

บทที่ 3

สมบัติ และพฤติกรรมของยีนนอกเหนือไปจากกฎของเมนเดล (Extensions of Mendelism)

นอกจากหลักการถ่ายทอดกรรมพันธุ์ตามกฎของเมนเดล นักชีววิทยาหลายคนได้พบปรากฏการณ์ใหม่ๆหลายอย่างที่เกี่ยวข้องกับการถ่ายทอดสารพันธุกรรม รวมถึงการแสดงออกของจีโนไทป์ในรูปแบบต่างๆอีกด้วย

3.1 ลักษณะเด่นไม่สมบูรณ์ (incomplete dominance)

ยีนที่ไม่มีคุณสมบัติเด่นอย่างแท้จริง หมายถึง ยีนเด่นไม่สามารถข่มการแสดงออกของยีนด้อยได้อย่างสมบูรณ์ ส่งผลให้ลูกที่ได้มีลักษณะกึ่งกลางของพ่อ และแม่ เช่น สีดอกของต้นลิ้นมังกร (snap dragon)

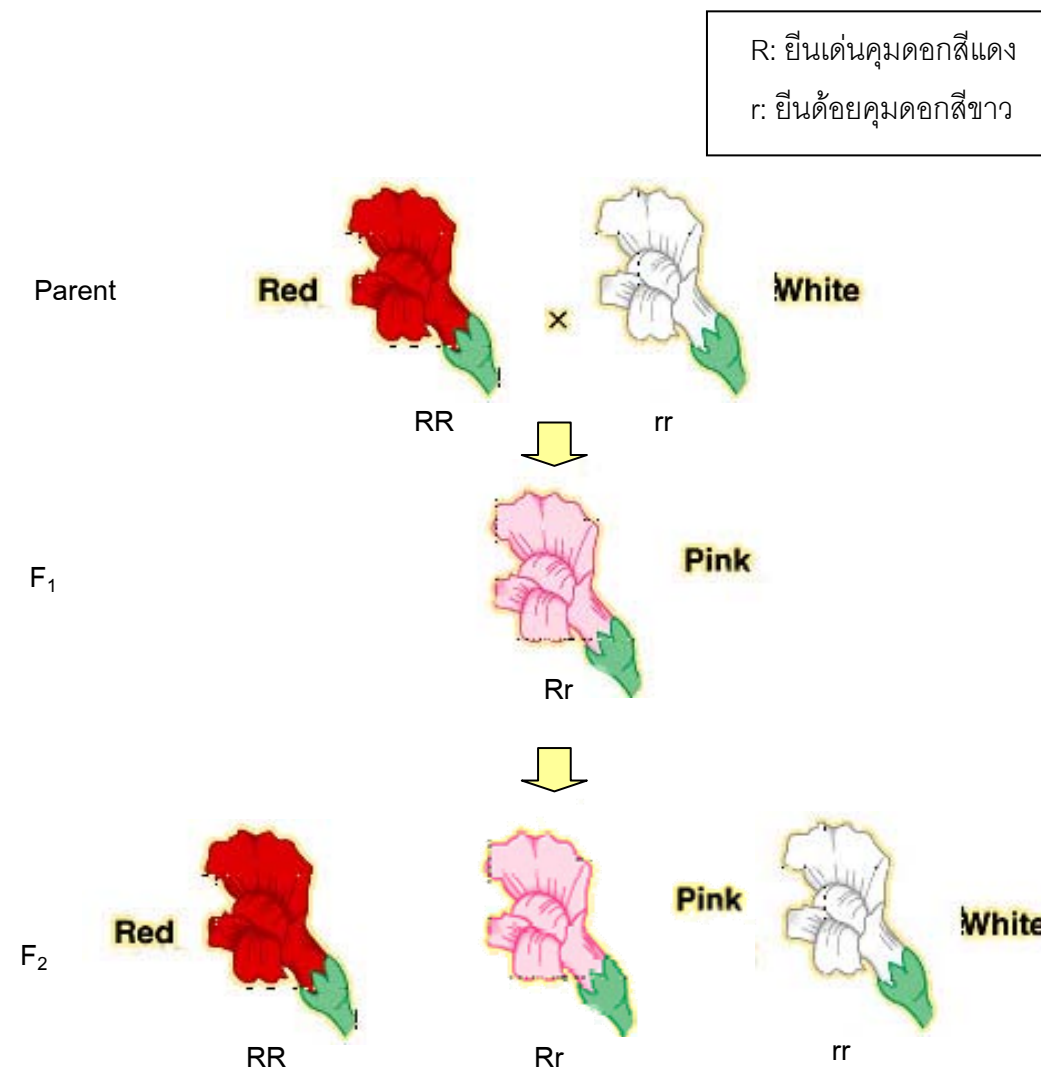
เมื่อนำต้นลิ้นมังกรพันธุ์ดอกสีแดง และพันธุ์ดอกสีขาวของลิ้นมังกรมาผสมพันธุ์กันพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_1 มีดอกสีชมพูทั้งหมด แต่เมื่อเอาลูกผสมรุ่นที่ F_1 มาผสมพันธุ์กันเองกลับพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_2 มีสีดอกทั้งสามสี คือ ดอกสีแดง ดอกสีชมพู และดอกสีขาว ซึ่งมีอัตราส่วนของฟีโนไทป์ประมาณ 1: 2: 1 ตามลำดับ (รูปที่ 3.1) แสดงว่ายีน R ไม่สามารถข่มยีน r ได้อย่างสมบูรณ์ จึงทำให้ต้นลิ้นมังกรที่มีจีโนไทป์ Rr มีดอกสีชมพู ซึ่งแตกต่างกับกฎข้อแรกของเมนเดล ที่ยีนเด่นมีคุณสมบัติข่มการแสดงออกของยีนด้อยได้อย่างสมบูรณ์ ส่งผลให้อัตราส่วนของฟีโนไทป์เป็น 3:1

นอกจากนี้ลักษณะเด่นไม่สมบูรณ์ยังสามารถพบได้ในสิ่งมีชีวิตทั่วไป เช่น การผสมพันธุ์โคขนสีแดงกับสีขาว ลูกผสมรุ่น F_1 ที่ได้มีลักษณะขนสีน้ำตาลแดง เป็นต้น

