บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

2.1 ข้อมูลถั่วอะซูกิ

ถั่วอะซูกิ (*Vigna angularis* [Willd.] Ohwi and Ohashi) มีชื่อสามัญหลายชื่อได้แก่ Azuki bean, Adzuki bean, Asuki, Atsuki และ Small red bean เป็นพืชที่อยู่ใน genus เดียวกับถั่วเขียวผิวดำ (blackgram) ถั่วเขียวผิวมัน (mungbean) และถั่วนิ้วนางแดง (rice bean) จัดอยู่ใน Subgenus Ceratotropis เป็น diploid species มีจำนวนโครโมโซม 2n=22 (Kawakami, 1930; Darlington and Wylie, 1956; Sinha and Roy, 1979; Yoshida, 1998) ถั่วอะซูกิมีการงอกแบบ hypogeal ใบเลี้ยง (cotyledon) และใบจริงคู่แรก (primary leaves) จัดเรียงตัวแบบตรงกันข้าม (opposite) ใบจริงประกอบด้วย 3 ใบย่อย (trifoliate leaves) เรียงตัวแบบ alternate ใบมีลักษณะรูปทรงเป็นแบบรูปหอก รูปหัวใจ และรูปทรงกลม ลำต้นตั้งตรง เป็นทรงพุ่มจนถึงทอดยอด ความสูงของต้น 20-90 ซม. บางพันธุ์มีความสูงถึง 1-3 ม. (Yoshida, 1998; Lumkin and McClary, 1994)

ถั่วอะซูกิเป็นพืชผสมตัวเอง (self-pollination) ดอกมีสีเหลืองและมีลักษณะเป็น Papilionaceous ในหนึ่งต้นจะมีดอก 2-20 ดอก ดอกจะออกตามข้อของลำต้นหลักและกิ่ง ความยาวของดอก 15-18 มม. เกสรตัวผู้ (pollen) มีรูปทรงแบบ suboblate มีขนาด 37-41 ไมโครเมตร (Alberto and Taylor, 1966) อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการงอกของ pollen คือ 25°ซ (Tasaki, 1957) ช่วงเวลาที่เหมาะสมในการผสมพันธุ์ของถั่วอะซูกิจะอยู่ในช่วงเช้า การเจริญเติบโตของฝักอ่อนหลังจากผสมแล้วจะเจริญจากดอกที่อยู่ข้างล่างขึ้นข้างบนของลำต้น

แหล่งกำเนิดของถั่วอะซูกิยังไม่เป็นที่ทราบแน่นอน Yoshida (1998) ได้รายงานว่าน่าจะอยู่บริเวณภาคเหนือของประเทศจีน นอกจากนี้ยังมีแนวคิดของนักวิจัยส่วนมากมีความเห็นว่าแหล่งกำเนิดของถั่วอะซูกิจะอยู่ที่ Indo-Burma-China Center (Lumkin and McClary, 1994) Harlan and DeWet (1971) ได้จัดระดับของถั่วอะซูกิเป็น 5 ระดับ คือ (1) ถั่วอะซูกิพันธุ์ท้องถิ่น (landraces) พันธุ์ปลูก (cultivars) และสายพันธุ์ปรับปรุง (breeding lines) (2) ถั่วอะซูกิพันธุ์ป่า (wild azuki form) (3) ถั่วอะซูกิชนิดอื่นที่แตกต่างจาก 2 ระดับแรก และสามารถผสมพันธุ์กับถั่วอะซูกิได้ (4) ถั่วอะซูกิชนิดอื่นที่ผสมพันธุ์กับถั่วอะซูกิได้ แต่ลูกที่ได้เป็นหมัน (sterile progeny) และ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

(5) ถั่วอะซูกิชนิดอื่นที่ไม่สามารถผสมพันธุ์กับถั่วอะซูกิได้ นอกจากนี้ Xu-xiao *et al.* (2003) ได้ใช้เทคนิค AFLP ในการแยกกลุ่มถั่วอะซูกิจำนวน 146 ชุด สามารถแยกได้ 7 กลุ่ม

การจำแนกพันธุ์ถั่วอะซูกิ Kono and Narikawa (1978) สามารถจำแนกพันธุ์ถั่วอะซูกิได้มากกว่า 300 พันธุ์ ในช่วงปี 1970 นอกจากนี้ Watanabe *et al.* (1986) และ Hino (1990) ได้รายงานการจำแนกพันธุ์ถั่วอะซูกิไว้ว่าสามารถจำแนกพันธุ์ได้มากกว่า 143 พันธุ์ ส่วนการรวบรวมพันธุ์ถั่วอะซูกิในประเทศไทยนั้น สุทัศน์ และคณะ (2547) ได้รายงานการปลูกศึกษาพันธุ์และเก็บรวบรวมพันธุ์ถั่วอะซูกิของมูลนิธิโครงการหลวงมีจำนวน 75 สายพันธุ์

การปลูกถั่วอะซูกิในประเทศไทยได้เริ่มครั้งแรกในปี 2517 โดย Tiyawalee (1978) ได้ทดลองปลูกถั่วอะซูกิจำนวน 3 พันธุ์ ได้แก่พันธุ์ Akatsuki dainagon, KS 120 และพันธุ์ Chien Shien พบว่าถั่วอะซูกิทั้ง 3 พันธุ์สามารถขึ้นปรับตัวได้ดี ให้ผลผลิตเฉลี่ย 178.0, 155.0 และ 157.0 กก.ต่อไร่ ตามลำดับ หลังจากนั้นมูลนิธิโครงการหลวงได้ปลูกทดสอบผลผลิตถั่วอะซูกิที่สถานีเกษตรหลวงปางดะในปี 2534 พบว่าถั่วอะซูกิให้ผลผลิตสูงถึง 400 กก.ต่อไร่ ต่อมาในปี 2539 โครงการวิจัยและพัฒนาถั่วที่สูงร่วมมือกับบริษัท อูเอโน ไฟน์ เคมิคัล อินดัสทรี จำกัด ได้ทดลองปลูกถั่วอะซูกิพันธุ์ Erimo ที่สถานีเกษตรหลวงปางดะ พบว่าถั่วอะซูกิปรับตัวได้ดีแต่เมล็ดถั่วอะซูกิที่ผลิตได้มีคุณภาพต่ำกว่ามาตรฐาน อย่างไรก็ตามมูลนิธิโครงการหลวงยังเห็นความสำคัญของการปลูกถั่วอะซูกิ ต่อมาในปี 2540 จึงได้มีการปลูกทดสอบผลผลิตถั่วอะซูกิในแปลงเกษตรกรพื้นที่ปลูก 2 แห่ง ได้แก่ศูนย์พัฒนาโครงการหลวงหนองเขียว และศูนย์พัฒนาโครงการหลวงขุนแปะ พบว่าถั่วอะซูกิพันธุ์ Erimo สามารถขึ้นปรับตัวได้ดีทั้ง 2 แห่ง หลังจากนั้นมูลนิธิโครงการหลวงจึงได้ขยายพื้นที่ในการส่งเสริมการปลูกถั่วอะซูกิให้เพิ่มมากขึ้น โดยมีวัตถุประสงค์เพื่อผลิตเมล็ดถั่วอะซูกิพันธุ์ Erimo ส่งจำหน่ายให้บริษัท อูเอโน ไฟน์ เคมิคัล อินดัสทรี จำกัด ซึ่งมีความต้องการเมล็ดถั่วอะซูกิเป็นจำนวนมากถึง 3,300 ตันต่อปี (สุทัศน์ และคณะ, 2547; สุมินทร์ และคณะ, 2542) เฉิน และคณะ (2546) ได้นำพันธุ์ถั่วอะซูกิจากไต้หวันได้แก่พันธุ์ KS3, KS5, KS6 และพันธุ์ KS7 ปลูกทดสอบร่วมกับพันธุ์ Erimo ในปี 2544 และ 2545 ได้พบว่าถั่วอะซูกิพันธุ์จากไต้หวันสามารถขึ้นปรับตัวได้ดีและให้ผลผลิตสูงกว่าพันธุ์ Erimo ซึ่งเป็นพันธุ์ที่ใช้ปลูกเป็นการค้าในปัจจุบัน

การศึกษาการปรับตัว (adaptation) ของถั่วอะซูกินั้น สริตา และ สุทัศน์ (2544) ได้ศึกษาปฏิกิริยาร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อมในถั่วอะซูกิจำนวน 18 สายพันธุ์ ปลูกบนที่สูง 4 แห่ง ไม่พบปฏิกิริยาร่วมระหว่างพันธุกรรมกับสภาพแวดล้อมของลักษณะผลผลิต แสดงว่าถั่วอะซูกิทั้ง 18 สายพันธุ์ มีเสถียรภาพในการให้ผลผลิตและปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมแบบทั่วไป (general adaptation) นอกจากนี้ วีรพันธ์ และคณะ (2547ก) ได้ทำการศึกษาเสถียรภาพผลผลิตของถั่วอะซูกิภายใต้สภาพการเพาะปลูกบนที่สูง ไม่พบปฏิกิริยาร่วมระหว่างพันธุ์กับสภาพแวดล้อมเช่น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

เดียวกัน และยังพบว่าถั่วอะซูกิพันธุ์ KS7 สามารถปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมทั่วไปได้ดีอย่างมีเสถียรภาพ ส่วนการศึกษาทางด้านอื่นนั้น นงเยาว์ และคณะ (2546) ได้ทำการศึกษาการวิเคราะห์การเจริญเติบโตของถั่วอะซูกิที่มีความแตกต่างกันทางพันธุกรรมในถั่วอะซูกิจำนวน 10 สายพันธุ์ พบความแปรปรวนทางพันธุกรรมของถั่วอะซูกิพันธุ์ต่างๆ ทางด้านประสิทธิภาพของการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสู่ฝัก และยังพบความสัมพันธ์ทางบวกระหว่างผลผลิตกับจำนวนฝักต่อต้นและอัตราการเจริญเติบโตของฝักด้วยเช่นกัน

การปรับปรุงพันธุ์ถั่วอะซูกิ Yoshida (1998) ได้รายงานถึงวิวัฒนาการของการปรับปรุงพันธุ์ถั่วอะซูกิที่ประเทศญี่ปุ่นไว้ดังนี้ ปี 1890 ได้มีการรวบรวมและเปรียบเทียบพันธุ์ดั้งเดิม ปี 1910 มีการคัดเลือกสายพันธุ์บริสุทธิ์จากพันธุ์ดั้งเดิม ปี 1930 ปรับปรุงพันธุ์โดยวิธีการผสมพันธุ์ ปี 1970 ปรับปรุงพันธุ์โดยใช้วิธีการฉายรังสีเพื่อให้เกิดการกลายพันธุ์ ปี 1990 ใช้เทคโนโลยีทางชีวภาพในการปรับปรุงพันธุ์ และปัจจุบันใช้วิธีการคัดเลือกรวม (bulk method) หลังจากมีการผสมพันธุ์แล้ว นอกจากนี้ยังได้กล่าวถึงวัตถุประสงค์หลักของการปรับปรุงพันธุ์ถั่วอะซูกิที่เกาะ Hokkaido ประเทศญี่ปุ่นมี 7 ข้อได้แก่ (1) มีอายุการเก็บเกี่ยวสั้น (2) มีความต้านทานต่ออากาศที่หนาวเย็น (3) มีความต้านทานต่อโรคและแมลง (4) มีคุณภาพของเมล็ดที่ดีขึ้น เช่น รูปทรงของเมล็ด สีเปลือกหุ้มเมล็ด ขนาดเมล็ด ความสม่ำเสมอของเมล็ด เมล็ดมีส่วนประกอบของโปรตีนสูง และเมล็ดแข็ง (hard seed) มีเปอร์เซ็นต์ต่ำ (5) ให้ผลผลิตสูง (6) สามารถใช้เครื่องเก็บเกี่ยวได้ และ (7) ปรับปรุงพันธุ์ให้สามารถปรับตัวต่อการปลูกที่มีจำนวนต้นมากต่อพื้นที่ปลูกได้ดี นอกจากนี้แล้วที่ไต้หวันได้มีการปรับปรุงพันธุ์เพื่อให้ได้ผลผลิตสูง คุณภาพเมล็ดดี มีความต้านทานต่อแมลง และมีการสุกแก่ที่สม่ำเสมอ (Wu *et al*., 1985; 1986) สำหรับการปรับปรุงพันธุ์ถั่วอะซูกิในประเทศไทยนั้น สุทัศน์ และคณะ (2547) ได้ทำการปรับปรุงพันธุ์ถั่วอะซูกิโดยวิธีคัดเลือกสายพันธุ์บริสุทธิ์ (pureline selection method) จากประชากรถั่วอะซูกิพันธุ์ Erimo ระหว่างปี 2539-2547 ได้ถั่วอะซูกิสายพันธุ์ใหม่ชื่อ สายพันธุ์ B#109 ซึ่งให้ผลผลิตสูงกว่าพันธุ์ Erimo ประมาณ 10-30 % มีอายุพันธุ์เบากว่าประมาณ 7-10 วัน และมีคุณภาพแปรรูปเป็นแป้งถั่ว (bean paste) ดีเท่ากับพันธุ์ Erimo

พันธุกรรมที่ควบคุมลักษณะต่างๆ ของถั่วอะซูกิ ได้มีรายงานว่าลักษณะฝักสีน้ำตาลดำ จะข่ม (dominant) ฝักสีน้ำตาลจาง รูปทรงใบแบบรูปหอกจะข่มแบบทรงกลม เมล็ดสีแดงจะข่มเมล็ดสีขาว (Kakizaki, 1923; Matsuura, 1933; Fery, 1980) นอกจากนี้ Han *et al*. (1979; 1984) ได้รายงานว่าลักษณะที่มีการข่มไม่สมบูรณ์ (partial dominance) ได้แก่ น้ำหนัก 100 เมล็ด จำนวนฝักต่อต้น จำนวนข้อต่อต้น ความสูง อายุการออกดอก อายุการเก็บเกี่ยว Nakashima *et al*. (1980) ได้ศึกษาพันธุกรรมที่ควบคุมความเป็นหมันของถั่วอะซูกิพบว่าความเป็นหมันของเกสรตัวผู้ (male sterility) จะถูกควบคุมโดยยีนด้อย (recessive gene) เพียง 1 ยีนเท่านั้น ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาความเป็น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

หมันในเพศผู้ของถั่วเหลืองที่รายงานโดย กรรณิการ์ และพีระศักดิ์ (2527) ว่าถูกควบคุมด้วยยีนด้อยเพียงคู่เดียวเช่นกัน

ด้านการใช้ประโยชน์ของถั่วอะซูกินั้น ถั่วอะซูกิได้ถูกนำไปใช้ประโยชน์ในด้านต่างๆ มากมาย เช่น ใช้ประกอบอาหารคาวหวานหลายชนิด ใช้เป็นส่วนประกอบของเครื่องสำอาง ปลูกเป็นพืชอาหารสัตว์ และปลูกเป็นปุ๋ยพืชสด เป็นต้น (Lumkin and McClary, 1994; Lee, 1990) การนำถั่วอะซูกิใช้ประกอบอาหารนั้นถือได้ว่าเป็นเป้าหมายหลักของการผลิตถั่วอะซูกิ โดยเฉพาะการนำไปแปรรูปเป็นแป้งถั่ว (bean paste) ซึ่งชาวญี่ปุ่นมีความนิยมบริโภคมาก แป้งถั่วที่มีคุณภาพดีและเป็นที่ต้องการนั้นเรียกว่า “อาน” (an) มีอยู่ 2 ชนิดคือ โคชิอาน (koshi an) และ ซูบุอาน (tsubu an) ประเทศญี่ปุ่นสามารถผลิตถั่วอะซูกิได้ 90,000 ตันต่อปี แต่ความต้องการบริโภคถั่วอะซูกิมีปริมาณมากกว่า 120,000 ตันต่อปี ดังนั้นจึงต้องนำเข้าถั่วอะซูกิอีกเป็นจำนวนมาก (Chikamori, 1997; McClary, 1990)

2.2 ยีนและการแสดงออกของยีน

ลักษณะการแสดงออกภายนอกของสิ่งมีชีวิต (phenotype) จะเป็นผลรวมของลักษณะทางพันธุกรรม (genotype) กับอิทธิพลจากสภาพแวดล้อม (environment) ลักษณะทางทางพันธุกรรมจะถูกควบคุมด้วยยีน (gene) ซึ่งมีคุณสมบัติ 2 ประการคือ (1) ถ่ายทอดข้ามชั่ว (generation) จากพ่อ-แม่ไปยังลูก โดยที่คุณสมบัติต่างๆ ไม่เปลี่ยนแปลงไปจากเดิม และ (2) เป็นศูนย์กลางที่ควบคุมให้สิ่งมีชีวิตนั้นๆ มีโครงสร้าง ส่วนประกอบ และลักษณะอื่นๆ ที่ตรงกับลักษณะของพ่อ-แม่ (ดำเนิน, 2545; พรรณี, 2541ก; กฤษฎา, 2546) ในหนึ่งยีนประกอบด้วย 2 alleles เข้าคู่กันอยู่ ซึ่งต่อมาได้พบว่ายีนต่างๆ จะถูกบรรจุอยู่ในโครโมโซมและเมื่อวิทยาศาสตร์ได้เจริญก้าวหน้ามากยิ่งขึ้นจึงได้พบว่าโครโมโซมมีองค์ประกอบเป็นกรดนิวคลิอิคที่สำคัญคือ ดีเอ็นเอ (DNA; deoxyribonucleic acid) และสามารถสกัดดีเอ็นเอเพื่อนำมาใช้ประโยชน์ทางด้านต่างๆ อีกมากมาย เช่นการตัดต่อยีน การทำแผนที่ยีน เป็นต้น

ในการศึกษาลักษณะทางพันธุกรรมของสิ่งมีชีวิตนั้นไม่สามารถศึกษาได้ทางตรงแต่จะศึกษาจากการแสดงออกภายนอกก่อนแล้วจึงแปรผลกลับไปหาลักษณะทางพันธุกรรมภายหลัง ซึ่งลักษณะทางพันธุกรรมนี้ ได้แบ่งออกเป็น 2 ลักษณะคือ (1) ลักษณะทางคุณภาพ (qualitative traits) โดยทั่วไปจะถูกควบคุมด้วยยีนน้อยคู่ (1-3 คู่) และ (2) ลักษณะทางปริมาณ (quantitative traits) จะถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ (multiple genes) (ศันสนีย์, 2545; ดำเนิน, 2545) การศึกษาและอธิบายการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ถ่ายทอดทางพันธุกรรมของสิ่งมีชีวิต ได้เริ่มขึ้นหลังจากเมนเด็ล ได้ศึกษาถึงลักษณะการถ่ายทอดลักษณะต่างๆ ของถั่วลันเตา (*Pisum sativum*) และได้ตั้งเป็นกฎของเมนเด็ลไว้ 2 ข้อ คือ

1. กฎการแยกตัวของยีน (law of segregation of gene) ได้กล่าวไว้ว่าลักษณะของสิ่งมีชีวิตถูกควบคุมโดยยีนและยีนจะปรากฏเป็นคู่เสมอ ในการสร้างหน่วยสืบพันธุ์ (gamete) นั้น ยีนที่อยู่เป็นคู่ๆ จะแยกออกจากกันแล้วเข้าสู่หน่วยสืบพันธุ์หน่วยละ 1 ยีน เมื่อมีการผสมระหว่างหน่วยสืบพันธุ์ยีนก็จะกลับมาอยู่เป็นคู่เช่นเดิม

2. กฎการเข้าชุดอย่างอิสระของยีน (law of independent assortment) ซึ่งกล่าวไว้ว่า ในการสร้างหน่วยสืบพันธุ์นั้นยีนสภาพใดสภาพหนึ่ง (allele) ของยีนคู่หนึ่งจะเข้าสู่หน่วยสืบพันธุ์เดียวกันกับยีนสภาพใดสภาพหนึ่งของยีนอีกคู่หนึ่งได้อย่างอิสระ

ลักษณะพฤติกรรมของยีน หรือ gene effects นั้น Fasoulas (1973) ได้แบ่งออกเป็น 2 กลุ่ม คือ กลุ่มที่ 1 เป็นพฤติกรรมของคู่ยีน (allelic gene action) มี 4 แบบ ได้แก่ (1) Dominance เป็นปรากฏการณ์ที่ allele หนึ่งแสดงความสามารถข่มอีก allele หนึ่งที่เป็นคู่กัน (2) Codominance เป็นปรากฏการณ์ที่ alleles ที่เป็นคู่กันต่างแสดงความสามารถโดยผลิตสารพันธุกรรมที่เป็นอิสระต่อกันและสารนั้นสามารถอยู่รวมกันได้เมื่อทั้งคู่อยู่ในสภาพ heterozygous (3) Semidominance เป็นปรากฏการณ์ที่ allele ที่เป็นคู่กันต่างแสดงความสามารถในการผลิตสารพันธุกรรมชนิดเดียวกันแต่ต่างปริมาณกัน และ (4) Recessive เป็นปรากฏการณ์ที่ allele หนึ่งของยีนขาดความสามารถในการแสดงออกของตัวเองเมื่ออยู่เป็นคู่กับ allele ที่เป็น dominance กลุ่มที่ 2 พฤติกรรมของยีนที่ไม่ได้เป็นคู่ของกันและกัน (non-allelic gene action) มีอยู่ 4 แบบ ได้แก่ (1) Epistasis เป็นปรากฏการณ์ที่ยีนหรือคู่ของยีนไปข่มความสามารถของยีนอื่นที่ไม่ได้เป็นคู่กันไม่ให้ยีนนั้นแสดงความสามารถออกมา (2) Coepistasis เป็นปรากฏการณ์ที่คู่ยีนที่ไม่เป็นคู่กัน (non-allelic gene) ต่างผลิตสารพันธุกรรมที่เป็นอิสระต่อกัน (3) Semiepistasis เป็นปรากฏการณ์ของคู่ยีนที่ไม่เป็นคู่กันต่างผลิตสารพันธุกรรมชนิดเดียวกันแต่ต่างปริมาณกัน และ (4) Hypostasis เป็นปรากฏการณ์ที่ยีนหรือคู่ยีนถูกข่มความสามารถจากยีนอื่นไม่ให้แสดงความสามารถออกมา

นอกจากนี้ พรรณี (2541ข) ได้จำแนกชนิดของการข่มกันของยีนออกเป็น 3 ชนิด ได้แก่

1. การข่มแบบสมบูรณ์ (complete หรือ simple dominance) เป็นการข่มที่เกิดจาก allele หนึ่งข่มอีก allele หนึ่งอย่างสมบูรณ์ ทำให้สิ่งมีชีวิตที่มี genotype เป็น heterozygous จะแสดงลักษณะของ allele เด่นเพียงอย่างเดียว

2. การข่มแบบไม่สมบูรณ์ (incomplete dominance) เป็นการข่มชนิดที่ค่า allele ทั้ง 2 ชนิด มี genotype เป็น heterozygous ทำให้ phenotype มีลักษณะเป็นกลางๆ ระหว่างลักษณะที่ควรแสดงโดย allele ทั้งสอง การข่มแบบไม่สมบูรณ์แบ่งออกได้เป็น 2 ชนิดย่อย คือ (1) partial dominance

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

เมื่อลักษณะของ heterozygote ที่แสดงออกนั้นอยู่ค่อนไปทาง homozygous dominance หรือ homozygous recessive ทางใดทางหนึ่ง และ (2) no dominance เมื่อลักษณะของ heterozygote อยู่กึ่งกลางพอดีระหว่าง homozygote ต่างชนิดทั้งสอง

3. การข่มร่วมกัน (codominance) เป็นการข่มชนิดที่ทั้ง 2 alleles ข่มกันไม่ได้ ลูกผสมที่ประกอบด้วย alleles ทั้งสองจะแสดงลักษณะของ alleles ทั้งสองออกมา

การแสดงออกของยีนในลักษณะทางปริมาณที่ถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ (multiple genes) นั้นจะทำให้ phenotype ของลูกผสมชั่วที่ 1 และ 2 ไม่เป็นไปตามกฎของเมนเด็ล ได้แบ่งออกเป็นการแสดงออกแบบผลบวกสะสมของยีน (additive gene) และแบบไม่เป็นผลบวกสะสมของยีน (non-additive gene) การแสดงออกของยีนแบบผลบวกสะสมนั้น พรรณี (2541ข) และ กฤษฎา (2546) ได้กล่าวถึงการทดลองของ Nilsson-Ehle ที่ได้พบว่าการแสดงออกของความเข้มของสีเยื่อหุ้มเมล็ดของข้าวสาลีเป็นผลจากการกระทำของยีนแบบผลบวกสะสม และได้กล่าวถึงการทดลองของ Emerson and East ที่พบว่าลูกผสมของข้าวโพดชั่วที่ 1 และ 2 นั้น มีความยาวของฝักที่ลดหลั่นกันไป ซึ่งเป็นผลจากถูกควบคุมด้วยยีนมากคู่ และยังเป็นผลจากอิทธิพลของสภาพแวดล้อมอีกด้วย การกระทำของยีนแบบไม่เป็นผลบวกสะสมนั้น เกิดจากอิทธิพลของยีนชนิดต่างๆ เช่น dominance, overdominance และ epistasis เป็นต้น

ดำเนิน (2539; 2545) ได้กล่าวถึงการเกิด trangressive segregation (homozygotic vigor) ในลูกผสมชั่วที่ 2 และในชั่วหลังๆ ว่าเกิดจากพฤติกรรมของยีนแบบ semiepistatic ของ dominant gene และ hypostatic ของ recessive gene ในสภาพ homozygous ส่วนความดีเด่นของลูกผสมหรือ heterosis นั้นเกิดจากพฤติกรรมของ codominant gene และ dominant gene ที่ gene อยู่ในสภาพของ heterozygous

นอกจากนี้ กฤษฎา (2546) ยังได้กล่าวถึงการเกิดความดีเด่นของลูกผสมไว้ว่า ส่วนมากเกิดจากปฏิกิริยาการข่มของยีน (dominance) ส่วนน้อยเกิดจากการข่มข้ามคู่ (epistasis) และการข่มข้ามลักษณะ (pleiotropism) ของยีน ซึ่งความดีเด่นของลูกผสมที่เกิดจากการข่มข้ามคู่และการข่มข้ามลักษณะจะถูกคัดทิ้งไปโดยธรรมชาติ จึงสรุปว่าความดีเด่นของลูกผสมเป็นผลมาจากผลบวกสะสม (cumulative effect) ของยีนข่มแต่ละตัว จากยีนแต่ละชุดที่ต่างก็มีระดับการข่มไม่เท่ากัน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

2.3 ความดีเด่นของลูกผสม

ความดีเด่นของลูกผสม (heterosis หรือ hybrid vigor) หมายถึงลูกผสมชั่วที่ 1 ที่ได้จากการผสมข้ามของพืชที่มีพันธุกรรมต่างกันอยู่ในรูปของ heterozygote มีคุณสมบัติที่ดีกว่าพ่อ-แม่ใน

ลักษณะของการเพิ่มผลผลิต การเจริญเติบโตที่รวดเร็ว ความต้านทานต่อโรคและแมลง ความทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม การปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมต่างๆ ได้ดี เป็นต้น (Shull, 1952; Allard, 1960) ซึ่ง Moll and Stuber (1974) และ Banga (1998) ได้กล่าวถึงการเกิดของความดีเด่นของลูกผสมไว้ว่าเป็นปรากฏการณ์ที่เกิดจากการกระทำของยีน 3 ชนิด คือ (1) ข่มไม่สมบูรณ์จนถึงข่มสมบูรณ์ (partial to complete dominance) (2) ข่มเกิน (over dominance) และ (3) ข่มข้ามคู่ (epistasis) ความดีเด่นของลูกผสมแยกความแตกต่างออกได้เป็น 3 ลักษณะได้แก่ (1) relative heterosis คือความดีเด่นของลูกผสมที่เหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่ (2) heterobeltiosis คือความดีเด่นของลูกผสมที่เหนือกว่าพ่อหรือแม่ที่ดีที่สุดของคู่ผสมนั้นๆ และ (3) standard heterosis คือลูกผสมแสดงความดีเด่นเหนือกว่าพันธุ์มาตรฐานหรือพันธุ์ที่ปลูกเป็นการค้าในขณะนั้น (Banga, 1998)

ได้มีการศึกษาความดีเด่นของลูกผสมในพืชต่างๆ เช่น Chen *et al*. (2003) ทำการศึกษาความดีเด่นของลูกผสมในถั่วเขียว พบความดีเด่นของลูกผสมของลักษณะผลผลิตมีค่าสูงสุดประมาณ 10 % ในคู่ผสม CM5 x K7 และได้กล่าวว่าความดีเด่นของลูกผสมยังมีค่าที่ต่ำไม่คุ้มกับการผลิตลูกผสมในเชิงการค้า การศึกษาความดีเด่นของลูกผสมในถั่วเหลืองซึ่ง Kunta *et al*. (1997) ได้พบความดีเด่นของลูกผสมของลักษณะผลผลิตเหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่ที่ดี (high-parent heterosis) ปีแรกมีค่าระหว่าง 10.8 ถึง 27.8 % เฉลี่ยเท่ากับ 18.7 % และปีที่สองมีค่าระหว่าง –3.3 ถึง 22.8 % เฉลี่ยเท่ากับ 16.8 % และเหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่ (mid-parent heterosis) ปีแรกมีค่าระหว่าง 13.3 ถึง 41.2 % เฉลี่ยเท่ากับ 28.1 % ปีที่สองมีค่าระหว่าง 6.6 ถึง 35.2 % เฉลี่ยเท่ากับ 23.1 % Paschal and Wilcox (1975) รายงานว่าความดีเด่นของลูกผสมถั่วเหลืองของลักษณะผลผลิตเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดีเฉลี่ยจากทุกคู่ผสมและจากการปลูกทดลอง 2 ปี มีค่าเท่ากับ 8 % ประโคม (2540) ได้ทำการทดลองในถั่วเหลืองเช่นเดียวกัน พบความดีเด่นของลูกผสมเหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดีของลักษณะน้ำหนักเมล็ดต่อต้นมีค่าระหว่าง 2.78 ถึง 36 % และนอกจากนี้ วรวิทย์ (2538) พบความดีเด่นของลูกผสมของถั่วเหลืองเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่มีค่าระหว่าง 5 ถึง 62 % และเมื่อเปรียบเทียบกับพ่อหรือแม่ที่ดีมีค่าระหว่าง 3 ถึง 61 %

การศึกษาความดีเด่นของลูกผสมในถั่ว (Pea; *Pisum sativum* L.) Gritton (1975) พบความดีเด่นของลูกผสมของลักษณะผลผลิตเฉลี่ยจากปีและพื้นที่ปลูกทั้งหมดมีค่าเท่ากับ 55.06 % เมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่ และเท่ากับ 27.87 % เมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดี ในถั่ว Alfafa นั้น Riday and Brummer (2002) ได้ทำการศึกษาในถั่ว Alfafa 2 subspecies คือ *Melicago sativa* subsp. *sativa* และ *Melicago sativa* subsp. *salcata* พบว่าความดีเด่นของลูกผสม

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

เหนือกว่าค่าเฉลี่ยของ subspecies ทั้งสองของลักษณะความแข็งแรงของเมล็ด (vigor) มีค่าเท่ากับ 12 %

พืชฝ้าย Marani (1963) พบความดีเด่นของลูกผสมเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่ของลักษณะผลผลิตเมล็ดมีค่าระหว่าง 22.6 ถึง 106.3 % ในปี 1959 และ 12.7 ถึง 87.7 % ในปี 1960 ส่วนผลผลิตเส้นใยมีค่าระหว่าง 23.3 ถึง 93.4 % ในปี 1959 และ 17.6 ถึง 70 % ในปี 1960 และ นอกจากนี้ Miller and Marani (1963) ยังพบความดีเด่นของลูกผสมของฝ้ายเหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่เท่ากับ 27.5 % พืชข้าวบาร์เลย์มีรายงานของ Gebrekidan and Rasmusson (1970) พบความดีเด่นของลูกผสมเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดีมีค่าระหว่าง –26 ถึง 47 % และมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 11 % พืชข้าวสาลี Kashif and Khaliq (2004) พบความดีเด่นของลูกผสมเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่และค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดีมีค่าสูงถึง 32.09 และ 26.91 % ตามลำดับ นอกจากนี้ ศันสนีย์ (2531) พบว่าลูกผสมชั่วที่ 1 ของข้าวสาลีแสดงค่าความดีเด่นของลักษณะผลผลิตเมื่อเปรียบเทียบกับค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่และค่าเฉลี่ยของพ่อหรือแม่ที่ดีมีค่าระหว่าง 2.81 ถึง 51.14 % และ –2.32 ถึง 39.87 % ตามลำดับ พืชข้าวโพด Paterniani and Lonnquist (1963) พบความดีเด่นของลูกผสมเหนือกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อ-แม่โดยเฉลี่ยเท่ากับ 33 % และมีค่าระหว่าง 15 ถึง 50 % และแสดงความดีเด่นเหนือกว่าพ่อ-แม่ที่ดีโดยเฉลี่ยเท่ากับ 14 % และ Moll *et al.* (1978) ได้รายงานว่าความดีเด่นของลูกผสมของข้าวโพดจะเพิ่มขึ้นหลังจากการคัดเลือกแบบสลับวงจร (reciprocal recurrent selection) และจะมีค่าลดลงหลังจากคัดเลือกแบบเลือดชิด (full-sib family selection)

นอกจากพืชต่างๆ ดังกล่าวข้างต้นการศึกษาความดีเด่นของลูกผสมในพืชอื่นๆ ได้มีรายงานไว้มากเช่นกัน เช่น ยาสูบ (Legg *et al.*, 1970) มะเขือ (Rashid *et al.*, 1988) มะเขือเทศ (Ahmed *et al.*, 1988) Red clover (Taylor *et al.*, 1970) Chili Peppers (Lippert, 1975) Safflower (Yazdi-Samadi *et al.*, 1975) Cicer Milkvetch (Townsend, 1975) และข้าว (อาจอง, 2532; สุรางค์ศรี, 2537 และภัทรา, 2538) เป็นต้น

ข้อมูลทางด้านความดีเด่นของลูกผสมนั้นนับว่าเป็นข้อมูลที่ดีในการพิจารณาผลิตเมล็ดพันธุ์ลูกผสมในเชิงการค้าและยังใช้ประกอบการพิจารณาคัดเลือกพันธุ์พ่อ-แม่ ให้เป็นคู่ผสมที่ดีได้อีกด้วย นอกจากข้อมูลทางด้านความดีเด่นของลูกผสมแล้วในการพิจารณาพ่อ-แม่พันธุ์และคู่ผสมนั้นยังจำเป็นจะต้องมีข้อมูลทางด้านสมรรถนะในการผสมมาประกอบด้วยซึ่งจะได้กล่าวถึงต่อไป

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

2.4 สมรรถนะในการผสม

สมรรถนะในการผสม (combining ability) เป็นวิธีการนำมาใช้เพื่อทดสอบความสามารถในการผสมพันธุ์ของพ่อ-แม่โดยการศึกษาผลลัพธ์ที่ได้จากการแสดงออกของลูกผสม (progeny test) ที่ได้จากการผสมพันธุ์ของพ่อ-แม่ คู่นั้นๆ ค่าสมรรถนะในการผสมนี้ยังสามารถบ่งบอกถึงการกระทำของยีน (gene action) ซึ่งมีอยู่ด้วยกัน 2 รูปแบบ คือ (1) สมรรถนะในการผสมทั่วไป หรือ general combining ability (g.c.a.) หมายถึงความสามารถของพันธุ์ใดพันธุ์หนึ่งเมื่อนำไปผสมกับพันธุ์อื่นๆ แล้วให้ค่าเฉลี่ยของลูกผสมทั้งหมดที่ดี ซึ่งเป็นผลมาจากการกระทำของยีนแบบผลบวก (additive gene action) (2) สมรรถนะในการผสมเฉพาะ หรือ specific combining ability (s.c.a.) หมายถึงความสามารถของพืชพันธุ์ใดพันธุ์หนึ่งผสมกับพืชอีกพันธุ์หนึ่งแล้วลูกผสมจากคู่ผสมดังกล่าวแสดงค่าที่ดีกว่าหรือเลวกว่าความสามารถเฉลี่ยของพันธุ์พ่อ-แม่ที่นำมาผสม ซึ่งเป็นผลจากการกระทำของยีนไม่เป็นแบบผลบวก (non additive gene action) (Sprague and Tatum, 1942; Griffing, 1956; Falconer, 1989) ข้อมูลของสมรรถนะในการผสมนี้จะนำไปใช้ประโยชน์ทางด้านการปรับปรุงพันธุ์พืชเช่นการสร้างพันธุ์ลูกผสมจะใช้ข้อมูลของ g.c.a. เพื่อนำมาทดสอบความสามารถของพันธุ์พ่อ-แม่ที่จะนำมาสร้างลูกผสมและใช้ค่า s.c.a. มาประเมินสายพันธุ์ที่ผ่านการทดสอบ g.c.a. มาแล้ว เพื่อหาคู่ผสมที่ต้องการตามวัตถุประสงค์ที่วางไว้ นอกจากนี้แล้วยังสามารถนำข้อมูลสมรรถนะในการผสมมาประเมินการกระทำของยีนเพื่อประโยชน์ในการปรับปรุงประชากรโดยการพิจารณาวิธีการคัดเลือกต่อไป (พีระศักดิ์, 2525; ดำเนิน, 2545)

การผสมพันธุ์แบบพบกันหมด (diallel cross) เป็นแผนการผสมพันธุ์เพื่อทดสอบสมรรถนะในการผสม ที่ได้รับความนิยมกันมาก ซึ่งพีระศักดิ์ (2532) ได้ให้ความหมายไว้ว่าหมายถึงแผนการผสมพันธุ์ (mating design) ที่พบกันหมดระหว่างสายพันธุ์ (หรือต้น) สามารถทำได้ 2 แบบ คือ (1) กลุ่มสายพันธุ์แม่กับสายพันธุ์พ่อเป็นคนละสายพันธุ์กัน และ (2) กลุ่มสายพันธุ์แม่และสายพันธุ์พ่อเป็นกลุ่มเดียวกัน วิธีการวิเคราะห์ข้อมูลจากการผสมแบบพบกันหมดมี 3 วิธี คือ (1) วิธีการของ Hayman (1954) (2) วิธีการของ Griffing (1956) และ (3) วิธีการของ Gardner and Eberhart (1966) พีระศักดิ์ ยังได้กล่าวถึงการเลือกใช้วิธีการวิเคราะห์และสรุปผลของแผนการผสมแบบพบกันหมดไว้ดังนี้

1. แผนการผสมแบบพบกันหมดมีความเหมาะสมกับพืชที่สามารถให้เมล็ดชั่วที่ 1 ในปริมาณมากพอ ตัวอย่างในพืชผสมตัวเอง เช่น มะเขือเทศ ยาสูบ ฯลฯ พืชผสมข้าม เช่น ข้าวโพด ข้าวฟ่าง เป็นต้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2. วัตถุประสงค์ของการเลือกใช้การวิเคราะห์ข้อมูลจากแผนการผสมพันธุ์แบบพบกันหมดซึ่งมีอยู่ 2 model คือ

2.1 model I มีอิทธิพลของพันธุกรรมเป็นปัจจัยกำหนด (fixed effect model) เป็นการวางแผนการผสมพันธุ์และวิเคราะห์เพื่อวัตถุประสงค์ดังนี้

ก) พ่อ-แม่จะถูกเลือกมาโดยเจาะจงว่าจะใช้ต้นหรือสายพันธุ์นั้นในการปรับปรุงพันธุ์ต่อไป

ข) พ่อ-แม่ที่ใช้มีจำนวนน้อย ซึ่งทำให้วัดตำแหน่งหรือ block ของยีนที่กระจายตัวได้น้อย ถ้าจะวิเคราะห์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมก็จะมี sampling error สูงมากเกินไป จะไม่น่าเชื่อถือที่จะนำมาใช้ในการประเมินอัตราพันธุกรรมหรือทำนายความก้าวหน้าของการคัดเลือก

2.2 Model II มิอิทธิพลทางพันธุกรรมเป็นปัจจัยสุ่ม (random effect model) ควรเลือกใช้วิธีวิเคราะห์แบบนี้เมื่อต้องการประเมินความแปรปรวนทางพันธุกรรม โดยจะต้องสุ่มพ่อ-แม่มาจากประชากรและควรจะมากกว่า 10 สายพันธุ์ ค่าประเมินความแปรปรวนทางพันธุกรรมที่ได้สามารถใช้กับประชากรดั้งเดิมได้

เนื่องจากการผสมแบบพบกันหมดถ้ามีพ่อ-แม่จำนวนมากลูกผสมก็จะเพิ่มขึ้นมากตามไปด้วย ดังนั้นนักพันธุศาสตร์สถิติส่วนมากจะแนะนำให้วิเคราะห์ข้อมูลของลูกผสมจากการผสมแบบพบกันหมดโดยใช้ model I มากกว่า model II

การคำนวณค่าสมรรถนะในการผสมของพืชชนิดต่างๆ เช่น ในถั่วเหลือง Paschal and Wilcox (1975) พบความแตกต่างของความแปรปรวนของค่า g.c.a. ทุกลักษณะที่ทำการศึกษา ส่วนค่า s.c.a. พบความแตกต่างของลักษณะ ขนาดเมล็ด อายุการสุกแก่ (maturity) และความสูง พบปฏิกิริยาร่วมระหว่างปีกับค่า g.c.a. (y x g.c.a.) ของลักษณะผลผลิต จำนวนฝักต่อต้น อายุการสุกแก่ เปอร์เซ็นต์การหักล้ม น้ำหนักต้นแห้ง และดัชนีเก็บเกี่ยว ส่วนปฏิกิริยาร่วมระหว่างปีกับ s.c.a. (y x s.c.a.) นั้นพบปฏิกิริยาร่วมของลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝัก อายุการสุกแก่ เปอร์เซ็นต์การหักล้ม และดัชนีเก็บเกี่ยว นอกจากนี้ยังพบว่าผลผลิตมีความสัมพันธ์ทางบวกกับลักษณะจำนวนฝักต่อต้น จำนวนเมล็ดต่อฝัก น้ำหนักต้นแห้ง และดัชนีเก็บเกี่ยว ทั้งสองปี (ปี 1971 และ 1972) อีกด้วย Kunta *et al.* (1997) ได้ทำการศึกษาในถั่วเหลืองเช่นเดียวกัน พบว่าความแปรปรวนของ g.c.a. มีความแตกต่างกันของลักษณะจำนวนฝักต่อต้น จำนวนเมล็ดต่อฝัก น้ำหนักเมล็ด ความสูง และดัชนีเก็บเกี่ยว ค่า s.c.a. พบความแตกต่างของลักษณะ ผลผลิต จำนวนฝักต่อต้น น้ำหนักต้นแห้ง และดัชนีเก็บเกี่ยว ไม่พบปฏิกิริยาร่วมของ y x g.c.a. และ y x s.c.a. ของลักษณะผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิตที่สำคัญ และพบความแตกต่างระหว่างปีที่ปลูกของลักษณะความสูงและน้ำหนักต้นแห้ง นอกจากนี้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ในพืชถั่วเหลือง Cho and Scott (2000) ได้รายงานว่าพบความแตกต่างของค่า g.c.a. ของลักษณะความแข็งแรงของเมล็ด ผลผลิต และน้ำหนัก 100 เมล็ด ส่วนค่า s.c.a. พบความแตกต่างเฉพาะลักษณะน้ำหนัก 100 เมล็ด และพบว่าลักษณะของน้ำหนัก 100 เมล็ดเกิดจากการกระทำของยีนทั้งแบบผลบวกและไม่เป็นผลบวก ส่วนลักษณะความแข็งแรงของเมล็ดและผลผลิตเกิดจากการกระทำของยีนแบบผลบวกมีอิทธิพลมากกว่าไม่เป็นผลบวก และยังพบความแตกต่างของลักษณะความแข็งแรงของเมล็ด และผลผลิตระหว่างสภาพแวดล้อมที่ปลูกทั้งสอง

พืชถั่ว alfafa รายงานโดย Riday and Brummer (2002) พบความแตกต่างของความแปรปรวนของค่า g.c.a. ทุกลักษณะที่ศึกษา ส่วนค่า s.c.a. พบความแตกต่างของลักษณะความสูง ความแข็งแรง และ winter injury ในพืชถั่ว (Pea; *Pisum sativum* L.) Gritton (1975) ได้พบว่าค่า g.c.a. ของทุกปีและสภาพแวดล้อมมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่งในทางสถิติของทุกลักษณะที่ศึกษา ส่วนค่า s.c.a. พบความแตกต่างเช่นเดียวกับ g.c.a. ยกเว้นลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝักและน้ำหนักเมล็ด จากการปลูกที่ Arlington ในปี 1968

การศึกษาสมรรถนะในการผสมของพืชต่างๆ นอกจากดังได้กล่าวไว้ข้างต้นแล้วยังมีการศึกษาสมรรถนะในการผสมของพืชชนิดอื่นๆ อีก เช่นพืชถั่ว (common bean) (Franco *et al.*, 2001) ฝ้าย (Miller and Marani, 1963; Marani, 1963; Cheathem *et al.*, 2003) ข้าวสาลี (Patwary and Ghani, 1986) ข้าวฟ่าง (Tarumoto, 1978) ยาสูบ (Legg *et al.*, 1970) มะเขือเทศ (Pratta *et al.*, 2003; Bhuiyan *et al.*, 1986) มะเขือ (Rashid *et al.*, 1988; Bhowmik and Ali, 1993) ข้าว (พิมพ์นภา, 2547; อาจอง, 2532) และข้าวโพด (Viana and Matta, 2003; Paterniani and Lonnquist, 1963; Kang *et al.*, 1999; Ünay *et al.*, 2004) เป็นต้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved