

อัตราพันธุกรรมและความก้าวหน้าทางพันธุกรรมของลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส และองค์ประกอบของผลผลิตในถั่วเหลือง *Glycine max* (L.) Merr.

Heritability and Genetic Advance for Activity of Lipoyxygenase and Yield Components Traits in Soybean *Glycine max* (L.) Merr.

ศุภาพิชญ์ ห่อประทุม¹ ชนิตา ปาลิยะวุฒิ² และวาราลักษณ์ เกษตรานันท์^{2*}
Supapit Horpratum¹ Chanita Paliyavuthi² and Waraluk Kasettranant^{2*}

บทคัดย่อ

งานวิจัยนี้ได้สร้างประชากร RIL จำนวน 146 สายพันธุ์โดยใช้คู่ผสมระหว่างพันธุ์ 'นครสวรรค์ 1' กับ 'AGS129' เพื่อประเมินค่าความแปรผันทางพันธุกรรม อัตราพันธุกรรม และความก้าวหน้าทางพันธุกรรม สำหรับลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสและองค์ประกอบของผลผลิตในถั่วเหลือง ประชากร RIL 146 สายพันธุ์ และพันธุ์พ่อแม่ปลูกโดยวางแผนการทดลองแบบสุ่มในบล็อกผสมสมบูรณ์ (RCBD) จำนวน 2 ซ้ำ เก็บข้อมูลลักษณะต่าง ๆ ทางพืชไร่ ได้แก่ วันออกดอก ความสูง จำนวนเมล็ดต่อฝัก จำนวนฝักต่อต้น และจำนวนเมล็ดต่อต้น วัดกิจกรรมจำเพาะของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองโดยใช้เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ 234 นาโนเมตร จากผลการทดลองแสดงว่าลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส มีค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมอยู่ในระดับสูง ($GCV = 23.053\%$) และมีค่าอัตราพันธุกรรมในแนวกว้างอยู่ในระดับปานกลาง ($H_b^2 = 42.774\%$) จากผลการทดลองแสดงว่าพันธุกรรมมีอิทธิพลต่อการแสดงออกของลักษณะนี้มาก นอกจากนี้ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นและจำนวนฝักต่อต้นมีค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมและค่าอัตราพันธุกรรมในแนวกว้างอยู่ในระดับสูง ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นมีความก้าวหน้าทางพันธุกรรมสูงที่สุด ($GAM = 123.359\%$) เช่นเดียวกัน จากผลการทดลองนี้เห็นได้ว่าลักษณะองค์ประกอบของผลผลิตถูกควบคุมด้วยอิทธิพลของยีนแบบบวก ข้อมูลที่ได้นี้สามารถนำไปใช้เป็นประโยชน์ในโครงการปรับปรุงพันธุ์สำหรับคัดเลือกลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสและลักษณะองค์ประกอบของผลผลิตในถั่วเหลืองได้

คำสำคัญ: อัตราพันธุกรรมในแนวกว้าง ความก้าวหน้าทางพันธุกรรม กิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส ถั่วเหลือง

Abstract

The research was conducted on 146 RILs population, using a cross between 'Nakhon Sawan1' x 'AGS129' to estimate genetic variability, heritability and genetic advance for activity of lipoyxygenase and yield components traits in soybean. The 146 RILs and parents were planted in a randomized complete block design (RCBD) with two replications. Data of agronomic traits were collected, such as days to flowering, plant height, no. of seeds/pod, no. of pods/plant and no. of seeds/plant. The specific activity of lipoyxygenase was measured in soybean seeds using spectrophotometer at 234 nm. The results showed that lipoyxygenase activity trait has high genotypic coefficient of variation ($GCV = 23.053\%$) and moderate broad-sense heritability ($H_b^2 = 42.774\%$). These results indicated large genetic effects on the expression of the trait. In addition, no. of seeds/plant and no. of pods/plant trait have high genotypic coefficient of variation and high broad-sense heritability. Also, no. of seeds/plant trait has the highest genetic advance

¹สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย เขตปทุมวัน กรุงเทพฯ 10330

²ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย เขตปทุมวัน กรุงเทพฯ 10330

*Corresponding author, Email: waraluk.k@chula.ac.th

in percent of the mean (GAM = 123.359%). These results indicated that yield components traits were controlled by additive gene effects. Our results may be useful in breeding programs for selection lipoxygenase activity trait and yield components traits in soybean.

Keywords: broad-sense heritability, genetic advance, lipoxygenase activity, soybean, yield components

คำนำ

ลิพอกซีจีเนส (lipoxygenase: LOX) เป็นเอนไซม์ที่สร้างขึ้นในพืชวงศ์ถั่ว ทำหน้าที่ในการเร่งการสลายไขมันในปฏิกิริยาออกซิเดชันของกรดไขมันไม่อิ่มตัว (unsaturated fatty acid) เช่น กรดลิโนเลนิก (linolenic acid) กรดลิโนเลอิก (linoleic acid) และกรดอะราชิโดนิก (arachidonic acid) เป็นผลให้เกิดผลิตภัณฑ์ที่เป็นเพอรอกไซด์ (peroxide) หรือไฮโดรเพอรอกไซด์ (hydroperoxide) ซึ่งจะสลายตัวต่อไปได้ในกระบวนการรวมตัวของน้ำ ออกซิเจน และไขมัน ทำให้เกิดสารที่มีรสขม (bitter substances) และสารประกอบที่สามารถระเหยได้จนเกิดเป็นกลิ่นถั่ว (beany flavors) ขึ้น ซึ่งเป็นปัญหาสำคัญในกระบวนการแปรรูปถั่วเหลืองเพราะทำให้ผู้บริโภคบางกลุ่มไม่ยอมรับ (Permyakova and Trufanov, 2010) แต่อย่างไรก็ดีเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสที่อยู่ในเมล็ดถั่วเหลืองยังมีความสัมพันธ์กับลักษณะความต้านทานการงอกของสปอร์ของเชื้อราบนเมล็ดถั่วเหลืองอีกด้วย จากการศึกษาที่ผ่านมาพบว่า เฮกซานอล (hexanal) ซึ่งเป็นผลิตภัณฑ์ที่เกิดจากวิถีของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส (lipoxygenase pathway) มีสมบัติในการต้านการเจริญเติบโตของเชื้อรา *Aspergillus flavus* (Doehlert *et al.*, 1993) และจากการศึกษาของ Kondo *et al.* (1993) ยังพบว่าใบเลี้ยงของถั่วเหลืองที่ถูกบุกรุกด้วยเชื้อราจะมีกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสเพิ่มมากขึ้น นอกจากนี้ในพืชชนิดอื่น ๆ เช่น ข้าว และ มะเขือเทศ ก็พบรายงานการเพิ่มขึ้นของกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสเมื่อถูกบุกรุกด้วยเชื้อราหรือศัตรูพืชอื่น ๆ ด้วยเช่นเดียวกัน (Ohta, *et al.*, 1991; Kato *et al.*, 1992; Koch *et al.*, 1992) จากปัญหาการเกิดกลิ่นถั่วในอุตสาหกรรมแปรรูปถั่วเหลืองจึงจำเป็นต้องแก้ไขปัญหาดังกล่าวโดยการใช้ความร้อนในการยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส ซึ่งวิธีการนี้ไม่เพียงแต่จะทำให้ต้นทุนการผลิตเพิ่มสูงขึ้นเท่านั้นแต่ยังส่งผลต่อการทำงานของโปรตีนอีกด้วย (Macleod *et al.*, 2009) ดังนั้นกลยุทธ์สำคัญในการแก้ไขปัญหาที่ยั่งยืนก็คือการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองให้ปราศจากเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดเพื่อนำไปใช้เป็นพันธุ์พืชเศรษฐกิจในอนาคต ซึ่งการวิเคราะห์ปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสสามารถทำได้โดยการใช้วิธี colorimetric method แต่วิธีนี้ส่งผลให้เกิดความเสียหายต่อเอมบริโอระหว่างที่ทำการลอกเนื้อเยื่อเพื่อนำไปวิเคราะห์ (Kumar *et al.*, 2011) ดังนั้นวิธีการนี้จึงไม่สามารถนำมาใช้ในการวัดปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสของเมล็ดถั่วเหลืองระหว่างกระบวนการปรับปรุงพันธุ์ในช่วงแรก ๆ ได้ เพราะเอมบริโอของเมล็ดถั่วเหลืองจำเป็นที่จะต้องมีชีวิตรอดเพื่อนำไปปลูกต่อในรุ่นถัดไป จึงได้มีการศึกษาเพื่อหาเครื่องหมายพันธุกรรม simple sequence repeat (SSR) หรือ microsatellite ที่สัมพันธ์กับลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส (Kim *et al.*, 2004) เครื่องหมายพันธุกรรม SSR เป็นบริเวณของดีเอ็นเอที่มีลำดับเบสไม่เกิน 6 คู่เบส ซ้ำกันหลาย ๆ ซ้ำ พบได้ทั้งในพืชและสัตว์ (Rongwen *et al.*, 1995) สามารถใช้ในการบ่งบอกลักษณะทางเกษตรที่สำคัญ ๆ ได้ ซึ่งจะเป็นประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลือง จากการศึกษาก่อนหน้านี้ได้มีการใช้เครื่องหมายพันธุกรรมในการบ่งบอกระดับปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสที่อยู่ในเมล็ดถั่วเหลือง พบว่าเครื่องหมายพันธุกรรม Sat_074 และ Satt522 มีความสัมพันธ์กับปริมาณเอนไซม์ lipoxygenase-2 (Kim *et al.*, 2004; Kumar *et al.*, 2011) และจากการศึกษาของ Reinprecht *et al.* (2005) พบว่าการปรับปรุงสายพันธุ์ถั่วเหลืองให้มีปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดต่ำไม่ก่อให้เกิดผลเสียอย่างเห็นได้ชัดต่อลักษณะทางเกษตรอื่น ๆ รวมทั้งลักษณะองค์ประกอบของผลผลิตด้วย ดังนั้นในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองเพื่อให้มีปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสต่ำตามความต้องการของนักปรับปรุงพันธุ์นั้นจำเป็นต้องศึกษา

ข้อมูลทางด้านพันธุกรรมของลักษณะดังกล่าวด้วย แต่ในปัจจุบันข้อมูลทางด้านพันธุกรรมของลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองของประเทศไทย ยังมีไม่เพียงพอต่อการนำไปใช้ในการคัดเลือกสายพันธุ์ถั่วเหลืองได้อย่างมีประสิทธิภาพ อีกทั้งลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองยังเป็นลักษณะที่มีการแปรผันขึ้นอยู่ กับพันธุกรรมและสิ่งแวดล้อม เพราะเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนหลายตำแหน่ง (polygenic trait) การใช้ประชากรถั่วเหลืองหรือการปลูกในสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกันจะให้ผลที่แตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับพื้นฐานทางพันธุกรรมของประชากรนั้น ๆ ซึ่งการคัดเลือกสายพันธุ์อาจไม่ประสบความสำเร็จ หากความแปรปรวนจากสิ่งแวดล้อมมีผลมากเกินไปจนบดบังความแปรปรวนทางพันธุกรรม ดังนั้นจึงจำเป็นต้องวิเคราะห์ค่าอัตราพันธุกรรม (heritability) และความก้าวหน้าทางพันธุกรรม (genetic advance) เพื่อใช้ในการบ่งบอกความยากง่ายในการคัดเลือกสายพันธุ์ โดยลักษณะที่มีค่าอัตราพันธุกรรมและความก้าวหน้าทางพันธุกรรมสูง แสดงว่าความแปรปรวนของลักษณะนั้น ๆ เป็นผลมาจากพันธุกรรมมากกว่าสิ่งแวดล้อม การคัดเลือกสายพันธุ์จะทำได้ง่ายและมีโอกาสประสบความสำเร็จสูง (Falconer and Mackay, 1996) ดังนั้นการศึกษาในครั้งนี้จึงมีจุดประสงค์เพื่อที่จะวิเคราะห์อัตราพันธุกรรมและความก้าวหน้าทางพันธุกรรมของลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลือง และลักษณะองค์ประกอบของผลผลิต เพื่อที่จะนำไปใช้เป็นข้อมูลในการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองให้มีปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดต่ำ โดยใช้ประชากรถั่วเหลือง RIL ที่เกิดจากพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่ที่มีพื้นฐานทางพันธุกรรมแตกต่างกัน คือ ถั่วเหลืองพันธุ์ 'นครสวรรค์ 1' ซึ่งเป็นถั่วเหลืองไร่ และถั่วเหลืองพันธุ์ 'AGS129' ซึ่งเป็นถั่วเหลืองฝักสด

วิธีการศึกษา

ประชากรถั่วเหลือง Recombinant inbred lines (RIL)

ปลูกถั่วเหลืองในช่วงเดือนมกราคมถึงเดือนเมษายน พ.ศ. 2560 ที่แปลงทดลองมูลนิธิศูนย์ฝึกลบกรมเกษตรกรรมและอาชีพ อำเภอจุน จังหวัดพะเยา โดยวางแผนการทดลองแบบสุ่มในบล็อกสมบูรณ์ (randomized complete block design, RCBD) จำนวน 2 ซ้ำ ซุ่มเก็บข้อมูล 5 ต้น ในทุกสายพันธุ์ของแต่ละซ้ำ ซึ่งมีประชากรถั่วเหลือง RIL ช่วงที่ 6 (F_6) จำนวน 146 สายพันธุ์ สร้างประชากร RIL โดยใช้วิธีหนึ่งเมล็ดต่อต้น (single seed descent method; SSD) ที่มาจากคู่ผสมระหว่างพันธุ์ นครสวรรค์ 1 กับ พันธุ์ AGS129

เก็บข้อมูลลักษณะทางพืชไร่ดังนี้ วันออกดอก (days to flowering) ความสูงขณะออกดอก (plant height) จำนวนเมล็ดต่อฝัก (No. of seeds/pod) จำนวนฝักต่อต้น (No. of pods/plant) และจำนวนเมล็ดต่อต้น (No. of seeds/plant)

การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลือง

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (completely randomized design; CRD) จำนวน 4 ซ้ำ และทำการสกัดเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสจากเมล็ดถั่วเหลือง โดยบดเมล็ดถั่วเหลืองให้เป็นผง ~0.1 กรัม ในไนโตรเจนเหลว แล้วเติมโซเดียมฟอสเฟตบัฟเฟอร์ ความเข้มข้น 0.2 โมลาร์ พีเอช 6.8 ปริมาตร 5 มิลลิลิตร จากนั้นนำไปปั่นเหวี่ยงที่ 10,000 รอบ/นาที เป็นเวลา 15 นาที ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส สารละลายส่วนใสด้านบนคือสารสกัดของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส (Kumar *et al.* 2017)

วัดอัตราการเกิดปฏิกิริยาของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในโซเดียมฟอสเฟตบัฟเฟอร์ โดยใช้สารละลายเอนไซม์ ปริมาตร 10 ไมโครลิตร และใช้กรดคลอโรเจนิกเป็นสับสเตรท ความเข้มข้น 10 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 10 ไมโครลิตร ในโซเดียมฟอสเฟตบัฟเฟอร์ (0.2 โมลาร์, pH 6.8) ปริมาตร 180 ไมโครลิตร แล้วนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ 234 นาโนเมตร ทุก 15 วินาที เป็นเวลา 3 นาที (Sirikesorn *et al.*, 2015) และวัดปริมาณโปรตีนด้วยวิธี Bradford assay โดยใช้ Bovine serum albumin (BSA) เป็นโปรตีนมาตรฐาน (Kruger, 2009) โดยใช้เครื่อง microplate reader ยี่ห้อ SpectraMax® รุ่น M3 นำค่าที่ได้มาคำนวณหาค่า

Enzyme activity (U/mg) =
$$\frac{\Delta A \text{ (milli-unit/min)} \times \text{volume of reaction (ml)}}{\epsilon \text{ (M}^{-1}\text{cm}^{-1}) \times \text{volume of crude enzyme (ml)} \times \text{protein conc. (mg/ml)}}$$

กิจกรรมของเอนไซม์จำเพาะ (specific activity, U/mg) เปรียบเทียบกับปริมาณโปรตีน โดยใช้สมการดังนี้

โดยที่ ΔA = ค่าการดูดกลืนแสงที่เปลี่ยนแปลงไป (milli-unit/min)
 ϵ = Molar extinction coefficient; 25,000 M⁻¹cm⁻¹

การวิเคราะห์ความแปรปรวน (analysis of variance; ANOVA) ของกิจกรรมของลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองและลักษณะทางพืชไร่

วิเคราะห์ความแปรปรวนทางสถิติ (analysis of variance) โดยใช้โปรแกรม SPSS version 20 (Levesque, 2007) (Table 1) และวิเคราะห์ค่าสหสัมพันธ์ (correlation) ด้วยวิธี Pearson correlation โดยใช้ค่าเฉลี่ยของลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา

Table 1 Analysis of variance (ANOVA) format of RIL population.

Source	df	Mean Square	EMS
Block	b-1		
Genotype	g-1	M2	$\sigma_e^2 + b\sigma_g^2$
Error	(b-1)(g-1)	M1	σ_e^2

คำนวณความแปรปรวนทางพันธุกรรม (genotypic variance; σ_g^2) ความแปรปรวนจากสิ่งแวดล้อม (environmental variance; σ_e^2) และความแปรปรวนของลักษณะฟีโนไทป์ (phenotypic variance; σ_p^2) โดยใช้สมการดังนี้

ความแปรปรวนทางพันธุกรรม $\sigma_g^2 = (M1 - M2)/b$
ความแปรปรวนจากสิ่งแวดล้อม $\sigma_e^2 = M1$
ความแปรปรวนของลักษณะฟีโนไทป์ $\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$

โดยที่ M = mean square
b = จำนวนซ้ำในการทดลอง

จากนั้นนำค่าความแปรปรวนที่ได้มาประเมินค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนทางพันธุกรรม (genotypic coefficient of variation ;GCV) และค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนของลักษณะฟีโนไทป์ (phenotypic coefficient of variation; PCV) ได้แก่ ลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส วันออกดอก ความสูงขณะออกดอก จำนวนเมล็ดต่อฝัก จำนวนฝักต่อต้น และจำนวนเมล็ดต่อต้น ตามวิธีการของ Singh และ Chaudhary (1979) ดังสมการต่อไปนี้

$$GCV = \frac{\sqrt{\sigma_g^2}}{\bar{X}} \times 100$$

$$PCV = \frac{\sqrt{\sigma_p^2}}{\bar{X}} \times 100$$

โดยที่ $\bar{X}$ = ค่าเฉลี่ยของลักษณะที่ศึกษา

ประมาณค่าอัตราพันธุกรรมในแนวกว้างและความก้าวหน้าทางพันธุกรรม

ประมาณค่าอัตราพันธุกรรมในแนวกว้าง (broad-sense heritability, H_b^2) และความก้าวหน้าทางพันธุกรรม (genetic advance in percentage of mean, GAM) โดยใช้สมการดังนี้

$$H_b^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2) \quad (\text{Fehr, 1987})$$

$$GAM = (GA / \bar{X}) \times 100 \quad (\text{Johnson et al., 1955})$$

โดยที่ K = 2.063 (standardize selection differential at 5% selection intensity)
 H_b^2 = heritability in broad sense
 σ_p = phenotypic standard deviation
 GA = genetic advance under selection; $GA (\%) = KH_b^2 \sigma_p$
 $\bar{X}$ = grand mean of trait