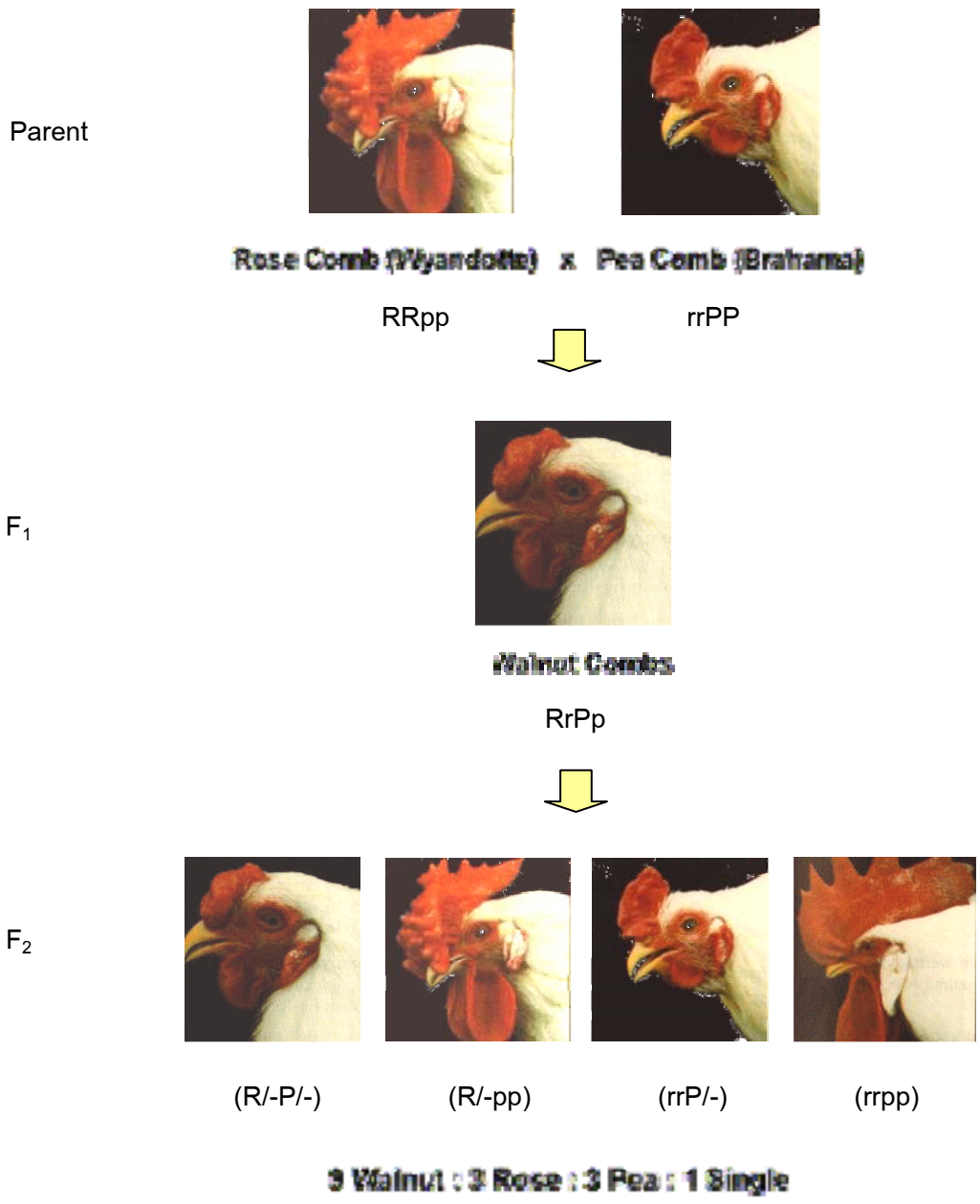
3.2 ยีนที่แสดงกริยาร่วมกัน (gene interaction)

การมียีน 2 ยีน ซึ่งแต่ละยีนจะแสดงลักษณะเด่นของตัวเองออกมา (ยีนทั้ง 2 ยีน ไม่เป็นอัลลีลซึ่งกัน และกัน) เรียกว่า การแสดงปฏิกริยาร่วมกัน ซึ่งทำให้ลูกที่ได้มีลักษณะแตกต่างจากลักษณะเดิมทั้งคู่ เช่น ลักษณะหงอนไก่

เมื่อนำไก่พันธุ์หงอนดอกกุหลาบ (rose comb) ผสมพันธุ์กับไก่พันธุ์หงอนถั่ว (pea comb) พบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F₁ มีลักษณะเป็นหงอนวัลนัตทั้งหมด (walnut comb) แต่เมื่อเอาลูกผสมรุ่นที่ F₁ มาผสมพันธุ์กันเอง กลับพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F₂ มีลักษณะเป็นหงอนวัลนัต หงอนดอกกุหลาบ หงอนถั่ว และหงอนเดี่ยว ซึ่งมีอัตราส่วนของฟีโนไทป์ประมาณ 9: 3: 3: 1 ตามลำดับ (รูปที่ 3.2) แสดงว่ายีน R และยีน P ต่างควบคุมลักษณะเด่น ซึ่งเมื่อยีนทั้งสองอยู่ร่วมกัน แต่ละยีนก็แสดงสมบัติของตนเองออกมา ทำให้แสดงลักษณะที่แตกต่างจากเดิมทั้งคู่



รูปที่ 3.1 ผลการผสมระหว่างพันธุ์ดอกสีแดง และพันธุ์ดอกสีขาวของต้นลิ้นมังกร (แหล่งที่มา: Pearson Education Inc.)



รูปที่ 3.2 ผลการผสมระหว่างไก่พันธุ์หงอนดอกกุหลาบ และไก่พันธุ์หงอนถั่ว (แหล่งที่มา: Pearson Education Inc.)

3.3 ยีนที่ช่วยการแสดงออกซึ่งกันและกัน (complementary gene)

การมียีน 2 ยีน ที่ไม่เป็นอัลลีลซึ่งกัน และกัน แต่มีการแสดงออกร่วมกันที่ลักษณะกรรมพันธุ์เดียวกัน แต่ถ้าหากมียีนเด่นเพียงยีนหนึ่ง หรือขาดยีนเด่นทั้ง 2 ยีน จะทำให้เกิดลักษณะด้อย เช่น สีดอกของต้นถั่วพันธุ์ sweet pea

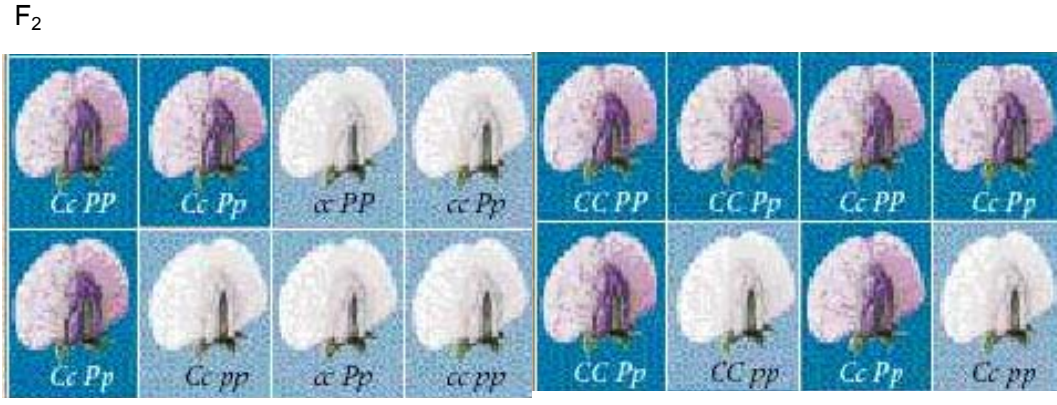
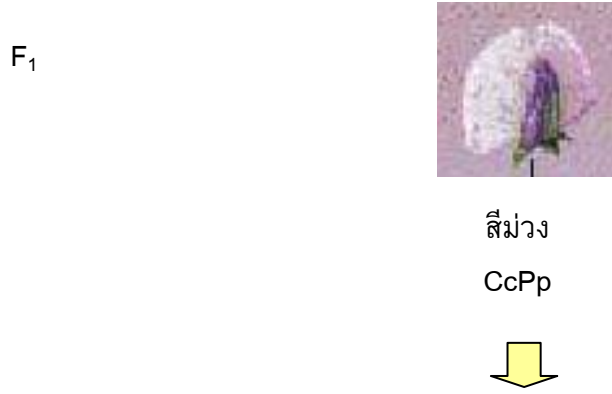
เมื่อนำต้นถั่วพันธุ์ดอกสีม่วงผสมพันธุ์กับต้นถั่วพันธุ์ดอกสีขาว พบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_1 มีลักษณะเป็นดอกสีม่วงทั้งหมด แต่เมื่อเอาลูกผสมรุ่นที่ F_1 มาผสมพันธุ์กันเอง กลับพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_2 มีลักษณะเป็นดอกสีม่วง และสีขาว ซึ่งมีอัตราส่วนของฟีโนไทป์ประมาณ 9: 7 ตามลำดับ (รูปที่ 3.3) แสดงว่ายีน C และยีน P จำเป็นสำหรับการเกิดลักษณะดอกสีม่วง ดังนั้น ถ้าต้นถั่วมีเฉพาะยีน C หรือยีน P ยีนใดยีนหนึ่งจะส่งผลให้ต้นถั่วมีลักษณะดอกสีขาว

3.4 ยีนที่ส่งอิทธิพลข่มยีนอื่น (epistasis)

การมียีน 2 ยีน ที่ไม่เป็นอัลลีลซึ่งกันและกัน แต่มีการทำปฏิกริยาร่วมกัน และส่งผลต่อลักษณะกรรมพันธุ์เดียวกัน โดยยีนด้อยคู่หนึ่งสามารถข่มยีนอีกคู่หนึ่งที่อยู่นละโลกัสได้ เรียก ปรากฏการณ์นี้ว่า อีพิสเตซิส (epistasis) แต่ยีนเด่นที่ถูกข่มโดยยีนด้อยคู่หนึ่ง เรียกว่า ไฮโปสเตติก (hypostatic) เช่น สีขนของหนูตะเภา

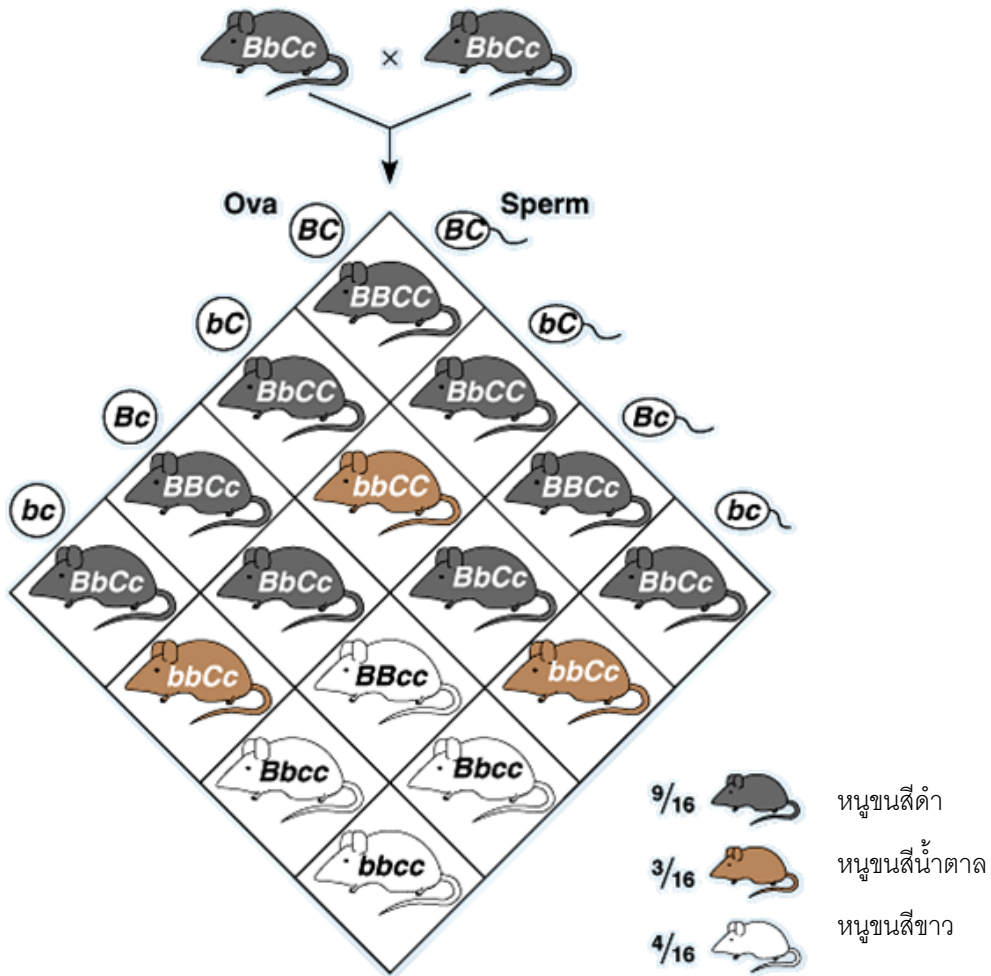
เมื่อนำหนูพันธุ์ขนสีดำผสมพันธุ์กับหนูพันธุ์ขนสีขาวพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_1 มีลักษณะเป็นหนูขนสีดำทั้งหมด แต่เมื่อเอาลูกผสมรุ่นที่ F_1 มาผสมพันธุ์กันเอง กลับพบว่าลูกที่ได้ในรุ่น F_2 มีลักษณะเป็นหนูขนสีดำ สีน้ำตาล และสีขาว ซึ่งมีอัตราส่วนของฟีโนไทป์ประมาณ 9: 3: 4 ตามลำดับ (รูปที่ 3.4) แสดงว่ายีนด้อย bb สามารถข่มยีน CC หรือ Cc ได้ ทำให้หนูมีขนสีน้ำตาล นอกจากนี้ยีนด้อย cc สามารถข่มยีน BB หรือ Bb ได้ ทำให้หนูมีขนสีขาว

C: ยีนเด่นคุมดอกสีม่วง P: ยีนเด่นคุมดอกสีม่วง
 c : ยีนด้อยคุมดอกสีขาว p: ยีนด้อยคุมดอกสีขาว



รูปที่ 3.3 ผลการผสมระหว่างต้นถั่วพันธุ์ดอกสีม่วง และต้นถั่วพันธุ์ดอกสีขาว
 (แหล่งที่มา: Pearson Education Inc.)

B: ยีนเด่นคุมขนสีดำ C: ยีนเด่นคุมขนสีดำ/น้ำตาล
 b: ยีนด้อยคุมขนน้ำตาล c: ยีนด้อยคุมขนสีขาว



รูปที่ 3.4 ผลการผสมระหว่างหนูพันธุ์ขนสีดำ และหนูพันธุ์ขนสีขาว
 (แหล่งที่มา: Pearson Education Inc.)

3.5 ลีทัลยีน (lethal gene)

คือ ยีนที่เป็นอันตรายต่อสิ่งมีชีวิต ลีทัลยีนสามารถเกิดได้ตามธรรมชาติ หรือจากปัจจัยชักนำต่างๆ เช่น สารเคมี รังสี เป็นต้น ความรุนแรงของลีทัลยีนสามารถแบ่งออกได้ ดังนี้

- complete lethal gene: ยีนที่เป็นอันตรายอยู่ในสภาพโฮโมไซโกต ส่งผลให้สิ่งมีชีวิตนั้นตาย

- semilethal gene: ยีนที่เป็นอันตรายอยู่ในสภาพโฮโมไซโกต แต่ที่สิ่งมีชีวิตนั้นสามารถรอดตายได้น้อยกว่า 50%

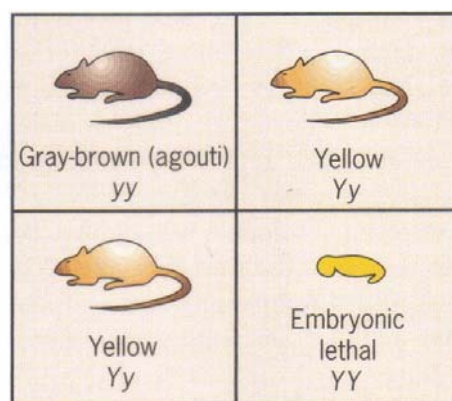
- subvital gene: ยีนที่เป็นอันตรายอยู่ในสภาพโฮโมไซโกต แต่ที่สิ่งมีชีวิตนั้นสามารถรอดตายได้มากกว่า 50%

