

บทที่ 4 การแสดงออกของ gene นอกเหนือจากกฎของ Mendel

กฎเกณฑ์การถ่ายทอดลักษณะของสิ่งมีชีวิตที่ Mendel ค้นพบเป็นที่ยอมรับกันทั่วไป แต่ไม่ได้หมายความว่า การถ่ายทอดลักษณะของสิ่งมีชีวิตทุกชนิดจะดำเนินตามกฎดังกล่าวเสมอไป การศึกษาค้นคว้าต่อมาพบว่าลักษณะต่างๆ บางลักษณะที่ปรากฏออกมาให้เห็นนั้น เป็นผลอันเนื่องมาจากการแสดงออกร่วมกันระหว่าง gene กับสภาพแวดล้อม และ gene ส่วนมากไม่ได้แสดงออกโดดเดี่ยวในการกำหนดลักษณะใดลักษณะหนึ่ง แต่มักจะแสดงออกพร้อมกับ gene อื่นในการแสดงออกของลักษณะนั้นๆ

1. การแสดงออกแบบข่มไม่สมบูรณ์ (incomplete dominance) และการแสดงออกเท่ากัน (codominance) ของ gene แต่ละคู่

- หาก gene คู่หนึ่งแสดงการข่มสมบูรณ์ แต่อีกคู่หนึ่งแสดงการข่มไม่สมบูรณ์ อัตราส่วนของลูกชั่วรุ่นที่สองผิดไปจาก 9:3:3:1 ตัวอย่างเช่น ในมะเขือเทศมี gene อยู่สองคู่ที่เป็นอิสระกัน แต่ละคู่ควบคุมลักษณะที่ต่างกัน คือ ลักษณะความสูงของลำต้น gene D ควบคุมต้นสูง และ gene d ควบคุมลักษณะต้นเตี้ย โดย D ข่ม d อย่างสมบูรณ์ ดังนั้นมะเขือเทศที่มี Dd จะแสดงลักษณะต้นสูง ส่วน gene อีกคู่หนึ่งคือ h_1 กับ h_2 ควบคุมลักษณะขนตามลำต้น gene คู่นี้แสดงการข่มไม่สมบูรณ์ มะเขือเทศที่มี gene h_1h_1 จะไม่มีขน h_1h_2 จะมีขนสั้นและบาง และ h_2h_2 จะมีขนยาวหนาแน่น หากผสมพันธุ์ระหว่างมะเขือเทศพันธุ์แท้ที่มีลักษณะต้นสูง ไม่มีขน กับมะเขือเทศขนยาวหนาแน่น ลูกชั่วรุ่นที่หนึ่งจะมีลักษณะต้นสูง ตามลำต้นจะมีขนสั้นและบาง นำลูกชั่วรุ่นที่หนึ่งมาผสมกันเองจะได้ลูกชั่วรุ่นที่สองดังนี้คือ

พ่อ-แม่ DDh_1h_1 × ddh_2h_2

↓

ลูกชั่วรุ่นที่ 1 Ddh_1h_2

↓ ⊗

ลูกชั่วรุ่นที่ 2

male gamete	Dh_1	Dh_2	dh_1	dh_2
female gamete Dh_1	DDh_1h_1	DDh_1h_2	Ddh_1h_1	Ddh_1h_2
Dh_2	DDh_1h_2	DDh_2h_2	Ddh_1h_2	Ddh_2h_2
dh_1	Ddh_1h_1	Ddh_1h_2	ddh_1h_1	ddh_1h_2
dh_2	Ddh_1h_2	Ddh_2h_2	ddh_1h_2	ddh_2h_2

จากตารางข้างบน ลูกชั่วรุ่นที่สองจะมีลักษณะต่างๆ ในอัตราส่วนดังนี้

ต้นสูง ไม่มีขน	3/16 ส่วน
ต้นสูง ขนสั้นและบาง	6/16 ส่วน
ต้นสูง ขนยาว	3/16 ส่วน
ต้นเตี้ย ไม่มีขน	1/16 ส่วน
ต้นเตี้ย ขนสั้นและบาง	2/16 ส่วน
ต้นเตี้ย ขนยาว	1/16 ส่วน

ในวัว ลักษณะสีของขนก็แสดงการข่มไม่สมบูรณ์ คือ ลักษณะขนสีแดง มี gene R ควบคุม ลักษณะขนสีขาวมี gene r ควบคุม วัวที่มี Rr จะมีขนแดงแซมขาว (roan) ส่วนอีกลักษณะหนึ่ง คือ การมีเขา h เป็นลักษณะด้อย ถูกลักษณะไม่มีเขา H ข่ม เมื่อผสมพันธุ์ระหว่างวัวขนแดงไม่มีเขากับวัวขนขาวมีเขา ลูกชั่วรุ่นที่หนึ่งจะมีขนแดงแซมขาวไม่มีเขา ลูกชั่วรุ่นที่สองจะมีลักษณะต่างๆ ในอัตราส่วนดังนี้

ขนแดง	ไม่มีเขา	3/16 ส่วน
ขนแดงแซมขาว	ไม่มีเขา	6/16 ส่วน
ขนขาว	ไม่มีเขา	3/16 ส่วน
ขนแดง	มีเขา	1/16 ส่วน
ขนแดงแซมขาว	มีเขา	2/16 ส่วน
ขนขาว	มีเขา	1/16 ส่วน

จะเห็นได้จากตัวอย่างในมะเขือเทศและวัว การข้ามไม่สมบูรณ์ทำให้สิ่งมีชีวิตที่เป็น heterozygous เช่นพวก h_1h_2 ในมะเขือเทศมีลักษณะขนสั้นและบาง และพวก Rr ในวัวมีขนแดงแซมขาว ซึ่งสามารถแยกออกเป็นอีกพวกหนึ่งได้ ด้วยสาเหตุนี้เองทำให้อัตราส่วนของลักษณะต่างๆ ที่ปรากฏในชั่วรุ่นที่สองผิดไปจาก 9:3:3:1 คือเป็น 6:3:3:2:1:1