ผลการศึกษาและวิจารณ์

ค่าเฉลี่ยและพิสัยของข้อมูล

จากข้อมูลค่าเฉลี่ยและส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐานของลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษาในประชากรถั่วเหลือง RIL ที่มาจากคู่ผสมระหว่างพันธุ์นครสวรรค์ 1 (NS1) กับ พันธุ์ AGS129 ได้ผลดังนี้ (Table 2 และ Figure 1)

ลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองพันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.07 ± 0.01 units/mg protein พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.04 ± 0.02 units/mg protein และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.10 ± 0.03 units/mg protein และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 0.03 – 0.16 units/mg protein เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย พบว่าค่าเฉลี่ยของประชากร RIL มีค่าสูงกว่าค่าเฉลี่ยของพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$) การที่ค่าเฉลี่ยของประชากร RIL สูงกว่าค่าเฉลี่ยของพ่อและแม่ แสดงให้เห็นว่าการเกิด transgressive segregation

ลักษณะวันออกดอก พันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 38.30 ± 0.42 วัน พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 34.00 ± 1.41 วัน และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับเท่ากับ 37.29 ± 1.25 วัน และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 34.33 – 39.80 วัน เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย พบว่าค่าเฉลี่ยของประชากร RIL อยู่กลุ่มเดียวกับค่าเฉลี่ยของถั่วเหลืองพันธุ์นครสวรรค์ 1 ซึ่งมีค่าเฉลี่ยสูงกว่าพันธุ์ AGS129 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$)

ลักษณะความสูงขณะออกดอก พันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 13.65 ± 1.77 เซนติเมตร พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 10.44 ± 2.03 เซนติเมตร และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 14.63 ± 2.96 เซนติเมตร และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 7.60 – 24.75 เซนติเมตร เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย ไม่พบความแตกต่างระหว่าง

ค่าเฉลี่ยของประชากร RIL กับพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่

ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝัก พันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 2.08 ± 0.02 เมล็ด/ฝัก พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 1.79 ± 0.09 เมล็ด/ฝัก และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 1.84 ± 0.18 เมล็ด/ฝัก และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 1.00 – 2.32 เมล็ด/ฝัก เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย พบว่าค่าเฉลี่ยของประชากร RIL อยู่กลุ่มเดียวกับค่าเฉลี่ยของตัวเหลืองพันธุ์ AGS129 ซึ่งมีค่าเฉลี่ยต่ำกว่าพันธุ์นครสวรรค์ 1 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$)

ลักษณะจำนวนฝักต่อต้น พันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 12.14 ± 7.48 ฝัก/ต้น พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 7.20 ± 0.28 ฝัก/ต้น และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 16.83 ± 6.41 ฝัก/ต้น และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 4.00 – 38.46 ฝัก/ต้น เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย ไม่พบความแตกต่างระหว่างค่าเฉลี่ยของประชากร RIL กับพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่

ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้น พันธุ์นครสวรรค์ 1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 24.93 ± 15.46 เมล็ด/ต้น พันธุ์ AGS129 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 12.90 ± 0.14 เมล็ด/ต้น และประชากร RIL มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 31.00 ± 12.53 เมล็ด/ต้น และมีพิสัยของข้อมูลอยู่ระหว่าง 4.00 – 79.22 เมล็ด/ต้น เมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย ไม่พบความแตกต่างระหว่างค่าเฉลี่ยของประชากร RIL กับพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่

การวิเคราะห์ความแปรปรวนทางสถิติของประชากร RIL จากลักษณะที่ศึกษาทุกลักษณะ พบว่าประชากร RIL มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$) (Table 3) แสดงให้เห็นว่าประชากรรุ่นลูกที่ได้มีความแตกต่างทางพันธุกรรม โดยความแตกต่างดังกล่าวเป็นผลมาจากการมีฐานพันธุกรรมที่แตกต่างกันของพันธุ์พ่อและพันธุ์แม่ โดยที่ตัวเหลืองพันธุ์นครสวรรค์ 1 เป็นตัวเหลืองไรไม่ต้านทานต่อโรคน้ำค้าง ส่วนตัวเหลืองพันธุ์ AGS129 เป็นตัวเหลืองฝักสด และยังสามารถในการต้านทานต่อโรคน้ำค้างอีกด้วย (Chowdhury *et al.*, 2002)

Table 2 Mean ($\bar{X}$), standard deviation (S.D.) and coefficient of variation (C V) of traits of the parents and RIL population derived from the cross NS1 x AGS129.

Trait	parents		RIL population		
	NS1	AGS129	Mean $\pm$ S.D.	Range	C.V. (%)
Specific activity of LOX	0.07 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.10 ± 0.03	0.03 - 0.16	26.76
Days to flowering	38.30 ± 0.42	34.00 ± 1.41	37.29 ± 1.25	34.33 - 39.80	3.35
Plant height	13.65 ± 1.77	10.44 ± 2.03	14.63 ± 2.96	7.60 - 24.75	20.23
No. of seeds/pod	2.08 ± 0.02	1.79 ± 0.09	1.84 ± 0.18	1.00 - 2.32	9.67
No. of pods/plant	12.14 ± 7.48	7.20 ± 0.28	16.83 ± 6.41	4.00 - 38.46	38.12
No. of seeds/plant	24.93 ± 15.46	12.90 ± 0.14	31.00 ± 12.53	4.00 - 79.22	40.43

Table 3 Analysis of variance of RIL population derived from the cross NS1 x AGS129.

Analysis of variance	Degree of freedom			Mean Square			F	Sig.
	Block	Genotype	Error	Block	Genotype	Error		
Specific activity of LOX*	-	145	435	-	0.00268	0.00067	3.990	0.000
Days to flowering	1	145	1214	23.774	13.860	5.933	2.336	0.000
Plant height	1	145	1207	2219.405	77.588	16.353	4.745	0.000
No. of seeds/pod	1	145	1056	0.139	0.223	0.048	4.654	0.000
No. of pods/plant	1	145	1056	3186.120	356.042	75.873	4.693	0.000
No. of seeds/plant	1	145	1056	9283.233	1328.189	276.614	4.802	0.000

* Experimental design in CRD with 4 replications *a, b, c indicates mean of groups significant level of ANOVA at $P < 0.05$

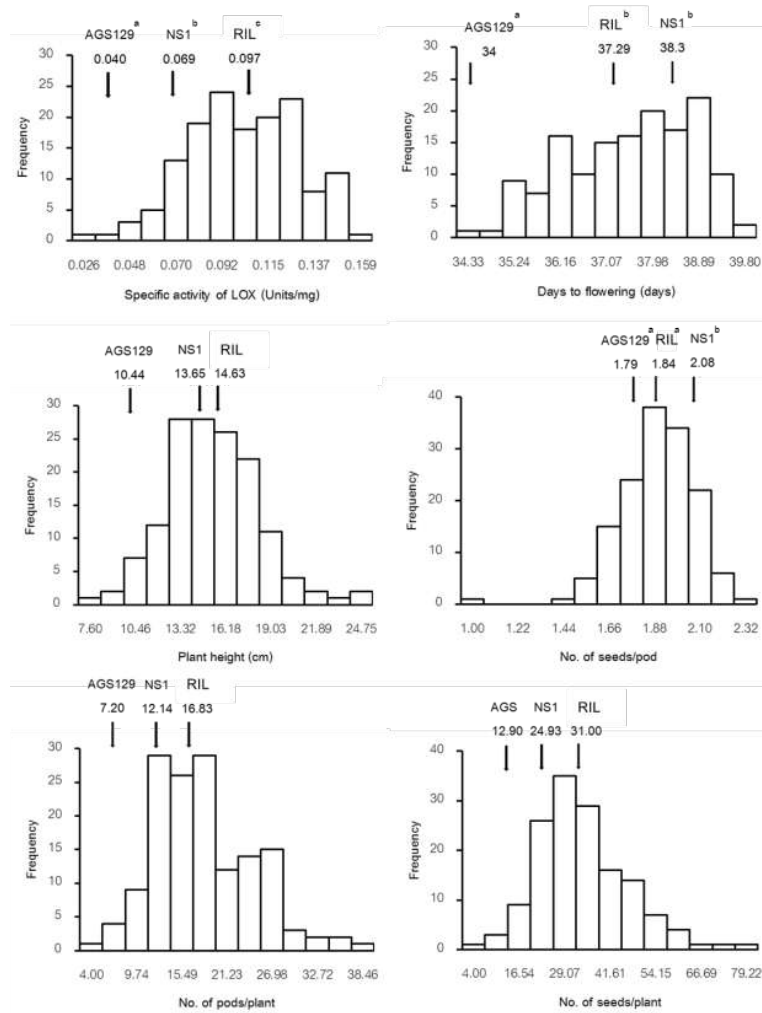


Figure 1 Distribution of specific activity of LOX, days to flowering, plant height, No. of seeds/pod, No. of pods/plant and No. of seeds/plant of RIL population derived from the cross NS1 x AGS129.

อัตราพันธุกรรมในแนวกว้างและความก้าวหน้าทางพันธุกรรม

ลักษณะที่มีค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนทางพันธุกรรม (GCV) และค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนของลักษณะฟีโนไทป์ (PCV) อยู่ในระดับสูง แสดงว่าลักษณะที่ศึกษามีความแปรปรวนสูงจึงเป็นลักษณะที่มีประสิทธิภาพในการนำไปคัดเลือกสายพันธุ์ โดยที่ค่า GCV และ PCV ที่อยู่ในระดับสูงจะมีค่าเท่ากับหรือมากกว่า 20% ระดับปานกลางจะมีค่าอยู่ระหว่าง 10 – 20% และระดับต่ำจะมีค่าน้อยกว่าหรือเท่ากับ 10% ตามลำดับ (Shivasubramanian and Menon, 1973) ค่าอัตราพันธุกรรม (H_b^2) เป็นค่าที่บ่งบอกถึงความแปรปรวนของลักษณะต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นได้รับอิทธิพลมาจากพันธุกรรมมากหรือน้อยกว่าสิ่งแวดล้อม โดยที่ค่า H_b^2 ที่อยู่ในระดับสูงจะมีค่าเท่ากับหรือมากกว่า 60% ระดับปานกลางจะมีค่าอยู่ระหว่าง 30 – 60% และระดับต่ำจะมีค่าน้อยกว่าหรือเท่ากับ 30% ตามลำดับ (Robinson *et al.*, 1949) ส่วนความก้าวหน้าทางพันธุกรรม (GAM) เป็นค่าที่บ่งบอกถึงโอกาสประสบความสำเร็จในกระบวนการคัดเลือกสายพันธุ์ โดยที่ค่า GAM ที่อยู่ในระดับสูงจะมีค่ามากกว่าหรือเท่ากับ 20% ระดับปานกลางจะมีค่าอยู่ระหว่าง 10 – 20% และระดับต่ำจะมีค่าน้อยกว่าหรือเท่ากับ 10% ตามลำดับ (Johnson *et al.*, 1955) การประมาณค่า H_b^2 และ GAM ของลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา ในประชากรถั่วเหลือง RIL ที่มาจากคู่ผสมระหว่างพันธุ์นครสวรรค์ 1 (NS1) กับ พันธุ์ AGS129 ได้ผลดังนี้ (Table 4)

ลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลือง มีค่า GCV เท่ากับ 23.053% ค่า PCV เท่ากับ 35.249% H_b^2 เท่ากับ 42.774% และ GAM เท่ากับ 31.059% จะเห็นได้ว่าลักษณะดังกล่าวมีค่า GCV และ PCV อยู่ในระดับสูง และมีค่า H_b^2 อยู่ในระดับปานกลาง แสดงให้เห็นว่าการแสดงออกของลักษณะนี้เป็นผลมาจากพันธุกรรมมากกว่าสิ่งแวดล้อม (Falconer and Mackay, 1996) นอกจากนี้ลักษณะนี้ยังมี GAM อยู่ในระดับสูง แสดงให้เห็นว่ามีอิทธิพลของยีนแบบบวก (additive gene) เข้ามาเกี่ยวข้องด้วย

ลักษณะวันออกดอก มีค่า GCV เท่ากับ 5.339% ค่า PCV เท่ากับ 8.437% H_b^2 เท่ากับ 40.049% และ GAM เท่ากับ 6.961% จะเห็นได้ว่าค่า GCV และ PCV อยู่ในเกณฑ์ต่ำ แสดงว่าความแปรปรวนที่เกิดขึ้นมีอิทธิพลของสิ่งแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย (Okoye *et al.*, 2009) สอดคล้องกับงานวิจัยของ Desissa (2017) ที่รายงานว่าลักษณะอายุวันดอกแรกบาน 50% ของถั่วเหลือง 16 สายพันธุ์ มีค่า GCV และ PCV อยู่ในเกณฑ์ต่ำเช่นเดียวกัน นอกจากนี้จะเห็นได้ว่าค่า H_b^2 อยู่ในระดับปานกลางแต่ GAM อยู่ในระดับต่ำ ซึ่งเป็นผลมาจากองค์ประกอบของความแปรปรวนทางพันธุกรรมมีส่วนอื่นเข้ามาเกี่ยวข้องนอกเหนือจากอิทธิพลของยีนแบบบวก เช่น อิทธิพลของยีนแบบข่ม (dominance) และปฏิกริยาระหว่างยีน (epistasis) เป็นต้น (วรลักษณ์ เกษตรนันท์ และคณะ 2558)

ลักษณะความสูงขณะออกดอก มีค่า GCV เท่ากับ 37.831% ค่า PCV เท่ากับ 46.857% H_b^2 เท่ากับ 65.184% และ GAM เท่ากับ 62.919% จะเห็นได้ว่าลักษณะนี้มีค่า GCV, PCV, H_b^2 และ GAM อยู่ในระดับสูง แสดงให้เห็นว่าพันธุกรรมมีอิทธิพลต่อลักษณะดังกล่าวมากกว่าสิ่งแวดล้อม และมีอิทธิพลของยีนแบบบวกเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Nagarajan *et al.* (2017) ที่ทำการศึกษาในประชากรถั่วเหลืองดัดแปลงพันธุกรรมชั่วรุ่นที่ 4 (M_4) ที่มาจากถั่วเหลืองพันธุ์พ่อแม่ 'Co (Soy) 3' และ 'JS 335' พบว่าลักษณะความสูงมีค่า GCV และ PCV อยู่ในระดับสูงคือ 36.11% และ 37.14% ตามลำดับ ทั้งนี้ยังมีค่า H_b^2 และ GAM อยู่ในระดับสูงเช่นเดียวกัน ได้แก่ 94.55% และ 72.34% ตามลำดับ

ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝัก มีค่า GCV เท่ากับ 16.104% ค่า PCV เท่ากับ 20.032% H_b^2 เท่ากับ 64.626% และ GAM เท่ากับ 26.669% จะเห็นได้ว่าลักษณะนี้มีค่า GCV และค่า PCV อยู่ในระดับปานกลาง นอกจากนี้ยังมีค่า H_b^2 และค่า GAM ที่อยู่ในระดับสูงอีกด้วย แสดงให้เห็นว่าพันธุกรรมมีอิทธิพลมากกว่าสิ่งแวดล้อมต่อการแสดงออกของลักษณะนี้ และมีอิทธิพลของยีนแบบบวกร่วมด้วย ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Reni and Rao (2013) ที่ศึกษาในถั่วเหลืองจำนวน 45 พันธุ์ ที่มีฐานพันธุกรรมแตกต่างกัน พบว่าลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝักมีค่า GCV และ PCV

อยู่ในระดับปานกลางคือ 15.50% และ 18.57% ตามลำดับ และมีค่า H_b^2 และ GAM อยู่ในระดับสูงคือ 69.71% และ 26.66% ตามลำดับ

ลักษณะจำนวนฝักต่อต้น มีค่า GCV เท่ากับ 70.344% ค่า PCV เท่ากับ 87.340% H_b^2 เท่ากับ 64.867% และ GAM เท่ากับ 116.709% จะเห็นได้ว่าลักษณะนี้มีค่า GCV และ PCV สูงมาก แสดงให้เห็นว่าลักษณะนี้มีความแปรผันทางพันธุกรรมที่สูงเนื่องจากเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนหลายตำแหน่ง อีกทั้งการที่ลักษณะนี้มี GAM อยู่ในระดับสูงเป็นผลเนื่องมาจากอิทธิพลของยีนแบบบวกรวม ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Aditya *et al.* (2011) ที่ศึกษาในถั่วเหลืองจำนวน 31 พันธุ์ ที่มีฐานพันธุกรรมแตกต่างกัน พบว่าลักษณะจำนวนฝักต่อต้นเป็นลักษณะที่มีค่า GCV, PCV, H_b^2 และ GAM อยู่ในระดับสูงเช่นเดียวกัน ดังนั้นจึงเป็นลักษณะที่สามารถนำไปใช้ในการคัดเลือกสายพันธุ์ต่อไปได้

ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้น มีค่า GCV เท่ากับ 73.976% ค่า PCV เท่ากับ 91.387% H_b^2 เท่ากับ 65.527% และ GAM เท่ากับ 123.359% จะเห็นได้ว่าลักษณะนี้มีค่า GCV และ PCV ที่สูงมาก แสดงถึงความแปรผันทางพันธุกรรมที่สูงเนื่องจากอิทธิพลของการควบคุมด้วยยีนหลายยีน ค่า H_b^2 และ GAM ที่สูง เป็นผลเนื่องมาจากอิทธิพลของยีนแบบบวกรวม ดังนั้นจึงสามารถบ่งบอกได้ว่าการคัดเลือกลักษณะนี้ในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์เพื่อเพิ่มผลผลิตมีโอกาสประสบความสำเร็จสูง เนื่องจากเป็นลักษณะที่มีทั้งค่า H_b^2 และ GAM อยู่ในระดับสูงซึ่งจะส่งผลต่อการคัดเลือกได้ดีกว่าลักษณะที่มีค่า H_b^2 สูงเพียงอย่างเดียว (Johnson, *et al.* 1955) ในการทดลองนี้ลักษณะที่มีค่า GCV และ PCV อยู่ในระดับสูง ได้แก่ ลักษณะกิกกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส ความสูง จำนวนฝักต่อต้น และจำนวนเมล็ดต่อต้น ลักษณะที่มีค่า GCV และ PCV อยู่ในระดับปานกลางคือลักษณะจำนวนเมล็ดต่อฝัก และลักษณะที่มีค่า GCV และ PCV อยู่ในระดับต่ำคือลักษณะวันออกดอก ส่วนลักษณะที่มีค่า H_b^2 อยู่ในระดับสูง ได้แก่ ลักษณะความสูง จำนวนเมล็ดต่อฝัก จำนวนฝักต่อต้น และจำนวนเมล็ดต่อต้น ลักษณะที่มีค่า H_b^2 อยู่ในระดับปานกลาง ได้แก่ ลักษณะกิกกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนส และวันออกดอก ทั้งนี้ลักษณะวันออกดอกเป็นลักษณะที่มีค่า GAM ต่ำที่สุด ในขณะที่ลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นเป็นลักษณะที่มีค่า GAM สูงที่สุด ซึ่งลักษณะที่มี GAM สูงจะสามารถถ่ายทอดลักษณะจากพ่อแม่ไปสู่รุ่นลูกได้ดี สามารถปรับปรุงพันธุ์โดยการคัดเลือกได้อย่างมีประสิทธิภาพ

Table 4 Estimation of genotypic and phenotypic variance, broad-sense heritability and genetic advance in the RIL population of soybean.

Characters	σ_g^2	GCV (%)	σ_p^2	PCV (%)	H_b^2 (%)	GA	GAM (%)
Specific activity of LOX	0.00050	23.053	0.00118	35.249	42.774	0.030	31.059
Days to flowering	3.963	5.339	9.896	8.437	40.049	2.595	6.961
Plant height	30.617	37.831	46.971	46.857	65.184	9.203	62.919
No. of seeds/pod	0.088	16.104	0.136	20.032	64.626	0.490	26.669
No. of pods/plant	140.085	70.344	215.957	87.340	64.867	19.637	116.709
No. of seeds/plant	525.788	73.976	802.402	91.387	65.527	38.237	123.359

ความสัมพันธ์ของลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา

จากการวิเคราะห์ค่าสัมประสิทธิ์สหสัมพันธ์ (Correlation coefficients; r) ของลักษณะทั้งหมดที่ศึกษาพบว่า ลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสในเมล็ดถั่วเหลืองมีความสัมพันธ์เชิงบวกอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.01$) กับลักษณะจำนวนฝักต่อต้น และลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้น ในระดับที่ค่อนข้างต่ำ $r = 0.340$ และ 0.312 ตามลำดับ ซึ่งแตกต่างจากการศึกษาของ Reinprecht *et al.* (2005) ที่ไม่พบความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสกับปริมาณผลผลิต เนื่องจากใช้กลุ่มประชากรในการศึกษาที่แตกต่างกัน และยังใช้วิธีในการวัดปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสที่แตกต่างกันอีกด้วย โดย Reinprecht *et al.* (2005) วัดปริมาณเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสด้วยวิธี colorimetric method แต่ในการศึกษาครั้งนี้เลือกใช้วิธีการวัดค่ากิจกรรมของเอนไซม์จำเพาะ แต่อย่างไรก็ตามจากความสัมพันธ์ที่วิเคราะห์ได้มีค่าต่ำมาก ($r \sim 0.3$) หากจะทำการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองเพื่อลดกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสก็ยังไม่กระทบต่อผลผลิตของถั่วเหลืองมากนัก นอกจากนี้ยังพบว่าลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นมีความสัมพันธ์อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.01$) กับลักษณะองค์ประกอบของผลผลิตทุกลักษณะ ได้แก่ วันออกดอก ($r = 0.283$) ความสูง ($r = 0.409$) จำนวนเมล็ดต่อฝัก ($r = 0.257$) และลักษณะจำนวนฝักต่อต้นซึ่งแสดงความสัมพันธ์สูงสุด ($r = 0.969$) ส่วนลักษณะอื่นที่แสดงความสัมพันธ์กัน ได้แก่ ลักษณะวันออกดอกกับจำนวนฝักต่อต้น ($r = 0.270$) และลักษณะความสูงกับจำนวนฝักต่อต้น ($r = 0.431$) จะเห็นว่าลักษณะที่เกี่ยวข้องกับผลผลิตดังกล่าวมีความสัมพันธ์กัน ซึ่งถูกควบคุมด้วยยีนจำนวนมาก (polygenes) เป็นลักษณะที่มีความซับซ้อนและอธิบายได้ยากโดยใช้ความสัมพันธ์เชิงเส้นตรง (Ariyo, 1995)

สรุปผลการศึกษา

ประชากรถั่วเหลือง RIL ที่มาจากคู่ผสมระหว่างพันธุ์นครสวรรค์ 1 กับ พันธุ์ AGS129 มีความแปรปรวนทางพันธุกรรมมากเพียงพอที่จะนำไปใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ต่อไปได้ ซึ่งลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสเป็นลักษณะที่มีการเกิด transgressive segregation มีค่าสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนทางพันธุกรรมอยู่ในระดับสูง และมีค่าอัตราพันธุกรรมในแนวกว้างอยู่ในระดับปานกลาง แสดงให้เห็นว่าความแปรปรวนที่เกิดขึ้นได้รับอิทธิพลมาจากพันธุกรรมมากกว่าสิ่งแวดล้อม ส่วนลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นเป็นลักษณะที่มีความก้าวหน้าทางพันธุกรรมสูงที่สุด ดังนั้นลักษณะกิจกรรมของเอนไซม์ลิพอกซีจีเนสจึงเป็นลักษณะที่น่าสนใจในการปรับปรุงพันธุ์ควบคู่กับลักษณะจำนวนเมล็ดต่อต้นในการเพิ่มปริมาณผลผลิตของถั่วเหลือง ซึ่งทั้งสองลักษณะดังกล่าวสามารถใช้เป็นเกณฑ์ในการคัดเลือกเพื่อปรับปรุงพันธุ์ต่อไปได้

กิตติกรรมประกาศ

ได้รับการสนับสนุนทุนวิจัยจาก “ทุนอุดหนุนวิทยานิพนธ์สำหรับนิสิต” บัณฑิตวิทยาลัย จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

เอกสารอ้างอิง

- วรลักษณ์ เกษตรนันท์, หทัยชนก วันเพ็ญ, สุภาพิษฐ์ ห่อประทุม และศรันยู ถาวร. 2558. การวิเคราะห์ลักษณะทางปริมาณที่เกี่ยวข้องกับลักษณะผลผลิตของถั่วเหลือง *Glycine max* (L.) Merr. ในประเทศไทย. น.38-48. ใน การประชุมวิชาการ พี่ชไร่วงศ์ถั่วแห่งชาติ ครั้งที่ 5. 25-27 สิงหาคม 2558. โรงแรมทีเคคาร์ดินัลปารีสอร์ท จ.เชียงราย.
- Aditya, J.P., Bhartiya, P. and Bhartiya, A. 2011. Genetic variability, heritability and character association for yield and component characters in soybean (*G. max* (L.) Merrill). *Journal of Central European Agriculture*. 12 : 27-34.

- Ariyo, O.J. 1995. Correlation and path-coefficient analysis of component of yield in soybean. *African Crop Science Journal*. 3 : 29-33.
- Chowdhury, A.K., P. Srinives, P. Saksoong, and P. Tongpamnak. 2002. RAPD markers linked to resistance to downy mildew disease in soybean. *Euphytica*. 128 : 55-60.
- Desissa, D.H. 2017. Genetic variability, heritability and genetic advances of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) varieties grown at Bako Tibe in Western Ethiopia. *Asian Journal of Plant Science and Research*. 7 : 20-26.
- Doehlert, D.C., D.T. Wicklow, and H.W. Gardner. 1993. Evidence implicating the lipoxygenase pathway in providing resistance to soybeans against *Aspergillus flavus*. *Resistance*. 83 : 1473-1477.
- Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, Ed 4. Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- Fehr, W.R. 1987. *Principles of Cultivar Development volume 1 Theory and Techniques*. New York, USA: McGraw-Hill Inc.
- Johnson, H.W., H.E. Robinson, and R.E. Comstock. 1955. Estimates of genetic and environmental variability in soybean. *Agronomy*. 47 : 314-318.
- Kato, T., Y. Maeda, T. Hirukawa, T. Namai, and N. Yoshioka. 1992. Lipoxygenase activity increment in infected tomato leaves and oxidation product of linolenic acid by its *in Vitro* enzyme reaction. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. 56 : 373-375.
- Kim, M.Y., B.K. Ha, T.H. Jun, E.Y. Hwang, V. Kyun Jung, Y. Kuk, and S.H. Lee. 2004. Single nucleotide polymorphism discovery and linkage mapping of lipoxygenase-2 gene. *Euphytica*. 135 : 169-77.
- Koch, E., B.M. Meier, H-G. Eiben, and A. Slusarenko. 1992. A lipoxygenase from leaves of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) is induced in response to plant pathogenic pseudomonads. *Plant Physiology*. 99 : 571-576.
- Kondo, Y., Y. Kawai, , T. Hayashi, , M. Ohnishi, T. Miyazawa, , S. Itoh, and J. Mizutani. 1993. Lipoxygenase in soybean seedlings catalyzes the oxygenation of phospholipid and such activity changes after treatment with fungal elicitor. *Biochimica et Biophysica Acta*. 301-306.
- Kruger, N.J. 2009. The bradford method for protein quantitation. *The Protein Protocols Handbook* 3rd edition. United Kingdom : Humana Press. 17-24.
- Kumar, V., A. Rani, P. Jha, L. Hussain, V. Pal, V. Petwal, P. Kumar, and J. Dwivedi. 2017. Lipoxygenase and tocopherol profiling of soybean genotypes exposed to electron beam irradiation. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 94 : 457-463.
- Kumar, V., A. Rani, V. Mourya, and R. Rawal, 2011. Parental polymorphism survey of popular soybean varieties in combination with the source of null alleles of kunitz trypsin inhibitor and lipoxygenase-2 using linked SSR markers. *Soybean Research*. 9 : 72-78.
- Levesque, R. 2007. SPSS Programming and Data Management: A Guide for SPSS and SAS Users, 4th edition. Chicago : Raynald Levesque and SPSS Inc. 22-189.
- Macleod, G., J. Ames, and N.L. Betz. 2009. Soy flavor and its improvement. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 4 : 219-400.
- Nagarajan, D., T. Kalaimagal, and E. Murugan, 2017. Evaluation of genetic parameters in M₄ generation of soybean mutant lines. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 6 : 2902-2906.
- Ohta, H., K. Shida, Y-L. Peng, I. Furusawa, J. Shishiyama, S. Aibara, and Y. Morita 1991. A Lipoxygenase pathway is activated in rice after infection with the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Plant Physiology*. 97 : 94-98.
- Okoye, M.N., C.O. Okwuagwu, and M.I. Uguru. 2009. Population improvement for fresh fruit bunch yield and yield components in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *American-Eurasian Journal of Scientific Research*. 4 : 59-63.
- Permyakova, M.D. and V.A. Trufanov. 2010. Effect of soybean lipoxygenase on baking properties of wheat flour. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 47 : 315-320.

- Reinprecht, Y., V.W. Poysa, I. Rajcan, G.R. Ablett, and K.P. Pauls. 2005. Agronomic performance of soybean with seed lipoxygenase nulls and low linolenic acid content. *Canadian Journal of Plant Science*. 379-387.
- Reni, Y.P. and Y.K. Rao. 2013. Genetic variability in soybean [*Glycine max* (L) Merrill]. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Science*. 3 : 35-38.
- Robinson, H.F., R.E. Comstock, and V.H. Horvey. 1949. Estimates of heritability and degree of dominance in Soybean. *Agronomy Journal*. 41 : 353-359.
- Rongwen, J., M.S. Akkaya, A.A. Bhagwat, U. Lavi, and P.B. Cregan, 1995. The use of microsatellite DNA markers for soybean genotype identification. *Theoretical and Applied Genetics* 90 : 43-48.
- Shivasubramanian, S. and M. Menon. 1973. Heterosis and inbreed depression in soybean. *Madras Agricultural Journal*. 60 : 1139.
- Singh, R.K. and B.D. Chaudhary. 1979. *Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis*. Kalyani Publishers.
- Sirikesorn, L., W. Imsabai, S. Ketsa, and W.G. van Doorn. 2015. Ethylene-induced water soaking in *Dendrobium* floral buds, accompanied by increased lipoxygenase and phospholipase D (PLD) activity and expression of a PLD gene. *Postharvest Biology and Technology*. 108 : 48-53.
-

วันรับบทความ (Received date) : 23 ม.ค. 61

วันแก้ไขบทความ (Revised date) : 25 เม.ย. 61

วันตอบรับบทความ (Accepted date) : 25 มิ.ย. 61