ดังนั้นระดับความอันตราย complete lethal > semilethal > subvital

ตัวอย่างของลีทัลยีนที่ส่งผลให้สิ่งมีชีวิตนั้นตายได้ เช่น

- หนูพันธุ์ขนสีเหลือง (YY) ตายตั้งแต่ก่อนคลอด (รูปที่ 3.5)

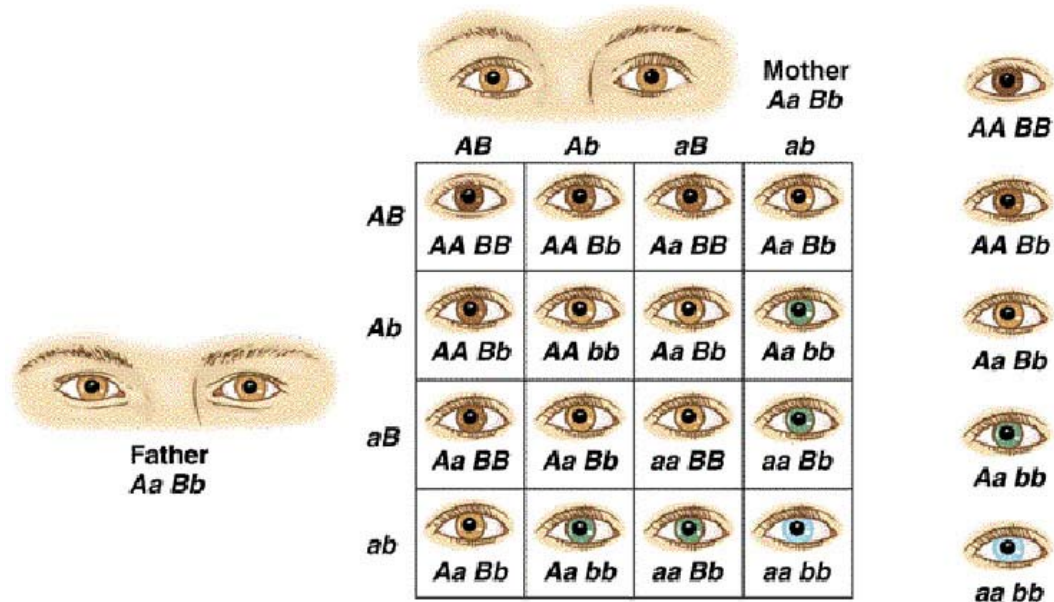
- โรคทางพันธุกรรม sickle cell anemia โรคนี้เกิดจากยีนด้อยที่อยู่ในสภาพโฮโมไซโกต (aa) ทำให้เม็ดเลือดแดงแบนเรียวยึดติดคล้ายเคียว ซึ่งมีผลต่อการนำพาออกซิเจน และการเคลื่อนที่ของเม็ดเลือดแดง ทำให้เด็กถึงแก่ความตาย เรียกยีนที่มีสมบัติเป็นอันตรายหลังคลอดว่า ซับลีทัลยีน (sublethal gene)



รูปที่ 3.5 การถ่ายทอดยีน และการแสดงออกของลีทัลยีนในสภาพโฮโมไซโกต (YY) ในหนูทดลอง (แหล่งที่มา: Principle of Genetics, 2003)

3.6 โมดิไฟเออร์ยีน (modifier gene)

ยีนอื่นๆ ที่เข้ามามีส่วนร่วมในการควบคุมลักษณะใดลักษณะหนึ่งที่นอกเหนือจากยีนหลัก เรียกว่า โมดิไฟเออร์ยีน นอกจากนี้โมดิไฟเออร์ยีนประกอบด้วยยีนหลายยีนที่ทำงานร่วมกัน แต่ไม่มียีนใดยีนหนึ่งที่แสดงลักษณะเด่นของตัวเองออกมา เช่น สีของสุนัขพันธุ์บีเกิล หรือสีของม่านตา ซึ่งมียีนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างรงควัตถุสีภายในม่านตา เช่น การสร้างรงควัตถุสีน้ำเงิน สีเขียว สีเหลือง และสีดำ และบางยีนอาจมีส่วนเกี่ยวข้องกับการกระจายตัวของรงควัตถุชนิดต่างๆ ภายในม่านตา เป็นต้น (รูปที่ 3.6)



รูปที่ 3.6 โมดิไฟเออร์ยีนที่มีผลต่อปริมาณการผลิตรงควัตถุสีในเซลล์ม่านตา (แหล่งที่มา: Harcourt Inc.)

3.7 โพลียีน (polygene) และไฟลีโอโทรปี (pleiotropy)

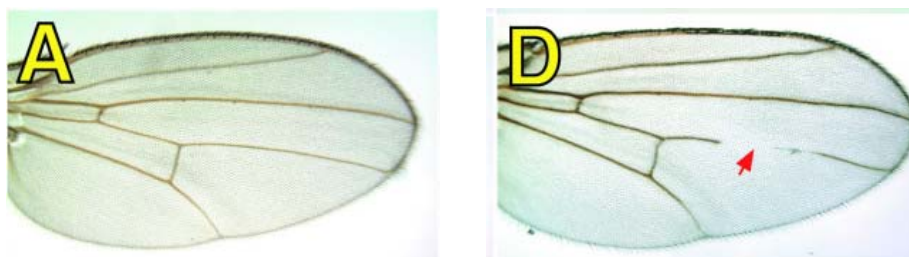
ลักษณะที่กรรมพันธุ์ที่ถูกควบคุมโดยยีนหลายยีน หรือโพลียีน ซึ่งอาจมีได้ตั้งแต่ 3 ยีนถึง 40 ยีนเรียกว่า กรรมพันธุ์แบบโพลียีน (polygene inheritance)

โพลีโอโทรปี คือ ยีนหนึ่งมีอาจมีอิทธิพลต่อลักษณะฟีโนไทป์ได้หลายลักษณะ เช่น ยีนที่มีจีโนไทป์ aa ส่งผลให้แมลงหวี่มีตาสีขาว และอาจมีอวัยวะสืบพันธุ์ที่ไม่ปกติ หรือ สมรรถภาพการสืบพันธุ์ที่ผิดปกติอีกด้วย

