สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

พันธุศาสตร์

ฉบับพิมพ์ครั้งที่ 3

ดร.กิตติพัฒน์ อุโฆษกิจ

สารบัญย่อ

หน้า

บทที่ 1 บทนำ 1

บทที่ 2 โครโมโซมและวงจรของเซลล์ (Chromosome and Cell Cycle) 5

บทที่ 3 หลักพันธุศาสตร์ของเมนเดล (Mendelian Genetics) 23

บทที่ 4 ความน่าจะเป็นและการทดสอบสถิติด้วยไคสแควร์
(Probability and Chi-square Test) 47

บทที่ 5 บทขยายพันธุศาสตร์ของเมนเดล (Extensions of Mendelian Genetics) 57

บทที่ 6 การเกาะติดกันของยีนและการวิเคราะห์แผนที่ยีนในยูแคริโอต
(Linkage and Genetic Mapping in Eukaryote) 83

บทที่ 7 การวิเคราะห์แผนที่ยีนในแบคทีเรียและไวรัสแบคเทอริโอเฟจ
(Genetic Mapping in Bacteria and Bacteriophages Virus) 117

บทที่ 8 พันธุศาสตร์ของเพศและการวิเคราะห์ทะเบียนประวัติ
(Genetics of Sex and Pedigree Analysis) 141

บทที่ 9 อิทธิพลของพันธุกรรมฝ่ายแม่และการถ่ายทอดพันธุกรรมที่อยู่นอกโครโมโซม
(Maternal Effect and Extrachromosomal Inheritance) 165

บทที่ 10 ความผิดปกติของโครโมโซม (Chromosome aberration) 183

บทที่ 11 สารพันธุกรรม (Genetic Material) 209

บทที่ 12 การจำลองดีเอ็นเอ (DNA Replication) 229

บทที่ 13 การแสดงออกของยีน: การลอกรหัส (Gene expression: Transcription) 253

บทที่ 14 การแสดงออกของยีน: การแปลรหัส (Gene expression: Translation) 289

บทที่ 15 การควบคุมการแสดงออกของยีน (Regulation of Gene Expression) 309

บทที่ 16 พันธุวิศวกรรม (Genetic Engineering or Recombinant DNA Technology) 335

ตัวอย่าง

หน้า

บทที่ 17 การกลายพันธุ์ของดีเอ็นเอและการรวมตัวใหม่ของดีเอ็นเอ (DNA Mutation and DNA Recombination) 357

บทที่ 18 พันธุศาสตร์ปริมาณ (Quantitative Genetics) 385

บทที่ 19 พันธุศาสตร์ประชากร (Population Genetics) 417

เฉลยแบบฝึกหัด 459

บรรณานุกรม 491

ดัชนี 493

ตัวอย่าง

คำนำ

แม้ว่าวิทยาศาสตร์ชีวภาพสาขาพันธุศาสตร์ได้ก่อกำเนิดมาเพียงแค่ประมาณ 130 ปี วิชาพันธุศาสตร์ก็มีความก้าวหน้าอย่างมากโดยเฉพาะอย่างยิ่งเมื่อช่วงครึ่งหลังของศตวรรษที่ 20 และด้วยความก้าวหน้าทางวิชาการของสาขาวิชานี้ทำให้วิชาพันธุศาสตร์ได้เข้ามามีส่วนเกี่ยวข้องในทุกเรื่องเกี่ยวกับการดำรงชีวิตของสิ่งมีชีวิตโดยเฉพาะมนุษยชาติ การทดลองของบิดาแห่งวิชาพันธุศาสตร์ เกรเกอร์ เมนเดล (Gregor Mendel) แม้เป็นการทดลองที่ไม่ยุ่งยากสลับซับซ้อน แต่ผลการทดลองกับข้อสรุปของกฎแห่งการถ่ายทอดลักษณะพันธุกรรมทำให้เกิดจุดเริ่มต้นของวิชานี้ ปัจจุบันนี้ถือได้ว่าวิชาพันธุศาสตร์เป็นวิชาหลักวิชาหนึ่งของวิทยาศาสตร์ชีวภาพ ความรู้ทางพันธุศาสตร์ได้ถูกนำไปใช้ในการอธิบายกระบวนการต่างๆ ทางชีววิทยา โดยเฉพาะอย่างยิ่งความรู้พื้นฐานและเทคนิคของพันธุศาสตร์สาขาอณูพันธุศาสตร์ (Molecular Genetic) สามารถนำไปใช้อธิบายปรากฏการณ์ต่างๆ ในสิ่งมีชีวิตได้อย่างหลากหลายตั้งแต่การสังเคราะห์แสงของพืช ระบบภูมิคุ้มกันของสัตว์ ตลอดจนถึงการวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิต นอกจากนี้ยังสามารถนำความรู้ไปประยุกต์ใช้เพื่อให้เกิดประโยชน์ในวงการต่างๆ ได้อย่างมากมายทั้งด้านการแพทย์ การเกษตร อุตสาหกรรมและสิ่งแวดล้อม ความก้าวหน้าที่รวดเร็วของสาขาอณูพันธุศาสตร์เมื่อ 20-30 ปีที่ผ่านมานี้ทำให้เกิดทฤษฎีและความรู้ต่างๆ เพิ่มขึ้นอีกมากมาย ดังนั้นผู้เรียบเรียงจึงได้เพิ่มเติมความรู้ที่สำคัญเหล่านี้ใส่ไว้ในตำราเล่มนี้ โดยที่หลักพื้นฐานสำคัญทางพันธุศาสตร์สาขาอื่นยังคงเนื้อหาอยู่ครบบริบูรณ์ โดยผู้เรียบเรียงมีความมุ่งหวังเพื่อเตรียมผู้ที่ศึกษาตำราเล่มนี้เข้าสู่การศึกษาในขั้นสูงต่อไป

วิชาพันธุศาสตร์โดยทั่วไปอาจแบ่งได้เป็น 3 สาขาย่อย คือพันธุศาสตร์บริสุทธิ์ (Classical Genetic หรือ Transmission Genetic) อณูพันธุศาสตร์ และพันธุศาสตร์ประชากรกับพันธุศาสตร์ปริมาณ (Population Genetic and Quantitative Genetic) การวางเค้าโครงของตำรา เช่น ว่าควรจัดเรื่องตามลำดับเวลาของการเกิดขึ้นก่อนหลังของเนื้อหา หรือควรเริ่มด้วยอณูพันธุศาสตร์ตั้งแต่ ดีเอ็นเอ (DNA) แล้วตามด้วยพันธุศาสตร์บริสุทธิ์ หรือพันธุศาสตร์ประชากรและพันธุศาสตร์ปริมาณควรมีลำดับต่อจากพันธุศาสตร์บริสุทธิ์หรือควรจัดลำดับไว้ท้ายสุดของตำรา การวางเค้าโครงดังกล่าวคงไม่มีแนวทางใดที่ถูกต้องเพียงแนวทางเดียว ดังนั้นจุดมุ่งหมายของตำราเล่มนี้จึงมุ่งไปที่เนื้อหาที่ครอบคลุมทุกหัวเรื่อง โดยมีความยืดหยุ่นของการวางเค้าโครงเรื่อง ผู้สอน ผู้เรียน หรือผู้สนใจวิชานี้สามารถจัดเค้าโครงเรื่องได้ตามความพอใจ หรือตามความเหมาะสมของผู้ที่ต้องการศึกษา เช่น ถ้าผู้สอนต้องการสอนเรื่อง

อณูพันธุศาสตร์ก่อนพันธุศาสตร์บริสุทธิ์ก็สามารถเริ่มได้จากบทที่ 11-17 แล้วจึงค่อยกลับมาสอนพันธุศาสตร์บริสุทธิ์ในบทที่ 2-10 ขณะเดียวกันเนื้อหาของเรื่องในแต่ละเรื่องก็มีความสมบูรณ์อยู่ในตัวเองจึงเพิ่มความยืดหยุ่นของการศึกษาได้แต่ละเรื่องไป

วิชาพันธุศาสตร์เป็นวิชาที่ค่อนข้างยากในการทำความเข้าใจถ้าอ่านเฉพาะตัวอักษร การอธิบายโดยใช้รูปภาพประกอบแสดงขั้นตอนต่างๆ ของกระบวนการตามลำดับขั้นจะช่วยให้ผู้ศึกษาเกิดความเข้าใจได้ดีขึ้นอย่างมาก ผู้เรียบเรียงได้วาดรูปขึ้นเองหรือดัดแปลงปรับปรุงมาจากเว็บไซต์ต่างๆ จากเครือข่ายสารสนเทศ เพื่ออธิบายให้เกิดความชัดเจนของเนื้อหาเพิ่มมากขึ้น โดยในตำราจะประกอบด้วยภาพวาดและรูปรวมแล้วมากกว่า 200 รูป ภาพวาดและรูปมีคำบรรยายเป็นภาษาไทยหรือภาษาอังกฤษ หรือเป็นภาษาไทยแล้ววงเล็บด้วยภาษาอังกฤษตามความเหมาะสมและเพื่อความเข้าใจที่ง่ายขึ้น ในกรณีที่กระบวนการมีความสลับซับซ้อนเช่น กระบวนการแปลรหัส mRNA เป็นโปรตีน (Translation) รูปจะถูกแบ่งเป็นหลายรูป เช่น รูปแสดงการเริ่มกระบวนการแปลรหัส (chain initiation) รูปแสดงขั้นตอนการต่อสายพอลิเพปไทด์ให้ยาวขึ้น (chain elongation) ทำให้ผู้เรียนเกิดภาพชัดเจนขณะศึกษาตำราเล่มนี้

การศึกษาเพิ่มเติมนอกเหนือจากการฟังบรรยายในห้องเรียนมีความจำเป็นอย่างยิ่งสำหรับผู้เรียนเพื่อให้เกิดความเข้าใจอย่างถ่องแท้ ดังนั้นในตำรา*พันธุศาสตร์*เล่มนี้จึงมีแบบฝึกหัดพร้อมเฉลยคำตอบ ซึ่งทำให้ผู้เรียนสามารถศึกษาได้ด้วยตนเอง หรืออาจขอคำแนะนำจากผู้สอนประกอบด้วย นอกจากนี้การค้นคว้าศึกษาจากเว็บไซต์ต่างๆ ในเครือข่ายสารสนเทศ ซึ่งมีหลายเว็บไซต์ที่น่าสนใจ มีทั้งคำบรรยาย ภาพนิ่ง และโดยเฉพาะภาพเคลื่อนไหว ทำให้ผู้เรียนสามารถทำความเข้าใจเนื้อหาได้ง่ายขึ้นอย่างมาก

ผู้เรียบเรียงหวังว่าตำรา*พันธุศาสตร์*เล่มนี้จะช่วยส่งเสริมและกระตุ้นให้นักศึกษาและผู้ที่สนใจสามารถเข้าใจเนื้อหาวิชาพันธุศาสตร์ได้ดียิ่งขึ้นซึ่งตำรา*พันธุศาสตร์*เล่มนี้จัดพิมพ์เป็นครั้งที่สาม หากมีคำแนะนำ คำแก้ไขข้อบกพร่อง เพื่อปรับปรุงให้ตำรามีความทันสมัย ถูกต้องมากที่สุด ผู้เรียบเรียงขอน้อมรับคำแนะนำ และขอบพระคุณมา ณ ที่นี้ด้วย

รองศาสตราจารย์ ดร. กิตติพัฒน์ อุโฆษกิจ

คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี
มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

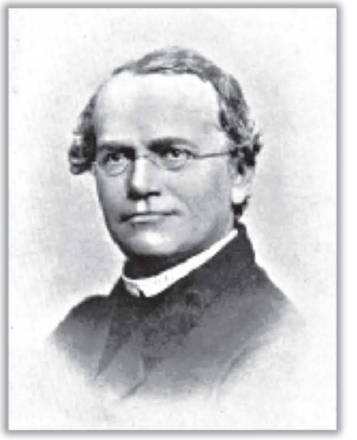
บทที่ 3
หลักพันธุศาสตร์ของเมนเดล

บทนำ

เป็นที่ยอมรับกันว่าผู้ที่วางรากฐานให้แก่พันธุศาสตร์สมัยใหม่ คือ เกรเกอร์ เมนเดล (Gregor Mendel) เมนเดลเกิดและเติบโตในเมืองโมราเวีย (Moravia) ซึ่งปัจจุบันนี้คือสาธารณรัฐเช็ก (Czech) บิดาเป็นชาวไร่ปลูกถั่ว ดังนั้นเขาจึงมีความรู้ทางด้านเกษตรตั้งแต่สมัยที่ยังเป็นเด็ก ด้วยเหตุที่ฐานะทางบ้านยากจน พอโตขึ้นเขาก็ออกบวช (รูปที่ 3.1) หลังจากนั้น 2-3 ปี เขาได้ถูกส่งไปศึกษาต่อที่มหาวิทยาลัยเวียนนา ศึกษาทางด้านชีววิทยา กีฏวิทยา ฟิสิกส์ เคมี และคณิตศาสตร์ ด้วยเหตุนี้เองทำให้เขาสามารถนำคณิตศาสตร์มาประยุกต์ให้เข้ากับงานทดลองทางชีววิทยาได้อย่างดีจนกระทั่งพบกฎเกณฑ์การถ่ายทอดลักษณะขึ้นมา หลังจากที่เรียนจบก็กลับไปที่วัดเดิม และทำหน้าที่เป็นครูสอนวิชาคณิตศาสตร์ ในระหว่างนี้เองเมนเดลได้ทดลองปลูกถั่วเพื่อพยายามอธิบายข้อสังเกตที่ว่า ทำไมลักษณะของพืชหรือสัตว์ในรุ่นลูกจึงมีความคล้ายคลึงกับลักษณะของพืชหรือสัตว์ในรุ่นพ่อแม่ จากการทดลองทำให้เมนเดลสามารถตีพิมพ์ผลงาน ณ กรุงเบริน (Brunn) ในปี ค.ศ. 1865 แต่ทว่ายังไม่มีผู้ใดเข้าใจผลงานของเขาจนกระทั่งในปี ค.ศ. 1900 นักชีววิทยา 3 คน คือ คาร์ล คอร์เรนส์ (Carl Correns) ชาวเยอรมัน, ฮูโก เดอ ฟรีส์ (Hugo de Vries) ชาวฮอลแลนด์ และ

ตัวอย่าง

(**ที่มา:** https://www.famousscientists.org/gregor-mendel/)



(**ที่มา:** https://en.m.wikipedia.org/wiki/Particulate_inheritance)

รูปที่ 3.1 เมนเดลขณะบวชเป็นพระ

เอริค ฟอน เชอร์แมค (Erik von Tschermak) ชาวออสเตรีย ได้ค้นพบผลงานของเมนเดลในปีเดียวกัน และพบว่ากฎของเมนเดลใช้ได้กับทั้งพืชและสัตว์ ทำให้ผลงานของเมนเดลมีชื่อเสียงและเป็นที่ยอมรับทั่วโลก

3.1 การทดลองของเมนเดลและกฎการแยกตัวของหน่วยพันธุกรรม (Law of segregation)

เมนเดลได้เลือกทำการทดลองกับถั่วลันเตา (*Pisum sativum*) มีข้อดีคือเป็นพืชที่ง่ายต่อการเพาะปลูก สามารถควบคุมการผสมเกสรได้ง่าย ทั้งการผสมตัวเองตามธรรมชาติ หรือการผสมข้ามระหว่างพันธุ์โดยการตัดอับละอองเกสรตัวผู้ทิ้ง ถั่วลันเตามีลักษณะที่แตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัดในพันธุ์ต่างๆ ทำให้ง่ายต่อการศึกษา อายุในการเก็บเกี่ยวสั้นช่วยให้ใช้เวลาสั้นในการทดลองจากรุ่นหนึ่งไปยังอีกรุ่นหนึ่ง ความสำเร็จของเมนเดลอีกประการหนึ่งเป็นผลจากการที่เขารู้จักเลือกลักษณะต่างๆ ในถั่วมาศึกษา ซึ่งลักษณะแต่ละลักษณะที่นำมาศึกษาพบว่ามีคู่ความแตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัด ลักษณะเหล่านี้ ได้แก่

ลักษณะเมล็ด	: เมล็ดกลมและเมล็ดย่น (round vs wrinkled)
สีเมล็ด	: สีเหลืองและสีเขียว (yellow vs green)
สีเปลือกหุ้มเมล็ด	: สีเทาและสีขาว (gray vs white)
สีฝัก	: สีเขียวและสีเหลือง (green vs yellow)
ลักษณะฝัก	: ฝักเต็มและฝักคอด (inflated vs constricted)
ตำแหน่งการเกิดดอก	: ที่ลำต้นและที่ยอด (axial vs terminal)
ความสูง	: สูงและเตี้ย (tall vs dwarf)

โดยธรรมชาติแล้วถั่วลันเตาเป็นพืชที่ผสมตัวเอง (self-pollinated) กล่าวคือ ละอองเกสรผสมกับไข่ในดอกของต้นเดียวกัน ดังนั้นพันธุ์ถั่วลันเตาที่เมนเดลนำมาทดลองจึงจัดว่าเป็นสายพันธุ์แท้ (true-breeding หรือ pure line) นั่นคือ ลักษณะต่างๆ ในรุ่นลูกที่เกิดจากการผสมตัวเองในธรรมชาติจะเหมือนรุ่นพ่อแม่ การผสมพันธุ์ถั่วลันเตาของเมนเดลใช้ต้นที่เป็นพันธุ์แท้ลักษณะต่างๆ ผสมพันธุ์กัน โดยพิจารณาลักษณะทีละลักษณะในการจับคู่การผสม (monohybrid cross) เช่น ในการศึกษาสีของเมล็ดก็จะใช้พันธุ์แท้เมล็ดสีเหลืองควบคุมให้เกิดการผสมข้ามกับพันธุ์แท้เมล็ดสีเขียว โดยใช้ปากคีบขนาดเล็กเด็ดเอายอดเกสรตัวผู้ออกมาจากดอกอ่อนที่ยังไม่มีการปฏิสนธิ ต้นนี้จะถูกทำเป็นต้นตัวเมีย จากนั้นจึงเอาเกสรตัวผู้จากอีกต้นหนึ่งที่จะทำการผสมข้ามโปรยใส่เข้าไปที่เกสรตัวเมียของต้นตัวเมียที่เอาเกสรตัวผู้ออกไปแล้ว ผลจากการผสมข้ามพบว่าลูกที่ได้ไม่ได้เกิดจากการผสมลักษณะของพ่อกับแม่เข้าด้วยกันเป็นสีกึ่งกลางระหว่างเหลืองกับเขียว แต่ได้ลูกมีเมล็ดสีเหลืองทั้งหมด ไม่ว่าจะใช้ฝ่ายใดเป็นพ่อหรือแม่ก็ตาม (reciprocal cross) ลูกในรุ่นแรกนี้เรียกว่า F_1 (first filial generation) จากนั้นก็ปล่อยให้ F_1 ผสมตัวเองตามธรรมชาติ แล้วดูลักษณะที่ปรากฏในลูกผสมรุ่นที่ 2 หรือ F_2 (second filial generation) พบว่าลูกที่ได้มีสีของเมล็ดแตกต่างกันคือ สีเหลือง 6,022 เมล็ด และเมล็ดสีเขียว 2,001 เมล็ด หรือในอัตราส่วนประมาณ 3 ต่อ 1 โดยอาจเขียนแผนภาพแสดงการทดลองได้ดังนี้

รุ่นพ่อแม่ (parent) ผสมข้ามระหว่าง เมล็ดสีเหลือง × เมล็ดสีเขียว

↓

ลูก F_1 เมล็ดสีเหลือง

↓

ผสมตัวเองตามธรรมชาติ (เมล็ดสีเหลือง × เมล็ดสีเหลือง)

↓

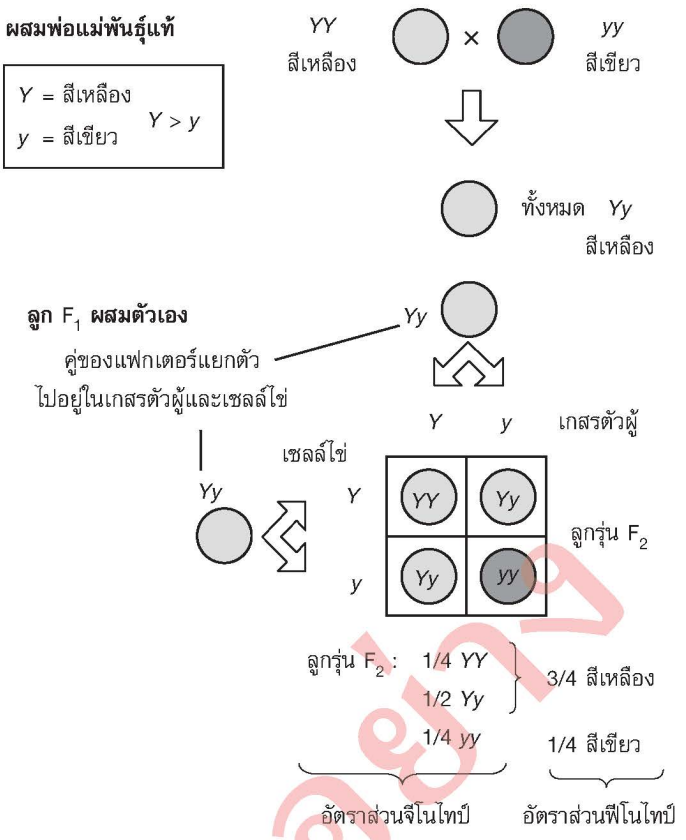
ลูก F_2 3 เมล็ดสีเหลือง : 1 เมล็ดสีเขียว

เมนเดลเรียกลักษณะที่ปรากฏในรุ่น F_1 ว่าลักษณะเด่น (dominance) และเรียกลักษณะที่หายไปในรุ่น F_1 ว่าลักษณะด้อย (recessive) และสรุปว่าลักษณะที่หายไปในลูก F_1 จะกลับมาปรากฏในลูก F_2 อีก ในอัตราส่วนระหว่างลักษณะเด่นต่อลักษณะด้อยประมาณ 3 ต่อ 1 เสมอ เมนเดลได้ตั้งสมมุติฐานเพื่ออธิบายปรากฏการณ์ที่เกิดขึ้นว่า ลักษณะต่างๆ ทางกรรมพันธุ์ที่ถูกถ่ายทอดจากพ่อแม่ไปยังลูกถูกควบคุมโดยปัจจัยเฉพาะที่เรียกว่าแฟกเตอร์ (factors) โดยแฟกเตอร์เหล่านี้จะปรากฏอยู่เป็นคู่ๆ เมื่อพ่อแม่สร้างเซลล์สืบพันธุ์ (gametes) ขึ้นมา คู่ของแฟกเตอร์จะแยกจากกันซึ่งแฟกเตอร์เพียงอันเดียวเท่านั้นจากแต่ละคู่ จะไปปรากฏอยู่ในแต่ละ

เซลล์สืบพันธุ์ เมื่อเกิดการผสมระหว่างพ่อกับแม่ เซลล์สืบพันธุ์จากพ่อและแม่มารวมกัน เกิดลูกผสมขึ้นซึ่งได้รับแฟกเตอร์หนึ่งจากพ่อและอีกแฟกเตอร์หนึ่งจากแม่ แฟกเตอร์ดังกล่าวก็จะกลับมาปรากฏอยู่เป็นคู่ดังเดิม สมมุติฐานนี้ได้กลายเป็นกฎข้อที่หนึ่งของเมนเดลเรียกว่า *กฎการแยกตัวของหน่วยพันธุกรรม* (*Law of Segregation*)

สิ่งที่เมนเดลเรียกว่าแฟกเตอร์นั้น ต่อมาในปี ค.ศ. 1911 โจแฮนเซน (Johansen) ได้เปลี่ยนมาใช้คำว่ายีน (gene) ส่วนคู่ของแฟกเตอร์หรือยีนที่แสดงออกแตกต่างกัน แต่ควบคุมลักษณะเดียวกันเรียกว่า แอลลีล (allele) เพื่อความเข้าใจง่ายในการศึกษาจึงนิยมใช้สัญลักษณ์แทน เช่น ยีนที่ควบคุมลักษณะสีเมล็ด ประกอบด้วย 2 แอลลีล แอลลีลดอกสีเหลืองเป็นลักษณะเด่น (dominant allele) นิยมใช้อักษรตัวพิมพ์ใหญ่ ตัวอย่างนี้ใช้สัญลักษณ์ *Y* (Yellow) แอลลีลดอกสีเขียวเป็นลักษณะด้อย (recessive allele) นิยมใช้ตัวอักษรพิมพ์เล็ก ตัวอย่างนี้ใช้สัญลักษณ์ *y* *Y* และ *y* ต่างเป็นแอลลีลซึ่งกันและกัน (allelic) โดยทำหน้าที่ควบคุมลักษณะสีเมล็ดเหมือนกัน ดังนั้นสัญลักษณ์ที่ใช้เขียนแทนยีนซึ่งอยู่เป็นคู่ อาจเขียน *YY*, *yy* หรือ *Yy* โดยยีนที่ประกอบด้วย 2 แอลลีลเหมือนกัน (*YY* และ *yy*) เรียกยีนนี้ว่าอยู่ในสภาพโฮโมไซกัส (homozygous) ซึ่งเป็นพันธุ์แท้ พืชหรือสัตว์ที่มียีนอยู่ในสภาพโฮโมไซกัสเรียกว่า โฮโมไซโกต (homozygote) ส่วนยีนที่ประกอบด้วย 2 แอลลีลต่างกัน (*Yy*) ยีนนี้อยู่ในสภาพเฮเทอโรไซกัส (heterozygous) ซึ่งเป็นพันธุ์ทาง พืชหรือสัตว์ที่มียีนอยู่ในสภาพเฮเทอโรไซกัสเรียกว่า เฮเทอโรไซโกต (heterozygote) แบบของคู่ยีนที่ควบคุมลักษณะเรียกว่า จีโนไทป์ (genotype) ส่วนลักษณะที่ปรากฏออกมาให้เห็นจากการควบคุมของจีโนไทป์เรียกว่า ฟีโนไทป์ (phenotype)

เนื่องจากรุ่นพ่อแม่ที่เมนเดลนำมาใช้ในการผสมพันธุ์เป็นพันธุ์แท้ นั่นคือยีนอยู่ในสภาพโฮโมไซกัส พ่อหรือแม่ที่มีเมล็ดสีเหลืองมีจีโนไทป์ *YY* ส่วนพ่อหรือแม่ที่มีเมล็ดสีเขียวมีจีโนไทป์ *yy* เมื่อนำมาผสมพันธุ์กัน ลูกจะได้รับแอลลีลหนึ่งจากพ่อและแอลลีลหนึ่งจากแม่ได้ลูกผสม F_1 ที่มีจีโนไทป์ *Yy* ในการศึกษาของเมนเดลพบว่า แอลลีลเมล็ดสีเหลือง *Y* สามารถข่มการแสดงออกของแอลลีลเมล็ดสีเขียว *y* ดังนั้นลูก F_1 ที่ได้จึงแสดงเมล็ดสีเหลืองทั้งหมด ลูกผสม F_1 สามารถสร้างเซลล์สืบพันธุ์ได้ 2 ชนิด คือเซลล์สืบพันธุ์ที่มีแอลลีล *Y* และเซลล์สืบพันธุ์ที่มีแอลลีล *y* ในสัดส่วนที่เท่ากัน เมื่อทำการผสมตัวเองเซลล์สืบพันธุ์ทั้ง 2 ชนิดมีโอกาสเท่าๆ กันในการมารวมกันเพื่อให้ลูก F_2 ซึ่งมีอัตราส่วนการแสดงออกคือ เมล็ดสีเหลืองต่อสีเขียว 3:1 (phenotypic ratio) เมนเดลได้ตระหนักดีว่า ลูก F_2 ที่มีเมล็ดสีเหลืองมี 2 ชนิด คือ ลูก F_2 ที่เป็นโฮโมไซโกต *YY* 1/4 ส่วน และลูก F_2 ที่เป็นเฮเทอโรไซโกต *Yy* 2/4 ส่วนลูก F_2 ที่มีเมล็ดสีเขียวทั้งหมดเป็นโฮโมไซโกต *yy* 1/4 อาจเขียนอัตราส่วนของจีโนไทป์ (genotypic ratio) ของ *YY:Yy:yy* คือ 1:2:1 (รูปที่ 3.2)



รูปที่ 3.2 การผสมพันธุ์ถั่วลันเตาพันธุ์แท้เมล็ดสีเหลือง (*YY*) กับพันธุ์แท้เมล็ดสีเขียว (*yy*) และลูกผสมที่ได้จากการผสมในรุ่น F_1 และ F_2

การค้นพบกฎข้อที่ 1 ของเมนเดลสามารถสรุปได้ดังนี้

1. ลักษณะที่นำมาศึกษาถูกควบคุมโดยยีนในสภาพที่เป็นคู่ของแอลลีล แต่ละแอลลีลอาจแสดงลักษณะเด่นหรือลักษณะด้อยก็ได้

2. คู่ของยีนอาจอยู่ในสภาพโฮโมไซกัส (2 แอลลีลเหมือนกัน) หรือเฮเทอโรไซกัส (2 แอลลีลต่างกัน) ก็ได้โดยแอลลีลทั้งสองจะแยกตัวออกจากกันเมื่อมีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์

3. เซลล์สืบพันธุ์จะได้รับเพียง 1 แอลลีลของแต่ละยีน

4. เมื่อเกิดการผสมพันธุ์ลูกผสมจะได้รับ 1 แอลลีลจากพ่อ และอีก 1 แอลลีลจากแม่ ถ้าพ่อหรือแม่มียีนอยู่ในสภาพเฮเทอโรไซกัส ลูกจะมีโอกาสได้รับแอลลีลทั้ง 2 ชนิดในโอกาสเท่าๆ กัน

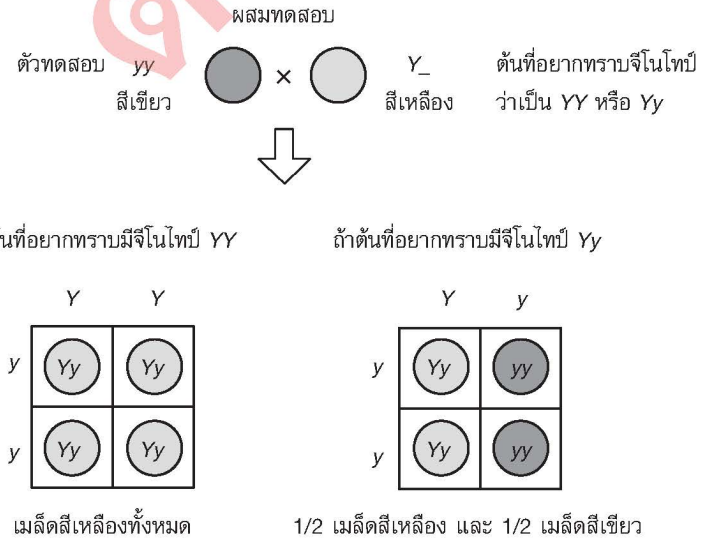
5. แอลลีลลักษณะเด่นสามารถข่มแอลลีลลักษณะด้อยโดยสมบูรณ์ ลักษณะด้อยจะแสดงออกได้ก็ต่อเมื่อยีนต้องประกอบด้วยแอลลีลลักษณะด้อยทั้ง 2 แอลลีล

3.1.1 การผสมพันธุ์ทดสอบจีโนไทป์

เมนเดลได้แสดงวิธีการในการทดสอบรุ่นลูก (progeny testing) ที่มีลักษณะภายนอกหรือฟีโนไทป์เหมือนกันแต่สภาพของยีนหรือจีโนไทป์ต่างกันโดยการผสมทดสอบ (test cross) วิธีการคือผสมข้ามระหว่างพืชที่ต้องการทดสอบกับพืชที่มียีนด้อยในสภาพโฮโมไซกัส (homozygous recessive) ในลักษณะที่ต้องการศึกษา เช่น ต้องการทดสอบความแตกต่างของเมล็ดสีเหลืองที่มีจีโนไทป์ *YY* และ *Yy* ก็ใช้ตัวทดสอบเมล็ดสีเขียวที่มีจีโนไทป์ *yy* ผสมข้ามกับ *YY* และ *Yy* ลูกที่ได้จากการผสมข้ามระหว่าง *YY* กับ *yy* จะมีจีโนไทป์ *Yy* หรือมีสีเหลืองทั้งหมด ส่วนการผสมทดสอบระหว่าง *Yy* กับ *yy* ลูกที่ได้จะกระจายตัวให้ลูกที่มีจีโนไทป์ *Yy* กับ *yy* ในอัตราส่วน 1:1 หรือได้ลูกที่มีสีเหลืองต่อสีเขียว 1:1 (รูปที่ 3.3)

อีกวิธีการหนึ่งที่ใช้ในการตรวจสอบจีโนไทป์คือ การให้พืชผสมตัวเองหรือผสมระหว่างพืชที่มีจีโนไทป์เหมือนกัน ถ้าได้ลูกผสมเหมือนกับพันธุ์เดิมก็แสดงว่าพืชนั้นมีจีโนไทป์เป็นพันธุ์แท้หรือโฮโมไซกัส แต่ถ้าลูกผสมที่ได้เกิดการกระจายตัวในอัตราส่วน 3:1 ก็แสดงว่าพืชนั้นมีจีโนไทป์เป็นพันธุ์ทางหรือเฮเทอโรไซกัส

พืชที่ต้องการทดสอบ	เมล็ดสีเหลือง	เมล็ดสีเหลือง
ผสมตัวเอง	*YY* × *YY*	*Yy* × *Yy*
เซลล์สืบพันธุ์	*(Y)* *(Y)*	*(Y)(y)* *(Y)(y)*
จีโนไทป์ของลูกผสม	*YY*	*1/4 YY : 1/2 Yy : 1/4 yy*
ฟีโนไทป์ของลูกผสม	สีเหลืองทั้งหมด	3 สีเหลือง : 1 สีเขียว



รูปที่ 3.3 วิธีการทดสอบจีโนไทป์ของพืชที่มีฟีโนไทป์เหมือนกันแต่มีจีโนไทป์ต่างกันโดยวิธีการผสมทดสอบ (test cross)

นอกจากนี้ยังมีการผสมอีกชนิดหนึ่งเรียกว่า การผสมกลับ (backcross) เป็นการผสมกลับระหว่างลูกผสมที่ได้กับพ่อหรือแม่ ซึ่งถ้าลูกผสม F_1 ผสมกลับไปยังพ่อหรือแม่ที่มียีนในสภาพโฮโมไซกัสของแอลลีลด้อย การผสมในลักษณะนี้ก็เป็นการทดสอบผสมข้ามด้วย เพราะจะทำให้ทราบจีโนไทป์ของลูกผสมนั้น

พ่อแม่ *YY* × *yy*

ลูกผสม F_1 *Yy*

ผสมกลับ

Yy × *YY* หรือ *Yy* × *yy*

ลูกที่เกิดจากการผสมกลับ *1 YY : 1 Yy* *1 Yy : 1 yy* (กรณีนี้เป็นการผสมทดสอบด้วย)

3.1.2 คำจำกัดความของคำ

นอกจากคำต่างๆ ทางพันธุศาสตร์ที่ได้กล่าวไปแล้วในตอนต้น ก็ยังมีคำบางคำที่เกี่ยวข้องและมีความสำคัญในการศึกษาพันธุศาสตร์ตามหลักของเมนเดล คำเหล่านั้นสามารถให้คำจำกัดความได้ดังนี้

โลกัส (locus) ตำแหน่งของยีน 1 ตำแหน่งบนโครโมโซม ถ้าเป็นยีนหลายตำแหน่งเรียกว่า โลไซ (loci)

โครโมโซม (chromosome) เป็นส่วนประกอบของเซลล์ที่อยู่ในนิวเคลียสที่เกิดจากการรวมตัวกันของกรดนิวคลีอิกซึ่งเป็นสารพันธุกรรมกับโปรตีน ยีนที่ควบคุมลักษณะต่างๆ มีตำแหน่งอยู่บนโครโมโซม

โครโมโซมคู่เหมือน (homologous chromosome) ในสิ่งมีชีวิตที่มีโครโมโซม 2 ชุด (diploid) จะมีโครโมโซมที่เป็นคู่ คู่ของโครโมโซมแต่ละคู่จะมีลักษณะเหมือนกัน การมีโครโมโซมคู่เหมือนนี้ทำให้ยีนอยู่ในสภาพที่เป็นคู่ของแอลลีล

ลักษณะปกติ (wild type) เป็นลักษณะที่พบเห็นโดยทั่วไปมากกว่าลักษณะอื่น โดยปกติแล้วลักษณะปกติจะถูกควบคุมโดยแอลลีลของลักษณะเด่นอาจใช้เครื่องหมาย + กำกับด้านบนตัวอักษร แทนตัวอักษรภาษาอังกฤษพิมพ์ใหญ่ ตัวอย่างเช่น แบคทีเรียในดินมีลักษณะปกติคือสามารถสร้างกรดอะมิโนได้ครบทุกชนิดที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิต หรือในมนุษย์ลักษณะปกติจะมีการสร้างเม็ดสีบนผิวหนัง เป็นต้น

ลักษณะกลายพันธุ์หรือมิวแทนต์ (mutant) เป็นลักษณะที่ไม่ค่อยพบเห็น ถูกควบคุมโดยแอลลีลที่เกิดการกลายพันธุ์ (mutation) ซึ่งส่วนใหญ่เป็นแอลลีลลักษณะด้อย ตัวอย่างเช่น แบคทีเรียในดินที่มีลักษณะมิวแทนต์คือต้องการกรดอะมิโนโพรลีน (proline) เนื่องจากการผิดปกติทางพันธุกรรม หรือมนุษย์ที่มีลักษณะเผือกเนื่องจากความผิดปกติในกระบวนการสร้างเม็ดสีบนผิวหนัง

ตัวอย่าง

ระดับการข่มของแอลลีลของยีน ณ ตำแหน่งใดตำแหน่งหนึ่ง

การข่มสมบูรณ์ (complete dominance) หมายถึงระดับการข่มของแอลลีลลักษณะเด่นต่อแอลลีลลักษณะด้อยโดยสมบูรณ์ ทำให้จีโนไทป์ที่เป็นโฮโมไซกัสของลักษณะเด่น (homozygous dominance) และเฮเทอโรไซกัส มีการแสดงออกที่เหมือนกัน เช่น *YY* และ *Yy* แสดงการมีเมล็ดสีเหลืองเหมือนกัน

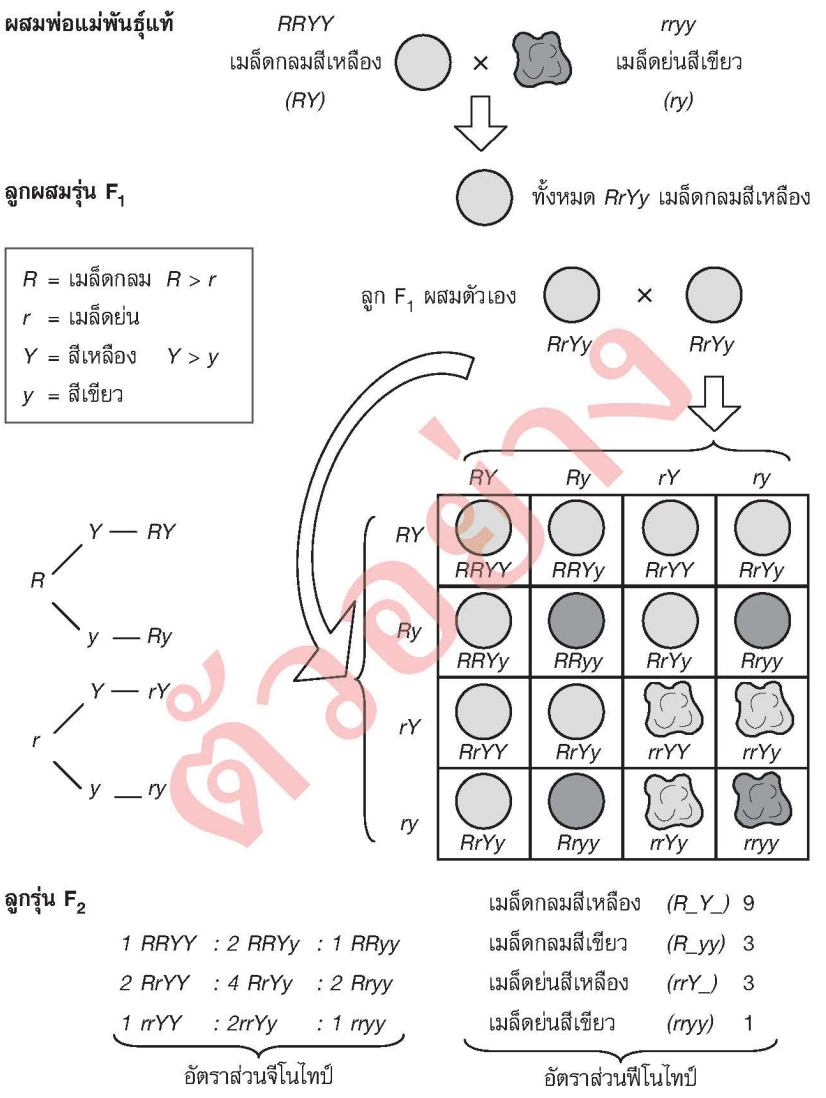
การข่มไม่สมบูรณ์ (incomplete หรือ partial dominance) หมายถึงระดับการข่มของแอลลีลที่ควบคุมการแสดงออกของลักษณะหนึ่งแสดงการข่มต่อแอลลีลที่เป็นคู่กันได้แต่เป็นไปอย่างไม่สมบูรณ์เกิดลักษณะที่เป็นกลางๆ ระหว่างพ่อกับแม่ ทำให้จีโนไทป์ที่เป็นเฮเทอโรไซกัสมีการแสดงออกที่แตกต่างจากโฮโมไซกัสของลักษณะเด่น เป็นผลให้อัตราส่วนของจีโนไทป์เท่ากับอัตราส่วนของฟีโนไทป์ เช่น ยีนที่ควบคุมสีของดอกต้นลิ้นมังกร แอลลีล c^R แสดงลักษณะดอกสีแดง แอลลีล c^W แสดงลักษณะดอกสีขาว เมื่อทำการผสมต้นลิ้นมังกรพันธุ์แท้ดอกสีแดง c^Rc^R กับพันธุ์แท้ดอกสีขาว c^Wc^W ได้ลูก F_1 ที่มีดอกสีชมพู มีจีโนไทป์ c^Rc^W และเมื่อให้ F_1 ผสมตัวเองได้ลูก F_2 ที่มีอัตราส่วนจีโนไทป์ของ $c^Rc^R : c^Rc^W : c^Wc^W$ เท่ากับ 1:2:1 และมีอัตราส่วนฟีโนไทป์ของ แดง : ชมพู : ขาว เท่ากับ 1:2:1

การข่มร่วมกัน (codominance) หมายถึงการที่แอลลีลที่เป็นคู่กันสามารถแสดงออกในลักษณะใดลักษณะหนึ่งร่วมกัน ในกรณีนี้ทำให้ลักษณะที่ได้จะเกิดจากการผสมลักษณะ 2 ลักษณะเข้าด้วยกัน เป็นผลให้เฮเทอโรไซกัสมีการแสดงออกที่แตกต่างจากโฮโมไซกัสของลักษณะเด่น และอัตราส่วนของจีโนไทป์เท่ากับอัตราส่วนของฟีโนไทป์ เช่น การผสมระหว่างวัวสีแดงกับวัวสีขาวให้ลูกที่มีสีลายขาวแดง (ไม่ใช่สีชมพู) วัวมีทั้งขนสีขาวและขนสีแดงปนกัน

3.2 กฎการแยกจับคู่อย่างอิสระของหน่วยพันธุกรรม (Law of independent assortment)

กฎข้อแรกของเมนเดลอธิบายถึงพฤติกรรมของยีนเพียง 1 ตำแหน่ง โดยเมนเดลได้ทำการศึกษาเพียง 1 ลักษณะในการผสมแต่ละครั้ง (monohybrid cross) ในการทดลองขั้นต่อไปเมนเดลทำการผสมพันธุ์โดยศึกษาลักษณะ 2 ลักษณะควบคู่กันไป (dihybrid cross) (รูปที่ 3.4) เพื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างยีนทั้ง 2 ตำแหน่ง เมนเดลผสมถั่วพันธุ์แท้เมล็ดกลมสีเหลืองกับถั่วพันธุ์แท้เมล็ดย่นสีเขียว โดยเมนเดลทราบแล้วว่าลักษณะเมล็ดกลมและเมล็ดสีเหลืองถูกควบคุมโดยแอลลีลลักษณะเด่น ส่วนลักษณะเมล็ดย่นและเมล็ดสีเขียวถูกควบคุมโดยแอลลีลลักษณะด้อย เมนเดลได้สังเกตดูผลที่ได้ในรุ่นลูกพบว่า ลูก F_1 ได้ถั่วที่มีเมล็ดกลมสีเหลืองทั้งหมด เมื่อให้ลูก F_1 ผสมตัวเองตามธรรมชาติได้ลูก F_2 ที่มีลักษณะปรากฏดังนี้

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



รูปที่ 3.4 การผสมพันธุ์ถั่วลันเตาโดยศึกษา 2 ลักษณะควบคู่กัน (dihybrid cross) ระหว่างถั่วลันเตาพันธุ์แท้เมล็ดกลมสีเหลือง *(RRYY)* กับพันธุ์แท้เมล็ดย่นสีเขียว *(rryy)* และลูกที่เกิดจากการผสมพันธุ์ในรุ่น F_1, เซลล์สืบพันธุ์ของรุ่น F_1 และลูกรุ่น F_2 ที่เกิดจากการผสมตัวเองของรุ่น F_1

เมื่อพิจารณาสองลักษณะแยกกันพบว่า ลูก F_2 ที่ได้มีอัตราส่วนของลักษณะเมล็ดกลม : เมล็ดย่น เท่ากับ 3:1 และอัตราส่วนของสีเมล็ดสีเหลือง : เมล็ดสีเขียวก็เท่ากับ 3:1 แต่เมื่อพิจารณาสองลักษณะควบคุมกันไปพบว่า อัตราส่วนของเมล็ดกลมสีเหลือง : เมล็ดกลมสีเขียว : เมล็ดย่นสีเหลือง : เมล็ดย่นสีเขียว ประมาณ 9:3:3:1 อัตราส่วนนี้เกิดจากการคูณกันระหว่างอัตราส่วน 3:1 ของลักษณะทั้งสองนั่นเอง ดังนี้

ลักษณะ	3 เมล็ดกลม	1 เมล็ดย่น
3 เมล็ดสีเหลือง	9 เมล็ดกลมสีเหลือง	3 เมล็ดย่นสีเหลือง
1 เมล็ดสีเขียว	3 เมล็ดกลมสีเขียว	1 เมล็ดย่นสีเขียว

เมนเดลได้อธิบายปรากฏการณ์ดังกล่าวว่า ยีนที่ควบคุมลักษณะเมล็ดและยีนที่ควบคุมสีเมล็ดมีความเป็นอิสระต่อกันสามารถแยกจากกันได้อย่างอิสระเมื่อจะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ และได้ตั้งกฎข้อที่สองขึ้น เรียกว่า *กฎการแยกจับคู่อย่างอิสระ* (*Law of Independent Assortment*) มีใจความว่า ยีนที่ควบคุมลักษณะหนึ่งจะมีความเป็นอิสระในการแยกตัวไปรวมกับยีนที่ควบคุมลักษณะอื่นเมื่อมีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์

จากตัวอย่างข้างต้นสามารถอธิบายได้ดังนี้ ถ้ากำหนดให้ แอลลีลเมล็ดกลม = *R*, แอลลีลเมล็ดย่น = *r*, แอลลีลเมล็ดสีเหลือง = *Y* และแอลลีลเมล็ดสีเขียว = *y* โดยที่แอลลีล *R* แสดงการข่มแอลลีล *r* และแอลลีล *Y* แสดงการข่มแอลลีล *y* เมื่อทำการผสมพ่อแม่พันธุ์แท้ เมล็ดกลมสีเหลือง *RRYY* กับพ่อแม่พันธุ์แท้เมล็ดย่นสีเขียว *rryy* ได้ลูก F_1 ที่มีจีโนไทป์ *RrYy* ซึ่งมีฟีโนไทป์ เมล็ดกลมสีเหลืองทั้งหมด เมื่อทำการผสมตัวเองในรุ่น F_1 (*RrYy* × *RrYy*) เซลล์สืบพันธุ์ของรุ่น F_1 จะมีทั้งหมด 4 ชนิด คือ *RY*, *Ry*, *rY*, *ry* ซึ่งเกิดจากแอลลีล *R* มีความเป็นอิสระในการแยกตัวไปรวมกับแอลลีล *Y* หรือ *y* ในเซลล์สืบพันธุ์ในโอกาสเท่ากัน ซึ่งทำนองเดียวกับแอลลีล *r* ก็มีความเป็นอิสระในการแยกตัวไปรวมกับแอลลีล *Y* หรือ *y* ดังนั้นลูกรุ่น F_2 ที่เกิดจากการรวมตัวของเซลล์สืบพันธุ์ทั้ง 4 ชนิดจึงเป็นไปได้ทั้งหมด 16 แบบ โดย 16 แบบนี้ประกอบด้วยจีโนไทป์ทั้งหมด 9 แบบ คือ *RRYY : RRYy : RRyy : RrYY : RrYy : Rryy : rrYY : rrYy : rryy* ในอัตราส่วน 1:2:1:2:4:2:1:2:1 (แน่นอนเมนเดลจะต้องทำการทดสอบรุ่น F_2 ทั้งหมดจึงจะสามารถแบ่งจำพวกของจีโนไทป์ทั้ง 9 ชนิดได้) และประกอบด้วยฟีโนไทป์ 4 แบบ คือ กลม-เหลือง : กลม-เขียว : ย่น-เหลือง : ย่น-เขียว หรืออาจเขียนอีกแบบหนึ่งคือ *R_Y_ : R_yy : rrY_ : rryy* ในอัตราส่วน 9:3:3:1

3.3 การหาจำนวนชนิดและอัตราส่วนของเซลล์สืบพันธุ์ จีโนไทป์ และฟีโนไทป์

3.3.1 การผสมโดยพิจารณา 1 ลักษณะ (Monohybrid cross)

เนื่องจากพิจารณาลักษณะเพียง 1 ลักษณะในการผสม ดังนั้นจึงมียีนเกี่ยวข้องเพียง 1 คู่ตามกฎข้อที่ 1 ของเมนเดลที่ว่า คู่ของแอลลีลจะมีการแยกตัวออกจากกันเมื่อมีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ ดังนั้นพ่อแม่ที่เป็นโฮโมไซโกตจึงสามารถผลิตเซลล์สืบพันธุ์ได้เพียงชนิดเดียว ส่วนพ่อแม่ที่เป็นเฮเทอโรไซโกตจะสามารถผลิตเซลล์สืบพันธุ์ได้ 2 ชนิดในอัตราส่วนที่เท่ากัน และอัตราส่วนของจีโนไทป์ในรุ่นลูกจะเกิดจากการคูณอัตราส่วนของเซลล์สืบพันธุ์ที่รวมกันเป็นจีโนไทป์นั้น ตัวอย่างยีนที่ควบคุมสีผิวในหนูตะเภา พบว่าแอลลีล *B* แสดงลักษณะสีดำซึ่งเป็นลักษณะข่มต่อแอลลีล *b* ซึ่งแสดงลักษณะสีขาว การผสมระหว่างพ่อแม่ (P_1, P_2) ที่มีจีโนไทป์แบบต่างๆ อาจแสดงได้ทั้งหมด 6 แบบจากจีโนไทป์ที่มีได้ทั้งหมด 3 แบบ อัตราส่วนของเซลล์สืบพันธุ์ จีโนไทป์ และฟีโนไทป์ ในรุ่น F_1 สามารถแสดงได้ดังตารางที่ 3.1

ตารางที่ 3.1 การผสมโดยพิจารณา 1 ยีน (monohybrid cross) ระหว่างพ่อแม่ (P_1, P_2) ที่มีจีโนไทป์แบบต่างๆ ทั้งหมด 6 แบบ และแสดงอัตราส่วนของเซลล์สืบพันธุ์ จีโนไทป์ และฟีโนไทป์ ในรุ่น F_1

การผสมพันธุ์ P_1 × P_2	อัตราส่วนเซลล์สืบพันธุ์ P_1	อัตราส่วนเซลล์สืบพันธุ์ P_2	อัตราส่วนจีโนไทป์ของ F_1	อัตราส่วนฟีโนไทป์ของ F_1
BB × *BB*	*B*	*B*	*all BB*	all black
BB × *Bb*	*B*	1/2*B*, 1/2*b*	1/2*BB* : 1/2*Bb*	all black
BB × *bb*	*B*	*b*	*all Bb*	all black
Bb × *Bb*	1/2*B*, 1/2*b*	1/2*B*, 1/2*b*	1/4*BB* : 1/2*Bb* : 1/4*bb*	3/4 black : 1/4 white
Bb × *bb*	1/2*B*, 1/2*b*	*b*	1/2*Bb* : 1/2*bb*	1/2 black : 1/2 white
bb × *bb*	*b*	*b*	*all bb*	all white

3.3.2 การผสมโดยพิจารณา 2 ลักษณะ (Dihybrid cross)

ในการผสมโดยพิจารณาลักษณะ 2 ลักษณะควบคู่กันยีนที่เกี่ยวข้องจึงมี 2 คู่ หรือ 2 ตำแหน่ง ภายใต้กฎของเมนเดล ยีนทั้ง 2 ตำแหน่งจะมีตำแหน่งอยู่บนคนละโครโมโซม และคู่ของแอลลีลมีปฏิกิริยาแบบข่มสมบูรณ์ โดยยีนที่อยู่ต่างตำแหน่งกันไม่มีปฏิสัมพันธ์ต่อกัน การหาอัตราส่วนของเซลล์สืบพันธุ์ จีโนไทป์ และฟีโนไทป์สามารถทำได้ดังนี้

พันธุศาสตร์

ความก้าวหน้าทางพันธุศาสตร์ได้ดำเนินไปอย่างรวดเร็ว และถูกนำไปประยุกต์ในวิทยาศาสตร์ชีวภาพหลายสาขา ทั้งการแพทย์ เกษตร อุตสาหกรรม และสิ่งแวดล้อม ความเข้าใจพันธุศาสตร์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งอณูพันธุศาสตร์ ช่วยให้นักศึกษาหรือผู้สนใจในสาขาวิชานี้สามารถนำไปใช้เป็นพื้นฐานของการศึกษาต่อในวิทยาศาสตร์ชีวภาพสมัยใหม่ ตำรา *พันธุศาสตร์* เล่มนี้ มีเนื้อหาครอบคลุมสาขาย่อยทั้งหมดของพันธุศาสตร์ คือพันธุศาสตร์บริสุทธิ์ พันธุศาสตร์ปริมาณ พันธุศาสตร์ประชากร และอณูพันธุศาสตร์ ซึ่งจะบรรยายถึงพื้นฐานทางอณูพันธุศาสตร์อย่างละเอียด ช่วยให้ผู้ที่ได้ศึกษาตำราเล่มนี้มีความรู้พื้นฐานสำหรับการศึกษาในระดับที่ก้าวหน้ามากขึ้น ในแต่ละบทจะมีบทนำเกี่ยวกับความสำคัญของเนื้อหาที่จะศึกษา แล้วตามด้วยหัวข้อสำคัญที่ควรทราบและควรเข้าใจ ผู้เรียบเรียงได้วาดรูปโดยดัดแปลงปรับปรุงมาจากตำราภาษาอังกฤษ เว็บไซต์ต่างๆ จากเครือข่ายสารสนเทศ เพื่ออธิบายให้เกิดความชัดเจนของเนื้อหา โดยในตำราจะประกอบด้วยภาพประกอบมากกว่า 200 รูป มีแบบฝึกหัดพร้อมเฉลยคำตอบ ทำให้ผู้ศึกษาสามารถศึกษาได้ด้วยตนเอง หรืออาจขอคำแนะนำจากผู้สอนเพิ่มเติม

ดร.กิตติพัฒน์ อุโฆษกิจ

- วท.บ. (เกษตรศาสตร์) สาขาวิชาพืชไร่นา มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์
- วท.ม. (เกษตรศาสตร์) สาขาวิชาพืชไร่นา (การปรับปรุงพันธุ์พืช) มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์
- Ph.D. Horticulture (Plant Molecular Genetics) Mississippi State University
- ปัจจุบันดำรงตำแหน่งรองศาสตราจารย์ สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์

ISBN 978-616-314-405-8

9 786163 144058

ราคา 539 บาท

หมวดวิทยาศาสตร์

http://www.thammasatpress.tu.ac.th