2 gene ทั้งสองคู่แสดงการข้ามไม่สมบูรณ์ หรือแสดงออกเท่ากัน ตัวอย่างได้แก่ในมนุษย์ หมู่เลือด ABO และหมู่เลือด MN ในมนุษย์ หมู่เลือดทั้งสองชุดนี้ถูกควบคุมโดย gene ที่เป็นอิสระต่อกัน ในหมู่เลือด ABO gene A กับ B แสดงออกเท่ากัน หากคนที่มี genotype AA จะมีหมู่เลือด A คนที่มี genotype BB จะมีหมู่เลือด B และคนที่มี genotype AB จะมีหมู่เลือด AB (ดูรายละเอียดเพิ่มเติมในบทที่ 9 ของหนังสือ) ส่วนหมู่เลือด MN gene M และ N แสดงออกเท่ากัน คนที่มี genotype MM จะมีหมู่เลือด MN หากคนที่มีหมู่เลือด AB, MN แต่งงานกับคนที่มีหมู่เลือด AB, MN ลูกที่ได้จะมีหมู่เลือดต่างๆ ในอัตราส่วนดังต่อไปนี้

AAMM	หมู่ A, M	1/16 ส่วน
AAMN	หมู่ A, MN	2/16 ส่วน
AANN	หมู่ A, N	1/16 ส่วน
ABMM	หมู่ AB, M	2/16 ส่วน
ABMN	หมู่ AB, MN	4/16 ส่วน
ABNN	หมู่ AB, N	2/16 ส่วน
BBMM	หมู่ B, M	1/16 ส่วน
BBMN	หมู่ B, MN	2/16 ส่วน
BBNN	หมู่ B, N	1/16 ส่วน

จะเห็นได้ว่า ลักษณะต่างๆ ที่แสดงออกมามีอยู่ในอัตราส่วน 1:2:1:2:4:2:1:2:1 ซึ่งแตกต่างไปจากอัตราส่วน 9:3:3:1 อัตราส่วนทาง phenotype จะเท่ากับอัตราส่วนทาง genotype พอดี

2. การแสดงออกของ gene ที่เป็นแบบ lethal effect

การที่ gene คู่ใดคู่หนึ่งแสดง lethal effect โดยทำให้สิ่งมีชีวิตที่อยู่ในสภาพ homozygous ใน lethal gene ตาย ซึ่งเป็นเหตุให้อัตราส่วนของลูกผิดไป ตัวอย่างเช่น ในข้าวโพด ลักษณะต้นสูงถูกควบคุมด้วย gene D ลักษณะต้นเตี้ยถูกควบคุมด้วย gene d โดย gene D ข่ม d นอกจากลักษณะความสูงยังมีลักษณะสีข้าว ซึ่งถูกควบคุมด้วย gene a ส่วนต้นสีเขียวถูกควบคุมด้วย gene A และข่ม a ต้นข้าวโพดที่เป็น homozygous aa จะตายตั้งแต่ระยะที่เป็นต้นกล้าเพราะไม่สามารถสังเคราะห์แสงได้ หากผสมระหว่างข้าวโพดต้นสูงสีเขียวที่เป็น heterozygous ใน gene ทั้งสองคู่ คือ DdAa ลูกที่ได้จะมีอยู่ในอัตราส่วนดังนี้

DDAA	ต้นสูง สีเขียว	1 ส่วน
DDAa	ต้นสูง สีเขียว	2 ส่วน
DDaa	ต้นสูง สีขาว	1 ส่วน (ตาย)
DdAA	ต้นสูง สีเขียว	2 ส่วน
DdAa	ต้นสูง สีเขียว	4 ส่วน
Ddaa	ต้นสูง สีขาว	2 ส่วน (ตาย)
ddAA	ต้นเตี้ย สีเขียว	1 ส่วน
ddAa	ต้นเตี้ย สีเขียว	2 ส่วน
ddaa	ต้นเตี้ย สีขาว	1 ส่วน (ตาย)

ดังนั้น จะเหลือพวกต้นสูงสีเขียว 9 ส่วน และต้นเตี้ยสีเขียว 3 ส่วน ส่วนพวกต้นสูงสีขาว 3 ส่วน และต้นเตี้ยสีขาว 1 ส่วน จะตายในระยะต้นกล้า ซึ่งทำให้อัตราส่วนผิดไปจาก 9:3:3:1

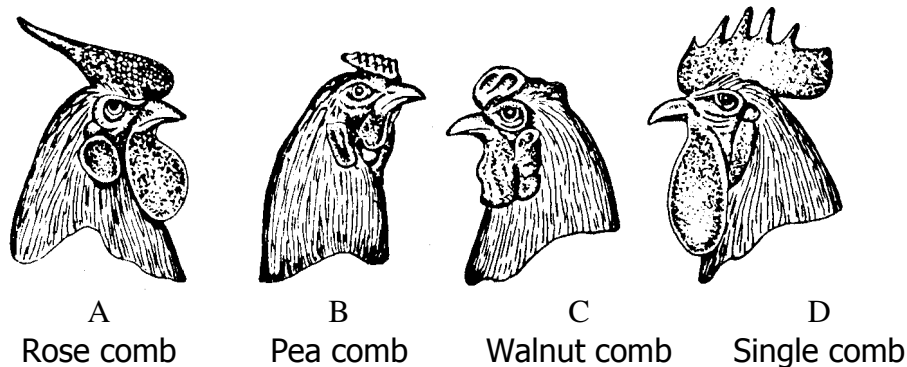
3. Gene Interaction การแสดงออกร่วมกันของ gene สองคู่ต่อลักษณะเดียว

ลักษณะหนึ่งๆ ที่ปรากฏนั้นเป็นผลเนื่องมาจากปฏิกริยาร่วม (interaction) ระหว่าง gene หลายคู่ ทั้งนี้ก็เพราะลักษณะต่างๆ ของสิ่งมีชีวิตต้องผ่านการพัฒนา (development) โดยอาศัยขั้นตอนที่ซับซ้อนของปฏิกริยาและปฏิกริยาร่วมต่างๆ จำนวนมาก และ gene ต่างๆ เป็นตัวควบคุมขั้นตอนต่างๆ ดังกล่าวนี้

ปฏิกริยาของ gene ที่แสดงออกร่วมกันมีหลายแบบ เช่น gene หลายคู่แสดงออกร่วมกันต่อลักษณะเดียว หรือ gene คู่หนึ่งอาจระงับ (inhibit) ไม่ให้ gene คู่อื่นแสดงออก บาง gene เมื่อปรากฏอยู่กับ gene คู่อื่นมีผลให้ gene คู่หนึ่งแสดงลักษณะออกไปในทางตรงกันข้าม ปฏิกริยาดังกล่าวนี้ทำให้อัตราส่วนทางพันธุกรรมของลูกชั่วรุ่นที่ 2 ผันแปรไป

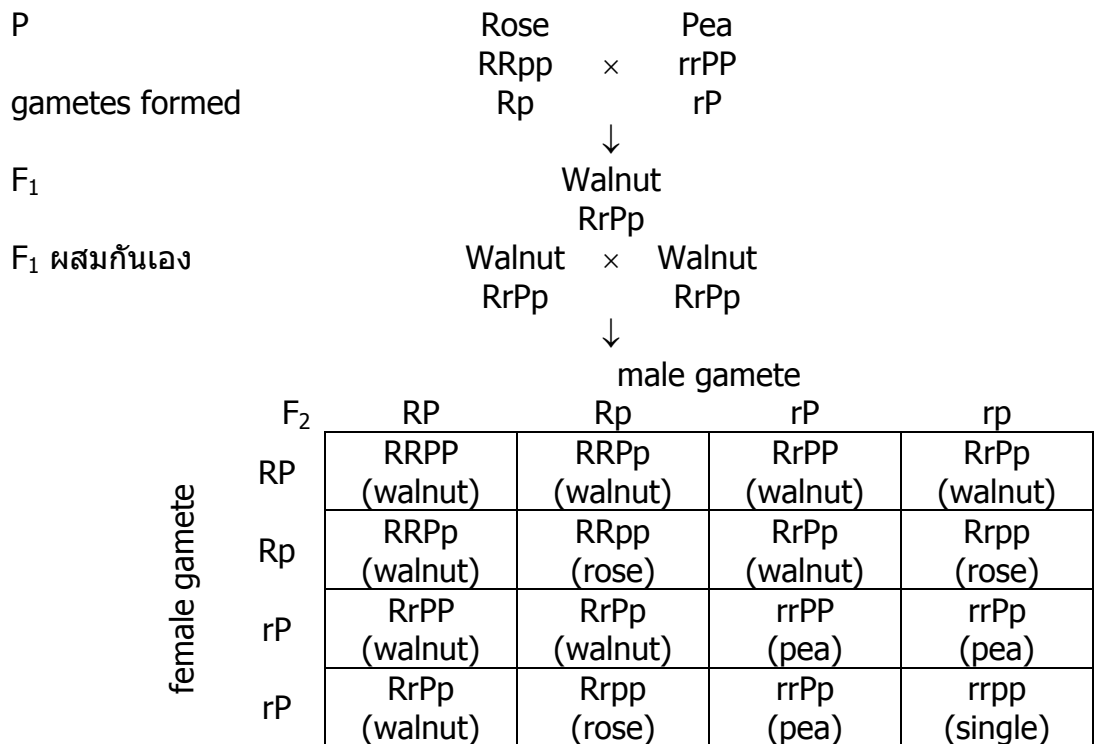
การแสดงออกร่วมกันของ gene แบ่งออกดังนี้

3.1 Atavism หรือ Reversion หรือ Novel phenotype



ภาพที่ 4-1 หงอนไก่ลักษณะต่างๆ 4 แบบ

การแสดงออกร่วมกันของ gene สองคู่ต่อลักษณะหนึ่งๆ เช่น gene A แสดงลักษณะ A และ gene B แสดงลักษณะ B หากสิ่งมีชีวิตมีทั้ง gene A และ B อยู่ด้วยกัน สิ่งมีชีวิตดังกล่าวจะมีลักษณะใหม่ (novel genotype) คือลักษณะ C ปรากฏออกมา ตัวอย่างที่เห็นได้ชัดเจน คือ ลักษณะของหงอนไก่ (ดูภาพที่ 4-1) gene R ควบคุมลักษณะหงอนแบบ Rose, gene P ควบคุมลักษณะหงอนแบบ Pea, เมื่อ gene R และ gene P อยู่ด้วยกันปรากฏว่าไก่มีหงอนแบบ walnut ซึ่งเป็นลักษณะใหม่ปรากฏออกมา



Summary : 9/16 walnut, 3/16 rose, 3/16 pea, 1/16 single

การผสมระหว่างไก่ที่มีหงอนแบบ rose กับ pea แสดงให้เห็นถึงการถ่ายทอดลักษณะแบบ atavism

จากการทดลองของ Bateson และ Punnett พบว่า gene R และ P ต่างก็เป็น Dominant และแสดงการข่ม gene r และ p ซึ่งนำลักษณะหงอนแบบ single ดังนั้น ไก่ที่มีหงอนแบบ single จึงมี genotype เป็น rrpp ไก่ที่มีหงอนแบบ rose อาจมี genotype เป็น RRpp หรือ Rrpp ไก่ที่มีหงอนแบบ pea อาจมี genotype เป็น rrPP หรือ rrPp เมื่อผสมไก่พันธุ์แท้ที่มีลักษณะหงอนแบบ rose กับ pea ลูกชั่วรุ่นที่ 1 จะมีลักษณะหงอนแบบ walnut ลูกชั่วรุ่นที่ 2 ประกอบด้วย walnut 9 ส่วน rose 3 ส่วน pea 3 ส่วน และ single 1 ส่วน ดังตารางข้างบน