3.8 ระดับการแสดงออกของยีน

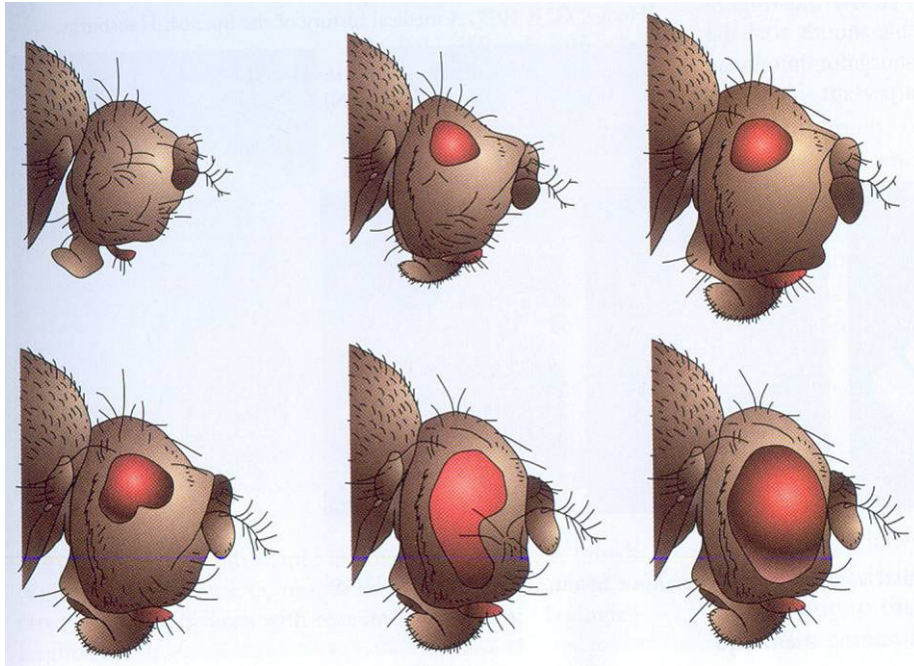
- เพเนทรานส์ (penetrance) คือ ยีนบางยีนมีการแสดงออกไม่สมบูรณ์ ทั้งที่มีจีโนไทป์ปกติ แต่การแสดงออกทางฟีโนไทป์อาจไม่เป็นไปตามนั้น หมายถึง อาจการแสดงออกทางฟีโนไทป์เพียง 90 เปอร์เซ็นต์ หรือ 100 เปอร์เซ็นต์ก็ได้ เช่น ลักษณะเส้นเวกซ์ตอนของปีกแมลงหวี่ คุมโดยยีนด้อย (i) ถ้าหากแมลงหวี่มีจีโนไทป์ (ii) ลักษณะการแสดงออกทางฟีโนไทป์ควรมีเส้นเวกซ์ตอนที่ปีก แต่กลับพบว่าใน 100 ตัวของแมลงหวี่ที่มีจีโนไทป์ (ii) มีเพียง 90 ตัว ที่มีเส้นเวกซ์ตอนที่ปีก ในขณะที่อีก 10 ตัวที่เหลือกลับมีปีกที่ปกติ (ไม่มีเส้นเวกซ์ตอนที่ปีก) (รูปที่ 3.7)

- เอกซ์เพรสซิวิตี (variable expressivity) คือ ยีนบางยีนสามารถแปรผันได้ระหว่างสิ่งมีชีวิตทั้งหลาย ทำการแสดงออกทางฟีโนไทป์แตกต่างกันไป เช่น ลักษณะตาของแมลงหวี่พันธุ์ตาสีเล็ก คุมโดยยีนเด่น (B) โดยยีนนี้จะแสดงลักษณะตาแตกต่างกันไป ตั้งแต่ตาขนาดเล็กเท่าหัวเข็มหมุด จนแทบไม่เห็นตาเลย (รูปที่ 3.8)



รูปที่ 3.7 ระดับการแสดงออกของยีนแบบเพเนทรานส์ เช่น ลักษณะเส้นเวกซ์ตอนที่ปีกของแมลงหวี่

(แหล่งที่มา: <http://www.biomedcentral.com/content/figures/1471-213X-4-15-2.gif>)



รูปที่ 3.8 ระดับการแสดงออกของยีนแบบเอกซ์เพรสซิวิตี เช่น ลักษณะตาของแมลงหวี่พันธุ์ตาเล็กที่มีขนาดแตกต่างกัน
(แหล่งที่มา: Principle of Genetics, 2003)

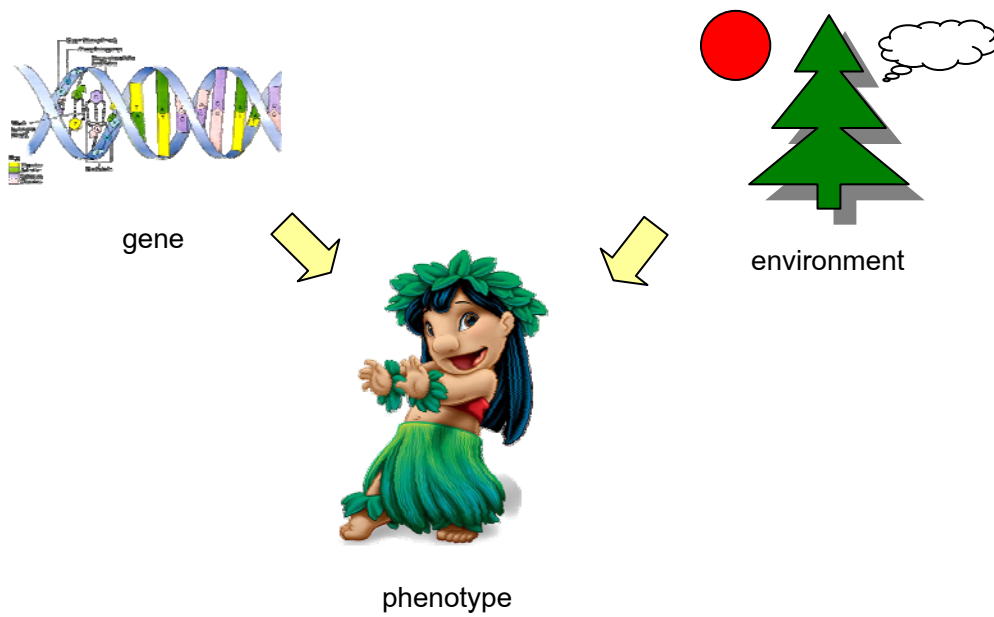
3.9 อิทธิพลของสิ่งแวดล้อมต่อการแสดงออกของยีน

ลักษณะกรรมพันธุ์ที่แสดงออก หรือฟีโนไทป์ถูกกำหนดโดยยีน และสิ่งแวดล้อม (รูปที่ 3.9) นอกจากนี้ลักษณะทางฟีโนไทป์ สามารถเปลี่ยนแปลงได้ ซึ่งขึ้นอยู่กับปัจจัยต่างๆ ดังนี้

- ยีนเกิดการเปลี่ยนแปลง หรือที่เรียกว่า ยีนมิวแทนท์ (mutant) ซึ่งอาจเกิดจากปัจจัยทางธรรมชาติ หรือปัจจัยชักนำต่างๆ เช่น สารเคมี รังสี เป็นต้น ยีนมิวแทนท์สามารถถ่ายทอดจากรุ่นพ่อแม่ไปสู่รุ่นลูกได้

- การปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมต่างๆ เช่น อุณหภูมิ แสง และอาหาร เป็นต้น ซึ่งการปรับตัวในลักษณะนี้ไม่สามารถถ่ายทอดจากรุ่นพ่อแม่ไปสู่รุ่นลูกได้

แต่อย่างไรก็ตาม มีบางยีนมีการแสดงออกเต็มที่ ไม่ว่าจะอยู่ในสภาพแวดล้อมอย่างไร เช่น หมู่เลือด



รูปที่ 3.9 ลักษณะกรรมพันธุ์ที่แสดงออก หรือฟีโนไทป์ถูกกำหนดโดยยีน และสิ่งแวดล้อม

3.10 การถ่ายทอดพันธุกรรมนอกนิวเคลียส

สารพันธุกรรม หรือโครโมโซมของยูคาริโอตสามารถอยู่ภายในส่วนของเซลล์ดังนี้

- นิวเคลียส เป็นที่อยู่ของสารพันธุกรรมส่วนใหญ่ และสารพันธุกรรมในนี้สามารถถ่ายทอดได้ทางเซลล์สืบพันธุ์ที่เกิดจากการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส และการถ่ายทอดมักเป็นไปตามกฎของเมนเดล

- ไซโทพลาสซึม แต่จะอยู่ในส่วนของออร์แกเนลล์ คือ ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ สารพันธุกรรมซึ่งอยู่ในสองออร์แกเนลล์นี้ เป็นเพียงแค่บางส่วนของสารพันธุกรรมเท่านั้นแต่อย่างไรก็ดี สารพันธุกรรมดังกล่าวก็สามารถถ่ายทอดไปสู่รุ่นลูกได้เช่นเดียวกับสารพันธุกรรมที่อยู่ในนิวเคลียส แต่การถ่ายทอดมักไม่เป็นไปตามกฎของเมนเดล

การถ่ายทอดสารพันธุกรรมที่อยู่ในไซโทพลาสซึม ซึ่งเป็นส่วนนอกนิวเคลียสสามารถส่งผลกระทบต่อการแสดงออกของสารพันธุกรรมเหล่านี้ได้ ซึ่งสามารถแยกออกได้เป็น 3 ประเภท ได้แก่

1. ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์

DNA ที่อยู่ในไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์มีลักษณะเป็นสายคู่รูปวงแหวน คล้าย DNA ของ *E. coli* นอกจากนี้ DNA ที่อยู่ในคลอโรพลาสต์มีขนาดใหญ่กว่า DNA ที่อยู่ในไมโทคอนเดรีย DNA ที่พบในออร์แกเนลล์ทั้งสองจะอยู่บริเวณเยื่อหุ้มด้านในของออร์แกเนลล์ และมีลักษณะคล้ายโครงสร้างของนิวคลีออยด์ แต่ในบางกรณีอาจพบ DNA อยู่ร่วมกับ RNA และโปรตีนบางชนิดที่ไม่ใช่ฮิสโตน

ยีนหรือ DNA ที่อยู่ในสองออร์แกเนลล์นี้ มีหน้าที่สำคัญต่อกระบวนการเมแทบอลิซึม (metabolism) และการดำรงชีวิตของเซลล์ นอกจากนี้อาจมีบทบาทการทำงานเป็นอิสระไม่ขึ้นกับยีนที่อยู่ในนิวเคลียส แต่ก็มีบางยีนของสองออร์แกเนลล์นี้ที่ขึ้นอยู่กับยีนที่อยู่ในนิวเคลียส นอกจากนี้ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ยังมีคุณสมบัติสามารถแบ่งตัวเองได้อย่างอิสระ ดังนั้นในขั้นตอนการแบ่งไซโตพลาสซึมของกระบวนการแบ่งเซลล์ จะมีการแบ่งจำนวนไมโทคอนเดรีย หรือคลอโรพลาสต์อย่างไม่เป็นแบบแผนที่แน่นอน ในสิ่งมีชีวิตพวกยูคาริโอต การถ่ายทอดยีนที่อยู่นอกนิวเคลียส มักผ่านไปทางไซโตพลาสซึมของไข่ ส่วนสเปิร์ม หรือละอองเรณูมักมีถ่ายทอดยีนดังกล่าวได้น้อยมาก เพราะมีส่วนของไซโตพลาสซึมเพียงเล็กน้อยเท่านั้น

2. เอนโดซิมไบออนต์ (endosymbiont)

ภายในไซโตพลาสซึมของสิ่งมีชีวิตบางชนิดอาจมีชิ้นส่วนหนึ่ง ที่เรียกว่า พาทิเคิล (partical) ซึ่งเป็นส่วนประกอบที่เพิ่มขึ้นจากส่วนประกอบปกติของเซลล์สิ่งมีชีวิต พาทิเคิลสามารถถ่ายทอดไปสู่เซลล์ใหม่ได้ทางไซโตพลาสซึม คล้ายกับพวกไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ แต่ต่างกันที่พาทิเคิล อาจมีหรือไม่มีบทบาทต่อการดำรงชีวิตของเซลล์ ในขณะที่ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ เป็นสิ่งที่จำเป็นต่อการอยู่รอดของเซลล์ แต่อย่างไรก็ตามพาทิเคิล หรือเอนโดซิมไบออนต์ของสิ่งมีชีวิตบางสายพันธุ์อาจเป็นพิษกับโฮสต์เซลล์ เช่น พาทิเคิลที่อยู่ในพารามีเซียม ซึ่งมีชื่อเรียกว่า แคปปา (κ)

พารามีเซียมที่มีแคปปาอยู่ในไซโตพลาสซึม จะแสดงลักษณะฟีโนไทป์เป็นตัวฆ่า (killer) เนื่องจากสามารถสร้างสารพิษที่มีชื่อว่า พารามีซิน (paramecin) ซึ่งเป็นอันตราย

ยมดังกล่าวจะมีฟิโนไทป์เป็นตัวฆ่า
เสมอไป ทั้งนี้จำเป็นต้องขึ้นอยู่กับองค์ประกอบทางจีโนไทป์ที่อยู่ภายในนิวเคลียสของเซลล์
พารามีเซียมด้วย

องค์ประกอบทางจีโนไทป์ที่อยู่ภายในนิวเคลียสของเซลล์ เช่น ถ้าแคปปาอยู่ภายใน
เซลล์พารามีเซียมที่มีจีโนไทป์ KK หรือ Kk เซลล์พารามีเซียมจะสามารถแสดงลักษณะ ฟิโน-
ไทป์เป็นตัวฆ่าได้ ในขณะที่ถ้าแคปปาอยู่ภายในเซลล์พารามีเซียมที่มีจีโนไทป์ kk เซลล์พารามี
เซียมจะแสดงลักษณะฟิโนไทป์ที่ไวต่อสารพิษพารามีซิน และตายได้

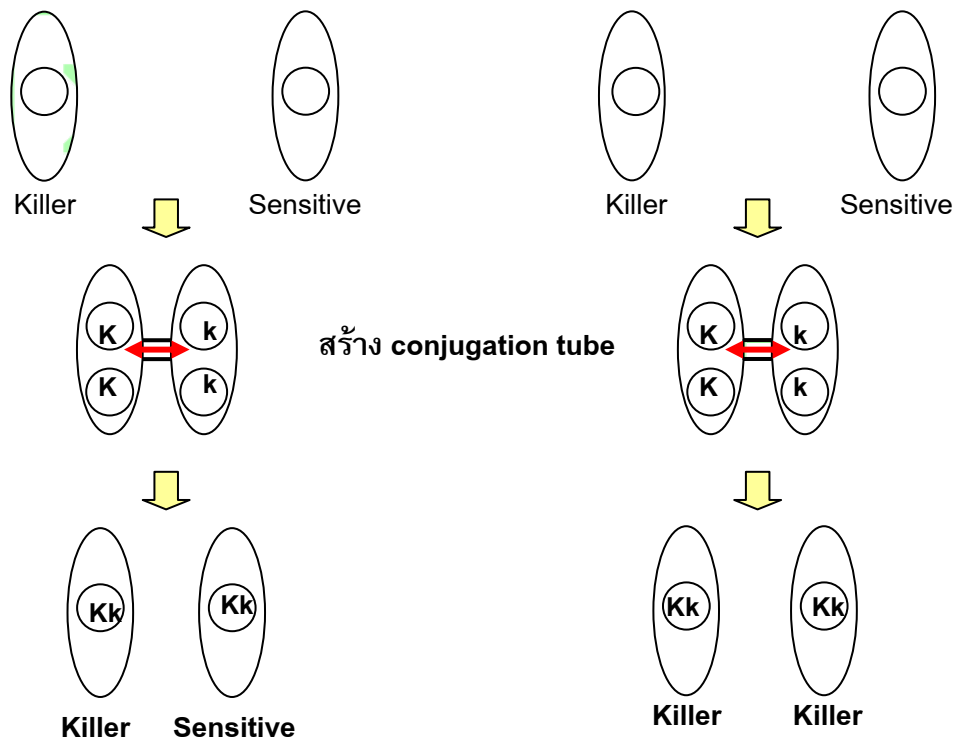
การสืบพันธุ์ของพารามีเซียม

การสืบพันธุ์ของพารามีเซียมเป็นแบบไม่อาศัยเพศ คือ มีการแบ่งเซลล์ออกเป็นสอง
เซลล์ ซึ่งแต่ละเซลล์มีสารพันธุกรรมเหมือนเซลล์เริ่มต้นทุกประการ เรียกกระบวนการแบ่ง
เซลล์แบบนี้ว่า ไบนารี ฟิสชั่น ดังนั้นพารามีเซียมทั้งหมดจึงมีจีโนไทป์เหมือนกันทุกเซลล์ แต่
อย่างไรก็ดีพารามีเซียมยังมีการสืบพันธุ์อีกแบบที่คล้ายกับการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ แต่ไม่มี
กระบวนการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส และการปฏิสนธิเหมือนในการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ ซึ่ง
การสืบพันธุ์แบบดังกล่าวพารามีเซียมสามารถถ่ายทอดสารพันธุกรรม และไซโตพลาสซึม จาก
เซลล์หนึ่งไปอีกเซลล์หนึ่งได้ โดยการสร้างท่อเชื่อมระหว่างพารามีเซียมทั้งสองเซลล์ ซึ่งท่อ
ดังกล่าวมีชื่อว่าท่อคอนจูเกชัน (conjugation tube)

ระยะเวลาการถ่ายทอดสารพันธุกรรม และไซโตพลาสซึม จากพารามีเซียมเซลล์
หนึ่งไปอีกเซลล์หนึ่ง โดยผ่านทางท่อคอนจูเกชัน สามารถแบ่งออกได้ ดังนี้ (รูปที่ 3.10)

- ระยะเวลานั้น: มีการแลกเปลี่ยนเฉพาะนิวเคลียสระหว่างพารามีเซียมทั้งสองเซลล์
(แลกเปลี่ยนเฉพาะส่วนที่เป็นจีโนไทป์) (รูปที่ 3.10 ก)

- ระยะเวลานาน: มีการแลกเปลี่ยนทั้งนิวเคลียส และไซโตพลาสซึม (แลกเปลี่ยน
ส่วนที่เป็นจีโนไทป์ และมีการถ่ายทอดแคปปาเกิดขึ้น ณ ระยะเวลาสั้น) (รูปที่ 3.10 ข) ดังนั้น
การเกิดคอนจูเกชันระหว่างเซลล์ที่มีจีโนไทป์ KK ซึ่งมีแคปปากับ kk ซึ่งไม่มีแคปปาโดยใช้
ระยะเวลานาน ส่งผลให้เซลล์ทั้งสองมีการแลกเปลี่ยนนิวเคลียสซึ่งกันและกัน ทำให้เซลล์ทั้ง
สองมีจีโนไทป์ Kk หลังจากนั้นมีการถ่ายทอดแคปปาที่อยู่ภายในไซโตพลาสซึมจากเซลล์หนึ่ง
ไปสู่อีกเซลล์หนึ่งทาง โดยผ่านทางท่อคอนจูเกชัน ทำให้เซลล์ใหม่ที่มีจีโนไทป์ Kk มีแคปปา และ
กลายเป็นมีสมบัติเป็นตัวฆ่าไปด้วย



รูปที่ 3.10 ระยะเวลาการถ่ายทอดสารพันธุกรรม และไซโตพลาสซึม จากพารามีเซียมตัวหนึ่ง ไปอีกตัวหนึ่ง โดยผ่านทางท่อคอนจูเกชัน (ก) ระยะเวลาสั้น (ข) ระยะเวลาาน

พารามีเซียมที่มีสมบัติเป็นตัวฆ่าอยู่ปนกับพารามีเซียมที่ไวต่อสารพารามีซิน สามารถแบ่งออกได้เป็น 2 กรณี

- อยู่ปนกัน และไม่มีการสร้างท่อคอนจูเกชัน พารามีเซียมที่มีสมบัติเป็นตัวฆ่า (จีโนไทป์ KK, Kk และมีแคปปา) จะสร้างสารพิษที่เป็นอันตรายต่อพารามีเซียมที่ไวต่อสารพิษนี้ ทำให้พารามีเซียมที่ไวต่อสารพิษนี้ตาย

- อยู่ปนกัน และมีการสร้างท่อคอนจูเกชัน พารามีเซียมทั้งสองจะมีการถ่ายทอดสารพันธุกรรม และไซโตพลาสซึม (ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับระยะเวลา) โดยผ่านทางท่อคอนจูเกชัน ทำให้พารามีเซียมที่เคยไวต่อสารพิษกลายเป็นสายพันธุ์ที่มีสมบัติเป็นตัวฆ่า พารามีเซียมนี้จึงไม่ตาย

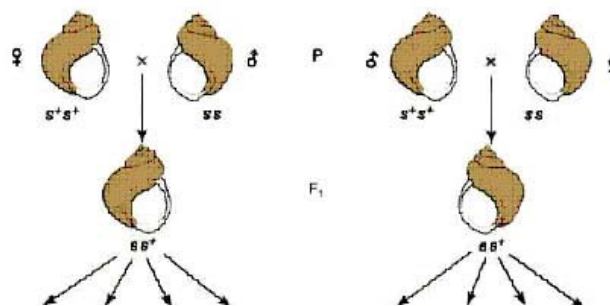
สรุปความสัมพันธ์ระหว่างฟีโนไทป์ และแคปปา

Genotype	Kappa	Phenotype
KK or Kk	kappa	killer
KK or Kk	no kappa	sensitive (death)
kk	no kappa	sensitive (death)
kk	kappa	Sensitive (death)

3. ลักษณะกรรมพันธุ์ที่เกิดจากผลกระทบของแม่ (maternal effect)

ส่วนใหญ่ลักษณะกรรมพันธุ์ที่ควบคุมโดยยีนที่อยู่นอกนิวเคลียส จะสามารถถ่ายทอดผ่านทางไซโทพลาสซึม และสามารถแสดงออกได้ทุกชั่วรุ่น แต่พบว่ามีลักษณะกรรมพันธุ์บางอย่างที่ควบคุมโดยยีนที่อยู่ในนิวเคลียส แต่การแสดงออกของยีนนั้นได้รับผลกระทบจากสารบางอย่างที่อยู่ในไซโทพลาสซึมที่ได้จากแม่ ซึ่งทำให้ยีนดังกล่าวไม่สามารถแสดงออกในบางรุ่น แต่จะมีการแสดงออกได้อีกครั้ง เมื่อพ้นจากอิทธิพลของไซพลาสซึมที่ได้จากแม่ เช่น ลักษณะทิศทางของรอยขีดเปลือกหอยสายพันธุ์ *Limnea peregra*

ปกติจะมีการผสมพันธุ์ข้าม (ตัวผู้ × ตัวเมีย) แต่หอยสายพันธุ์ *Limnea peregra* ก็สามารถผสมพันธุ์ตัวเองได้ด้วย (รูปที่ 3.11)




รูปที่ 3.11 การผสมพันธุ์ข้าม และการผสมตัวเองของหอยสายพันธุ์ *Limnea peregra* (แหล่งที่มา:

