บทที่ 5
วิจารณ์ผลการทดลอง

สายพันธุ์พ่อแม่ที่ใช้ในการศึกษาครั้งนี้ แสดงความแตกต่างทางพันธุกรรมในการตอบสนองต่อการขาดโบรอน ลักษณะที่ตอบสนองต่อการขาดโบรอนแตกต่างกัน ได้แก่ ดัชนีการติดเมล็ด จำนวนเมล็ดต่อรวง จำนวนช่อดอกย่อยต่อรวง น้ำหนักผลผลิต จำนวนหน่อต่อต้นและน้ำหนักฟาง ส่วนจำนวนรวงต่อต้นและความสูงต้นไม่ตอบสนองต่อการขาดโบรอน สำหรับอายุวันออกรวงไม่มีความแตกต่างทางพันธุกรรม

การขาดโบรอนทำให้ข้าวบาร์เลย์สายพันธุ์อ่อนแอ BCMU 96-9 มีดัชนีการติดเมล็ด จำนวนเมล็ดต่อรวง จำนวนช่อดอกย่อยต่อรวงและน้ำหนักผลผลิตลดลงมากที่สุด แต่มีจำนวนหน่อที่ไม่สร้างรวงและมีน้ำหนักฟางเพิ่มขึ้นมากที่สุด ในขณะที่สายพันธุ์ทน BRB 9604 มีดัชนีการติดเมล็ด จำนวนเมล็ดต่อรวง จำนวนช่อดอกย่อยต่อรวง หน่อที่ไม่สร้างรวงและมีน้ำหนักฟางไม่ต่างจากเมื่อปลูกที่โบรอนเพียงพอ และมีน้ำหนักผลผลิตต่อต้นลดลงน้อยที่สุด ส่วนสายพันธุ์ทนต่อการขาดโบรอนปานกลาง BRB 9 มีการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในลักษณะต่าง ๆ อยู่ระหว่างสายพันธุ์ทนและอ่อนแอ สำหรับลักษณะอายุวันออกรวงพ่อแม่ทุกสายพันธุ์มีการตอบสนองต่อโบรอนใกล้เคียงกันคือมีอายุวันออกรวงที่ช้าลง

ที่ผ่านมามีงานวิจัยที่ศึกษาเกี่ยวกับการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์ว่าทำให้การติดเมล็ดลดลงและมีความแตกต่างทางพันธุกรรม เช่น Jamjod and Rerkasem (1999) และศันสนีย์และคณะ (2543) พบว่า BRB 9604 ทนต่อการขาดโบรอนมาก BRB 9 ทนต่อการขาดโบรอนปานกลาง และ BCMU 96-9 อ่อนแอต่อการขาดโบรอนในลักษณะดัชนีการติดเมล็ด เช่นเดียวกับงานทดลองนี้ จากการศึกษาเกี่ยวกับการขาดโบรอนที่ผ่านมาพบว่า การขาดโบรอนมีผลรุนแรงในระยะการสืบพันธุ์ของข้าวบาร์เลย์ โดยทำให้การพัฒนาของเกสรตัวผู้และการงอกของละอองเกสรตัวผู้ลดลง เป็นต้น (Dell and Huang, 1997: Rerkasem and Jamjod, 1997) จนส่งผลให้เกิดความเป็นหมันขึ้น การติดเมล็ดลดลงและผลผลิตลดลงในที่สุด นอกจากความแตกต่างทางพันธุกรรมในลักษณะการติดเมล็ดแล้ว สายพันธุ์ของข้าวบาร์เลย์ที่ศึกษายังแสดงความแตกต่างในลักษณะจำนวนช่อดอกย่อยต่อรวง จำนวนหน่อต่อต้นและน้ำหนักฟาง เช่นเดียวกับรายงานของธำมรงค์ (2544) จำเนียร (2544) วัชรา (2545) และณภัทร (2546) การขาดโบรอนที่มีผลทำให้การสร้างจำนวนช่อดอกย่อยลดลงนั้นอาจเกิดจากโบรอนเกี่ยวข้องกับการลำเลียงขนส่งคาร์โบไฮเดรต