จะเห็นได้ว่า ปฏิกริยาของ gene แบบ atavism หรือ reversion นั้น มีการถ่ายทอดลักษณะเป็นไปตามกฎ Independent Assortment โดยมี gene ที่เป็นอิสระกัน 2 คู่ ลูกชั่วรุ่นที่สองมีอัตราส่วน 9:3:3:1 แต่ atavism หรือ reversion นั้นมีความแตกต่างในด้านลักษณะที่ปรากฏออกมาใหม่ในลูกชั่วรุ่นที่ 1 และ 2 คือ ในลูกชั่วรุ่นที่ 1 ไก่จะมีหงอนแบบ walnut ซึ่งเป็นผลเนื่องมาจากปฏิกริยาของ gene P และ R ซึ่งอยู่ร่วมกัน. ในลูกชั่วรุ่นที่สองไก่ยังมีลักษณะหงอนแบบ walnut 9 ส่วน ซึ่งเกิดจาก dominant gene 2 ตัว คือ P และ R และหงอนแบบ single 1 ส่วน ซึ่งเป็นลักษณะที่เกิดจาก gene ที่เป็น recessive 2 คู่ คือ ppr

3.2 Complementary หรือ Duplicate-Recessive Epistasis

gene 2 คู่ที่เป็นอิสระต่อกันอาจมีปฏิกริยาร่วมกันในการแสดงออกของลักษณะหนึ่ง โดยที่ dominant gene ตัวใดตัวหนึ่งไม่สามารถแสดงออกโดยตัวของมันเอง นอกเสียจากว่า dominant gene ทั้งสองตัวมาอยู่ร่วมกัน gene ทั้งสองคู่นี้แสดงอิทธิพลเป็นแบบ complementary. dominant gene แต่ละตัวช่วยกันแสดงออกต่อลักษณะหนึ่ง หาก gene คู่ใดคู่หนึ่งหรือทั้งสองคู่เป็น recessive ก็จะไม่แสดงลักษณะตรงข้ามออกมา

การแสดงปฏิกริยาของ gene ดังกล่าวอาจอธิบายได้ในอีกแง่หนึ่งในรูปของ epistasis ความหมายของคำว่า epistasis คือ การข่มกันระหว่าง gene สองตัวซึ่งไม่ได้เป็นคู่กัน และมีผลในการแสดงออกของลักษณะที่ gene สองตัวนั้นควบคุมอยู่ การแสดงออกของ gene ตัวหนึ่งมี

ผลให้ gene อีกตัวหนึ่งที่ไม่ได้เป็นคู่กันไม่สามารถแสดงออก ดังนั้น gene ที่สามารถข่มไม่ให้ gene ตัวอื่นแสดงออก เรียกว่า epistatic gene และ gene ตัวที่ถูกข่มไม่ให้แสดงออก เรียกว่า hypostatic gene. epistatic gene อาจจะเป็น dominant หรือ recessive ก็ได้ สมมติว่า ลักษณะหนึ่งถูกควบคุมโดย gene 2 คู่ คู่แรก คือ A กับ a คู่ที่สอง คือ B กับ b. epistasis อาจเกิดขึ้นได้ดังนี้ คือ

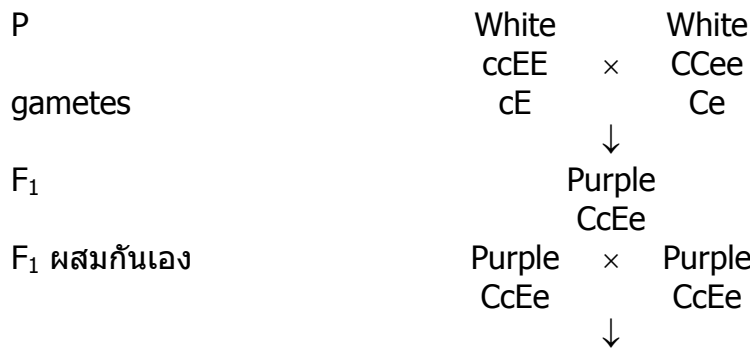
หาก gene A เป็น epistatic gene โดย B และ b เป็น hypostatic gene. A จะสามารถข่ม B กับ b ไม่ให้แสดงออก ในทางกลับกัน หาก B เป็น epistatic gene โดย A และ a เป็น hypostatic gene. B ก็จะข่ม A และ a ไม่ให้แสดงออก

การแสดง epistasis แบบที่กล่าวมานี้ เป็นแบบ dominant epistasis แต่ถ้าหาก aa แสดงการข่มข้าม B และ b หรือ bb แสดงการข่มข้าม A หรือ a การแสดงออกดังกล่าวเรียกว่า recessive epistasis

ในทำนองเดียวกัน aa และ bb อาจแสดงเป็น epistatic gene พร้อมกัน คือ aa ข่มข้าม B และ b และ bb ข่มข้าม A และ a ดังนั้นเมื่อ aa หรือ bb ปรากฏอยู่ใน genotype ใด จะสามารถข่มไม่ให้ hypostatic gene แสดงออก การที่ทั้ง aa และ bb เป็น epistatic นี้ เรียกว่า duplicate recessive epistasis

จะเห็นได้ว่าปฏิกริยาของ gene ที่แสดงออกต่อลักษณะหนึ่งสามารถอธิบายได้สองแบบ คือ dominant gene สองตัว ช่วยกันแสดงออกแบบ complementary หรือ genotype ที่เป็น recessive (aa หรือ bb) แสดงการข่มข้ามหรือระงับการแสดงออกของ gene ที่ไม่ได้เป็นคู่ของมันไม่ให้แสดงออก หรือเป็นปฏิกริยาแบบ recessive epistasis

ตัวอย่างการแสดงออกร่วมกันของ gene 2 คู่ต่อหนึ่งลักษณะนี้พบในพืชและสัตว์หลายชนิด เช่นลักษณะสีของดอกถั่ว sweetpea ซึ่งมีลักษณะคล้ายถั่วลันเตา เมื่อผสมระหว่างถั่วพันธุ์แท้ดอกสีขาว 2 พันธุ์ ปรากฏว่าลูกชั่วรุ่นที่หนึ่งมีดอกสีม่วง เมื่อผสมระหว่างลูกชั่วรุ่นที่ 1 ดอกสีม่วง ได้ลูกชั่วรุ่นที่ 2 ปรากฏว่ามีพวกดอกสีม่วง 9 ส่วน (ภาพที่ 1) จากอัตราส่วนดังกล่าวนี้แสดงว่ามี gene 2 คู่ ควบคุมลักษณะสีของดอก gene C ควบคุมการสร้างเม็ดสี และ gene E เป็นตัวทำให้เม็ดสีเกิดเป็นสีม่วง พืชที่มี gene cc ไม่สามารถสร้างเม็ดสีได้ และพืชที่มี ee อยู่ก็ไม่สามารถทำให้เม็ดสีเป็นสีม่วงได้ ดังนั้น พวกที่มีดอกสีม่วงจึงต้องมี gene C และ E อยู่ด้วยกัน ดังปรากฏในลูกชั่วรุ่นที่ 1 ซึ่งมี genotype CcEe และในชั่วรุ่นที่ 2 ซึ่งมี 9 ส่วน ส่วนลูกชั่วรุ่นที่ 2 นี้ 7 ส่วนเป็นพวกที่มี gene C หรือ E เพียงตัวใดตัวหนึ่ง หรือเป็นพวกที่ไม่มี gene C หรือ E เลย พวกนี้จะมีดอกสีขาว



F ₂		male gamete			
		CE	Ce	cE	ce
female gamete	CE	CCEE (Purple)	CCEe (Purple)	CcEE (Purple)	CcEe (Purple)
	Ce	CCEe (Purple)	CCee (White)	CcEe (Purple)	Ccee (White)
	cE	CcEE (Purple)	CcEe (Purple)	ccEE (White)	ccEe (White)
	ce	CcEe (Purple)	Ccee (White)	ccEe (White)	ccee (White)

Phenotype : 9/16 Purple, 7/16 White

ปฏิกิริยาของ gene แบบ complementary ที่ควบคุมสีของดอกถั่ว

จากตัวอย่างในถั่ว sweet pea นี้ อาจอธิบายในแง่ของ duplicate recessive epistasis คือ ลูกชั่วรุ่นที่ 2 ที่มี gene cc หรือ ee อยู่ นั้นจะมีดอกสีขาว ทั้งนี้ก็เพราะ cc ข่มไม่ให้ E แสดงออก และ ee ก็ข่มไม่ให้ C แสดงออก ส่วนพวกที่ไม่มีทั้ง cc และ ee นั้นจะมีดอกสีม่วง ทั้งนี้เพราะไม่ถูกข่มโดย recessive gene cc หรือ ee

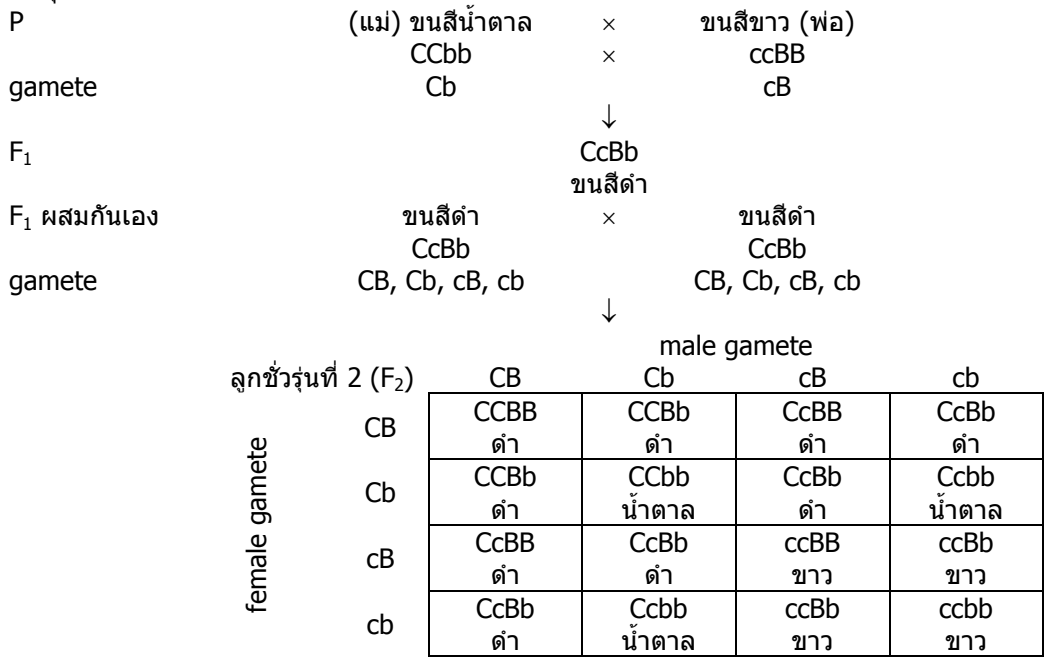
3.3 Supplementary หรือ Recessive Epistasis

ปฏิกิริยาระหว่าง gene 2 คู่ที่แสดงออกต่อลักษณะเดียวกันโดยที่ dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 1 สามารถแสดงออกโดยไม่อาศัย dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 2 ไม่ว่า dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 2 จะปรากฏอยู่หรือไม่ แต่ dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 2 จะแสดงออกก็ต่อเมื่อมี dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 1 อยู่ด้วย สมมติให้ A เป็น dominant ของ gene คู่ที่ 1 และ B เป็น dominant ของ gene คู่ที่ 2. A สามารถแสดงลักษณะออกมาได้ไม่ว่า gene คู่ที่ 2 จะมี B หรือ b แต่ B หรือ b จะแสดงลักษณะออกมาก็ต่อเมื่อมี A อยู่เท่านั้น หากมี aa อยู่ B หรือ b จะไม่แสดงลักษณะออกมา หรืออาจอธิบายในแง่ epistasis คือ เฉพาะ aa เท่านั้นที่สามารถข่มข้ามไม่ให้ B หรือ b แสดงออก จึงเรียก epistasis นี้ว่า recessive epistasis

พันธุกรรมลักษณะสีของขนในหนูตะเภาแสดงเป็นแบบ supplementary. gene B ควบคุมลักษณะขนสีดำ b ควบคุมลักษณะขนสีน้ำตาล gene C เกี่ยวข้องกับการสร้างเม็ดสี melanin หากมี gene cc หนูตะเภาจะไม่สามารถสร้าง melanin ได้ หนูตะเภาจะมีขนสีขาว ตาสีชมพู ซึ่งเป็นลักษณะเผือก (albino) melanin เป็นเม็ดสีต้นกำเนิด เมื่อสร้างเม็ดสีขึ้นมาแล้วเม็ดสีจะเป็นสีดำหรือสีน้ำตาลก็ต้องอาศัย gene B หรือ b เป็นตัวควบคุม จะเห็นได้ว่าหากหนูตะเภาที่มี gene cc ไม่สามารถสร้างเม็ดสี melanin หนูที่มี gene B หรือ b ก็ไม่สามารถมีขนสีดำหรือสีน้ำตาลได้ แต่จะมีขนสีขาวเท่านั้น

จะเห็นได้ว่า dominant gene ของ gene ตำแหน่งที่ 1 คือ gene C จะแสดงออกโดยการสร้างเม็ดสี melanin ไม่ว่าจะมีย dominant gene B ของ gene ตำแหน่งที่ 2 ปรากฏอยู่หรือไม่ แต่ dominant gene B จะแสดงลักษณะสีดำออกมาก็ต่อเมื่อมี gene C อยู่ หากมี cc

อยู่จะไม่แสดงลักษณะสีดำออกมา ดังนั้นหนูจึงมีขนสีขาวหรือเผือก ตัวอย่างในการผสมหนูขนสีน้ำตาล CCbb กับหนูขนสีขาว ccBB ลูกชั่วรุ่นที่ 1 จะมี genotype เป็น CcBb มีขนสีดำ และลูกชั่วรุ่นที่ 2 จะมีขนสีดำ 9 ส่วน ขนสีน้ำตาล 3 ส่วน และขนสีขาว 4 ส่วน ดังนี้

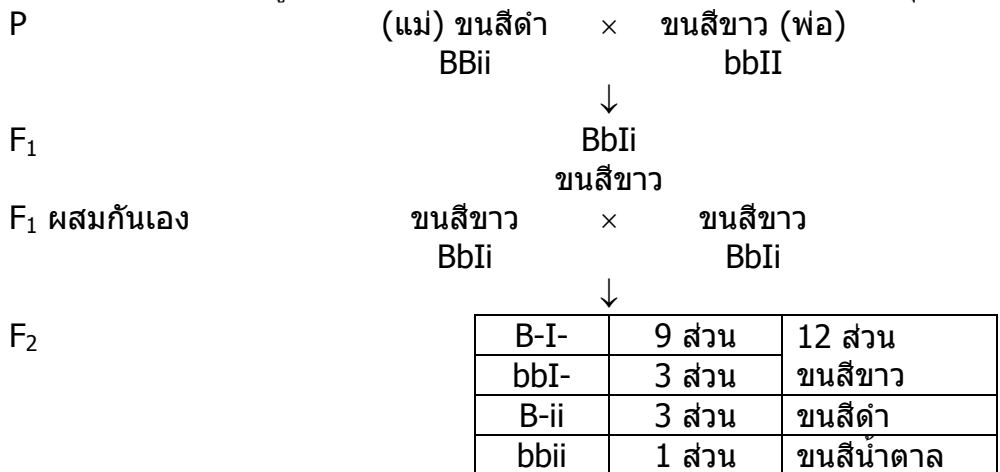


phenotype : ขนสีดำ 9 ส่วน ขนสีน้ำตาล 3 ส่วน และขนสีขาว 4 ส่วน

3.4 Dominant Epistasis (12:3:1)

การข่มข้ามหรือ epistasis ที่เกิดจาก dominant gene เรียกว่า dominant epistasis เฉพาะ dominant gene ตัวเดียวเท่านั้นที่แสดงการข่มข้ามไม่ให้ dominant หรือ recessive ของ gene อีกคู่หนึ่งแสดงออก ตัวอย่างเช่น A สามารถข่มข้าม B หรือ b ซึ่งเป็น gene อีกคู่หนึ่งได้ แต่ a ไม่สามารถข่มข้าม B หรือ b ได้ ดังตัวอย่างต่อไปนี้

ลักษณะสีขนของสุนัขมี gene เกี่ยวข้อง 2 คู่ คือ B นำลักษณะขนสีดำ b นำลักษณะขนสีน้ำตาล gene อีกคู่หนึ่งที่เกี่ยวข้องคือ I ซึ่งเป็น gene ที่ไม่สามารถสังเคราะห์เม็ดสีให้แก่ขนได้ , i เป็น gene ที่สังเคราะห์เม็ดสี . I ข่ม i ตามปกติ . การข่มข้ามระหว่าง gene 2 คู่เกิดขึ้นโดย I ข่มไม่ให้ B หรือ b แสดงลักษณะสีดำหรือน้ำตาลออกมา ทั้งนี้ก็เพราะ I ไม่สามารถสร้างเม็ดสีได้ ดังนั้น gene I เมื่อปรากฏอยู่กับ B หรือ b ทำให้ขนของสุนัขมีสีขาว แต่ ii นั้นสามารถสร้างเม็ดสีได้ เมื่อปรากฏอยู่ร่วมกับ B เม็ดสีที่ ii สร้างขึ้นก็จะเปลี่ยนเป็นสีดำ เป็นผลให้สุนัขมีขนสีดำ และเมื่อ ii อยู่ร่วมกับ bb ก็จะมีขนสีน้ำตาล ดังการผสมระหว่างสุนัขสีดำกับสีขาว



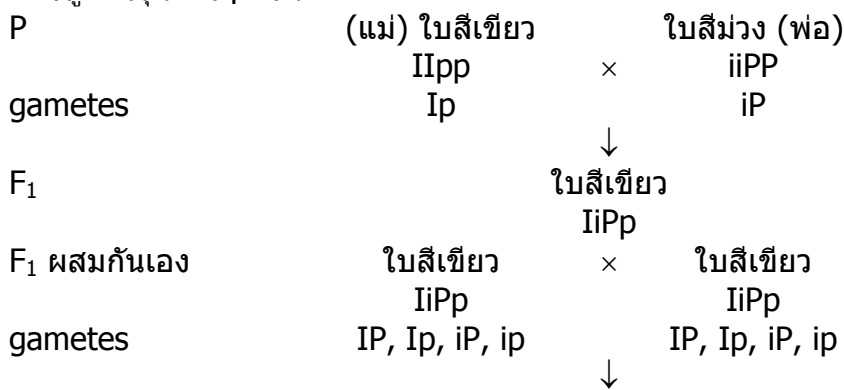
อัตราส่วนของลูกชั่วรุ่นที่ 2 ขนสีขาว : ขนสีดำ : ขนสีน้ำตาล = 12:3:1

3.5 Inhibitory factor or dominant recessive epistasis (13:3)

การแสดงออกของลักษณะบางอย่างในสิ่งมีชีวิตอาจมีความซับซ้อนมากขึ้น แม้ว่าลักษณะดังกล่าวจะถูกควบคุมโดย gene เพียง 2 คู่ก็ตาม ปฏิกริยาระหว่าง gene 2 คู่นี้ต่างฝ่ายต่างข่มข้ามกัน (epistasis) หรือต่างฝ่ายต่างระงับการแสดงออก (inhibit) ของ gene ที่ไม่ได้เป็นคู่ของมัน สมมติว่าลักษณะหนึ่งถูกควบคุมโดย gene 2 คู่ คู่ที่ 1 คือ A และ a คู่ที่ 2 คือ B และ b

A ซึ่งเป็น dominant ของ gene คู่ที่ 1 สามารถระงับหรือข่มข้าม B และ b ซึ่งเป็น gene คู่ที่ 2 ไม่ให้แสดงลักษณะออกมา และขณะเดียวกัน bb ซึ่งเป็น recessive ของ gene คู่ที่ 2 ก็สามารถระงับหรือข่มข้าม A และ a ไม่ให้แสดงลักษณะออกมา ดังนั้น phenotype ต่างๆ ของลูกชั่วรุ่นที่ 2 คือ A-B- , A-bb และ aabb จะมีลักษณะเหมือนกัน ส่วน aaB- นั้น มีลักษณะแตกต่างไปจาก 3 พวกแรก การที่ dominant gene คู่ที่ 1 ข่ม gene คู่ที่ 2 และขณะเดียวกัน recessive ใน gene คู่ที่ 2 ก็ข่ม gene คู่ที่ 1 ได้นี้เรียกว่า dominant recessive epistasis

ตัวอย่างเกี่ยวกับ inhibitory factor หรือ dominant recessive epistasis นี้มีปรากฏในพืชและสัตว์หลายชนิด เช่น ข้าวโดยทั่วไปจะมีใบสีเขียว แต่บางพันธุ์มีใบสีม่วง พันธุกรรมของสีในใบข้าวนี้มี gene ควบคุมสองคู่ I และ i เกี่ยวข้องกับการสร้างเม็ดสี ฦ เป็นตัวระงับการสร้างสาร anthocyanin gene อีกคู่หนึ่งคือ P และ p เกี่ยวข้องกับสี คือ P ควบคุมการสร้างสีม่วง และ p ควบคุมการสร้างสีเขียว หากผสมระหว่างพันธุ์ใบสีเขียวกับพันธุ์ใบสีม่วง จะมีการกระจายตัวของลูกชั่วรุ่นต่างๆ ดังนี้คือ



F ₂	I-P-	9 ส่วน	13 ส่วน ใบสีเขียว
	I-pp	3 ส่วน	
	iipp	1 ส่วน	
	iiP-	3 ส่วน	3 ส่วน ใบสี ม่วง

จากตัวอย่างข้างบนนี้ gene I จะแสดงการข่มข้ามหรือระงับการแสดงออกของ P และ p ทำให้ใบข้าวมีสีเขียว และในขณะเดียวกัน pp ข่มข้ามหรือระงับการแสดงออกของ ฦ และ i ได้ ดังนั้นข้าวจึงมีใบสีเขียว ส่วน ii ไม่สามารถระงับการแสดงออกของ P ได้ ใบข้าวจึงมีสีม่วง ดังนั้นอัตราส่วนของลูกชั่วรุ่นที่ 2 จึงมีใบสีเขียวต่อใบสีม่วงเท่ากับ 13:3

3.6 Duplicate factor or Duplicate Dominant Epistasis (15:1)

พันธุกรรมของบางลักษณะในสิ่งมีชีวิตถูกควบคุมโดย gene ที่ซ้ำซ้อนกัน และ gene ที่ควบคุมแต่ละตัวไม่แสดงผลทบรวม (cumulative effect) ต่อลักษณะนั้น เราเรียก gene นี้ว่า duplicate factor การที่ gene ทำหน้าที่เหมือนกัน เป็น dominant และ มีการข่มซึ่งกันและกัน ทำให้การแสดงออกเท่ากันเรียกว่า duplicate dominant epistasis ดังตัวอย่างลักษณะของหนวดข้าว (awn) ตามปกติข้าวที่ปลูกโดยทั่วไปจะไม่มีหนวด แต่มีข้าวป่าและข้าวบางพันธุ์มีหนวดตรงปลายเมล็ด ลักษณะการมีหนวดหรือไม่มีหนวดขึ้นอยู่กับ gene 2 คู่ คือ A₁ กับ a₁ และ A₂ กับ a₂. gene A₁ กับ A₂ ควบคุมลักษณะมีหนวด ข้าวที่มี gene A₁ หรือ A₂ หรือมีทั้ง A₁ กับ A₂ จะมีหนวดทั้งสิ้น การมีจำนวน dominant gene เพิ่มขึ้นไม่ทำให้ลักษณะผิดไป ส่วนข้าว

พันธุ์ที่ไม่มีหนวดได้แก่พวกที่ไม่มี gene A_1 หรือ A_2 อยู่เลย ดังตัวอย่างการผสมระหว่างข้าวมีหนวดกับไม่มีหนวด ดังนี้

P	(แม่) มีหนวด	×	ไม่มีหนวด (พ่อ)	
	$A_1A_1A_2A_2$		$a_1a_1a_2a_2$	
gametes	A_1A_2		a_1a_2	
		↓		
F ₁	มีหนวด $A_1a_1A_2a_2$			
		↓ ⊗		
F ₂	A_1-A_2-	9 ส่วน	15 ส่วน มีหนวด	
	$A_1-a_2a_2$	3 ส่วน		
	$a_1a_1A_2-$	3 ส่วน		
	$a_1a_1a_2a_2$	1 ส่วน	1 ส่วน ไม่มีหนวด	

จะเห็นได้ว่า ลูกชั่วรุ่นที่ 2 ที่มี genotype เป็น A_1-A_2- , $A_1-a_2a_2$ และ $a_1a_1A_2-$ รวม 15 ส่วน มีหนวด และพวก $a_1a_1a_2a_2$ ไม่มีหนวด ทำให้มีอัตราส่วนเป็น 15:1

3.7 Polymerism or Duplicate Interaction (9:6:1)

Polymerism หรือ duplicate interaction เป็นการแสดงออกของ dominant gene แต่ละตัวที่มีต่อลักษณะหนึ่งในแบบทบรวม เช่น A และ B ต่างก็ควบคุมลักษณะเดียวกัน การข้ามของ A ต่อ a และ B ต่อ b เป็นแบบสมบูรณ A สามารถแสดงออกต่อลักษณะนั้นวัดได้หนึ่งหน่วย หาก A และ B ปรากฏอยู่ด้วยกันก็สามารถแสดงออกต่อลักษณะนั้นเป็นแบบทบรวม คือวัดได้เท่ากับสองหน่วย ดังนั้น $A-bb$ หรือ $aaB-$ จะวัดได้หนึ่งหน่วย ส่วน $A-B-$ วัดได้สองหน่วย ตัวอย่างความเข้มของสีในเมล็ดข้าวสาลี หากผสมระหว่างข้าวสาลีเมล็ดสีแดงกับข้าวสาลีเมล็ดสีขาว ลูกชั่วรุ่นต่างๆ จะมีการกระจายตัวดังนี้

P	(แม่) แดง	×	ขาว (พ่อ)	
	$C_1C_1C_2C_2$		$C_1C_1C_2C_2$	
gametes	C_1C_2		C_1C_2	
		↓		
F ₁	แดงเข้ม $C_1C_1C_2C_2$			
		↓ ⊗		
F ₂	C_1-C_2-	9 ส่วน	9 ส่วน แดง	
	$C_1-C_2C_2$	3 ส่วน	6 ส่วน แดงปานกลาง	
	$C_1C_1C_2-$	3 ส่วน		
	$C_1C_1C_2C_2$	1 ส่วน	1 ส่วน ขาว	

จะเห็นได้ว่า C_1 และ C_2 สามารถสร้างเม็ดสีแดงได้เท่ากัน พวก $C_1-C_2C_2$ และ $C_1C_1C_2-$ จึงมีสีแดงปานกลางเท่ากัน ส่วนพวก C_1-C_2- นั้นเนื่องจากทั้ง C_1 และ C_2 ช่วยกันสร้างเม็ดสี ปริมาณเม็ดสีจึงเพิ่มขึ้นเป็นสองเท่า ทำให้เมล็ดข้าวสาลีมีความเข้มของสีเป็นสองเท่าด้วย

สรุปอัตราส่วน F₂ ใน gene interaction แต่ละแบบ

3.1 Atavism หรือ Reversion หรือ Novel phenotype

$$A-B^- : A-bb : aaB^- : aabb = 9:3:3:1$$

3.2 Complementary หรือ Duplicate-Recessive Epistasis

$$A-B^- : (A-bb + aaB^- + aabb) = 9:7$$

3.3 Supplementary หรือ Recessive Epistasis

$$A-B^- : A-bb : (aaB^- + aabb) = 9:3:4$$

3.4 Dominant Epistasis

$$(A-B^- + A-bb) : aaB^- : aabb = 12:3:1$$

3.5 Inhibitory factor or dominant recessive epistasis

$$(A-B^- + A-bb + aabb) : aaB^- = 13:3$$

3.6 Duplicate factor or Duplicate Dominant Epistasis

$$(A-B^- + A-bb + aaB^-) : aabb = 15:1$$

3.7 Polymerism or Duplicate Interaction

$$A-B^- : (A-bb + aaB^-) : aabb = 9:6:1$$

	Atavism	Complementary	Supplementary	Dominant Epistasis	Inhibitory factor	Duplicate factor	Polymerism
A-B-	9	9	9	12	13	15	9
A-bb	3	7	3				3
aaB-	3		4	3	3		
aabb	1		1	1	1	1	

*