ตรวจเอกสาร

ลักษณะเชิงปริมาณเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนกลุ่มหนึ่ง โดยอาจเป็น modifying gene, multiple factors หรือ polygenes ก็ได้ โดยทั่วไปแล้วลักษณะที่สำคัญทางเศรษฐกิจในพืชมักเป็นลักษณะเชิงปริมาณ (quantitative characters) เช่น ผลผลิต จำนวนฝักต่อต้น ขนาดเมล็ด อายุออกดอก อายุเก็บเกี่ยว เป็นต้น ซึ่งในการถ่ายทอดลักษณะต่าง ๆ เหล่านี้จะพบว่ามีความแปรปรวนเป็นไปอย่างต่อเนื่อง (continuous variation) โดยที่ความแปรปรวนของลักษณะเชิงปริมาณที่เกิดขึ้นนี้ Mather and Jinks (1971) ได้กล่าวว่าเป็นผลเนื่องมาจาก (1) การทำงานร่วมกันระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อม (2) ลักษณะเชิงปริมาณเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนเป็นจำนวนมาก ซึ่งยีนต่าง ๆ เหล่านี้มีผลต่อการแสดงออกของลักษณะต่างกัน และ (3) ลักษณะเชิงปริมาณลักษณะหนึ่ง ๆ อาจถูกควบคุมด้วยยีนมากกว่าหนึ่งยีน และยีนหนึ่งอาจสามารถควบคุมได้มากกว่าหนึ่งลักษณะ ดังนั้นลักษณะที่พืชแสดงปรากฏให้เห็น (phenotype,P) จึงเป็นผลอันเนื่องมาจากการแสดงออกของพันธุกรรม (genotype,G) ร่วมกับอิทธิพลของสภาพแวดล้อม (environments, E) ดังสมการ

$$P = G + E \quad \text{.....(1)}$$

และการแสดงออกของพันธุกรรมนี้ Falconer (1960, 1981) กล่าวว่าเป็นผลจากการทำงานร่วมกันของยีน ซึ่งอาจเป็นผลจากการทำงานร่วมกันของยีนภายในตำแหน่งเดียวกัน (allelic gene action) และ/หรือ การทำงานร่วมกันของยีนที่อยู่ต่างตำแหน่งกัน (non-allelic gene action) ดังนั้นพฤติกรรมอันเนื่องจากการแสดงออกของยีน จึงประกอบด้วย (1) พฤติกรรมของยีนแบบบวก (additive gene action) (2) พฤติกรรมของยีนแบบข่ม (dominance gene action) และ (3) พฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง (non-allelic gene action หรือ epistasis) ด้วยเหตุนี้ จำนวนยีน, ชนิดของพฤติกรรมของยีน และความสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อม จึงเป็นปัจจัยที่เข้ามามีบทบาทเกี่ยวข้องกับความแปรปรวนที่เกิดขึ้นอันเนื่องมาจากพันธุกรรม

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ดังนั้นในการวิเคราะห์องค์ประกอบของความแปรปรวนที่เกิดขึ้นกับลักษณะเชิงปริมาณจึงจำเป็นต้องอาศัยการวิเคราะห์ประชากร ครอบครัว หรือกลุ่มของครอบครัว โดยพิจารณาถึงพื้นฐานทางพันธุกรรมของประชากรและความสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมที่ควบคุมลักษณะนั้นกับการแสดงออกของลักษณะให้ปรากฏเห็น (Hayman and Mather, 1955) ซึ่ง Chapman and McNeal (1971) ให้เหตุผลถึงสาเหตุที่จำเป็นต้องวิเคราะห์องค์ประกอบของความแปรปรวนทางพันธุกรรมปริมาณว่ามีเหตุผลอย่างน้อย 3 ประการคือ (1) เพื่อสามารถเข้าใจในปรากฏการณ์ที่เกิดขึ้นเกี่ยวกับหลักพันธุศาสตร์ (2) ต้องการคาดคะเนถึงความก้าวหน้าของการคัดเลือกในประชากรที่ไม่ใช่พันธุ์แท้ (heterozygous populations) และ (3) ใช้ในการคัดเลือกพันธุ์พ่อ-แม่ ที่น่าจะให้ลูกผสมชั่วที่ 1 ที่ดี จากเหตุผลดังกล่าวเมื่อพิจารณาถึงปัจจัยที่มีบทบาทต่อความแปรปรวนทางพันธุกรรมแล้ว โดยทั่ว ๆ ไปการปรับปรุงพันธุ์พืชที่มีการผสมตัวเองโดยธรรมชาติจึงมุ่งพิจารณาถึงชนิดของพฤติกรรมของยีน (Matzinger, 1963) ทั้งนี้เนื่องจากการทราบถึงพฤติกรรมของยีนที่ควบคุมลักษณะเชิงปริมาณจะช่วยให้การปรับปรุงพันธุ์พืชประสบความก้าวหน้าโดยจะถูกนำมาใช้ในการตัดสินใจเลือกวิธีการที่จะใช้ในการปรับปรุงลักษณะ (Liang and Walter, 1968 ; Brim, 1973) ซึ่งการปรับปรุงพันธุ์จะกระทำในรูปของการผลิตพืชลูกผสมเมื่อมีการแสดงพฤติกรรมของยีนเป็นแบบข่ม ในขณะที่พฤติกรรมของยีนแบบบวกจะมีประโยชน์ในการคัดเลือกเพื่อให้ได้พืชที่เป็นพันธุ์แท้ (homozygote) (Edwards et al., 1976 ; Ehdaie and Ghaderi, 1978) และในการประเมินค่าความแปรปรวนทางพันธุกรรมในพืชผสมตัวเองนี้อาจทำการวิเคราะห์แบบ first-order statistics โดยอาศัยค่าเฉลี่ย เช่น การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ (generation mean analysis) หรือวิเคราะห์แบบ second-order statistics โดยอาศัยค่าความแปรปรวนและความแปรปรวนร่วม (variances and covariances) เช่น การวิเคราะห์แบบ diallels การวิเคราะห์องค์ประกอบของความแปรปรวนที่เกิดขึ้นในชั่วต่าง ๆ ของพันธุ์พืชที่มีลักษณะทางพันธุกรรมคงที่ (Nelder, 1953 ; Matzinger, 1963 ; Mather and Jinks, 1971, 1977)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

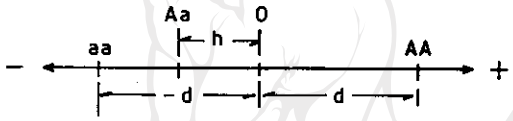
การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ

การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ เป็นวิธีการที่ถูกนำมาใช้ในการวิเคราะห์พฤติกรรมทางพันธุกรรมโดยอาศัยค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่ได้รับการผสมพันธุ์ระหว่างสายพันธุ์แท้ 2 สายพันธุ์ ดังนั้นวิธีนี้จึงเป็นวิธีที่เหมาะกับพืชผสมตัวเองซึ่งไม่สะดวกในการสร้างเมล็ดพันธุ์ลูกผสมชั่วที่ 1 ให้ได้เมล็ดเป็นจำนวนมาก ๆ ได้ (พีระศักดิ์, 2525) การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ นี้ได้มีผู้เสนอวิธีการวิเคราะห์ไว้เป็นจำนวนมาก แต่วิธีที่ได้รับการยอมรับกันแพร่หลายวิธีหนึ่งได้แก่ วิธีการที่เสนอโดย Mather and Jinks (1971, 1977) ซึ่งมีหลักการดังต่อไปนี้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ทฤษฎี

ในสิ่งมีชีวิตที่มีจำนวนโครโมโซมเป็นแบบ diploid เมื่อพิจารณายีนเพียงตำแหน่งเดียว (A-a) จะพบว่ามีการแสดงพันธุกรรมออกมาได้ถึง 3 แบบ อันได้แก่ AA, Aa และ aa ซึ่งต่างก็แสดง genotypic values ที่เบี่ยงเบนจากค่ากึ่งกลางระหว่างค่าของ AA และ aa ได้ดังนี้ (ภาพที่ 1)



ภาพที่ 1 แสดง d และ h เพื่อความแตกต่างของยีน A-a ที่เบี่ยงเบนไปจากค่าเฉลี่ยระหว่าง AA และ aa (m) (ดัดแปลงจาก Mather and Jinks, 1971, 1977)

จากภาพดังกล่าวข้างต้นนี้เป็นเหตุให้สามารถอธิบายถึงพฤติกรรมของยีนที่มีผลต่อการแสดงออกของลักษณะที่มองเห็นได้ว่ามีอยู่ 2 แบบด้วยกันคือ พฤติกรรมของยีนแบบบวก (d) และพฤติกรรมของยีนแบบข่ม (h) ซึ่งพฤติกรรมของยีนแบบบวกจะมีผลคงที่ต่อความแปรปรวนทางพันธุกรรมอันเนื่องมาจากยีน ส่วนพฤติกรรมของยีนแบบข่มจะขึ้นอยู่กับคุณสมบัติในการข่มของยีน และการถ่ายทอดความแปรปรวนไปสู่ชั่วลูกหลานจะมีค่าไม่คงที่ นอกจากนี้การแสดงออกของพฤติกรรมของยีนแบบข่มจะอยู่ในระดับใดนั้นจะขึ้นอยู่กับความสัมพันธ์ระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบข่มที่มีต่อพฤติกรรมของยีนแบบบวก (h_a/d_a) ดังแสดงไว้ในตารางที่ 1

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 1 แสดงระดับของการแสดงออกของพฤติกรรมของยีนแบบข่ม

ความสัมพันธ์ระหว่าง h และ d	ระดับของพฤติกรรมของยีนแบบข่ม
h = d	ข่มสมบูรณ์ (complete dominance)
h > d	ข่มเกิน (over dominance)
h < d (แต่ไม่เท่ากับ 0)	ข่มไม่สมบูรณ์ (partial dominance)
h = 0	แสดงพฤติกรรมแบบบวก (ไม่ปรากฏพฤติกรรมของยีนแบบข่ม)

หมายเหตุ ถ้า h มีค่าเป็นลบ แสดงว่ายีน a เป็นยีนที่แสดงบทบาทเด่น

เนื่องจากลักษณะเชิงปริมาณถูกควบคุมด้วยยีนเป็นจำนวนมาก เป็นเหตุให้ไม่สามารถพิจารณายีนทีละตำแหน่งได้จำเป็นต้องพิจารณายีนหลายตำแหน่งพร้อมกัน ซึ่งเมื่อพิจารณาภายใต้ข้อสมมติฐานที่ถือว่าการแสดงของยีนที่ปรากฏนี้ปราศจากความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งและความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องด้วยแล้ว พฤติกรรมของยีนที่แสดงออกมาจะมีค่าดังต่อไปนี้

$$[d] = S(d_+) - S(d_-) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (2)$$

$$[h] = S(h) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots (3)$$

เมื่อ [d] เป็นผลรวมของพฤติกรรมแบบบวกของยีนทุกตำแหน่งที่ปรากฏให้เห็น

และ [h] เป็นผลรวมของพฤติกรรมแบบข่มของยีนทุกตำแหน่งที่ปรากฏให้เห็น

ซึ่งค่าของ [d] และ [h] นี้อาจมีค่าเป็นบวกหรือลบ หรือเท่ากับ 0 ก็ได้ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับผลการแสดงออกของยีนแต่ละตำแหน่ง ซึ่งอาจมีผลต่อการเพิ่มหรือลดการแสดงออกของลักษณะ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ด้วยเหตุผลดังกล่าวข้างต้น เมื่อทำการผสมพันธุ์ระหว่างพันธุ์แท้ 2 สายพันธุ์ที่มีพันธุกรรมแตกต่างกันแล้วศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างสภาพพันธุ์แท้และพันธุ์ทางกับการแสดงออกของพืชในชั่วต่าง ๆ จะพบองค์ประกอบของค่าเฉลี่ยในประชากรชั่วต่าง ๆ ดังแสดงไว้ในตารางที่ 2

ตารางที่ 2 แสดงองค์ประกอบของค่าเฉลี่ยในประชากรชั่วต่าง ๆ

ประชากรชั่ว	องค์ประกอบของค่าเฉลี่ยของลักษณะที่ปรากฏให้เห็น		
	m	[d]	[h]
P_1	1	1	0
P_2	1	-1	0
F_1	1	0	1
F_2	1	0	1/2
B_1	1	1/2	1/2
B_2	1	-1/2	1/2
F_3	1	0	1/4
F_4	1	0	1/8
S_3	1	0	1/2
S_4	1	0	3/8
$F_2 \times P_1$	1	1/2	1/2
$F_2 \times P_2$	1	-1/2	1/2
$F_2 \times F_1$	1	0	1/2
B_1 ผสมตัวเอง	1	1/2	1/4
B_2 ผสมตัวเอง	1	-1/2	1/4

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในกรณีพฤติกรรมของยีนเป็นแบบบวกและแบบข่มโดยปราศจากความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งแล้ว ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ จะมีความสัมพันธ์กันดังตารางที่ 3

ตารางที่ 3 แสดงความสัมพันธ์ระหว่างค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่ได้รับจากคู่ผสมระหว่างพันธุ์แท้ ซึ่งถูกควบคุมด้วยพฤติกรรมของยีนแบบบวกและแบบข่ม

$\bar{S}_2 = \bar{F}_2 = (1/4)\bar{P}_1 + (1/4)\bar{P}_2 + (1/2)\bar{F}_1$

$\bar{F}_3 = (1/4)\bar{P}_1 + (1/4)\bar{P}_2 + (1/2)\bar{F}_2 = (3/8)\bar{P}_1 + (3/8)\bar{P}_2 + (1/4)\bar{F}_1$

$\bar{F}_n = (1/4)\bar{P}_1 + (1/4)\bar{P}_2 + (1/2)\bar{F}_{n-1} = (1/2-1/2^n)(\bar{P}_1 + \bar{P}_2) + (1/2)^{n-1}\bar{F}_1$

$\bar{B}_1 = (1/2)\bar{P}_1 + (1/2)\bar{F}_1$

$\bar{B}_2 = (1/2)\bar{P}_2 + (1/2)\bar{F}_1$

$\bar{B}_{11} = (3/4)\bar{P}_1 + (1/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{11} = B_1 \times P_1$

$\bar{B}_{12} = (1/4)\bar{P}_2 + (3/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{12} = B_1 \times P_2$

$\bar{B}_{21} = (1/4)\bar{P}_1 + (3/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{21} = B_2 \times P_1$

$\bar{B}_{22} = (3/4)\bar{P}_2 + (1/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{22} = B_2 \times P_2$

$\bar{B}_{1s} = (5/8)\bar{P}_1 + (1/8)\bar{P}_1 + (1/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{1s} = B_1$ ผสมตัวเอง

$\bar{B}_{2s} = (5/8)\bar{P}_2 + (1/8)\bar{P}_2 + (1/4)\bar{F}_1$ โดย $B_{2s} = B_2$ ผสมตัวเอง

$\bar{F}_2 = (1/2)\bar{B}_1 + (1/2)\bar{B}_2 = (1/4)\bar{B}_{11} + (1/4)\bar{B}_{12} + (1/4)\bar{B}_{21} + (1/4)\bar{B}_{22}$

$\bar{F}_3 = (1/2)\bar{B}_{1s} + (1/2)\bar{B}_{2s} = (1/2)\bar{B}_{11} + (1/2)\bar{B}_{22}$

ซึ่ง Mather (1949) อ้างโดย Mather and Jinks (1971, 1977) ได้คิดสูตรสำหรับตรวจสอบค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ว่าขึ้นอยู่กับพฤติกรรมของยีนแบบบวกหรือแบบข่มโดยเฉพาะหรือไม่ และเรียกการตรวจสอบแบบนี้ว่า Scaling tests ซึ่งสูตรของ Mather ที่ใช้ในการตรวจสอบมีดังนี้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

$$A = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - \bar{F}_1 \qquad V_A = 4V_{\bar{B}1} + V_{\bar{P}1} + V_{\bar{F}1}$$

$$B = 2\bar{B}_2 - \bar{P}_2 - \bar{F}_1 \qquad \text{และ} \quad V_B = 4V_{\bar{B}2} + V_{\bar{P}2} + V_{\bar{F}1}$$

$$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 \qquad V_C = 16V_{\bar{F}2} + 4V_{\bar{F}1} + V_{\bar{P}1} + V_{\bar{P}2}$$

ถ้าลักษณะที่ศึกษาถูกควบคุมด้วยพฤติกรรมของยีนแบบบวกและ/หรือแบบข่ม โดยปราศจากความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งแล้วค่า A, B และ C จะมีค่าเท่ากับ 0 ภายในขอบเขตของความคลาดเคลื่อนของตัวอย่าง

สำหรับการประมาณค่าพารามิเตอร์ m, [d] และ [h] สามารถกระทำได้โดยวิธี weighted least squares ซึ่งเสนอโดย Cavalli (1952) อ้างโดย Mather and Jinks (1977) ประกอบด้วยการประมาณค่าของพารามิเตอร์ m, [d] และ [h] จากค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ แล้วทำการเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่ได้จากการสังเกตกับค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่คาดหมายได้จากการประมาณค่าพารามิเตอร์ว่าค่าพารามิเตอร์ที่ประมาณได้มีความเหมาะสมเพียงใดโดยการใช้ Chi-Square test สำหรับวิธี weighted least squares นี้ Hayman (1960) และ Bulmer (1980) ได้อธิบายถึงวิธีการดังกล่าวว่าเป็นการสร้าง matrix ของพารามิเตอร์และของค่าเฉลี่ยในประชากรชั่วต่าง ๆ ที่สังเกตได้จากการทดลอง ซึ่งสามารถแสดงเป็นสมการเส้นตรงได้ดังนี้

$$y = Cx + E$$

โดยที่ y เป็น vector ของค่าเฉลี่ยของประชากรในชั่วต่าง ๆ ที่สังเกตได้

ในขณะที่ C เป็น matrix ของสัมประสิทธิ์ของพารามิเตอร์ m, d และ h

x เป็น vector ของพารามิเตอร์ m, d และ h

และ E เป็น vector ของความคลาดเคลื่อนแบบสุ่มที่รู้ความแปรปรวน และความแปรปรวนร่วมของค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ

ให้ matrix E = Var (e) คือเป็น matrix ของความคลาดเคลื่อนของค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ดังนั้นจึงเท่ากับ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

$$(y - Cx)E^{-1} (y - Cx)$$

$$\hat{x} = (C' E^{-1} C)^{-1} C' E^{-1} y$$

matrix ของความแปรปรวน-ความแปรปรวนร่วม ของความคลาดเคลื่อนเป็น

$$V(\hat{x}) = (C' E^{-1} C')^{-1}$$

และการตรวจสอบจะได้เป็น

$$\chi^2 = y' E^{-1} y - y' E^{-1} C\hat{x}$$

อย่างไรก็ตามลักษณะเชิงปริมาณเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยกลุ่มของยีน ซึ่งการทำงานของยีนอาจมีการแสดงความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง Van der Veen (1959) และ Mather (1967) ได้แสดงถึงการทำงานร่วมกันระหว่างยีน 2 คู่ ดังแสดงไว้ในตารางที่ 4

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 4 แสดงลักษณะที่ปรากฏให้เห็นทั้ง 9 แบบที่เกิดจากการรวมตัวของยีน 2 คู่ (A–a และ B–b) โดยตัวเลขที่อยู่ทางมุมขวามือเป็นอัตราส่วนที่เกิดขึ้นในลูกผสมชั่วที่ 2 (ดัดแปลงจาก Van der Veen, 1959 และ Mather, 1967)

	BB	Bb	bb	ค่าเฉลี่ย F_2
AA	$d_a + d_b$ + i_{ab} (1)	$d_a + h_b$ + $j_{a/b}$ (2)	$d_a - d_b$ − i_{ab} (1)	$d_a + (1/2)h_b + (1/2)j_{ab}$
Aa	$h_a + d_b$ + $j_{b/a}$ (2)	$h_a + h_b$ + l_{ab} (4)	$h_a + d_b$ − $j_{b/a}$ (2)	$h_a + (1/2)h_b + (1/2)l_{ab}$
aa	$-d_a + d_b$ − i_{ab} (1)	$-d_a + h_b$ − $j_{a/b}$ (2)	$-d_a - d_b$ + i_{ab} (1)	$-d_a + (1/2)h_b - (1/2)j_{ab}$
ค่าเฉลี่ย F_2	$(1/2)h_a + d_b + (1/2)j_{ba}$	$(1/2)h_a + h_b + (1/2)l_{ab}$	$(1/2)h_a - d_b - (1/2)j_{ba}$	$(1/2)h_a + (1/2)h_b + (1/4)l_{ab}$

หมายเหตุ i_{ab} เป็นความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบ d_a กับ d_b

j_{ab} และ j_{ba} เป็นความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบ d_a กับ h_b และ d_b กับ h_a ตามลำดับ

และ l_{ab} เป็นความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบ h_a กับ h_b

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โดยสัมประสิทธิ์ของพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง เป็นผลลัพธ์มาจากสัมประสิทธิ์ของคู่พฤติกรรมของยีนในตำแหน่งต่าง ๆ คูณกัน เช่น

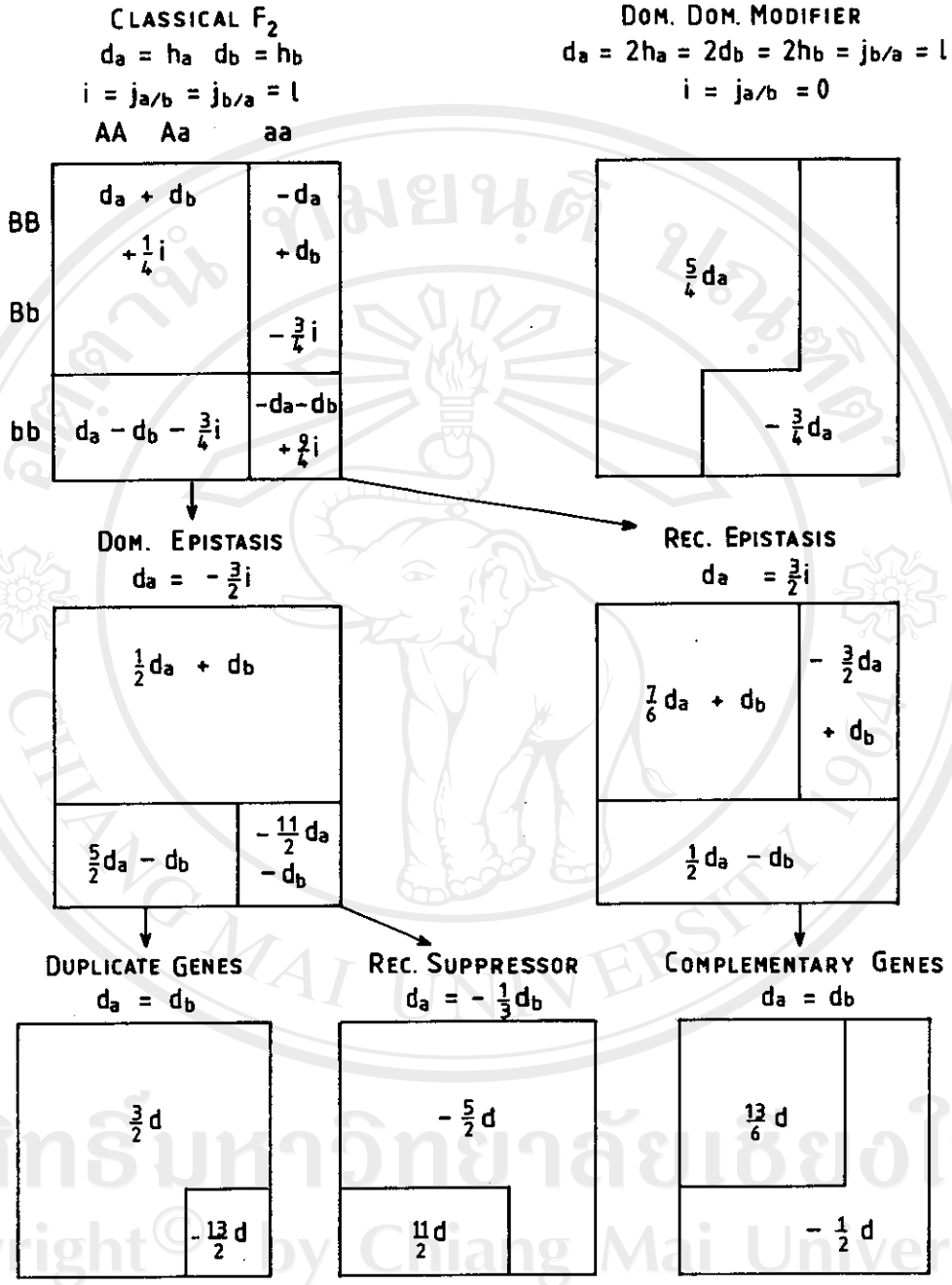
	d_a	d_b	i_{ab}
AABB	+1	+1	+1
AAbb	+1	−1	−1

และความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งทั้ง 4 แบบนี้สามารถแบ่งชนิดของพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งได้เป็น 3 แบบคือ พฤติกรรมร่วมระหว่างพฤติกรรมยีนแบบบวกกับแบบบวก (i) พฤติกรรมร่วมระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบบวกกับแบบข่ม (j) และพฤติกรรมร่วมระหว่างพฤติกรรมของยีนแบบข่มกับแบบข่ม (l) (Hayman and Mather 1955; Mather, 1967)

ปกติการกระจายตัวของลูกผสมชั่วที่ 2 แบบมาตรฐานจะปรากฏให้เห็นลักษณะต่าง ๆ ได้ 4 แบบ ในอัตราส่วน 9 : 3 : 3 : 1 เมื่อ $d_a = h_a$, $d_b = h_b$ และ $i_{ab} = j_{ab} = j_{ba} = l_{ab}$ แต่การกระจายดังกล่าวอาจมีการเปลี่ยนแปลงไป ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับความสัมพันธ์ร่วมของพฤติกรรมระหว่างยีนต่างตำแหน่งเป็นผลให้เกิดความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนแบบต่าง ๆ ซึ่ง Hayman and Mather (1955) ได้อธิบายความสัมพันธ์ร่วมของพฤติกรรมระหว่างยีนที่ทำให้เกิดแบบต่าง ๆ ของความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนไว้ดังภาพที่ 2

ในบางกรณี ลักษณะบางลักษณะอาจถูกควบคุมด้วยยีน 3 คู่หรือมากกว่า ดังนั้นพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งจะเป็นแบบ trigenic interaction หรือ polygenic interaction แต่ในการคาดคะเนพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งส่วนใหญ่จะหยุดอยู่ที่การหาพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งแบบ digenic interaction ทั้งนี้เนื่องจากการคาดคะเนพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งที่สูงกว่านี้จะไม่ได้รับประโยชน์มากนัก เพราะโดยทั่วไปแล้วความแตกต่างในลักษณะต่าง ๆ ที่ปรากฏให้เห็นนี้เป็นผลจากพฤติกรรมของยีนแบบบวกและแบบข่มเป็นสำคัญ (Mather and Jinks, 1971)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 2 แสดงชนิดของ digenic interaction แบบต่าง ๆ เมื่อมีความผันแปรของระดับความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีน [ดัดแปลงจาก Hayman และ Mather (1955)]

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

Hayman (1958) ได้กล่าวถึงการคาดคะเนพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง แบบ digenic interaction ในรูปของ matrix ดังต่อไปนี้

$$y = C_1x_1 + C_2x_2$$

เมื่อ y เป็น vector ของค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่สังเกตได้

C_1 เป็น matrix ของสัมประสิทธิ์ของ m, d และ h

C_2 เป็น matrix ของสัมประสิทธิ์ของพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง i, j และ l

x_1 เป็น vector ของพารามิเตอร์ m, d และ h

และ x_2 เป็น vector ของพารามิเตอร์ i, j และ l

ถ้าให้ E เป็น matrix ของความแปรปรวนของความคลาดเคลื่อนของค่าเฉลี่ย ดังนั้นสามารถประมาณค่าพารามิเตอร์ได้เป็น

$$\begin{pmatrix} \hat{x}_1 \\ \\ \hat{x}_2 \end{pmatrix} = \hat{x} = (C'E^{-1}C)^{-1}\ C'E^{-1}y$$ (โดย C' เป็น transpose ของ C)

และการตรวจสอบความเหมาะสมจะได้เป็น

$$\chi^2 = y'E^{-1}y - y'E^{-1}C\hat{x}$$

ความแปรปรวนและความแปรปรวนร่วมของความคลาดเคลื่อน (error variance and covariance) ของค่าที่ถูกประมาณสามารถเขียนในรูป matrix ได้เป็น

$$V(\hat{x}) = (C'E^{-1}C')^{-1}$$

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

หลังจาก transformation ไปยังประชากรที่แตกต่างกัน

$$x_1 = A\bar{x}_1 + B\bar{x}_2$$

และ $$x_2 = \bar{x}_2$$

$\bar{X}_1$ และ $\bar{X}_2$ ให้ค่าเป็น

$$\hat{\bar{x}}_1 = A^{-1}\hat{x}_1 - A^{-1}B\hat{x}_2$$

$$\hat{\bar{x}}_2 = \hat{x}_2$$

ดังนั้น การประมาณค่า i, j และ l ไม่ได้รับผลกระทบ ถ้าพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งไม่มี ค่าประมาณของ x_1 จะเป็น

$$\hat{x}_1^* = (C_1'E^{-1}C_1)^{-1}C_1E^{-1}y$$

และค่าประมาณของพารามิเตอร์ทั้ง 3 คือ m, d และ h จะเป็น

$$\hat{y}^* = C_1\hat{x}_1^*$$

การตรวจสอบความเหมาะสมจะได้ดังนี้คือ ค่า Chi-square มีค่าเป็น

$$\chi^2 = y'E^{-1}y - y'E^{-1}C_1\hat{x}_1^*$$

และ matrix ของความแปรปรวน ของค่าคาดคะเนเป็น

$$V(\hat{x}_1^*) = (C'_1E^{-1}C_1)^{-1}$$

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ค่าคาดหวังของความแตกต่างระหว่างค่าคาดคะเนและค่าสังเกตของพารามิเตอร์ m, d และ h เป็น

$$\mathcal{E}(y - \hat{y}^*) = I_1 C_2 x_2$$

โดย $$I_1 = I - C_1 V(\hat{x}_1^*) C'_1 E^{-1}$$

ความแตกต่างที่ชัดเจนเป็นผลจากพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง และความแปรปรวนของค่าคาดคะเนมีค่าเป็น

$$V(y-\hat{y}^*) = I_1 E$$

ซึ่งในการวิเคราะห์หาพฤติกรรมของยีนที่มีความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งแบบ digenic interaction โดยใช้ค่าเฉลี่ยของประชากร 6 ชั่ว อันประกอบด้วย ประชากรชั่วพ่อ-แม่ ลูกผสมชั่วที่ 1 ลูกผสมชั่วที่ 2 และลูกผสมกลับหาพันธุ์พ่อและแม่นี้ Jinks and Jones (1958) ได้ให้สูตรสำหรับวิเคราะห์หาพฤติกรรมของยีนไว้ดังนี้

$$m = (1/2)\bar{P}_1 + (1/2)\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2$$

$$[d] = (1/2)\bar{P}_1 - (1/2)\bar{P}_2$$

$$[h] = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - (1\ 1/2)\bar{P}_1 - (1\ 1/2)\bar{P}_2$$

$$[i] = 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2$$

$$[j] = 2\bar{B}_1 - \bar{P}_1 - 2\bar{B}_2 + \bar{P}_2$$

$$[l] = P_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2$$

ทั้งนี้ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ จะมีองค์ประกอบทางพันธุกรรม ดังต่อไปนี้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

$$\bar{P}_1 = m + [d] + [i]$$

$$\bar{P}_2 = m - [d] + [i]$$

$$\bar{F}_1 = m + [h] + [l]$$

$$\bar{B}_1 = m + (1/2)[d] + (1/2)[h] + (1/4)[i] + (1/4)[j] + (1/4)[l]$$

$$\bar{B}_2 = m - (1/2)[d] + (1/2)[h] + (1/4)[i] - (1/4)[j] + (1/4)[l]$$

$$\bar{F}_2 = m + (1/2)[h] + (1/4)[l]$$

ที่กล่าวมาแล้วในตอนต้น ๆ นี้เป็นวิธีการวิเคราะห์พฤติกรรมของยีนตามวิธีของ Mather and Jinks (1971, 1977) อย่างไรก็ตามได้มีผู้คิดหาโมเดลทางพันธุศาสตร์สำหรับใช้อธิบายความแปรปรวนทางพันธุกรรมที่แสดงออกจากการผสมระหว่าง 2 สายพันธุ์แท้ที่สามารถแยกค่าพฤติกรรมร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งออกจากความแปรปรวนแบบบวกและแบบข่มโดยวิธีการวิเคราะห์จากค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ที่มีความสัมพันธ์กันไว้หลายคน เช่น Anderson and Kempthorne (1954), Jinks (1956), Hayman (1958), Gamble (1962) ซึ่งต่างก็ให้สัญลักษณ์และค่าต่าง ๆ ที่ใช้ในการศึกษาไว้ต่างกัน ตัวอย่างเช่น Hayman and Mather (1955) และ Mather and Jinks (1971,1977) ต่างก็กำหนดค่าของพันธุกรรมในชั่วต่าง ๆ ที่เบี่ยงเบนจากค่าเฉลี่ยระหว่างพันธุ์พ่อและแม่ ดังนั้นการข่มของยีนจึงไม่ปรากฏอยู่ในค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วพ่อและแม่ แต่จะไปปรากฏในประชากรลูกผสมเท่านั้น ในขณะที่ Hayman (1958) ได้กำหนดค่าของพันธุกรรมที่เบี่ยงเบนจากค่าเฉลี่ยของประชากรลูกผสมชั่วที่ 2 เป็นสาเหตุให้ไม่ปรากฏพฤติกรรมของยีนแบบใด ๆ ในประชากรลูกผสมชั่วที่ 2 แต่ไปปรากฏอยู่ในประชากรชั่วอื่น ๆ และการข่มของยีนจะปรากฏอยู่ในค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วพ่อ แม่และลูกผสมชั่วที่ 1 ดังตารางเปรียบเทียบที่ 5

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 5 แสดงเปรียบเทียบข้อแตกต่างระหว่างพฤติกรรมของยีนที่ปรากฏในค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ ระหว่างวิธีของ Hayman and Mather (1955), Mather and Jinks (1971,1977), Hayman (1958) และ Gamble (1962)

ชั่ว	องค์ประกอบของค่าเฉลี่ยของชั่ว	
	Hayman and Mather (1955) และ Mather and Jinks (1971, 1977)	Hayman (1958) และ Gamble (1962)
P_1	$m + d + i$	$m + d - (1/2)h + i - j + (1/4)l$
P_2	$m - d + i$	$m - d - (1/2)h + i + j + (1/4)l$
F_1	$m + h + l$	$m + (1/2)h + (1/4)l$
B_1	$m + (1/2)d + (1/2)h + (1/4)i + (1/4)j + (1/4)l$	$m + (1/2)d + (1/4)i$
B_2	$m - (1/2)d + (1/2)h + (1/4)i - (1/4)j + (1/4)l$	$m - (1/2)d + (1/4)i$
F_2	$m + (1/2)h + (1/4)l$	m

สำหรับวิธีของ Anderson and Kempthorne (1954) พารามิเตอร์ที่ใช้มีความสัมพันธ์กับพารามิเตอร์ที่ Hayman (1958) ใช้ คือ

$$K_2 = m$$

$$E = (1/2)h$$

$$F = d - (1/2)h$$

$$G = (1/4)l$$

$$L = j - (1/2)l$$

$$M = i - j + (1/4)l$$

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แต่เนื่องจากวิธีของ Anderson and Kempthorne นี้เป็นวิธีที่ค่อนข้างเข้าใจยาก จึงไม่เป็นที่นิยมเท่าของวิธีของ Hayman (พีระศักดิ์, 2525)

วิธีวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ นี้ได้ถูกนำมาใช้ศึกษาถึงพฤติกรรมของยีนแบบต่าง ๆ ที่มีผลต่อการแสดงออกของลักษณะในพืชผสมตัวเองเป็นอันมาก เช่น ข้าวสาลี (Chapman and McNeal, 1971; Edwards et al., 1976; Johnston et al., 1983) ข้าวโพด (Hughes and Hooker, 1971; McConnell and Gardner, 1979) ฝ้าย (Marani, 1968; Eissa et al., 1983) ซึ่งผลจากการที่ทราบถึงพฤติกรรมของยีนที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกของลักษณะจะช่วยในการตัดสินใจเลือกใช้วิธีการที่เหมาะสมในการปรับปรุงลักษณะ โดยลักษณะที่เป็นผลจากบทบาทของพฤติกรรมของยีนแบบข่มในการปรับปรุงพันธุ์ควรจะกระทำในรูปของการผลิตลูกผสม ขณะที่พฤติกรรมของยีนแบบบวกจะมีการตอบสนองต่อการคัดเลือก ดังนั้นในการปรับปรุงลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยพฤติกรรมของยีนแบบบวกจึงสามารถใช้วิธีการคัดเลือกแบบมาตรฐานต่าง ๆ (Edwards et al, 1976) เช่น การคัดเลือกแบบจดประวัติ (pedegree method) วิธีการเก็บหนึ่งเมล็ดต่อต้น (single seed descent) อย่างไรก็ตาม พีระศักดิ์ (2525) ได้ให้ข้อเปรียบเทียบระหว่างวิธีวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ กับการวิเคราะห์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมไว้ว่า การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากรชั่วต่าง ๆ เป็นการวิเคราะห์โดยใช้ค่าเฉลี่ยซึ่งความผิดพลาดจากการประเมินค่าเฉลี่ยจะน้อยกว่าการประเมินความแปรปรวน (variance) มาก แต่การวิเคราะห์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมทำให้ทราบถึงความแปรปรวนอันเนื่องมาจากยีนว่ามีมากน้อยเพียงใด ในขณะที่พฤติกรรมทางพันธุ-กรรมเป็นผลรวมของพฤติกรรมของยีน ซึ่งอาจเป็นทั้งด้านบวกและลบ หรืออาจเท่ากับ 0 ได้ทั้ง ๆ ที่อาจวัดเป็นความแปรปรวนออกมาได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม

Wright (1935) อ้างโดย Comstock and Robinson (1948) และ Moll and Stuber (1974) ได้กล่าวไว้ว่าการแสดงออกของลักษณะต่าง ๆ ที่ปรากฏให้เห็นเป็นผลอันเนื่องมาจากพันธุกรรม สภาพแวดล้อม และความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อม ดังนั้น ความแปรปรวนของลักษณะที่ปรากฏให้เห็นจึงมีค่าเป็น

$$V_P = V_G + V_E + 2\,COV_{GE} \quad \text{.....(4)}$$

เมื่อ V_G = เป็นความแปรปรวนทางพันธุกรรม

V_E = เป็นความแปรปรวนอันเนื่องมาจากสภาพแวดล้อม

$2\,COV_{GE}$ = เป็นความแปรปรวนร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อม

โดยที่องค์ประกอบของความแปรปรวนทางพันธุกรรม ประกอบด้วย (1) ความแปรปรวนทางพันธุกรรมแบบบวก (2) ความแปรปรวนทางพันธุกรรมแบบข่ม และ(3) ความแปรปรวนทางพันธุกรรมอันเนื่องมาจากความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่ง ซึ่งความแปรปรวนทางพันธุกรรมแบบบวกเป็นความแปรปรวนของ breeding value ดังนั้นจึงสามารถใช้บ่งบอกความคล้ายคลึงระหว่างเครือญาติและเกี่ยวพันกับความสำเร็จในการคัดเลือกได้ ด้วยเหตุดังกล่าวสิ่งหนึ่งที่ถูกนำมาใช้ในการบ่งบอกถึงความก้าวหน้าในการคัดเลือกก็คือความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม ซึ่งในทางปรับปรุงพันธุ์พืชโดยมากจะหมายถึงความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมแบบแคบ (narrow sense heritability) ซึ่งเป็นสัดส่วนระหว่างความแปรปรวนทางพันธุกรรมแบบบวกเทียบกับความแปรปรวนทั้งหมดที่ปรากฏให้เห็น (Hanson, 1963) โดยการประเมินค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมนี้สามารถหาได้จากวิธีต่าง ๆ ได้หลายวิธี เช่น (1) หาจากค่า regression coefficient (2) หาจากการวิเคราะห์องค์ประกอบของความแปรปรวนทางพันธุกรรม หรือ (3) วิเคราะห์จากองค์ประกอบของความแปรปรวนในประชากรที่มีความสม่ำเสมอทางพันธุกรรมและลูกผสมของประชากรนั้น (พีระศักดิ์, 2525; Hanson, 1963)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สำหรับวิธีการวิเคราะห์เพื่อหาค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมในประชากรที่มีความสม่ำเสมอทางพันธุกรรมและลูกผสมของประชากรนั้น Mather and Jinks (1971, 1977) ได้อธิบายถึงองค์ประกอบของความแปรปรวนที่เกิดขึ้นจากความสัมพันธ์ระหว่าง 2 สายพันธุ์แท้ว่า หากพิจารณายีนเพียง 1 ตำแหน่งแล้วความแปรปรวนที่ปรากฏขึ้นในประชากรชั่ว พ่อ แม่ และลูกผสมชั่วที่ 1 เป็นผลมาจากสภาพแวดล้อม ทั้งนี้เนื่องจากประชากรภายในกลุ่มต่างก็ถูกควบคุมด้วยพันธุกรรมที่เหมือนกัน แต่ความแปรปรวนที่เกิดขึ้นกับประชากรในลูกผสมชั่วที่ 2 และลูกผสมกลับซึ่งมีการกระจายตัวจะประกอบด้วยองค์ประกอบดังแสดงไว้ในตารางที่ 6

ตารางที่ 6 แสดงความแปรปรวนที่เกิดขึ้นในประชากรชั่วต่าง ๆ ที่เกิดจากการผสมระหว่าง 2 สายพันธุ์แท้

ประชากรชั่ว	ค่าเฉลี่ยที่เบี่ยงเบนจากค่าเฉลี่ยพ่อแม่	ค่าเฉลี่ยของชั่ว	องค์ประกอบของความแปรปรวน
P_1	$1/2\ d_a$	$1/2\ d_a$	E
P_2	$-1/2\ d_a$	$-1/2\ d_a$	E
F_1	$1/2\ h_a$	$1/2\ h_a$	E
F_2	$1/4\ (d_a)+1/2\ (ha)+1/4\ (-d_a)$	$1/2\ h_a$	$1/2\ d^2_a+1/4\ h^2_a$ +E
B_1	$1/2\ d_a+1/2\ h_a$	$1/2\ (d_a+h_a)$	$1/4\ d^2_a+1/4\ h^2_a$ +E
B_2	$1/2\ h_a-1/2\ d_a$	$1/2\ (h_a-d_a)$	$1/4\ d^2_a+1/4\ h^2_a$ +E

ดังนั้นในกรณีที่ลักษณะต่าง ๆ ถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ องค์ประกอบของความแปรปรวนในประชากรชั่วต่าง ๆ จึงประกอบด้วย (ตารางที่ 7)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 7 แสดงความแปรปรวนที่เกิดขึ้นกับประชากรชั่วต่าง ๆ เมื่อพิจารณาจากยีนหลายตำแหน่ง

ความแปรปรวนชั่ว	องค์ประกอบของความแปรปรวน
P_1	E
P_2	E
F_1	E
F_2	(1/2)D + (1/4)H + E
B_1	(1/4)D - (1/2)F + (1/4)H + E
B_2	(1/4)D + (1/2)F + (1/4)H + E

หมายเหตุ เมื่อ D เป็นผลรวมของความแปรปรวนแบบบวกที่ยีนทุกตำแหน่งแสดงออก

H เป็นผลรวมของความแปรปรวนแบบข่มที่ยีนทุกตำแหน่งแสดงออก

F เป็นผลรวมของความแปรปรวนร่วมระหว่างความแปรปรวนแบบบวกและแบบข่ม ที่ยีนทุกตำแหน่งแสดงออก

ซึ่ง Warner (1952) ได้เสนอวิธีประมาณค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมโดยใช้องค์ประกอบทางพันธุกรรมของประชากรชั่วต่างไว้ดังนี้

$$h^2 = [2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})]/V_{F2} = (1/2)D/[(1/2)D + (1/4)H + E]$$

แต่วิธีการประมาณค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมดังกล่าวนี้ อยู่ภายใต้ข้อกำหนดที่ว่าความสัมพันธ์ร่วมระหว่างยีนต่างตำแหน่งและความสัมพันธ์ร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อมจะไม่เกิดขึ้น (Hanson, 1963 ; Liang and Walter, 1968)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ประโยชน์ของค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมนอกจากจะใช้บ่งบอกความก้าวหน้าในการคัดเลือกแล้วยังสามารถใช้เป็นหลักในการเลือกใช้วิธีการคัดเลือกที่เหมาะสม โดยลักษณะที่มีค่าความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมที่สูงอาจใช้วิธีการคัดเลือกแบบง่าย ๆ ได้ แต่ถ้ามีค่าต่ำก็จะคัดเลือกได้ยากเพราะสภาพแวดล้อมเข้ามามีอิทธิพลต่อการแสดงออกของลักษณะมาก ดังนั้นอาจต้องใช้วิธีการทดสอบลูกเข้าช่วยด้วย เป็นต้น (พีระศักดิ์, 2525)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ลักษณะทางพันธุกรรมของถั่วเหลือง

รูปทรงต้น (plant types) ของถั่วเหลือง

ผลผลิตของถั่วเหลืองจะขึ้นอยู่กับองค์ประกอบของผลผลิตอันได้แก่ จำนวนข้อต่อต้น จำนวนฝักต่อข้อ จำนวนเมล็ดต่อฝัก และน้ำหนักเมล็ด (Whigham, 1983) ซึ่งจากการวิเคราะห์ค่าสหสัมพันธ์และค่า path coefficient ในถั่วเหลืองแสดงให้เห็นว่าจำนวนฝักต่อต้นเป็นองค์ประกอบที่มีอิทธิพลต่อผลผลิตมาก และจำนวนฝักต่อต้นนี้จะขึ้นอยู่กับลักษณะรูปทรงต้นโดยลักษณะรูปทรงต้นของถั่วเหลืองจะมีลักษณะต่าง ๆ ตั้งแต่ต้นสูง (156 ซม.) จนถึงต้นเตี้ย (43 ซม.) จากไม่มีกิ่งจนถึงมีกิ่ง 9 กิ่งต่อต้น (Singh,1976) หรือเป็นพุ่ม (Caviness and Prongsiri-vathana, 1968) ซึ่งมีตั้งแต่ทรงพุ่มที่โปร่ง แสงสามารถส่องผ่านกระจายได้ทั่วทรงพุ่มจนถึงทรงพุ่มที่ทึบมีแสงกระจายในทรงพุ่มได้น้อย และลักษณะของทรงพุ่มหรือรูปทรงต้นนี้จะขึ้นอยู่กับขนาดของใบย่อย จำนวนใบ การทำมุมของก้านใบ ความยาวของก้านใบ ความสูงของต้น ความยาวระหว่างข้อและจำนวนกิ่ง (Metz et al., 1984)

1. **ความสูง** ความสูงของลำต้นถั่วเหลืองจะขึ้นอยู่กับลักษณะการเจริญของลำต้นหรือระยะเวลาในการสิ้นสุดการเจริญของตายอด (Hartung et al., 1981) ซึ่งลักษณะการเจริญของลำต้นมี 2 ประเภทคือ การเจริญแบบทอดยอด (Indeterminate) และแบบไม่ทอดยอด (determinate) (Woodworth, 1933) กล่าวคือลักษณะการเจริญของลำต้นแบบไม่ทอดยอดนี้ลำต้นของถั่วเหลืองจะหยุดการเจริญด้านความสูงเมื่อมีการออกดอกหรือหลังจากออกดอกเล็กน้อย แต่ในทางตรงข้ามการเจริญแบบทอดยอดลำต้นจะยังคงมีการเจริญต่อไปอีก แม้ว่าจะออกดอกแล้วก็ตาม (Ting; 1946; Hinson and Hartwig, 1977) อันเป็นผลให้ถั่วเหลืองที่มีการเจริญของลำต้นแบบทอดยอดมีความสูงสูงกว่าพวกไม่ทอดยอด (Lin and Nelson, 1988) ซึ่งในสภาพแวดล้อมที่อุดมสมบูรณ์จะส่งผลให้ถั่วเหลืองชนิดทอดยอดมีการล้มของต้น นอกจากนิสัยการเจริญของลำต้นจะมีผลต่อความสูงแล้วยังมีผลต่อจำนวนข้อและอายุสุกแก่ด้วย โดยถั่วเหลืองชนิด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ไม่ทอดยอดจะมีจำนวนข้อน้อยและแก่เร็วกว่าชนิดทอดยอดซึ่งมีจำนวนข้อมาก (Whigham, 1983) Woodworth (1933) ได้รายงานว่าลักษณะการเจริญของลำต้นเป็นลักษณะทางคุณภาพที่ถูกควบคุมด้วยยีนคู่หนึ่งคือ Dt_1 , dt_1 โดยมียีนที่ควบคุมการเจริญของลำต้นแบบทอดยอดเป็นลักษณะข่ม (Dt_1) ทำให้สามารถคัดเลือกลักษณะดังกล่าวได้ในระยะแรก ๆ ของการกระจายตัวได้ แต่ Bernard (1972) รายงานเพิ่มเติมว่านอกจากยีน Dt_1/dt_1 แล้วยังมียีน Dt_2, dt_2 อีกคู่หนึ่งที่เกี่ยวข้องกับการสิ้นสุดการเจริญของตายอดด้วย โดยที่ผลของยีน Dt_2 จะคล้ายกับ dt_1 แต่ยีน dt_1 จะแสดงลักษณะ epistasis ต่อยีน Dt_2 , dt_2 กล่าวคือเมื่อยีน Dt_2 นี้ปรากฏอยู่ในต้นถั่วเหลืองที่มีพันธุกรรม dt_1 dt_1 จะไม่มีการแสดงออก (Hinson and Hartwig, 1977) ซึ่งผลของยีน dt_1 และ Dt_2 ที่มีต่อการสิ้นสุดการเจริญของตายอดนี้จะทำให้ความสูงและจำนวนข้อบนลำต้นหลัก (main stem) ลดลง โดยยีน dt_1 จะทำให้ความสูงลดลง 45 ถึง 60 % และความสูงลดลง 12 ถึง 15 % สำหรับ Dt_2 (Bernard, 1972) นอกจากนี้ multiple alleles ก็มีผลต่อความสูงของลำต้นด้วย โดยต้นที่มี allele ข่มคือ S จะมีความยาวระหว่างข้อลดลงเมื่อเทียบกับต้นที่มี allele s s ต้นสูงที่มีพันธุกรรม s-t s-t จะมีลำต้นหลักยาว ทั้งนี้เนื่องมาจากการมีความยาวระหว่างข้อที่ยาว (Bernard,1975 อ้างโดย Palmer and Kilen, 1987)

จากการศึกษาของ Byth et al. (1969) พบว่าผลผลิตของถั่วเหลืองมีค่าสหสัมพันธ์กับความสูงและการล้ม ทั้งนี้เป็นผลเนื่องมาจากต้นถั่วเหลืองที่สูงจะมีจำนวนข้อสำหรับการเกิดฝักมาก (Bernard and Weiss, 1973; Beaver and Johnson, 1981) แต่ในสภาพแวดล้อมที่สมบูรณ์จะส่งผลให้ถั่วเหลืองที่ต้นสูงมีการล้มมากทำให้ผลผลิตที่ได้ลดลง (Cooper, 1971 a,b; Johnston and Pendleton, 1968; Weber and Fehr, 1966) สำหรับความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของลักษณะความสูงของถั่วเหลือง พบว่ามีค่าสูง (Carviness and Prongsirivathana, 1968; Martin and Wilcox, 1973)

2. กิ่ง จำนวนกิ่งจะมีผลต่อรูปทรงของทรงพุ่มถั่วเหลือง (Kilen, 1983) โดยต้นถั่วเหลืองที่มีการแตกกิ่งมากจะมีทรงพุ่มค่อนข้างทึบกว่าเมื่อเทียบกับต้นที่มีจำนวนกิ่งน้อย เป็นผล

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ให้การส่องผ่านและการกระจายของแสงในทรงพุ่มมีน้อย Beuerlein et al. (1971) ได้เปรียบเทียบความเข้มของแสงในทรงพุ่มระหว่างต้นถั่วเหลืองที่มีการตัดกิ่งออกกับต้นที่ไม่ตัดกิ่งที่ระยะปลูกต่าง ๆ พบว่าต้นที่ตัดกิ่งมีความเข้มของแสงในระดับต่าง ๆ ของทรงพุ่มและอัตราส่วนระหว่างน้ำหนักแห้งของใบต่อพื้นที่ใบ (leaf density) สูงกว่าต้นที่ไม่ได้ตัดกิ่ง และจากการศึกษาของ Green et al.(1977) พบว่า จำนวนกิ่งของถั่วเหลืองที่ปลูกแบบแถวห่างจะมากกว่าการปลูกแบบแถวแคบ ฉะนั้นในสภาพการปลูกแบบแถวห่างการมีกิ่งมากจะช่วยให้มีการรับแสงได้มากกว่า (Metz et al., 1984) เป็นผลทำให้ได้ผลผลิตสูงกว่าการปลูกแบบแถวห่างแต่มีจำนวนกิ่งน้อย (Green et al., 1977) ทั้งนี้เนื่องจากผลผลิตของถั่วเหลืองที่ได้รับจากกิ่งจะมีปริมาณสูงเป็น 2 เท่าของผลผลิตที่ได้จากลำต้นหลัก (Board, 1985) ดังนั้นผลผลิตของถั่วเหลืองจึงมีความสัมพันธ์กับผลผลิตที่ได้จากกิ่งมากกว่าลำต้นหลัก (Board, 1987) แต่ในสภาพการปลูกแบบแถวแคบการมีกิ่งน้อยจะช่วยให้แสงมีการกระจายในทรงพุ่มได้ดี ผลผลิตจึงสูงกว่าการมีกิ่งจำนวนมาก ทั้งนี้เป็นผลเนื่องมาจากใบถั่วเหลืองที่มีค่าอัตราส่วนระหว่างน้ำหนักแห้งของใบต่อพื้นที่ใบสูงจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูง (Beuerlein and Pendleton, 1971; Dornhoff and Shibles,1970) นอกจากนี้นิสัยการเจริญของลำต้นจะมีผลต่อการแตกกิ่งด้วย โดยที่ถั่วเหลืองที่มีการเจริญของลำต้นแบบทอดยอดจะมีการแตกกิ่งมากกว่าพวกที่มีการเจริญของลำต้นเป็นแบบไม่ทอดยอด (Shibles et al., 1975; Green et al.,1977) ดังนั้นจึงกล่าวได้ว่าจำนวนกิ่งในขณะที่ถั่วเหลืองแก่นี้จะขึ้นอยู่กับระยะระหว่างแถวที่ใช้ปลูกและนิสัยการเจริญเติบโตของถั่วเหลือง

Nagai (1926) อ้างโดย Johnson and Bernard (1962) ได้รายงานความแตกต่างในชนิดของกิ่งออกเป็นกิ่งชนิดยาว-แผ่กว้างกับกิ่งชนิดสั้น-ตรงว่าถูกควบคุมด้วยยีนตัวหนึ่ง โดยลักษณะกิ่งยาวจะเป็นลักษณะเด่นและ Matsuura (1933) อ้างโดย Johnson and Bernard (1962) ใช้สัญลักษณ์ของยีนที่ควบคุมเป็น Sp, sp

จากที่กล่าวมาแล้วชี้ให้เห็นว่าลักษณะการแตกกิ่งเป็นผลจากการแสดงออกอันเนื่องมาจากความสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อมด้วย ในขณะที่ผลงานของ Kaw and Menon

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(1981) ชี้ให้เห็นว่าการแตกกิ่งเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยพันธุกรรมในอัตราสูง โดยรายงานว่าความสามารถในการถ่ายทอดพันธุกรรมแบบแคบของลักษณะจำนวนกิ่งต่อต้นมีค่าประมาณ 83.6 %

3. ใบ เนื่องจากการกระจายของแสงในทรงพุ่มเป็นปัจจัยที่มีผลต่อผลผลิตของถั่วเหลืองปัจจัยหนึ่ง กล่าวคือในขณะที่มีแสงส่องมาบริเวณเหนือทรงพุ่มของถั่วเหลือง แสงส่วนใหญ่จะถูกรับไว้โดยส่วนของทรงพุ่มที่อยู่รอบนอกเป็นผลให้มีการกระจายของแสงในทรงพุ่มลดน้อยลง(Johnston et al., 1969; Mumaw and Weber, 1957; Sakamoto and Shaw, 1967; Singh et al., 1968) ซึ่งจากการศึกษาของ Burnside and Bohning (1957) พบว่าระดับอิ่มตัวด้วยแสงสำหรับการสังเคราะห์แสงของใบถั่วเหลืองจะมีค่าประมาณ 2200 ฟุต.แคนเดิล(ft.c.) หรือ ประมาณ 20 % ของความเข้มของแสงจากดวงอาทิตย์ในเวลาเที่ยงวัน แต่ระดับอิ่มตัวด้วยแสงของทรงพุ่มถั่วเหลืองจะอยู่ระหว่าง 4000 ถึง 6000 ฟุต.แคนเดิล ตามแต่ระยะการพัฒนาการของพืช ดังนั้นในเวลาเที่ยงวันที่มีความเข้มแสงสูง (10000 ฟุตแคนเดิล) ใบที่อยู่ส่วนบนของทรงพุ่มจึงได้รับแสงในความเข้มที่สูงกว่าระดับที่ต้องการสำหรับอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด (Sakamoto and Shaw, 1967) และพบว่าใบตามส่วนต่าง ๆ ภายในทรงพุ่มจะได้รับแสงไม่เท่ากัน โดยบางใบจะได้รับแสงเต็มที่ บางใบได้รับแสงบางส่วนและบางใบไม่ได้รับแสงเลย ในระยะที่มีการพัฒนาทรงพุ่มอย่างเต็มที่ (ระยะที่มีการออกดอกเต็มที่) 90 % ของพลังงานแสงจะถูกรับไว้โดยใบประมาณ 40-50 % ดังนั้นการมีพื้นที่ใบมากจะก่อให้เกิดร่มเงาและการบังแสงกันมาก (Weber, 1968) เป็นผลทำให้ใบล่าง ๆ ของทรงพุ่มมีการสังเคราะห์แสงได้น้อย (Beuerlein and Pendleton, 1971; Johnston et al.,1969) Johnston (1968) อ้างโดย Hicks et al (1969) ได้รายงานว่าผลผลิตจะเพิ่มขึ้นถึง 17 % เมื่อมีการให้แสงเพิ่มแก่ใบในระดับล่าง ฉะนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงของใบที่อยู่บริเวณล่างของทรงพุ่มควรจะเพิ่มขึ้น ถ้าทรงพุ่มมีลักษณะโปร่งย่อมทำให้แสงส่องกระจายได้ทั่วทรงพุ่ม ทั้งนี้โดยใบย่อยของถั่วเหลืองต้องมีขนาดเล็กและมีการเรียงตัวของใบในแนวดิ่ง (Weber, 1968)

ใบของถั่วเหลืองเป็นใบประกอบที่มีใบย่อย 3 ใบ (trifoliate leaves) แต่ใบเลี้ยง (cotyledons) และใบจริงคู่แรก (primary leaves) จะเป็นใบเดี่ยว แต่บางพันธุ์อาจมีใบ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ย่อย 4-5 ใบ ขนาดของใบย่อยจะมีความยาวตั้งแต่ 4 ถึง 20 เซนติเมตร และกว้างตั้งแต่ 3 ถึง 10 เซนติเมตร (Carlson, 1973) และลักษณะรูปร่างของใบย่อยจะมีแตกต่างกันไป ตั้งแต่มีลักษณะเป็นรูปไข่ (oval) ไปจนถึงแหลมเป็นรูปใบหอก(lanceolate) ซึ่งสามารถแบ่งลักษณะรูปร่างใบย่อยออกง่าย ๆ ได้เป็นใบกว้าง (broad leaflet) และใบแคบ (narrow leaflet) (Hinson and Hartwig, 1977) โดยใบที่มีขนาดแคบจะยอมให้แสงส่องผ่านเข้าไปในทรงพุ่มได้ดีกว่าใบที่มีขนาดกว้าง (Hicks et al., 1969) Metz et al.(1984) ได้รายงานว่าในถั่วเหลืองพันธุ์อายุปานกลางและหนัก ลักษณะใบจะมีค่าสหสัมพันธ์ทางลบกับผลผลิต กล่าวคือ ผลผลิตจะสูงเมื่อถั่วเหลืองมีใบขนาดเล็ก แต่ Hicks et al.(1969), Hartwig and Edward (1970) และ Mandl and Buss (1981) ได้รายงานว่าไม่มีความแตกต่างระหว่างผลผลิตของพันธุ์ถั่วเหลืองที่มีขนาดใบกว้างและใบแคบซึ่งมีพันธุกรรมอื่น ๆเหมือนกัน (iso-lines) ทั้งนี้แม้ว่าการสังเคราะห์แสงต่อหน่วยพื้นที่ใบของพันธุ์ที่มีขนาดใบแคบ (narrow leaflet isolines) จะดีกว่าพันธุ์ที่มีขนาดใบกว้าง (broad leaflet isolines) แต่เนื่องจากมีค่าดัชนีพื้นที่ใบน้อยกว่า ดังนั้นจึงเป็นผลทำให้มีการสังเคราะห์แสงต่อหน่วยพื้นที่ปลูกที่ใกล้เคียงกัน (Egli et., 1970 ; Hiebsch et al., 1976)

ลักษณะรูปร่างของใบย่อยถั่วเหลืองเป็นลักษณะทางคุณภาพ ลักษณะรูปใบแคบและแหลมนี้จะถูกควบคุมด้วยยีนด้อยคือ ln (Bernard and Weiss, 1973; Lee, 1980) ส่วนขนาดของใบ Metz et al., (1984) ได้รายงานว่าเป็นลักษณะเชิงปริมาณโดยมีค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมที่สูง (0.44-0.95) ดังนั้นจึงสามารถคัดเลือกลักษณะรูปร่างและขนาดของใบได้ในชั่วแรก ๆ และโดยทั่ว ๆ ไปแล้วลักษณะรูปใบจะมีความสัมพันธ์กับจำนวนเมล็ดต่อฝัก ถั่วเหลืองที่มีรูปใบแคบและยาวคล้ายใบหอกจะมี 3 หรือ 4 เมล็ดต่อฝัก ส่วนพวกที่มีรูปใบเป็นรูปไข่แต่ปลายใบแหลมจะมี 2 หรือ 3 เมล็ดต่อฝัก ในขณะที่ถั่วเหลืองที่มีรูปใบเป็นรูปไข่จะมีเมล็ดเพียง 1 หรือ 2 เมล็ดต่อฝัก (Hinson and Hartwig,1977) ซึ่ง Weiss (1970) เชื่อว่าทั้งลักษณะรูปร่างใบและจำนวนเมล็ดต่อฝักถูกควบคุมด้วยยีนเดียวกัน (pleiotropic effect) นอกจากนี้ลักษณะรูปใบยังมีผลต่ออายุสุกแก่ ความสูง ขนาดเมล็ดและการล้ม โดย isoline ที่มีใบแคบจะแก่เร็วขึ้นถึง 2 วัน (Arora, 1966 อ้างโดย Mandl and Buss,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1981) ต้นเตี้ยและมีขนาดเมล็ดเล็กเมื่อเทียบกับ isoline ที่มีใบกว้าง (Mandl and Buss, 1981) และ Waranyuwat (1976) อ้างโดย Mandl and Buss (1981) พบว่ายีนที่ควบคุมลักษณะรูปใบแคบจะทำให้ isoline ของถั่วเหลืองพันธุ์ Clark และ Harosoy ทั้งชนิดที่มีการเจริญของลำต้นแบบทอดยอดและไม่ทอดยอดมีอายุสุกแก่เร็วขึ้น และลดความสูงของ isoline ชนิดที่มีการเจริญของลำต้นเป็นแบบไม่ทอดยอด อันเป็นผลทำให้มีการล้มลดน้อยลง

และจากที่กล่าวมาแล้วในตอนต้นว่าลักษณะทรงพุ่มของถั่วเหลืองจะขึ้นอยู่กับจำนวนกิ่ง การทำมุมของก้านใบกับลำต้น และความยาวของก้านใบ (Kilen, 1983; Metz et al., 1984) ซึ่งลักษณะของทรงพุ่มจะมีผลต่อการสังเคราะห์แสง Pearce et al. (1967) ได้วัดผลของการทำมุมของใบกับลำต้นที่มีต่อการสังเคราะห์แสง โดยศึกษาในต้นกล้าของข้าวบาร์เลย์พบว่าการทำมุมของก้านใบกับลำต้นจะมีผลต่อการสังเคราะห์แสงน้อยในสภาพที่มีดัชนีพื้นที่ใบต่ำ (2.5) แต่ในสภาพที่มีดัชนีพื้นที่ใบสูง (11) การทำมุมของใบกับลำต้นจะมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์แสงทั้งนี้เนื่องจากใบที่ตั้งตรงจะช่วยให้ทรงพุ่มโปร่งเป็นผลทำให้ส่วนต่าง ๆ รับแสงได้มาก สำหรับในถั่วเหลืองแม้ว่าจะมีความแตกต่างเกี่ยวกับการทำมุมของก้านใบกับลำต้น แต่ความแตกต่างดังกล่าวมีไม่มากพอที่จะทำให้ลักษณะของทรงพุ่มแตกต่างกันอย่างเด่นชัด (Kilen,1979 อ้างโดย Kilen, 1983) แต่อย่างไรก็ตามมุมที่ก้านใบถั่วเหลืองทำกับลำต้นจะเพิ่มขึ้นเมื่อก้านใบมีความยาวมากขึ้น และน้ำหนักของใบย่อยทั้ง 3 ใบมีมาก (Hicks et al.,1969) สำหรับความยาวของก้านใบนั้น Kilen (1983) พบว่าลักษณะก้านใบสั้นจะถูกควบคุมด้วยยีนด้อยหนึ่งยีนคือ lps

ที่กล่าวมาแล้วทั้งหมด จะเห็นได้ว่าลักษณะรูปทรงต้นของถั่วเหลืองนี้มีบทบาทที่สำคัญอย่างยิ่งต่อผลผลิตของถั่วเหลือง ซึ่งลักษณะรูปทรงต้นที่เหมาะสมสำหรับถั่วเหลืองจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับระยะปลูกที่ใช้โดยถั่วเหลืองที่ปลูกแบบแถวห่างลักษณะรูปทรงต้นควรมีการแตกกิ่งมากและมีใบขนาดใหญ่ ในขณะที่ถั่วเหลืองที่ปลูกแบบแถวแคบควรจะมีลักษณะต้นเตี้ยแตกกิ่งน้อย ใบมีขนาดเล็กและทรงพุ่มเปิด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

อายุออกดอกและอายุสุกแก่ในถั่วเหลือง

ถั่วเหลืองเป็นพืชที่มีการตอบสนองต่อความสั้นยาวของวัน (photoperiodism) โดยจัดเป็นพืชวันสั้น กล่าวคือถั่วเหลืองจะออกดอกก็ต่อเมื่อความยาวของวันสั้นกว่าความยาววิกฤตของวันสำหรับการออกดอกของพันธุ์นั้น ซึ่งแต่ละพันธุ์ก็จะมีความยาววิกฤตของวันที่แตกต่างกันไป โดยพันธุกรรมและสภาพแวดล้อมจะมีผลต่อการเริ่มสร้างดอก การออกดอกจะปรากฏให้เห็นประมาณ 25 วันหลังจากปลูกหรืออาจล่าช้าไปจนถึง 50 วัน (Whigham, 1983) ช่วงระยะเวลาที่ออกดอกในถั่วเหลืองชนิดที่มีการเจริญของลำต้นแบบทอดยอดจะขึ้นอยู่กับอัตราการพัฒนาดอกจากข้อที่อยู่ล่าง ๆ จนถึงข้อสุดท้าย ส่วนในถั่วเหลืองชนิดที่มีการเจริญของลำต้นแบบไม่ทอดยอดความยาวนานของการออกดอกจะขึ้นอยู่กับช่วงระยะเวลาการออกดอกของทุกข้อที่ให้ดอก (Shibles et al., 1975)

หลังจากที่มีการผสมเกสร ฝักจะเริ่มมีการพัฒนาขึ้นมาและอัตราของการพัฒนาจะเพิ่มขึ้นจนกระทั่งฝักมีความยาวเต็มที่ ซึ่งใช้ระยะเวลาหลังจากผสมเกสรประมาณ 15 หรือ 20 วัน หลังจากฝักมีการพัฒนาเมล็ดจะค่อย ๆ มีขนาดใหญ่ขึ้นจนกระทั่งสุกแก่ ภายใต้สภาพวันสั้นอายุสุกแก่ค่อนข้างจะแน่นอนคือประมาณ 50 วันหลังจากมีการผสมเกสร (Whigham, 1983)

อายุออกดอกและอายุสุกแก่เป็นลักษณะเชิงปริมาณ การศึกษาจำนวนคู่ของยีนที่ควบคุมลักษณะดังกล่าวตั้งแต่ปี 1971 ถึง 1987 พบว่ามีถึง 5 คู่ด้วยกัน Bernard (1971) ได้รายงานว่าอายุออกดอกและอายุสุกแก่ในถั่วเหลืองจะถูกควบคุมด้วยยีนหลัก 2 คู่ คือ E1 และ E2 โดยพบว่าเมื่อแทนที่ยีน e1 ด้วย E2 ในถั่วเหลืองพันธุ์ Clark จะทำให้อายุออกดอกล่าช้าไปอีก 23 วัน และอายุสุกแก่เลื่อนไปอีก 18 วัน ขณะที่การแทนยีน E2 ด้วย e2 จะช่วยให้อายุออกดอกเร็วขึ้น 7 วัน และอายุสุกแก่เร็วขึ้น 14 วัน แต่เมื่อแทนที่ยีน e1 E2 ด้วย E1 e2 จะช่วยให้ถั่วเหลืองพันธุ์ Clark มีอายุออกดอกล่าช้าออกไป 9 วัน และเลื่อนอายุสุกแก่ออกไปอีก 1 วัน Buzzell (1971) อ้างโดย Palmer and Kilen (1987), Kilen and Hartwig(1971)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พบว่ามียีน E3 เกี่ยวข้องกับอายุออกดอกและอายุสุกแก่ด้วยโดยยีนด้อย e3 ไม่ตอบสนองต่อความยาวของวัน ซึ่ง Bernard and Weiss (1973) ได้กล่าวว่าการแทนที่ยีน E3 ด้วยยีน e3 จะส่งผลให้อายุสุกแก่ของถั่วเหลืองพันธุ์ Clark แก่เร็วขึ้นจากเดิม 6 วัน แต่ยีน E2 และ E3 มีผลต่อความล่าช้าของอายุสุกแก่ที่แตกต่างกันและเมื่อนำยีนทั้งสองนี้มารวมอยู่ในต้นเดียวกัน พบว่าจะมีผลต่ออายุสุกแก่น้อยกว่าผลของยีนแบบบวกสะสม (Buzzell and Bernard,1975 อ้างโดย Palmer and Kilen, 1987) ต่อมา Polson (1972) พบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ PI297550 เป็นพันธุ์ที่ไม่ตอบสนองต่อความยาวของวัน (daylength neutral) ซึ่ง Buzzell and Voldeng (1980) อ้างโดย Palmer and Kilen (1987) ได้อธิบายว่าในถั่วเหลืองพันธุ์ PI297550 นี้มียีนที่ควบคุมเกี่ยวกับอายุออกดอกยีนหนึ่งคือ E4 โดยที่ยีนด้อย e4 จะไม่ตอบสนองต่อวันยาว อย่างไรก็ตาม McBlain and Bernard (1987) ได้รายงานเพิ่มเติมว่าพบยีนใหม่ (E5) ที่มีผลต่ออายุออกดอกและอายุสุกแก่ในถั่วเหลือง โดยยีนเด่น E5 จะทำให้ถั่วเหลืองแก่ช้าไปอีก 12 วัน

โดยทั่ว ๆ ไปถั่วเหลืองที่มีลักษณะการเจริญทางลำต้นแบบไม่ทอดยอดจะเตี้ยกว่าพวกทอดยอด เป็นผลทำให้มีจำนวนข้อที่จะเกิดฝักน้อย (Beaver and Johnson, 1981) ดังนั้นนักปรับปรุงพันธุ์จึงพยายามปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองพวกไม่ทอดยอดให้มีลำต้นสูงขึ้น ซึ่งผลจากการปรับปรุงพันธุ์นี้เป็นสาเหตุทำให้มีการออกดอกล่าช้าออกไป และผลผลิตลดลง (Cooper, 1981) Pierce et al. (1984) ได้รายงานว่าการเลื่อนอายุออกดอกออกไปจะส่งผลให้ถั่วเหลืองที่มีการเจริญของลำต้นแบบไม่ทอดยอดมีความสูงเพิ่มขึ้น และนอกจากนี้ยีนที่ทำให้อายุออกดอกและอายุสุกแก่เลื่อนออกไปจะมีผลทำให้เพิ่มจำนวนข้อบนลำต้นหลัก จำนวนกิ่งต่อต้น จำนวนเมล็ดต่อต้น และการล้ม (Hartung et al., 1981) แต่อย่างไรก็ตามผลงานของ Cooper (1981) ชี้ให้เห็นว่าการเลื่อนอายุออกดอกของถั่วเหลืองชนิดไม่ทอดยอดให้นานออกไปนี้จะไม่มีผลต่อผลผลิตและถั่วเหลืองที่มีการเจริญของลำต้นแบบไม่ทอดยอดที่ให้ผลผลิตสูง ส่วนใหญ่มักจะถูกควบคุมด้วยยีนที่ทำให้มีการออกดอกไว (e1) แต่ยีนดังกล่าวนี้ไม่ได้ทำให้อายุสุกแก่ยืดยาวออกไปด้วยเป็นผลทำให้ผลผลิตลดลง เนื่องจากมีระยะเวลาในช่วงการเจริญระยะสืบพันธุ์สั้นลงและมีระยะเวลาของการเจริญเติบโตทางลำต้นที่ยืดยาวออกไปส่งผลให้เมล็ดมีน้ำหนักลดลง (Hartung et al.,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1981) ดังนั้นอายุออกดอกจึงเป็นปัจจัยที่สำคัญปัจจัยหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อผลผลิตของถั่วเหลืองที่มีการเจริญของลำต้นแบบไม่ทอดยอด (Lin and Nelson, 1988) และจากการศึกษาถึงความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของอายุออกดอกและอายุสุกแก่ โดย Hanson and Weber (1962), Anand and Torrie (1963), Kwon and Torrie(1964) พบว่ามีค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมที่สูง

ความแข็งแรงของเมล็ด (seed vigor)

ความหมายของคำว่าความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์ ได้มีผู้ให้ความหมายไว้ต่าง ๆ กัน เช่น Heydecker (1969) อ้างโดย Pinthus and Kimel (1979) กล่าวว่า "ความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์ประกอบด้วยคุณสมบัติที่กำหนดศักยภาพสำหรับการงอกที่รวดเร็ว สม่ำเสมอและพัฒนาการของต้นกล้าที่ปกติภายใต้สภาพแปลงปลูก" หรือหมายถึง "ผลรวมของคุณสมบัติทั้งหมดของเมล็ด ซึ่งแสดงระดับความสามารถในการปรากฏตัวและกิจกรรมของเมล็ดที่ไม่มีการพักตัวระหว่างการงอก และการเจริญเติบโตของต้นอ่อน" ตามคำจำกัดความของ ISTA (1976) ซึ่งจากความหมายต่าง ๆ ที่มีผู้ให้ไว้นี้ พอจะสรุปได้ว่า ความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์นี้เป็นความสามารถของเมล็ดพันธุ์ที่งอกเป็นต้นกล้าปกติได้อย่างรวดเร็วและสม่ำเสมอเมื่อนำไปปลูกในแปลงปลูก

จากผลงานของ Pinthus and Kimel (1979) ชี้ให้เห็นว่าเมล็ดพันธุ์ถั่วเหลืองที่มีความแข็งแรงสูงจะให้ผลผลิตสูงกว่าเมล็ดพันธุ์ที่มีความแข็งแรงต่ำเมื่อนำไปปลูกในแปลง ซึ่งความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์นี้อาจดูได้จากความเร็วในการงอก (speed of germination) (TeKrony et al.,1987 ; Pinthus and Kimel, 1979) โดยเมล็ดที่มีความแข็งแรงสูงจะงอกได้เร็วกว่าเมล็ดที่มีความแข็งแรงต่ำ หรืออาจประเมินความแข็งแรงของเมล็ดโดยใช้อัตราการเจริญของต้นอ่อน(seedling growth rate) ด้วยการวัดความยาวของต้นอ่อนในวันสุดท้ายของการทดสอบความงอก (7 วัน) กรณีนี้เมล็ดที่มีความแข็งแรงสูงก็จะให้ต้นอ่อนที่ยาวเนื่องจากมีการเจริญเติบโตที่ดีกว่าเมล็ดที่มีความแข็งแรงต่ำ (TeKrony et al., 1987) ด้วยเหตุผลที่กล่าวมาแล้วชี้ให้เห็นว่าถ้านำเมล็ดไปปลูกในแปลง เมล็ดที่มีความแข็งแรงสูงย่อมจะงอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โผล่พ้นผิวดินได้เร็วและมีการเจริญของต้นอ่อนได้สูงกว่าเมล็ดที่มีความแข็งแรงต่ำภายในระยะเวลาที่เท่ากัน จากประเด็นดังกล่าวทำให้สามารถประเมินความแข็งแรงของเมล็ดในสภาพแปลงได้โดยอาศัยการวัดความสูงของ hypocotyl ซึ่งระยะเวลาที่เหมาะสมกับการเข้าไปวัดในแปลงคือช่วง 20 วันหลังจากปลูก ทั้งนี้เนื่องด้วยเหตุผลที่ว่าในสภาพแปลงปลูกที่มีความชื้นในดินและอุณหภูมิดินที่เหมาะสมประกอบกับการปลูกที่ไม่ลึกเกินไป ต้นอ่อนของถั่วเหลืองจะงอกโผล่พ้นดินหลังจากปลูกประมาณ 4 ถึง5 วัน โดยส่วนของ hypocotyl จะดันส่วนของ cotyledons ให้ขึ้นมาเหนือดินแล้วส่วนของ hypocotyl เริ่มยืดตรง ซึ่งส่วนของ cotyledons นี้สามารถสังเคราะห์แสงได้แต่หน้าที่สำคัญก็คือเป็นแหล่งสะสมอาหารสำหรับต้นอ่อน (Hinson and Hartwig, 1977) โดยส่วนของ cotyledons นี้จำเป็นต่อความแข็งแรงของต้นอ่อนในช่วง 10 ถึง 14 วันหลังจากโผล่พ้นดินและอาจจะนานกว่านี้เมื่ออยู่ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ไม่สมบูรณ์ (Shibles et al., 1975) ซึ่งแสดงว่าส่วนของ cotyledons มีความสัมพันธ์กับความแข็งแรงของเมล็ด หลังจากที่ใบแรกของถั่วเหลืองเริ่มปรากฏต้นอ่อนก็จะเริ่มใช้อาหารที่ใบแรกสร้างขึ้นมา (Pandey, 1987) ซึ่งจากการศึกษาของ Fehr and Caviness (1977) พบว่าระยะเวลาที่ใช้ในการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบตั้งแต่ปลูกจนถึงระยะที่มีใบจริงคู่แรกบานเต็มที่จะใช้ระยะเวลาประมาณ 20 วันและอาจช้ากว่านี้ถ้าอุณหภูมิขณะเจริญเติบโตต่ำกว่าระดับที่เหมาะสม (20-30 °C) ดังนั้นการเจริญด้านความสูงของ hypocotyl ในช่วงหลังจากปลูก 20 วัน จึงเป็นผลมาจากการใช้อาหารที่สะสมไว้ในส่วนของเมล็ดหรือ cotyledon เป็นส่วนใหญ่ ด้วยเหตุนี้จึงสามารถใช้ความสูงของ hypocotyl เมื่อถั่วเหลืองอายุ 20 วันหลังจากปลูกเป็นตัวบ่งบอกถึงความแข็งแรงของเมล็ด

Pirithus and Kimel (1979) ได้กล่าวว่าความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์เป็นผลจากการแสดงออกของพันธุกรรม สภาพแวดล้อม และความสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อม โดยสภาพแวดล้อมจะมีผลต่อคุณภาพของเมล็ดพันธุ์ในระยะที่เมล็ดกำลังพัฒนาการ ระยะสุกแก่ และช่วงที่เมล็ดอยู่ในแปลงก่อนที่จะถูกเก็บเกี่ยว (TeKrony et al., 1987) ผลของพันธุกรรมที่มีต่อความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์นั้น พบว่าพันธุ์ถั่วเหลืองที่มีอายุสุกแก่ต่างกันจะเป็นผลทำให้ในระยะการพัฒนาและสุกแก่ของเมล็ดได้รับสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกัน (TeKrony et al., 1984) และจากการศึกษาความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมแบบแคบของความสามารถใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การงอกในแปลงของเมล็ด (field emergence) โดย Green and Pinnell (1968) พบว่ามีค่าตั้งแต่ 3-29 %

ผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิต

ผลผลิตเป็นลักษณะทางพันธุกรรมปริมาณที่ถูกควบคุมด้วยยีนหลายยีน โดยที่แต่ละยีนมีผลต่อการแสดงออกของลักษณะผลผลิตเพียงเล็กน้อย (von der Pahlen and Goldberg, 1971 อ้างโดย Wallace et al., 1972) ซึ่ง Wallace et al. (1972) กล่าวว่าผลผลิตเป็นลักษณะที่ซับซ้อนเป็นผลลัพธ์จากความสัมพันธ์ร่วมระหว่างองค์ประกอบของขบวนการทางสรีรวิทยาหลาย ๆ ขบวนการและแต่ละองค์ประกอบของขบวนการทางสรีรวิทยานี้จะถูกควบคุมด้วยยีน สำหรับขบวนการทางสรีรวิทยาที่เกี่ยวข้องกับผลผลิตนี้จะมีอยู่ 2 ขั้นตอนใหญ่ ๆ คือ (1) การรับและเปลี่ยนจากพลังงานแสงให้เป็นน้ำตาล (photosynthesis) และ (2) การส่งผ่านน้ำตาลที่ผลิตได้ไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืชและเป็นผลผลิต (ใช้ในการเจริญเติบโตและการเปลี่ยนแปลงในพืช) ดังนั้นพันธุ์ที่มีศักยภาพสูงสุดเป็นผลจากการมีศักยภาพทางพันธุกรรมสูงสำหรับ 2 ขบวนการนี้ แต่อย่างไรก็ตามปัจจัยทางสภาพแวดล้อมและการปลูกมีผลต่อผลผลิตด้วย (Weber, 1968)

ผลผลิตถั่วเหลืองจะขึ้นอยู่กับองค์ประกอบผลผลิต อันได้แก่ ขนาดเมล็ด น้ำหนักเมล็ด จำนวนเมล็ดต่อฝัก และจำนวนฝักต่อต้น (Whigham, 1983) ซึ่งมีผู้ทำการศึกษาสหสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตกับองค์ประกอบผลผลิตในถั่วเหลืองไว้มากมาย เช่น Johnson et al. (1955) ได้ศึกษาในประชากรถั่วเหลือง 2 กลุ่ม พบว่าผลผลิตมีสหสัมพันธ์ทางพันธุกรรม (genetic correlations) กับจำนวนฝัก เป็น 0.28 และ 0.14 ขณะที่ค่าสหสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตกับขนาดเมล็ดเป็น 0.66 และ 0.43 Ecochard and Ravelomanantsoa (1982) อ้างโดย Burton (1987) ได้รายงานถึงสหสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตกับองค์ประกอบผลผลิตในประชากรที่มีการกระจายตัวว่า สหสัมพันธ์ทางพันธุกรรมระหว่างจำนวนฝักกับผลผลิตเมล็ดมีค่าเท่ากับ 0.95 และสหสัมพันธ์ระหว่างขนาดเมล็ดและผลผลิตเมล็ดมีค่า 0.25 Pandy and Torrie (1973) ได้ศึกษาในกลุ่มประชากรถั่วเหลือง 7 พันธุ์ พบว่าค่าสหสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตกับจำนวนฝักต่อหน่วยพื้นที่ จำนวนเมล็ดต่อฝัก และขนาดเมล็ด มีค่า 0.50, 0.35 และ 0.04 ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

Hanson et al. (1961) ได้รายงานว่าลักษณะองค์ประกอบผลผลิตจะถูกควบคุมด้วยพันธุกรรม ซึ่ง Brim and Cockerham (1961); Paschal and Wilcox (1975) รายงานว่าพฤติกรรมของยีนแบบบวก และพฤติกรรมของยีนแบบข่ม มีบทบาทสำคัญในการควบคุมการถ่ายทอดลักษณะผลผลิตต่อต้น จำนวนฝักต่อต้น จำนวนเมล็ดต่อต้น และน้ำหนักเมล็ด สำหรับความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของลักษณะผลผลิตเมล็ด จำนวนฝักต่อต้น และจำนวนเมล็ดต่อฝัก พบว่ามีค่าต่ำ แต่น้ำหนักเมล็ดจะมีค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมที่สูง (Anand and Torrie, 1963; Fehr and Weber, 1968; Hanson and Weber 1962; Johnson and Bernard, 1962) Johnson et al. (1955) และ Weber and Moorthy (1952) รายงานว่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของลักษณะผลผลิตเมล็ดมีค่าต่ำ แต่อย่างไรก็ตามมีบางรายงานที่ชี้ว่าความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของลักษณะผลผลิตไว้ค่อนข้างสูงเช่น จากรายงานของ Metz et al.(1984) พบว่ามีค่าตั้งแต่ 0.40 ถึง 0.74 ในขณะที่ Martin and Wilcox (1973) รายงานว่ามีค่าตั้งแต่ 0.15 ถึง 0.68

จากที่ได้กล่าวถึงลักษณะรูปทรงต้น อายุออกดอก อายุสุกแก่ ความแข็งแรงของเมล็ดตลอดจนผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิตมาแล้วข้างต้นพอที่จะสรุปถึงยีนที่ควบคุมลักษณะความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมและค่าสัมประสิทธิ์ของสหสัมพันธ์ระหว่างลักษณะต่าง ๆ ในถั่วเหลืองตามที่ได้มีผู้ศึกษาไว้ก่อนแล้วได้ดังตารางที่ 8, 9, 10 และ 11

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 8 แสดงถึงยีนที่ควบคุมลักษณะบางลักษณะในถั่วเหลือง (ดัดแปลงจาก Palmer and Kilen, 1987)

ยีน	ลักษณะที่แสดงออก	สายพันธุ์ที่ใช้ศึกษา	ผู้ศึกษา
	1. อายุออกดอกและอายุสุกแก่		
E1	ช้า	T 175	Owen (1927),
e1	เร็ว	Clark	Bernard (1971)
E2	ช้า	Clark	Bernard (1971)
e2	เร็ว	Pl 86024	
E3	ช้าและไวต่อแสง fluorescent	Harosoy 63	Buzzel (1971),
e3	เร็ว และไม่ไวต่อแสง fluorescent	Blackhawk	Kilen and Hartwig (1971)
E4	ไวต่อวันยาว	Harcor	Buzzell and
e4	ไม่ไวต่อวันยาว	Urozsajnaja (PI 297550)	Voldeng (1980)
	2. การเจริญของลำต้น และก้านใบ		
Dt1	ทอดยอด	Manchu, Clark	Woodworth
dt1	ไม่ทอดยอด	Ebony, Pl 86024	(1932, 1933), Bernard (1972)
Dt2	กึ่งทอดยอด	T 117	Bernard (1972)
dt2	ทอดยอด	Clark	
Lps	ก้านใบปกติ (Normal petiole)	Lee 68	Kilen (1983)
lps	ก้านใบสั้น	T 279	
S	สั้น, ลดความยาวระหว่างข้อ	Higan	Bernard (1975)
s	ปกติ	Harosoy	
s-t	สูง, ความยาวระหว่างข้อเพิ่มขึ้น	Chief	

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 8 (ต่อ)

ยีน	ลักษณะที่แสดงออก	สายพันธุ์ที่ใช้ศึกษา	ผู้ศึกษา
	3. รูปร่างใบ		
Ln	ใบรูปไข่	*	Takahashi and
ln	ใบแคบ ยาว และมี 4 เมล็ดต่อฝัก	T 41, PI 84631	Fukuyama (1919) Woodworth (1932, 1933), Takahashi (1934), Domingo (1945), ให้สัญลักษณ์โดย Bernard and Weiss (1973)

หมายเหตุ * = ปรากฏในสายพันธุ์ที่ใช้ศึกษา

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 9 แสดงค่าความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของลักษณะบางลักษณะในถั่วเหลือง (ดัดแปลงจาก Johnson and Bernard, 1962)

ลักษณะ	คู่ผสมที่ 1 (%)	คู่ผสมที่ 2 (%)
จำนวนกิ่ง	38	73
จำนวนข้อ	69	64
ความยาวระหว่างข้อ	74	72
จำนวนฝักต่อต้น	22	50
จำนวนเมล็ดต่อฝัก	60	59
จำนวนเมล็ดต่อต้น	19	55

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 10 แสดงค่าความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมในถั่วเหลือง (เป็นเปอร์เซนต์)

ลักษณะ	Johnson and Bernard (1963)	Anand and Torrie (1963)			Kwon and Torrie (1964)		Fehr and Weber (1968)		Smith and Weber (1968)		Byth et al. (1969)	
		คู่ผสมที่ 1	คู่ผสมที่ 2	คู่ผสมที่ 3	คู่ผสมที่ 4	คู่ผสมที่ 5	คู่ผสมที่ 6	คู่ผสมที่ 7	คู่ผสมที่ 7	คู่ผสมที่ 8	คู่ผสมที่ 7	คู่ผสมที่ 8
ผลผลิต	38	23	33	50	10	3	39	28	52	57	58	50
น้ำหนักผลิต	68	53	65	84	44	79	92	94	92	93	88	91
ความสูง	75	82	84	73	70	67	66	85	82	80	90	86
อายุออกดอก	84	91	65	87	75	76	-	-	-	-	-	-
อายุสุกแก่	78	84	81	86	79	82	75	75	90	91	92	94

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 11 แสดงค่าประมาณของ genotypic และ phenotypic correlation ระหว่างผลผลิตถั่วเหลืองกับลักษณะอื่น ๆ (ดัดแปลงจาก Burton, 1987)

ลักษณะ	Johnson and (1963)	Anand and Torrie (1963)			Kwon and Torrie (1964)	
		คู่ผสมที่ 1	2	3	คู่ผสมที่ 4	5
น้ำหนักเมล็ด	0.20	-0.27	0.02	-0.16	-0.59	0.22
	-	(0.03)	(-0.03)	(-0.07)	(-0.46)**	(0.20)
ความสูง	0.30	0.65	0.57	0.43	0.82	0.54
	-	(0.41)**	(0.44)**	(0.32)**	(0.69)**	(0.44)**
อายุออกดอก	0.00	0.76	0.26	0.45	0.87	0.69
	-	(0.37)**	(0.11)	(0.31)**	(0.68)**	(0.47)**
อายุสุกแก่	0.40	1.05	0.01	0.47	0.95	0.52
	-	(0.48)**	(0.04)	(0.37)**	(0.75)**	(0.37)**

หมายเหตุ ** แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ 0.01
และค่า phenotypic correlation แสดงไว้ในวงเล็บ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 11 (ต่อ)

ลักษณะ	Byth et al. (1969)	Simpson and Wilcox (1983)			
		คู่ผสมที่ 7	8	9	10
น้ำหนักเมล็ด	0.26	–	–	–	–
	(0.21)	(0.00)	(0.21)*	(0.02)	(0.04)
ความสูง	0.32	–	–	–	–
	(0.26)	(0.43)**	(0.37)**	(0.40)**	(0.35)**
อายุออกดอก	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	–
อายุสุกแก่	0.59	–	–	–	–
	(0.37)	(0.54)**	(0.48)**	(0.51)**	(0.60)**

หมายเหตุ *, ** แตกต่างทางสถิติที่ระดับนัยสำคัญ 0.05 และ 0.01 ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved