไปจนถึงสีแดง เข้ม ทั้งนี้อธิบายได้ว่า allele แต่ละตัวที่นำลักษณะสีแดงนั้นจะก่อให้เกิดสี เพียง เล็กน้อยในปริมาณจำกัด ดังนั้นแต่ละ genotype ที่จะแสดง phenotype ออกมานั้นก็ขึ้นอยู่กับว่ามันมี allele ดังกล่าวอยู่กี่ตัว รูปที่ 8-1 แสดงการผสมพันธุ์ระหว่างข้าวสาลีสองพันธุ์ซึ่งมียีนส์ เกี่ยวข้องสองคู่ จะเห็นว่า F_1 มีสีอยู่ระหว่างกลางระหว่างพ่อแม่ แต่ใน F_2 จะมี phenotypes แบ่งออกได้เป็น 5 พวกด้วยกันตามจำนวน alleles ที่นำลักษณะสีแดงซึ่ง genotypes ต่างๆ มีอยู่ และจะได้ phenotypic ratio 1:4:6:4:1



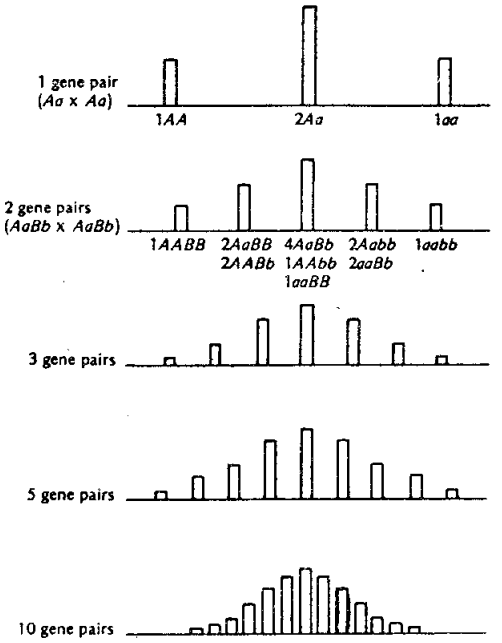
รูปที่ 8-1 ผลจากการผสมระหว่างข้าวสาลีซึ่งมี เม็ดสีต่างกัน โดยมียีนส์ เกี่ยวข้อง เพียงสองคู่

รูปที่ 8-2 แสดงการผสมพันธุ์ระหว่างข้าวสาลีที่มีสีของ เม็ดต่างกัน และมียีนส์ เกี่ยวข้องอยู่สามคู่ จะเห็นได้ว่า phenotypic distribution ของ F_2 ซึ่ง เป็นผลจากการแยกตัวและรวมตัวระหว่างยีนส์ที่ เป็นอิสระต่อกัน จะมีการกระจายตัวแบบ normal distribution ที่ เป็น เช่นนี้ก็ เนื่องจากว่ายีนส์ดังกล่าวยังมีการถ่ายทอดลักษณะที่ เป็นไปตามกฎของ เมน เดล ซึ่งจะคาดได้จาก binomial distribution ว่าถ้าหากมียีนส์อยู่ในสภาพ heterozygous จำนวน n คู่ จะมี gametes เกิดขึ้น 2^n ชนิด ดังนั้นในกรณีของยีนส์สามคู่จะได้ gametes 8 ชนิด



รูปที่ 8–2 ผลจากการผสมระหว่างข้าวสาลีซึ่งมีเมล็ดสีต่างกัน โดยมียีนส์เกี่ยวข้องสามคู่ การกระจายตัวของ F_2 แสดงไว้ใน histogram ตอนล่าง

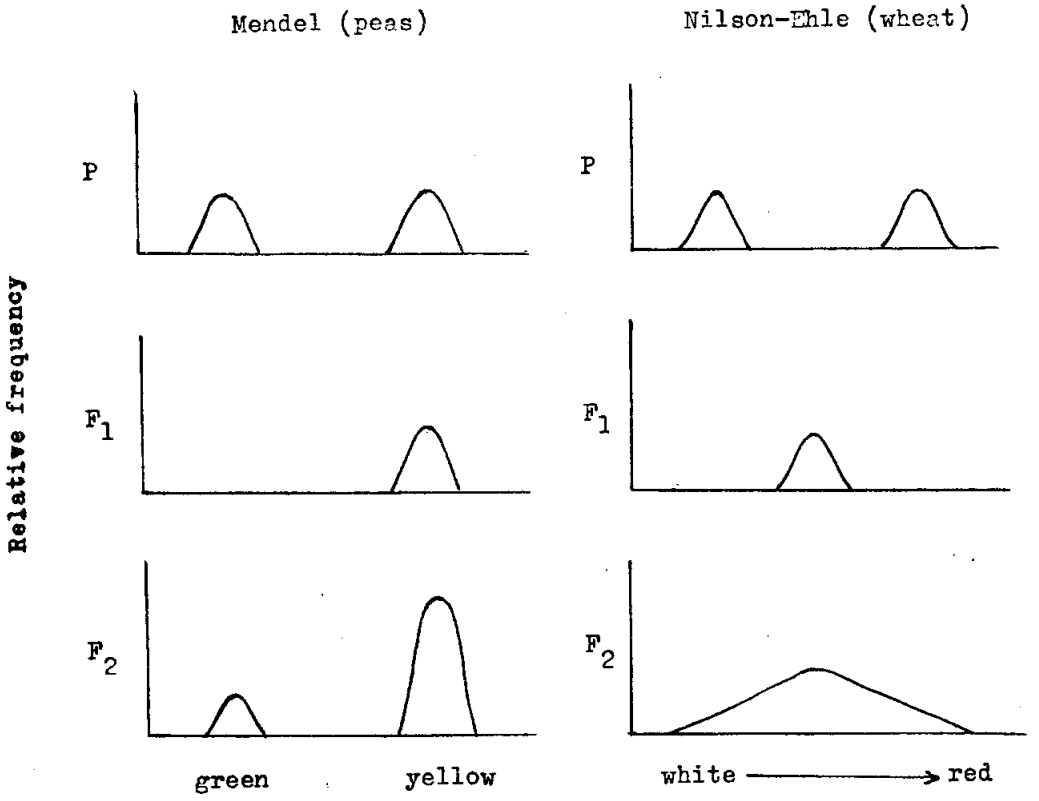
ซึ่งถ้าหากนำมาคิดตามจำนวนยีนส์ที่นำลักษณะสีที่มันมีอยู่จะได้ $\frac{1}{8}$(3 red genes) : $\frac{3}{8}$(2 red genes, 1 white gene) : $\frac{3}{8}$(1 red gene : 2 white genes) : $\frac{1}{8}$(3 white genes) เมื่อปล่อยให้ F_1 ผสมตัวเอง ในชั่ว F_2 จะได้ genotypes ต่าง ๆ เกิดขึ้นถึง 64 combinations ด้วยกัน และถ้าหากแบง phenotypes ของมันออกตามจำนวนยีนส์ที่นำลักษณะสีแดงต่อไปอีก จะได้ $\frac{1}{64}$(6 red genes) : $\frac{6}{64}$(5 red genes) : $\frac{15}{64}$(4 red genes) : $\frac{20}{64}$(3 red genes) : $\frac{15}{64}$(2 red genes) : $\frac{6}{64}$(1 red gene) : $\frac{1}{64}$(0 red gene) ดังที่ปรากฏอยู่ในตอนกลางของรูปที่ 8-2 และจากรูปนี้เช่นเดียวกันจะพบว่าการกระจายตัวของลักษณะสีของเมล็ดใน F_2 ยังคงแบงออกได้เป็นหมวดหมู่อยางเดนชัด แต่ถ้าหากมียีนส์เข้ามาเกี่ยวข้องมากขึ้นเรื่อย ๆ การกระจายตัวของมันจะใกล้เคียง normal curve เข้าทุกที่ดังแสดงไว้ในรูปที่ 8-3 ซึ่งจะสังเกตได้ว่า ถ้าหากมีจำนวนยีนส์เพิ่มมากขึ้นจะยิ่งแยก phenotypes ออกเป็นหลาย discrete classes ตามชนิดของ genotypes ต่าง ๆ ได้ลำบากมากขึ้น จนในที่สุดมันจะกลายเป็น single continuous class ไป



รูปที่ 8-3 แสดง relative frequencies (length of columns) ของ genotypes ต่าง ๆ ที่เกิดจากการผสมพันธุ์ระหว่าง heterozygotes ที่มียีนส์ซึ่งเป็นอิสระต่อกันเกี่ยวข้องในจำนวนคู่ต่าง ๆ กัน ในสองกรณีแรกใช้ยีนส์ Aa และ Bb แสดงประกอบด้วย

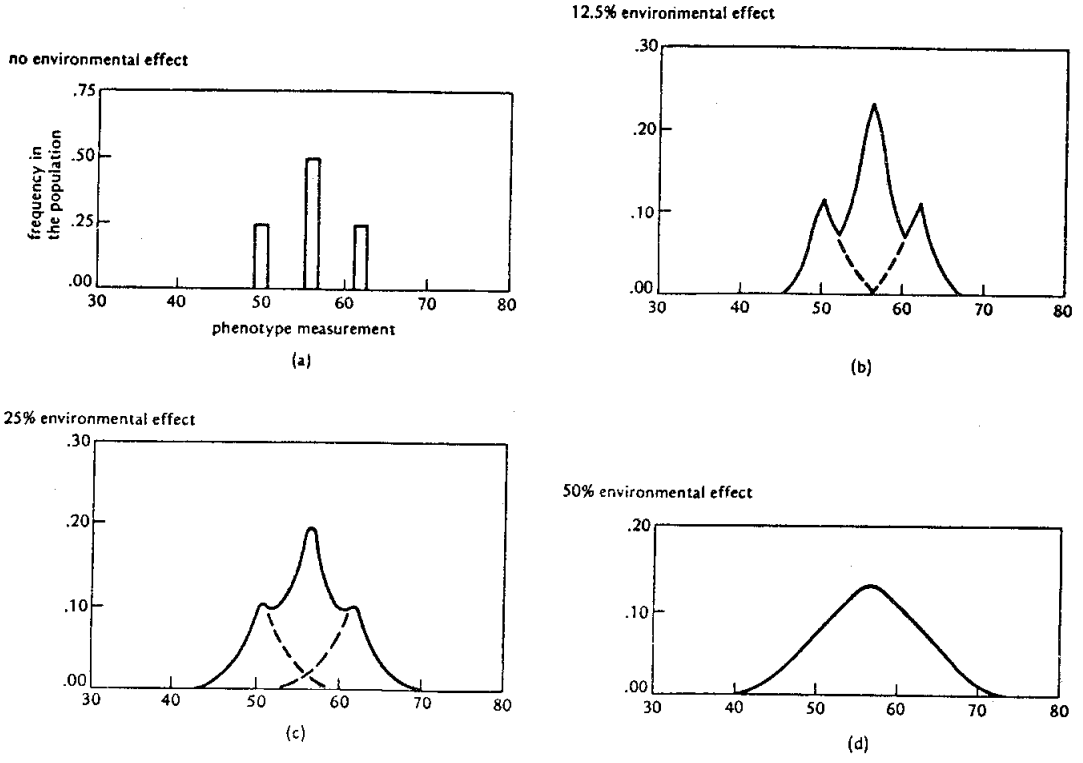
เนื่องจากว่าลักษณะทางปริมาณต่าง ๆ นั้นมียีนส์เกี่ยวข้องเป็นจำนวนมากด้วยกัน ยีนส์เหล่านี้จึงได้รับการเรียกว่า multiple factors หรือ multiple genes แต่ต่อมาภายหลังก็มีผู้แสดงความคิดเห็นว่า การเรียก multiple factors นั้น อาจไม่ค่อยถูกต้องนัก เพราะไม่อาจจะระบุ quantitative effect ที่เกิดจาก factor แต่ละตัวได้ เหมือนในกรณีของยีนส์ที่ควบคุมลักษณะทางคุณภาพ และนอกจากนั้นยังมี side effects จากยีนส์ที่ควบคุมลักษณะอื่น ๆ เข้ามาเกี่ยวข้องอีกด้วย ดังนั้นต่อมา Mather จึงได้เรียกยีนส์พวกนี้ใหม่ว่า polygene ซึ่งเขาได้ให้คำจำกัดความไว้ดังนี้ "Polygenes are defined as genes with a small effect on a particular character that can supplement each other to produce observable quantitative changes". ผลของยีนส์เหล่านี้ส่วนใหญ่อาจกล่าวได้ว่าเป็นแบบ additive คือ phenotype ที่ปรากฏขึ้นมานั้นเป็นผลรวมจากทั้ง negative and positive effects ของ polygenes ที่เกี่ยวข้อง

อาจเปรียบเทียบการถ่ายทอดลักษณะทางคุณภาพซึ่งถูกควบคุมโดยยีนส์เพียงคู่เดียวที่แสดง major effect กับการถ่ายทอดลักษณะทางปริมาณซึ่งถูกควบคุมโดยยีนส์หลายคู่ที่แสดง additive effect ได้ดังรูปที่ 8-4 สิ่งที่แตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัดคือการแบ่งแยก phenotypes ของ F_2 โดยในกรณีของเมนเดลจะแบ่งออกเป็นสอง discrete classes แต่ในกรณีของ Nilson-Ehle จะได้เพียงหนึ่ง continuous class



รูปที่ 8-4 เปรียบเทียบผลการทดลองในชั่ว P, F_1, F_2 ระหว่าง single-factor กับ multiple-factor inheritance ด้านซ้ายมือได้จากการทดลองของเมนเดลในถั่วสันเตา ส่วนทางขวามือได้จากการทดลองของ Nilson-Ehle ในข้าวสาลี

นอกจากยีนส์จะมีผลโดยตรงต่อการแสดงออกของลักษณะต่าง ๆ แล้ว สภาพแวดล้อมก็ยังสามารถจะก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในลักษณะที่เราคาดว่าจะเกิดขึ้นในชั่วต่าง ๆ ได้อีกด้วย ในรูปที่ 8-5 เป็นการสมมุติว่าลักษณะหนึ่งถูกควบคุมโดยยีนส์หนึ่งคู่ซึ่งแสดง quantitative effect เมื่อไม่มีสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องเลย การกระจายตัวของมันในชั่ว F_2 จะทำให้ได้ 3 phenotypes (รูปที่8-5a) แต่ถ้าหากมีสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องเพียงเล็กน้อยและทำให้ลักษณะของ F_2 เปลี่ยนแปลง จะทำให้มี phenotypes เกิดขึ้นมากกว่า 3 ชนิด (รูปที่ 8-5b)และเมื่อสภาพแวดล้อมเข้ามามีอิทธิพลมากยิ่งขึ้น ก็จะยิ่งทำให้ F_2 มีการกระจายตัวของลักษณะนั้นมากขึ้นตามไปด้วย จนกระทั่งทำให้ลักษณะดังกล่าวแม้จะมียีนส์ควบคุมอยู่เพียงคู่เดียว มีการกระจายตัวแบบ normal distribution ได้ (รูปที่8-5c,d) ดังนั้น



รูปที่ 8-5 ผลของสภาพแวดล้อมในระดับต่าง ๆ กันที่มีต่อการแสดงออกของ F_2 genotypes ที่เกิดจากการกระจายตัวของยีนส์เพียงคู่เดียว (a) เมื่อไม่มีผลจากสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้อง homozygous genotypes ทั้งสองจะมี phenotypes ออกมา 50 และ 62 หน่วยพอดี ส่วน heterozygote จะมี phenotype อยู่กึ่งกลางระหว่างพ่อแม่ คือวัดได้ 56 หน่วย (b), (c), (d) เมื่อมีสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้อง จะทำให้แต่ละ genotype แสดงลักษณะออกมาได้หลายขนาด ยิ่งเกี่ยวข้องมากก็จะยิ่งทำให้ช่วงที่วัดได้กว้างมากขึ้น เช่นตัวอย่าง genotype ที่แสดง phenotype ออกมา 50 หน่วยใน (a) จะแสดง phenotype ออกมาตั้งแต่ 43–57 หน่วย เมื่อมีสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้อง 25% ใน (c)

จากตัวอย่างนี้จะเห็นได้ว่า ถ้าหากลักษณะใดก็ตามมียีนส์ควบคุมอยู่เป็นจำนวนมาก และสภาพแวดล้อมสามารถจะมีอิทธิพลต่อการแสดงออกของมันได้เป็นอย่างมากด้วยแล้ว จะทำให้การกระจายตัวของลักษณะดังกล่าวเป็นแบบ continuous

การประมาณจำนวนคู่ของยีนส์ที่เกี่ยวข้อง (Estimating the number of gene differences)

ในการที่จะประมาณจำนวนคู่ของยีนส์ที่เกี่ยวข้องกับลักษณะที่กำลังศึกษาหรือทดลองอยู่ อาจทำได้โดยการสังเกตุจากการกระจายตัวของลูก F_2 ว่ามีลูกที่มีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่เดิม (original parents) เป็นสัดส่วนเท่าใด เช่น ในกรณีของยีนส์เพียงคู่เดียว ถ้าผสมระหว่าง AA x aa ประมาณ $\frac{1}{4}$ ของลูก F_2 จะมีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่ ($\frac{1}{4}$AA : $\frac{2}{4}$ Aa : $\frac{1}{4}$aa) แต่ถ้ามียีนส์เกี่ยวข้องอยู่สองคู่ เช่น AABB x aabb จะมีลูก F_2 ที่เหมือนพ่อหรือแม่อยู่เพียง $\frac{1}{16}$ เท่านั้น ซึ่งจะเห็นได้ว่าเมื่อจำนวนของ segregating gene pairs เพิ่มมากขึ้น อัตราส่วนของลูกที่มีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่จะยิ่งลดลง ตารางที่ 8-1 แสดงให้เห็นถึงอัตราส่วนของ F_2 ในทางทฤษฎีที่จะมีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่ฝ่ายใดฝ่ายหนึ่ง เมื่อมียีนส์ที่เกี่ยวข้องในจำนวนต่าง ๆ กัน และมี random assortment

ตารางที่ 8-1 แสดงถึงโอกาสที่จะได้ F_2 ที่มีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่เดิม เมื่อมียีนส์ซึ่งเป็นอิสระต่อกันเกี่ยวข้องในจำนวนต่าง ๆ กัน

จำนวนคู่ของ segregating genes ที่เกี่ยวข้อง	สัดส่วนของ F_2 ที่จะมีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่
1	$\frac{1}{4}$
2	$\frac{1}{16}$
3	$\frac{1}{64}$
4	$\frac{1}{256}$
5	$\frac{1}{1024}$
6	$\frac{1}{4096}$
⋮	⋮
n	$\frac{1}{4^n}$

<u>ตัวอย่าง</u> ขนาดของกระต่ายมียีนส์ควบคุมอยู่หลายคู่ โดย active gene แต่ละตัวต่างก็แสดง additive effect ได้เท่า ๆ กัน จาก F_2 จำนวน 2012 ตัวที่ได้จากการผสมพันธุ์ระหว่างกระต่ายพันธุ์ที่มีขนาดใหญ่ และขนาดเล็ก พบว่ามีกระต่าย 8 ตัวที่มีขนาดเล็กเท่ากับกระต่ายพันธุ์เล็ก และอีก 8 ตัวที่มีขนาดเท่ากับกระต่ายพันธุ์ใหญ่ จงประมาณจำนวนคู่ของยีนส์ที่เกี่ยวข้อง

กระต่ายขนาดใหญ่ x กระต่ายขนาดเล็ก

↓

F_1 x F_1

↓

F_2

$\frac{8}{2012}$ มีขนาดใหญ่ = $\frac{1}{251} \simeq \frac{1}{256}$

$\frac{8}{2012}$ มีขนาดเล็ก = $\frac{1}{251} \simeq \frac{1}{256}$

สรุปว่ามียีนส์เกี่ยวข้องอยู่ 4 คู่

การประมาณจำนวนคู่ของยีนส์จะยิ่งทำได้ลำบากขึ้น เมื่อมียีนส์เกี่ยวข้องตั้งแต่ 5 คู่ขึ้นไป ลักษณะหลายอย่างเชื่อว่าจะมียีนส์ควบคุมอยู่ถึง 10 คู่ และบางลักษณะอาจมีมากถึง 200 คู่ นอกจากนั้นแล้วก็ยังมีสาเหตุอื่น ๆ อีกหลายอย่างที่ทำให้การประมาณจำนวนคู่ของยีนส์ทำได้ลำบาก เช่น

1. การที่มีผลของสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องมาก อาจทำให้ลูกที่จะมีลักษณะเหมือนพ่อแม่เดิมไม่ปรากฏออกมา เช่น พืชที่มียีนส์นำลักษณะสูงอยู่มาก แต่ถูกนำไปปลูกในที่เลว อาจเตี้ยกว่าต้นพืชที่มียีนส์นำลักษณะสูงอยู่น้อยก็ได้ จึงทำให้ phenotypic distribution ไม่เป็นไปตาม genotypic distribution
2. ยีนส์ที่เกี่ยวข้องอาจแสดงผลออกมาไม่เท่าเทียมกัน เช่น อาจแสดง multiplicative effect แทนที่จะเป็น additive effect
3. การมี dominance effect เกิดขึ้นในยีนส์บางคู่แทนที่จะเป็น additive effect และมีการข่มระหว่างยีนส์ต่างคู่กัน เกิดขึ้นในยีนส์ชุดที่กำลังศึกษา

4. อาจมียีนส์คู่อื่น เช่น **modifiers** มาทำปฏิกริยากับยีนส์ชุดที่กำลังศึกษาอยู่ เช่น ลักษณะความสูงซึ่งเป็นลักษณะทางปริมาณ อาจมี **qualitative dwarf gene** เพียงตัวเดียวมาข่มทำให้คนเตี้ยลงได้
5. อาจมี **linkage** ของยีนส์เข้ามาเกี่ยวข้อง ทำให้อัตราส่วนของลักษณะที่ปรากฏออกมาเปลี่ยนแปลงไปจากอัตราส่วนที่จะเกิดขึ้นจากกรณีที่ยีนส์เป็นอิสระต่อกัน
6. อาจมี **partial sterility** เข้ามาเกี่ยวข้อง ทำให้อัตราส่วนของลูกที่มีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่เปลี่ยนแปลงไป
7. ถ้าลักษณะเหล่านั้นมียีนส์ควบคุมเป็นจำนวนมากด้วยกัน ในการที่จะหาสัดส่วนของลูก F_2 ที่มีลักษณะเหมือนพ่อหรือแม่จำเป็นจะต้องมีลูก F_2 เกิดขึ้นเป็นจำนวนมากด้วยกัน แต่ในทางปฏิบัติแล้วอาจทำไม่ได้ เช่น ในกรณีของการศึกษากับสัตว์ที่มีขนาดใหญ่ซึ่งมีลูกในแต่ละครั้งน้อยตัว และต้องใช้เวลานาน

อย่างไรก็ตามการประมาณจำนวนคู่ของยีนส์ที่เกี่ยวข้องก็ยังคงเป็นสิ่งจำเป็นอยู่ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในด้านการปรับปรุงพันธุ์พืชหรือสัตว์ เช่น ถ้าต้องการจะปรับปรุงลักษณะบางอย่างของมันซึ่งคาดว่ามียีนส์จำนวนมากเกี่ยวข้อง ก็ควรจะต้องทราบว่าลักษณะเหล่านั้นมียีนส์ควบคุมอยู่กี่คู่ มีโอกาสมากน้อยแค่ไหนที่จะได้ลูกที่มีลักษณะตามต้องการเกิดขึ้น ทั้งนี้เพื่อจะได้นำข้อมูลดังกล่าวมาวางแผนการทดลองให้ถูกต้องว่าจะต้องสร้างลูก F_2 ออกมาในจำนวนมากน้อยแค่ไหน จึงจะมีโอกาสค้นพบลูกที่มีลักษณะตามต้องการได้

<u>ตัวอย่าง</u> ถ้าหากว่าลักษณะความสูงของต้นยาสูบเป็นลักษณะทางปริมาณมียีนส์ควบคุมอยู่สี่คู่ซึ่งแสดง **additive effect** และลักษณะความต้านทานต่อโรคชนิดหนึ่งเป็นลักษณะเด่นมียีนส์ควบคุมเพียงคู่เดียว สมมติว่าจะทำการผสมพันธุ์ระหว่างยาสูบพันธุ์แท้ต้นสูงแต่ไม่ต้านทานต่อโรคกับพันธุ์แท้คนเตี้ยแต่ต้านทานต่อโรค ถ้าหากต้องการคัดเลือกหาลูกที่มีลักษณะต้นสูงและต้านทานต่อโรคที่เป็น **homozygous genotype** อยากทราบว่าจะมีโอกาสสักเท่าใด และควรปลูก F_2 ในจำนวนเท่าใด จึงจะพบต้นที่ต้องการได้

สมมุติยีนส์ A-a, B-b, C-c, D-d ควบคุมลักษณะความสูง

ยีนส์ R-r ควบคุมลักษณะความต้านทานต่อโรค โดย R > r

	พันธุ์แท้ต้นสูง ไม่ต้านทานโรค		พันธุ์แท้ต้นเตี้ย ต้านทานโรค
P:	AABBCCDDrr	x	aabbccddRR
		↓	
F_1:		AaBbCcDdRr	
		ต้นสูงปานกลาง ต้านทานโรค	
		↓ ⊗	
F_2:	$\frac{1}{1024}$ AABBCCDDRR		$\frac{1}{1024}$ aabbccddrr
	ต้นสูง ต้านทานโรค		ต้นเตี้ย ไม่ต้านทานโรค

ดังนั้นโอกาสที่จะได้ต้นที่มีลักษณะตามต้องการ = $\frac{1}{1024}$ และควรจะปลูกลูก F_2 อย่างน้อยที่สุดราว 1024 ต้น (อาจปลูกต้นเดียวก็ได้ แต่จะมีโอกาสพบต้นที่ต้องการน้อยมาก)

Transgressive variation

จากตัวอย่างของลักษณะทางปริมาณที่ได้กล่าวมาแล้ว เป็นตัวอย่างในกรณีที่พ่อแม่มีลักษณะแตกต่างกันมากที่สุด คือ ฝ่ายหนึ่งจะมี active alleles ที่ควบคุมลักษณะเหล่านั้นครบ และอีกฝ่ายหนึ่งจะมีแต่ nonactive alleles เมื่อนำมาผสมพันธุ์กัน F_1 จึงมีลักษณะอยู่กึ่งกลาง และ F_2 มีลักษณะอยู่ในช่วงของทั้งสองฝ่าย แต่มีบางครั้งบางคราวที่พบว่ามี F_2 บางส่วนที่มีลักษณะเกินเลยไปจากพ่อแม่ เช่น จากการทดลองของ Punnett ที่ได้ทำการผสมพันธุ์ไก่ระหว่างพันธุ์ Hamburgh ซึ่งมีขนาดใหญ่กับพันธุ์ Sebright Bantam ซึ่งมีขนาดเล็ก เขาพบว่า F_1 จะมีขนาดกึ่งกลางระหว่างไก่ทั้งสองพันธุ์ แต่ในช่วง F_2 แม้ว่าส่วนใหญ่ของไก่จะมีขนาดอยู่ในช่วงของไก่ทั้งสองพันธุ์ แต่ก็มีไก่บางตัวที่มีขนาดใหญ่และเล็กกว่าพันธุ์พ่อแม่ จากการตรวจดูอัตราส่วนของ F_2 ที่มีขนาดใหญ่ที่สุด และเล็กที่สุด ทำให้เขาสันนิษฐานว่าคงมียีนส์อยู่สี่คู่ควบคุมลักษณะนี้ โดยไก่พันธุ์ Hamburgh จะมี genotype เป็น AABBCCdd และพันธุ์ Sebright Bantam เป็น aabbccDD ดังนั้น F_1 จึงเป็น AaBbCcDd และมีขนาดอยู่กึ่งกลาง ส่วน F_2 บาง genotypes จะมีจำนวน active alleles มากกว่าไก่พันธุ์ Hamburgh จึงมีขนาดใหญ่กว่า และ F_2 บางส่วนที่มีแต่ nonactive alleles จึงมีขนาดเล็กกว่าไก่พันธุ์ Sebright Bantam อาจแสดงด้วยแผนผังต่อไปนี้คือ

	Hamburgh		Sebright Bantam
P:	AABBCCdd	x	aabbccDD
	↓		
F_1:	AaBbCcDd		
	intermediate		
	↓		
F_2:	AABBCCDD.....		.....aabbccdd
	larger than Hamburgh		smaller than Sebright Bantam

ปรากฏการณ์ที่ลูกในชั่วหลัง ๆ มีขนาดใหญ่หรือเล็กกว่าพ่อแม่หรือปู่ย่าตายาย เรียกว่า **transgressive variation** มักจะพบเสมอในการผสมข้ามพันธุ์ในสัตว์หรือพืช ที่พันธุ์พ่อแม่อาจมีขนาดค่อนข้างเล็ก หรือให้ผลผลิตค่อนข้างต่ำ แต่ในลูกชั่วต่อ ๆ มามีบางตัวหรือบางสายพันธุ์มีขนาดใหญ่กว่าหรือให้ผลผลิตสูงกว่าพันธุ์พ่อแม่ ปรากฏการณ์แบบนี้จึงเป็นที่ต้องการมากในการปรับปรุงพันธุ์สัตว์และพืช

การวิเคราะห์ลักษณะทางปริมาณโดยวิธีการทางสถิติ

(The Statistical Analysis of Quantitative Traits)

ได้กล่าวมาแล้วว่าลักษณะทางปริมาณที่มียีนส์เกี่ยวข้องเป็นจำนวนมากและได้รับความกระทบกระเทือนจากสภาพแวดล้อมได้ง่ายนั้น ยากที่จะแยกแยะผลของยีนส์แต่ละตัวหรือผลจากแต่ละ **genotype** ได้ เพราะมีความแปรปรวนเกิดขึ้นมาก นอกจากนั้น **phenotypic variation** อาจไม่เป็นไปตาม **genotypic variation** ก็ได้ถ้ามีผลจากสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องมาก ถ้าหากลองมาพิจารณาดูในแง่ความสูงของคน ถ้าเราไปสุ่มเอาคนมาวัดความสูงดูสัก 100 คน จะพบว่า แม้เราจะแบ่งคนออกได้เป็นพวก ๆ ว่าเป็นคนสูง คนเตี้ย หรือมีความสูงปานกลางก็ตาม แต่ที่จริงแล้วเราแบ่งออกได้ไม่ชัดเจนนักระหว่างกลุ่มคนทั้งสามดังกล่าว เพราะเราไม่แน่ใจว่าสูงแค่ไหนจึงจะจัดว่าเป็นพวกสูง และต่ำแค่ไหนจึงจะจัดเข้าเป็นพวกเตี้ย คนสูงอย่างไทยกับสูงอย่างฝรั่งก็ไม่เหมือนกันอีก นอกจากนั้นวิธีการที่จะนำมาวัดถ้ายิ่งวัดได้ละเอียดมาก ก็จะยิ่งแบ่งออกเป็นหมวดหมู่ได้มากขึ้นอีก เช่น ถ้าวัดเป็นฟุตก็จะได้ไม่กี่พวก แต่ถ้าวัดเป็นนิ้ว หรือละเอียดลงไปถึงครึ่งนิ้ว ก็อาจได้มากมายหลายพวกด้วยกัน และ

จำนวนคนในแต่ละพวกก็จะไม่เท่ากันด้วย หรือถ้าหากจะลองมาพิจารณาอีกสักตัวอย่าง คือดูจากในกลุ่มของพืชที่มี genotype เหมือนกันก็ยังมีความแปรปรวนเกิดขึ้นได้มาก เช่น ชาวพันธุ์เดียวกัน เมื่อนำไปปลูกในที่ต่างกัน ก็ยังมีความสูง อายุเก็บเกี่ยว และการให้ผลผลิตแตกต่างกันไป ดังนั้นแทนที่จะกล่าวถึง phenotype ของพืชคนใดคนหนึ่งหรือสัตว์ตัวใดตัวหนึ่งหรือของพันธุ์ใดพันธุ์หนึ่งจึงมีการใช้วิธีการทางสถิติเข้ามาช่วยในการอธิบาย continuous variation และที่นิยมกันมากที่สุดก็เป็นการวิเคราะห์ออกมาในรูปของค่าเฉลี่ย (mean) และความแปรปรวน (variance) ของประชากร (population) และการสรุปผลออกมาก็มักจะเป็นไปในรูปของการสรุปผลโดยทั่ว ๆ ไปของทั้งประชากรมากกว่าที่จะเป็นผลเฉพาะของแต่ละ genotype หรือแต่ละพวก เช่น ใน F_2 แทนที่จะบอกเป็น phenotype ของพืชแต่ละต้น ก็บอกออกมาเป็น mean และ variance ของ F_2 ทั้งหมด ซึ่ง variance ใน F_2 จะมากกว่าใน F_1 แม้ว่าทั้ง F_1 และ F_2 จะมี mean ใกล้เคียงกันก็ตาม แสดงให้เห็นว่าความแปรปรวนในชั่ว F_2 เป็นผลจากการกระจายตัวของยีนส์ร่วมกับผลจากสภาพแวดล้อม

การวัดแนวโน้มเข้าหาศูนย์กลาง (Measures of central tendency)

โดยปกติการศึกษาลักษณะทางปริมาณมักจะเกี่ยวข้องกับการวัดตัวเลขออกมาเป็นจำนวนมากด้วยกัน ค่าเหล่านั้นก็จะมีการกระจายตัวจากน้อยไปหามาก หรือจากต่ำไปหาสูง จะเห็นได้ว่าการดูตัวเลขแต่ละตัวในกลุ่มตัวเลขเหล่านั้นไม่ได้ให้ความรู้ความเข้าใจอะไรมากนัก จึงจำเป็นที่จะต้องหาตัวแทนของมันออกมาเพื่อนำมาใช้บอกว่าตัวเลขชุดนั้นมีจุดกลางอยู่ที่ไหนหรือมีค่าเท่าไร

การวัดแนวโน้มเข้าหาศูนย์กลางที่จะนำมากล่าวอย่างย่อ ๆ มีอยู่ 3 วิธีด้วยกัน คือ

1. **Mode** คือค่าที่มีความถี่ (frequency) มากที่สุด สมมุติเราวัดความสูงของคน 11 คน ออกมาเป็นนิ้วได้ความสูงดังนี้

60 62 64 64 64 65 65 67 68 70 71

Mode = 64 นิ้ว

2. **Median** คือค่าของตัวเลขที่อยู่กึ่งกลางของข้อมูลชุดหนึ่ง เมื่อนำข้อมูลชุดนั้นมาเรียงกันจากค่าน้อยไปหาค่ามาก หรือจากค่าต่ำไปหาค่าสูง แล้วจะทำให้ได้จำนวนตัวเลขที่อยู่สองข้างของ median มีจำนวนที่เท่ากันพอดี เช่น จากตัวอย่างเดิม

Median = 65 นิ้ว

แต่ถ้าเผอิญมีจำนวนของตัวเลขเป็นจำนวนคู่ก็จำเป็นที่จะต้องนำค่าของเลขสองจำนวนที่อยู่กึ่งกลางมาเฉลี่ย เช่น สมมุติเราวัดความสูงของคนมาเพียง 10 คน เท่านั้น ได้ตัวเลขดังนี้

60 62 64 64 64 65 65 67 68 70

$$\text{Median} = \frac{64 + 65}{2} = 64.5 \text{ นิ้ว}$$

3. **Arithmetic mean or mean** (ค่าเฉลี่ย) เป็นค่าที่ได้จากการรวมค่าที่วัดได้ทั้งหมดเข้าด้วยกัน แล้วหารด้วยจำนวนตัวเลขทั้งหมด เช่น ถ้าเรามีค่าที่วัดได้จำนวน N ค่า คือ $X_1, X_2, X_3, \ldots\ldots\ldots X_N$

$$\text{Mean} = \bar{X} = \frac{X_1 + X_2 + \ldots\ldots\ldots + X_N}{N} = \frac{\sum_{i=1}^{N} X_i}{N}$$

จากตัวอย่างความสูงของคน 11 คน จะได้ค่าเฉลี่ยดังนี้

$$\text{Mean} = \frac{60 + 62 + 64 + 64 + 64 + 65 + 65 + 67 + 68 + 70 + 71}{11}$$

$$= 65.45 \text{ นิ้ว}$$

Mode และ median ไม่ค่อยจะนิยมนำมาใช้กัน แต่ mean จะได้รับการนำมาใช้มากในทาง quantitative genetics

การวัดความแปรปรวน (Measures of variation)

การวัดแนวโน้มเข้าหาศูนย์กลางของข้อมูลเพียงอย่างเดียวยังไม่เป็นการพอเพียงที่จะทำให้มองภาพของข้อมูลทั้งชุดได้ เช่น จากค่าเฉลี่ยก็บอกได้แต่ว่าคนกลุ่มนั้นมีความสูงโดยเฉลี่ยสักเท่าใด แต่ไม่ได้บอกให้ทราบถึงการกระจายตัวหรือความแปรปรวนของความสูงในกลุ่มคนดังกล่าวเลยว่า คนส่วนใหญ่สูงไล่เรี่ยกันมากหรือมีความแตกต่างกันมาก นอกจากนั้นก็ยังไม่สามารถที่จะนำข้อมูลจากต่างชุดกันมาเปรียบเทียบกันได้ เมื่อทราบแต่ค่าที่อยู่ศูนย์กลางเพียงอย่างเดียว จึงจำเป็นจะต้องนำวิธีการทางสถิติอื่น ๆ มาช่วยบอกว่าข้อมูลชุดนั้น ๆ มีการกระจายตัวไปจากศูนย์กลางหรือมีการเกาะกลุ่มกันอยู่มากน้อยแค่ไหน วิธีที่นิยมใช้คือการหาค่า variance เขียนย่อว่า s^2 เป็นค่าที่ได้จากผลรวมของความแตกต่างระหว่างค่าสังเกตแต่ละตัวกับค่าเฉลี่ยยกกำลังสองหารด้วยจำนวนค่าสังเกตทั้งหมด ลบด้วยหนึ่ง

$$\text{Variance} = s^2 = \frac{(X_1 - \bar{X})^2 + (X_2 - \bar{X})^2 + \cdots\cdots + (X_N - \bar{X})^2}{N-1}$$

$$= \frac{\sum_{i=1}^{N}(X_i - \bar{X})^2}{N-1}$$

variance จะมีค่ามาก เมื่อค่าสังเกตส่วนใหญ่กระจายตัวออกไปจากศูนย์กลางมาก และจะมีค่าน้อย เมื่อค่าสังเกตเหล่านั้นมีค่าใกล้เคียงกับศูนย์กลาง

แต่โดยเหตุที่ค่าเฉลี่ยไม่ได้เป็นค่าที่ได้จากการยกกำลังสองดังเช่นค่าของ variance ดังนั้นในการที่จะพูดถึงความสัมพันธ์ระหว่างค่าที่ศูนย์กลางกับการกระจายตัวของข้อมูลทั้งชุด จึงต้องใช้ค่าที่ได้จากการถอดรากที่สองของ variance ซึ่งเรียกว่า standard deviation เขียนย่อว่า s แทน

$$\text{S.D.} = s = \pm\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{N}(X_i - \bar{X})^2}{N-1}}$$

ค่า s จะมีหน่วยออกมาตามหน่วยที่ใช้วัดข้อมูลชุดนั้น มีทั้งค่าบวกและลบ ทั้งนี้เนื่องจากค่าเฉลี่ยเป็นค่าที่อยู่ศูนย์กลางค่าที่คลาดเคลื่อนไปจากค่าเฉลี่ยย่อมมีทั้งค่าที่มากกว่าและน้อยกว่า มันจะแสดงขอบเขตการกระจายตัวของข้อมูลว่าราวสองในสามของข้อมูลทั้งชุดนั้นจะมีค่าวัดได้ตั้งแต่ไหนถึงไหน เช่น ถ้าเราวัดความสูงจากคน 100 คน ได้ mean = 60 นิ้ว, $s^2 = 25$ และ $s = \pm 5$ นิ้ว แสดงว่าจะมีคนอยู่ราว 67 คน ที่มีความสูง $= \bar{X} \pm s = 60 \pm 5$ หรืออาจพูดว่าจะมีคนอยู่ราว 67 คน ที่สูงตั้งแต่ 55 นิ้วถึง 65 นิ้ว

Standard error of means (S. E. หรือ $s_{\bar{X}}$) ก็คือค่า standard deviation ของเฉลี่ยของหลาย ๆ ตัวอย่าง (samples) ที่สุ่มเอามาจากประชากร (population) เดียวกัน เช่น สมมุติว่าไปเก็บตัวเลขจากหลายตัวอย่างของประชากรหนึ่ง แล้วนำมาหาค่าเฉลี่ยของแต่ละตัวอย่าง จะพบว่าค่าเฉลี่ยของตัวอย่างเหล่านั้นก็มีความแตกต่าง

กัน เช่น เดียวกับข้อมูลภายในแต่ละตัวอย่าง จึงต้องหาวิธีการที่จะบอกถึงการกระจายตัวของค่า เฉลี่ย เหล่านั้นด้วย แต่โดย เหตุที่ค่า เฉลี่ยที่ได้มาจากตัวอย่างต่าง ๆ จากประชากรหนึ่ง ประชากรใด จะมีความแตกต่างหรือความคลาดเคลื่อนจากกันน้อยกว่าความแตกต่างที่จะ เกิดขึ้นระหว่างค่าสังเกตจากตัวอย่าง เดียวกัน ดังนั้นจึงไม่จำเป็นที่จะต้องไปสุ่มเอาตัวอย่างมาหลายกลุ่มเพื่อนำค่า เฉลี่ยของมันมาหา variance of means และ standard error of means อีก โดยสามารถจะหาค่า standard error ได้จากสูตร

$$S.E. = s_{\bar{X}} = \sqrt{\frac{s^2}{N}}$$

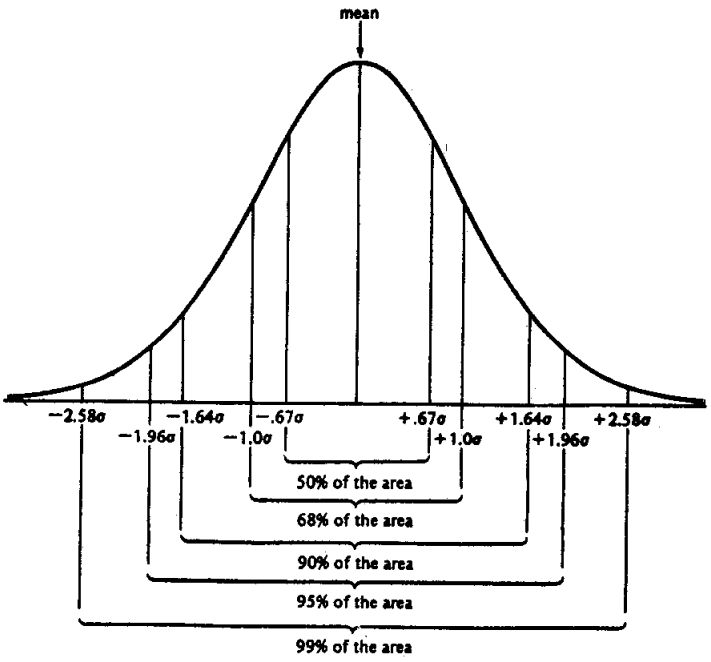
N = จำนวนค่าสังเกตในแต่ละตัวอย่าง หรือเป็น sample size ค่า $s_{\bar{X}}$ จะแสดงให้เห็นว่าค่า เฉลี่ยของตัวอย่างต่าง ๆ ที่ได้มานั้น จะใกล้เคียงกับค่า เฉลี่ยที่แท้จริงของประชากรนั้นมากน้อย เพียงใด

Normal Curve

ลักษณะทางปริมาณ เป็นจำนวนมากด้วยกันมีการกระจายตัวแบบที่ เรียกว่า normal distribution ซึ่งถ้านำมาสร้าง เป็นกราฟแล้ว จะได้แบบที่ เรียกว่า normal curve (รูปที่ 8-6) คือ เป็นกราฟที่มีค่า เฉลี่ยอยู่ที่จุดกึ่งกลาง ตอนกลางของกราฟจะสูง เนื่องจากมีจำนวนค่าของลักษณะที่วัดได้ในช่วงนั้นมาก แต่ตอนปลายทั้งสองข้างจะลดต่ำลงไป เรื่อย ๆ เนื่องจากจำนวนข้อมูลที่มีค่าห่างออกไปจากค่า เฉลี่ยมากจะลดน้อยลง ดังนั้นจำนวนค่าของตัวเลขที่วัดได้ในช่วงต่าง ๆ กับพื้นที่ภายใต้ เส้นกราฟจึงมีความสัมพันธ์กัน ค่าที่วัดได้น้อยก็จะครอบคลุมพื้นที่ภายใต้ เส้นกราฟได้มากกว่าค่าที่วัดได้น้อย

ในการที่จะวัดว่าข้อมูลชุดหนึ่ง ๆ นั้นจะมีการกระจายตัวจากค่า เฉลี่ยหรือมีความแปรปรวนมากน้อยแค่ไหน จะใช้วัดด้วยค่า standard deviation of normal curve (σ) ซึ่งอยู่ตามแกนนอน โดยถือว่าพื้นที่ทั้งหมดภายใต้ normal curve จะเท่ากับ 100% พื้นที่ ๆ อยู่ภายในช่วง 1σ ของค่า เฉลี่ยทั้งสองข้างจะมีค่าประมาณ 68% และ 95% ของพื้นที่จะอยู่ในช่วง $\pm 1.96\sigma$ และ 99% จะอยู่ในช่วง $\pm 2.58\sigma$ ดังนั้นหากทราบค่า เฉลี่ยและ standard deviation ของประชากรใด ๆ ก็พอจะบอกได้ว่ากี่เปอร์เซ็นต์ของข้อมูลชุดนั้นจะมีค่าที่วัดได้อยู่ในช่วงไหนภายใต้ normal curve

จะสังเกตว่าในการคำนวณหาค่า standard deviation จากตัวอย่างที่สุ่มจากประชากรนั้น จะใช้ตัวย่อเป็น s แต่ใน normal curve จะใช้ σ ทั้งนี้เนื่องจากว่าถ้าหากเราไปวัดค่าจากประชากรที่มีอยู่ทั้งหมดที่มีการกระจายตัวแบบ normal distribution แล้วนำมาคำนวณจะได้ค่าที่แท้จริงของ standard deviation เป็น σ แต่ถ้าเพียงแต่วัดค่าจากตัวอย่างเพียงส่วนน้อยที่สุ่มมาจากประชากรนั้น จะได้ s ซึ่งเป็นแต่เพียงค่าโดยประมาณของ standard deviation ที่แท้จริงของประชากรเท่านั้น



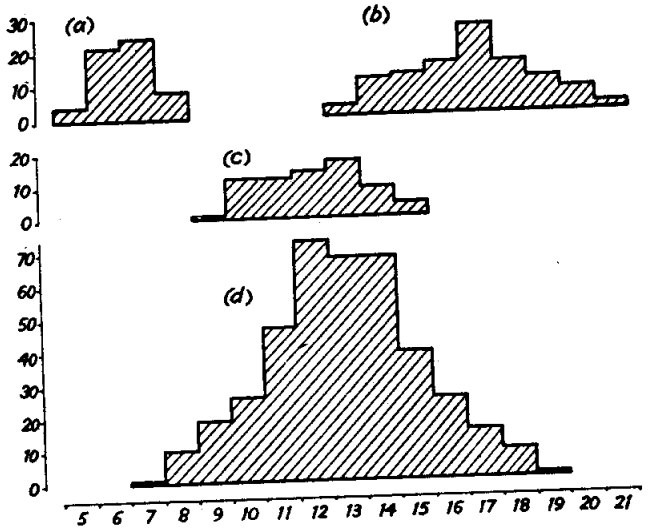
รูปที่ 8-6 Normal distribution curve แสดงถึงการแบ่งพื้นที่ภายใต้เส้นกราฟออกเป็นเปอร์เซ็นต์ตามช่วงของ standard deviations ที่อยู่ห่างออกไปทั้งสองข้างจากค่าเฉลี่ยที่ศูนย์กลาง

การศึกษาลักษณะทางปริมาณโดยใช้สถิติ

Emerson and East (1913) ได้ศึกษาพันธุกรรมของลักษณะทางปริมาณของข้าวโพดไว้มาก เช่น ลักษณะ ความยาวและเส้นรอบวงของฝัก น้ำหนัก เมล็ด ความสูงของลำต้น จำนวนข้อ ความยาวของปล้อง และอายุ ตัวอย่างผลการทดลองที่เด่นที่สุดของ เขาได้มาจากการผสมพันธุ์ระหว่างข้าวโพดสองสายพันธุ์ (**inbred lines**) ซึ่งมีความยาวของฝักแตกต่างกันมาก เขาได้ทำการวัดความยาวของฝักจากสายพันธุ์พ่อแม่ และลูกที่เกิดจากการผสมพันธุ์จนถึง F_2 ได้ผลดังแสดงไว้ในตารางที่ 8-2 และรูปที่ 8-7 จะเห็นได้ว่าลักษณะความยาวของฝักข้าวโพดเป็นลักษณะทางปริมาณ เพราะต้องทำ

ตารางที่ 8-2 จำนวนฝักข้าวโพดแบ่งตามความยาวของฝัก ซึ่งได้จากการทดลองผสมพันธุ์ระหว่างข้าวโพดสองสายพันธุ์ที่มีความยาวของฝักต่างกัน

Generation	Length of ear, cm																N	$\bar{X}$	S.D.	S.E.
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
Parent 60	4	21	24	8														57	6.63	0.82	0.11
Parent 54									3	11	12	15	26	15	10	7	2	101	16.80	1.89	0.19
F_1(60 x 54)					1	12	12	14	17	9	4							69	12.12	1.52	0.18
F_2			1	10	19	26	47	73	68	68	39	25	15	9	1			401	12.89	2.25	0.11



รูปที่ 8-7 **Frequency histograms** ของความยาวของฝักข้าวโพด แกนตั้ง เป็นจำนวนฝัก ส่วนแกนนอน เป็นความยาวฝัก (a) และ (b) เป็นของสายพันธุ์พ่อแม่ (c) เป็นของ F_1 และ (d) เป็นของ F_2

การวัดความยาวของฝักข้าวโพดทุกฝัก แล้วแบ่งออกเป็นหลายพวกตามความยาวจากน้อยไปหามาก เป็น **continuous variation** แทนที่จะแบ่งออกเป็นสองพวกว่าเป็นพวกฝักสั้นหรือฝักยาว

ในการกล่าวถึง **phenotype** ซึ่งก็คือความยาวของฝักข้าวโพดนั้น จะนำค่าเฉลี่ยมาใช้ คือสายพันธุ์ที่มีฝักสั้น **(Parent 60)** มีความยาวเฉลี่ย 6.63 ซม. พันธุ์ที่มีฝักยาว **(Parent 54)** มีความยาวเฉลี่ย 16.80 ซม. F_1 และ F_2 มีความยาวของฝักโดยเฉลี่ยแล้วใกล้เคียงกัน และอยู่ประมาณกึ่งกลางค่าเฉลี่ยของสายพันธุ์พ่อแม่ ส่วนในด้านการกระจายตัวของลักษณะนี้นั้น ในสายพันธุ์พ่อแม่สายพันธุ์ที่มีฝักยาวมีความแปรปรวนมากกว่า คือมี **S.D.** 1.89 ซม. เมื่อเปรียบเทียบกับ **S.D.** 0.82 ซม. ของสายพันธุ์ฝักสั้น ส่วน F_2 นั้นจะมีความแปรปรวนเกิดขึ้นมากที่สุด (**S.D.** 2.25 ซม.)

ถ้าหากสมมุติว่าสายพันธุ์พ่อแม่ทั้งสองมียีนส์ที่ควบคุมความยาวของฝักทั้งหมดอยู่ในสภาพ **homozygous** ความแปรปรวนที่เกิดขึ้นกับสายพันธุ์ทั้งสอง และ F_1 จะเกิดจากสภาพแวดล้อมเพียงอย่างเดียว ส่วนความแปรปรวนที่เกิดขึ้นใน F_2 จะเกิดจากทั้งสภาพแวดล้อมและ **genetic variation**