<http://nitro.biosci.arizona.edu/courses/EEB3202004/Lecture23/pics/snail.jpeg>)

ตัวอย่างการถ่ายทอดลักษณะกรรมพันธุ์ของรอยขีดเปลือกหอย (*Limnea peregra*) ที่เกิดจากผลกระทบของไซโทพลาสซึมของแม่ (รูปที่ 3.12)

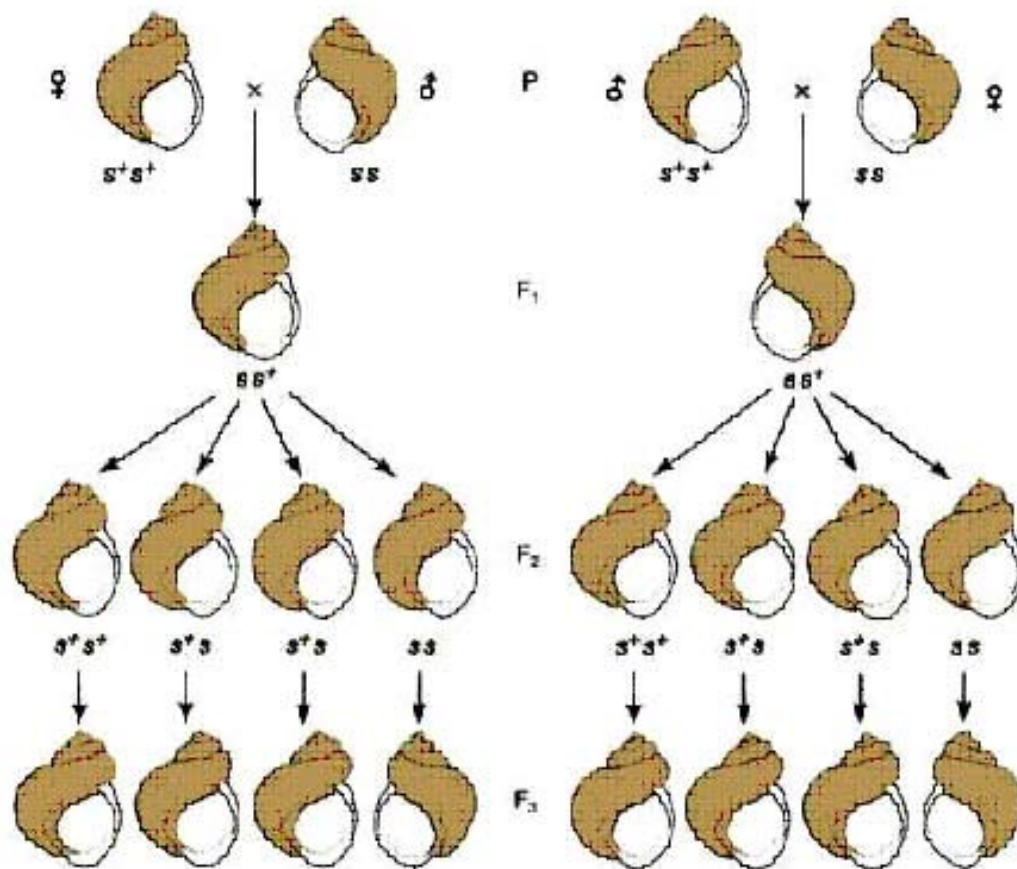
ลักษณะทิศทางของรอยขีดเปลือกหอย (*Limnea peregra*)



- เปลือกหอยวนขวา หรือตามเข็มนาฬิกา คুমโดยยีนเด่น (s+)
- เปลือกหอยวนซ้าย หรือทวนเข็มนาฬิกา คุมโดยยีนด้อย (s)

กรณีที่ 1 การผสมระหว่างตัวเมียจีโนไทป์ s^+s^+ ซึ่งมีเปลือกหอยวนขวา และตัวผู้ ss ซึ่งมีเปลือกหอยวนซ้าย จะได้ลูกรุ่น F_1 มีจีโนไทป์ s^+s ทั้งหมด และเมื่อรุ่นลูก F_1 ผสมตัวเอง จะได้ลูกรุ่น F_2 มีจีโนไทป์ s^+s^+ s^+s และ ss แต่ทั้งหมดมีเปลือกหอยวนขวาเหมือนกับตัวแม่ เนื่องจากอิทธิพลของสารในไซโทพลาสซึมของไข่ที่สร้างจากรุ่นแม่ยังคงค้างอยู่ในลูกรุ่น F_1 ดังนั้นจึงส่งผลต่อลูกรุ่น F_2 ด้วย แต่เมื่อรุ่น F_2 ผสมตัวเองจะได้ลูกรุ่น F_3 ที่มีการวนของเปลือกหอยเป็นไปตามจีโนไทป์ (รูปที่ 3.12 ก)

กรณีที่ 2 การผสมระหว่างตัวเมียจีโนไทป์ ss ซึ่งมีเปลือกหอยวนซ้าย และตัวผู้ s^+s^+ ซึ่งมีเปลือกหอยวนขวา จะได้ลูกรุ่น F_1 มีจีโนไทป์ s^+s ทั้งหมด แต่มีเปลือกหอยทั้งหมดวนซ้ายเหมือนตัวแม่ เนื่องจากอิทธิพลของสารในไซโทพลาสซึมของไข่ที่สร้างจากรุ่นแม่ยังคงค้างอยู่ในลูกรุ่น F_1 และเมื่อรุ่นลูก F_1 ผสมตัวเอง จะได้ลูกรุ่น F_2 มีจีโนไทป์ s^+s^+ s^+s และ ss แต่ทั้งหมดมีเปลือกหอยวนขวา เนื่องจากการแสดงออกของยีนด้อย (ss) จะเข้าไปชั่วคราวหนึ่ง แต่เมื่อรุ่น F_2 ผสมตัวเองจะได้ลูกรุ่น F_3 ที่มีการวนของเปลือกหอยเป็นไปตามจีโนไทป์ (รูปที่ 3.12 ข)



รูปที่ 3.11 การถ่ายทอดลักษณะกรรมพันธุ์ของรอยขีดเปลือกหอย (*Limnea peregra*) ที่เกิดจากผลกระทบบของไซโทพลาสซึมของแม่

(ก) การผสมระหว่างตัวเมียจีโนไทป์ s^+s^+ ซึ่งมีเปลือกหอยวนขวา และตัวผู้ ss ซึ่งมีเปลือกหอยวนซ้าย

(ข) การผสมระหว่างตัวเมียจีโนไทป์ ss ซึ่งมีเปลือกหอยวนซ้าย และตัวผู้ s^+s^+ ซึ่งมีเปลือกหอยวนขวา

(แหล่งที่มา:
<http://nitro.biosci.arizona.edu/courses/EEB3202004/Lecture23/pics/snail.jpeg>)

แบบฝึกหัดท้ายบท

1. การแสดงออกของฟีโนไทป์ขึ้นอยู่กับอะไร
2. พารามีเซียมจะมีฟีโนไทป์เป็นตัวฆ่าได้ จะต้องมีจีโนไทป์แบบใด และจำเป็นต้องมีแคปปา
3. ระยะเวลาขณะเกิดกระบวนการคอนจูเกชันระหว่างพารามีเซียมที่มีจีโนไทป์ KK และแคปปา กับพารามีเซียมที่มีจีโนไทป์ kk และแคปปา มีผลอย่างไร
4. เหตุใดยีนที่อยู่ในคลอโรพลาสต์ หรือไมโทคอนเดรียจึงไม่เป็นไปตามกฎของเมนเดล