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

และน้ำตาลมาเลี้ยงเนื้อเยื่อเจริญที่มีการแบ่งเซลล์และขยายตัวของเซลล์ (Parr and Loughman, 1983) ดังนั้นเมื่อขาดโบรอนการพัฒนาในการแบ่งเซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญที่ตาดอกจึงช้าลงส่งผลให้อายุวันออกรวงช้าลง และการสร้างช่อดอกย่อยของข้าวบาร์เลย์อาจถูกจำกัดทำให้ขนาดของรวงสั้น นอกจากนี้ยังพบการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในระยะการการเจริญเติบโตทางลำต้นด้วย โดยการขาดโบรอนทำให้มีการแตกหน่อที่ไม่สร้างรวงเพิ่มขึ้น ซึ่งอาจเกิดจากการขาดโบรอนมีผลยับยั้งการสังเคราะห์และการเคลื่อนย้าย IAA (Marschner, 1995) ดังนั้นการขาดโบรอนจึงไม่เป็นปัจจัยจำกัดในการสร้างหน่อของข้าวบาร์เลย์ แต่การแตกหน่อที่เพิ่มขึ้นนี้ไม่พบในข้าวสาลี ซึ่งยืนยันผลการทดลองของจำเนียร (2544) และณภัทร (2546) ส่วนน้ำหนักฟางมีการตอบสนองตามการเพิ่มของจำนวนหน่อ

ในการตอบสนองต่อการขาดโบรอนของประชากรข้าวบาร์เลย์ลูกผสมชั่วที่ 3ในลักษณะดัชนีการติดเมล็ดและจำนวนเมล็ดต่อรวงลูกผสมคู่ที่ 1 BRB 9604 x BRB 9 มีขนาดของการกระจายตัวของค่าเฉลี่ยดัชนีการติดเมล็ดในประชากร เมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอนนอกเหนือขอบเขตของประชากรพ่อแม่ (transgressive segregation) โดยประชากรลูกผสมมีทิศทางของการกระจายตัวค่อนไปทาง BRB 9 ส่วนประชากรลูกผสมคู่ที่ 2 BRB 9604 x BCMU 96-9 และ คู่ที่ 3 BRB 9 x BCMU 96-9 มีการกระจายตัวของค่าเฉลี่ยดัชนีการติดเมล็ดและจำนวนเมล็ดต่อรวงกว้างกว่าในประชากรลูกผสมคู่ที่ 1 แต่มีการกระจายตัวของค่าเฉลี่ยอยู่ในขอบเขตของกลุ่มประชากรพ่อแม่

สำหรับลักษณะอื่นๆ ทุกลักษณะที่ศึกษา พบว่าประชากรลูกผสมชั่วที่ 3 ของทุกคู่ผสมมีการกระจายตัวของค่าเฉลี่ยนอกเหนือขอบเขตของพ่อแม่ โดยประชากรส่วนใหญ่ของลูกผสมทั้ง 3 ประชากรมีค่าเฉลี่ยกระจายตัวไปในทิศทางที่ด้อยกว่าสายพันธุ์พ่อแม่ที่ไม่ทน เช่น มีจำนวนช่อดอกย่อยต่อรวงต่ำกว่า มีจำนวนหน่อที่ไม่สร้างรวงมากกว่า

เมื่อพิจารณาถึงความแปรปรวนภายใน family ของประชากรลูกผสมทั้ง 3 ประชากร เมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอนและได้รับโบรอนเพียงพอในลักษณะต่าง ๆ จะเห็นว่าค่าของความแปรปรวนภายใน family จะมีขอบเขตที่กว้างกว่าความแปรปรวนภายในสายพันธุ์พ่อแม่ ซึ่งบ่งชี้ว่าภายในสายพันธุ์พ่อแม่แต่ละสายพันธุ์มีความแตกต่างระหว่างต้นน้อย ส่วนลูกผสมที่มีค่าความแปรปรวนภายใน family สูง แสดงว่า family นั้นมีความแตกต่างระหว่างต้นมาก และบ่งบอกว่าลูกผสมทั้ง 3 ประชากรมีการกระจายตัวทางพันธุกรรมทั้งเมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอนและได้รับโบรอนเพียงพอ ในประชากรลูกผสมคู่ที่ 1 สายพันธุ์พ่อแม่มีความทนทานต่อการขาดโบรอนไม่แตกต่างกันมากจึงส่งผลให้มีขอบเขตของความแปรปรวนภายใน family แคบกว่าประชากรลูกผสมคู่ที่ 2 และคู่ที่ 3

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในลักษณะดัชนีการติดเมล็ดเมื่อนำมาทดสอบการกระจายตัวของประชากรลูกผสมโดยใช้ chi-square พบว่า การตอบสนองต่อการขาดโบรอนของประชากรลูกผสมคู่ที่ BRB 9604 x BCMU 96-9 และคู่ที่ 3 BRB 9 x BCMU 96-9 ถูกควบคุมด้วยยีนจำนวน 1 คู่ โดยสามารถแบ่งกลุ่มการกระจายตาม genotype ได้ 3 กลุ่ม คือ homozygous efficient (AA) segregating (Aa) และ homozygous inefficient (aa) ในอัตราส่วน 1:2:1 (ตารางที่ 2) และจากการหาจำนวนยีนที่ควบคุมการตอบสนองต่อการขาดโบรอนโดยการวิเคราะห์ความแปรปรวน พบว่าให้ผลที่สนับสนุนการถูกควบคุมโดย 1 ยีนเช่นเดียวกัน นอกจากนั้นจากการประเมินค่า genetic parameter ของดัชนีการติดเมล็ดของทั้งสองคู่ผสมพบว่า มีค่า mid-parent value (m) ระหว่าง 45-50% ค่า d (ส่วนเบี่ยงเบนระหว่างพ่อแม่และ mid-parent value) ระหว่าง 39-45% อย่างไรก็ตามพบว่าค่าความแปรปรวนที่เกิดจากสภาพแวดล้อม (E) ของคู่ผสมที่ 3 มีค่าสูงกว่าคู่ที่ 2 (ตารางที่ 3) ค่า genetic parameter เหล่านี้สามารถใช้คาดคะเนความก้าวหน้าทางพันธุกรรม (genetic advance) และปรับเปลี่ยนความเข้มข้นในการคัดเลือกของแต่ละคู่ผสมในโครงการปรับปรุงพันธุ์ จากการวิเคราะห์ chi-square และการวิเคราะห์ความแปรปรวนของการกระจายตัวของลูกผสมชั่วที่ 3 ของคู่ที่ 2 และคู่ที่ 3 เกิดจากความแตกต่างระหว่างพ่อแม่เพียง 1 ยีนเท่านั้น อย่างไรก็ตาม ลูกผสมระหว่างสายพันธุ์ BRB 9604 และ BRB 9 แสดงการกระจายตัวแบบ transgressive segregation ดังนั้นคาดว่าความแตกต่างที่เกิดขึ้นระหว่างยีนเดี่ยวของคู่ผสมคู่ที่ 2 และคู่ที่ 3 นั้นเกิดจากยีนคนละตัว หาก BRB 9604 และ BRB 9 มียีนควบคุมสมรรถภาพการใช้โบรอนตัวเดียวกันแล้ว จะไม่พบ transgressive segregation ในชั่วที่มีการกระจายตัว จึงสามารถสรุปได้ว่าลักษณะสมรรถภาพการใช้โบรอนในข้าวบาร์เลย์วัดโดยดัชนีการติดเมล็ดถูกควบคุมด้วยยีนหลักอย่างน้อย 2 คู่ ในข้าวสาลี Jamjod *et al.* (2004) ได้รายงานไว้ว่าสมรรถภาพการใช้โบรอนในข้าวสาลีถูกควบคุมด้วยยีนหลัก 2 คู่ เช่นเดียวกัน เนื่องจากการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในคู่ผสมระหว่างสายพันธุ์ BRB 9604 x BCMU 96-9 และคู่ผสมระหว่างสายพันธุ์ BRB 9 x BCMU 96-9 นั้นถูกควบคุมโดยยีนหลักเพียง 1 คู่ ดังนั้นการปรับปรุงพันธุ์เพื่อให้ข้าวบาร์เลย์ทนต่อการขาดโบรอน เราสามารถเลือกใช้วิธีการ backcross ซึ่งเป็นวิธีการถ่ายทอดยีนที่ทนต่อการขาดโบรอนเข้าไปในสายพันธุ์ที่อ่อนแอต่อการขาดโบรอน โดยสามารถใช้ข้าวบาร์สายพันธุ์ BRB 9604 และ BRB 9 เป็นแหล่งของพันธุกรรมที่ทนต่อการขาดโบรอนได้

การควบคุมการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในลักษณะดัชนีการติดเมล็ดถูกควบคุมด้วยยีนหลักและมีพฤติกรรมของยีนที่ไม่สลับซับซ้อน ซึ่งคล้ายกับการตอบสนองต่อการขาดธาตุโบรอนของพืชหลายชนิดที่มีการศึกษามาก่อนหน้านี้ เช่น ในมะเขือเทศ (Wall and Adrus, 1962) ขึ้นฉ่าย (Pop and Munger, 1953) และ red beet (Tehrani *et.al*, 1971) ลักษณะที่ทนต่อการขาดโบรอนถูกควบคุมด้วยยีนด้อยเพียง 1 คู่ ส่วนการตอบสนองต่อการขาดโบรอนของข้าวสาลี สุภาวดี

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(2543) รายงานว่า ถูกควบคุมด้วยยีนจำนวน 2 คู่ และมีพฤติกรรมของยีนเป็นแบบข่มสมบูรณ์ แต่ลักษณะที่ทนต่อการขาดโบรอนเป็นลักษณะข่มซึ่งแตกต่างจากข้าวบาร์เลย์ ส่วนการตอบสนองต่อความเป็นพิษของข้าวสาลี มีรายงานว่า ถูกควบคุมด้วยยีนแบบข่มบางส่วนจำนวน 3 คู่ (Paull *et al.*, 1991) ในการศึกษาการความควบทางพันธุกรรมในการตอบสนองต่อธาตุอาหารอื่น ๆ เช่น การศึกษาความเป็นพิษของอะลูมิเนียมในข้าวสาลี (Wheeler *et al.*,1993) ความทนต่อฟอสฟอรัสต่ำในต้นอ่อนข้าวโพด (Da Silva *et al.*,1993) พบว่า ถูกควบคุมด้วยยีนจำนวนน้อยคู่และมีพฤติกรรมที่ไม่ซับซ้อนเช่นเดียวกัน

สำหรับในลักษณะจำนวนช่อดอกย่อยต่อรวง น้ำหนักผลผลิต จำนวนหน่อต่อต้นและน้ำหนักแห้งฟาง ลูกผสมทั้ง 3 ประชากรมีการกระจายตัวในการตอบสนองต่อการขาดโบรอนนอกขอบเขตของสายพันธุ์พ่อแม่ (transgressive segregation) และมีความถี่ของการกระจายตัวไปในทิศทางที่ด้อยกว่าสายพันธุ์พ่อแม่ที่ไม่ทน การกระจายตัวในรูปแบบนี้อาจเกิดจากการควบคุมทางพันธุกรรมที่ซับซ้อน การกระจายตัวแบบ transgressive segregation แสดงว่าลักษณะที่ศึกษาถูกควบคุมด้วยยีนมากกว่าหนึ่งคู่ นอกจากนั้นการกระจายตัวไปในทิศทางของพ่อแม่ที่ด้อยกว่าน่าจะมีสาเหตุมาจากอิทธิพลร่วม (interaction) ระหว่างพันธุกรรมและระดับโบรอน ณภัทร (2546) รายงานว่าการแสดงออกของยีนที่ควบคุมการทนต่อการขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์จะขึ้นกับความรุนแรงของการขาดโบรอน โดยในระดับโบรอนต่ำๆ ต้น heterozygote จะตอบสนองต่อการขาดโบรอนเหมือนกับต้น homozygous B inefficient การคัดเลือกเพื่อปรับปรุงลักษณะเช่นนี้ จึงควรใช้ประชากรขนาดใหญ่หรือลดความรุนแรงของการขาดโบรอนที่ใช้ในการคัดเลือก โดยการคัดเลือก families ที่ทนต่อการขาดโบรอน ทำได้โดยปลูกทดสอบแต่ละ family ในทรายรดด้วยสารละลายธาตุอาหารที่ไม่ใส่โบรอน เปรียบเทียบกับใส่โบรอน 10 μMB แล้วคัดเลือก families ที่ไม่ตอบสนองต่อการขาดโบรอนหรือตอบสนองต่อโบรอนในทางที่ดี และมีค่าความแปรปรวนภายใน family อยู่ในขอบเขตของพ่อแม่ แต่อย่างไรก็ดีในการคัดเลือกโดยวิธีนี้ควรพิจารณาการตอบสนองต่อการขาดโบรอนของหลายๆ ลักษณะรวมกัน ในคู่ผสมระหว่างสายพันธุ์ BRB 9604 x BRB 9 น่าจะเป็นคู่ที่สามารถทำการคัดเลือกได้อย่างมีประสิทธิภาพเนื่องจากมีการกระจายของลักษณะที่ทนต่อการขาดโบรอนอยู่มากถึงแม้ว่าจะมีช่วงของค่าความแปรปรวนภายใน family แคบกว่าอีกสองคู่ผสมที่เหลือ

ความรู้ในเรื่องของการตอบสนองต่อการขาดโบรอน ที่ได้จากงานทดลองนี้ เป็นประโยชน์ต่อโครงการการปรับปรุงพันธุ์ข้าวบาร์เลย์เพื่อให้ทนต่อการขาดโบรอน ในการปรับปรุงพันธุ์สามารถกระทำได้ทั้งวิธีการคัดเลือกลักษณะที่ทนและการสร้างสายพันธุ์ทนที่เป็นสายพันธุ์ใหม่ในอนาคตได้โดยใช้ข้าวบาร์เลย์สายพันธุ์ BRB 9604 และ BRB 9 เป็นแหล่งพันธุกรรมที่ทนต่อการขาดโบรอน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved