พฤติกรรมของยีนที่ควบคุมการสังเคราะห์สีม่วงในข้าวเหนียวดำ

Behavior of Gene Controlling Synthesis of Purple Colour in Purple Glutinous Rice (*Oryza sativa* L.)

สุณิสา นิรันตรายกุล [1/] ดำเนิน กาละดี [1/]

Sunisa Niruntrayakul Dumnern Karladee

ABSTRACT

Behavior of genes controlling the synthesis of purple colour in purple glutinous rice has not widely been recognized. Investigation would benefit many breeding programs in which morphological marker is needed. To investigate the action, F_1 and F_2 hybrids were produced through hybridization between the female purple rice cultivar (Kumdoisaket) and the male white rice cultivar (Niaw Sanpathong). Experiments were carried on during 1997-1999 at the experiment field of the Faculty of Agriculture, Chiang Mai University. The results showed that, two genes (Aa and Cc) were responsible for purple colour synthesis in rice plant. The results in F_1 demonstrated dominance action of the purple colour over the white on ligule, auricles, internode, apiculus and stigma where as on seedlings, leaf-sheath and leaf-blade, the action was incomplete dominance as the traits of the F_1 were greenish-purple in colour. In F_2, the ratio of 9 purple : 7 green was manifested on ligule, auricles, internode and apiculus while for stigma the ratio was vice visa, demonstrated the complementary gene action of epistasis in which recessive genes "a" and "c" were epistatic genes. The ratio 1 purple : 8 greenish-purple : 7 green manifested on seedling, leaf-sheath and leaf-blade was a new and of excitement, indicated the semi-epistatic action of semi-dominant genes. In consequence, the genotype of purple colour would be the all-dominant genes for both loci (CCAA). The "C_A_" genotype produced the greenish-purple colour and the "C_aa, ccA_ and ccaa" responsible for the green colour. However, the colours produced on husk and pericarp were of exception. In F_1's , husk and pericarp produced the same colour as to the colour of the female Kumdoisaket parent, drawn out the action of complete dominance. But in F_2 the heterotic effect of the F_1's heterozygous was lost. The F_2 ratio shows no correspondence to any of the dihybrid ratio. In fact, the frequency of the F_2 phenotypes distributed continuously, indicates the polygenic inherited of the two genes (C and A) differ action from the other traits.

Key words: purple glutinous rice, epistatic gene, semi-dominant gene, polygenic inheritance

1/ ภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ จ.เชียงใหม่ 52000
Agronomy Department , Faculty of Agriculture, Chiang Mai University, Chiang Mai province 52000

บทคัดย่อ

พฤติกรรมของยีนที่ควบคุมการเกิดสีม่วงของข้าวเหนียวดำยังไม่มีการศึกษากันอย่างละเอียด ความเข้าใจในพฤติกรรมนี้ย่อมเป็นประโยชน์ ต่อโครงการปรับปรุงพันธุ์ข้าวสำหรับลักษณะที่ยากต่อการสังเกต โดยเฉพาะโครงสร้างภายนอกสามารถใช้ลักษณะนี้เป็น morphological marker ได้ ในการศึกษาลูกผสมข้าวชั่วที่ 1 และ 2 ตามขบวนการผสมพันธุ์โดยใช้ข้าวเหนียวดำ(พันธุ์กำดอยสะเก็ด)เป็นพันธุ์แม่ และข้าวขาว(พันธุ์เหนียวสันป่าตอง)เป็นพันธุ์พ่อ ดำเนินงานทดลองตั้งแต่ฤดูปลูกปี พ.ศ. 2540 จนถึงฤดูปลูกปี พ.ศ. 2542 ที่แปลงทดลองภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ พบว่ามียีน 2 คู่ คือ Cc และ Aa ทำหน้าที่ต่อการเกิดสีในส่วนต่างๆ ของต้นข้าว ในลูกผสมชั่วที่ 1 ยีนที่ควบคุมการเกิดสีม่วงจะแสดงพฤติกรรมเป็นตัวข่มสมบูรณ์ (complete dominance) ต่อสีขาวของเยื่อกันน้ำฝน (ligule) เขี้ยวกันแมลง(auricles) ปล้อง (internode) ปลายดอก(apiculus) และยอดเกสรตัวเมีย(stigma) สำหรับลักษณะของต้นกล้า(seedling) กาบใบ(leaf sheath) และแผ่นใบ(leaf blade) พฤติกรรมของยีนที่ควบคุมการเกิดสีม่วงเป็นแบบข่มไม่สมบูรณ์ (incomplete dominance) โดยลูกผสมชั่วที่ 1 ของลักษณะเหล่านี้จะปรากฏเป็นสีเขียวปนม่วง ในลูกผสมชั่วที่ 2 พบอัตราส่วนของสีเป็น 9 ม่วง : 7 เขียว ของเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ข้อและปลายดอก ส่วนยอดเกสรตัวเมียนั้นอัตราส่วนกลับพลิกกลับกันเป็น 9 เขียว : 7 ม่วง อย่างไรก็ตามอัตราส่วนของลักษณะเหล่านี้แสดงว่ายีนที่ควบคุมมีพฤติกรรมเป็นแบบ complementary action ของ epistasis โดยยีนด้อยคือ "c" และ "a" แสดงบทบาทเป็น epistatic genes สำหรับลักษณะต้นกล้า กาบใบ และแผ่นใบ พบอัตราส่วน 1 ม่วง : 8 เขียว ปนม่วง : 7 เขียว แตกต่างออกไปซึ่งเป็นการพบใหม่ และน่าสนใจเพราะแสดงว่าพฤติกรรมของยีนดังกล่าว กลับแสดงบทบาทเป็นแบบ semi-epistatic action ของ semi-epistatic genes โดย genotype ของสีม่วงเป็น dominant gene ทั้ง 2 loci (CCAA) และ genotype "C-A-" จะสร้างสีเขียวปนม่วง ส่วน genotype "C-aa, ccA- และ ccaa จะสร้างสีเขียว อย่างไรก็ตามอัตราส่วนที่ได้จากการศึกษาของลักษณะเปลือกเมล็ด (husk) และเยื่อหุ้มเมล็ด (pericarp) กลับแตกต่างออกไปจากที่กล่าวมาคือ ยีนทั้งคู่จะแสดงบทบาทเป็นแบบ complete dominance ของ dihybrid ในลูกชั่วที่ 1 แต่ในลูกชั่วที่ 2 อัตราส่วนที่ได้กลับไม่สอดคล้องกับอัตราส่วนใดๆ ของ dihybrid แสดงว่าการกกระจายตัวของ phenotype ของลูกชั่วที่ 2 เป็นแบบต่อเนื่องซึ่งเกิดจากยีนของทั้งสองลักษณะแสดงพฤติกรรมการถ่ายทอดเป็น polygenic inheritance

คำหลัก: ข้าวเหนียวดำ epistatic gene, semi-dominant gene, polygenic inheritance

คำนำ

ระบบยีนที่เกี่ยวข้องหรือควบคุมการเกิดสีม่วงในต้นข้าว ได้มีรายงานเฉพาะจำนวนยีนที่ควบคุมเท่านั้น แต่ในส่วนของพฤติกรรมของยีนยังไม่มีการศึกษา ซึ่งหากสามารถทราบได้ว่ายีนที่ควบคุมการเกิดสีม่วงดังกล่าวมี

พฤติกรรมของพันธุกรรมอย่างไรแล้ว จะสามารถคาดการณ์การถ่ายทอดทางพันธุกรรมของยีนนั้นๆ ได้ ทำให้การปรับปรุงพันธุ์ข้าวที่เกี่ยวข้องกับลักษณะการเกิดสีม่วงนั้น สามารถกำหนดสายพันธุ์พันธุกรรม(genotype) ที่จะเกิดขึ้นในรุ่นลูก โดยเฉพาะในรุ่นที่ 2(F_2 generation) ทำให้การคัดเลือกเพื่อสายพันธุ์พันธุกรรมที่ต้องการนั้น สามารถคาดคะเนความก้าวหน้าได้ Dhulppanavar และคณะ(1973) กล่าวว่า การเกิดสีม่วงในต้นข้าวนั้นแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของข้าวและพันธุ์ รวมทั้งจะแตกต่างกันไปในส่วนต่างๆ ของข้าวด้วย ในข้าวอินดิคา(indica) จะมียีนพื้นฐานทำงานร่วมกัน 2 คู่ โดยคู่หนึ่งเกี่ยวข้องกับการสร้าง chromogen ที่จะเป็นสารตั้งต้นของการเกิดสีของส่วนต่างๆ ส่วนอีกคู่ที่เหลือจะควบคุมการเปลี่ยน chromogen ไปเป็นสีของส่วนที่ทำให้สร้าง enzymes ที่ทำให้เกิดสีม่วง หากขาดยีนคู่ใดคู่หนึ่งไปหรือคู่ใดคู่หนึ่งอยู่ในสภาพ homozygous recessive แล้ว สีม่วงในข้าวเหนียวดำจะไม่ปรากฏขึ้น Takahashi(1964) และ Chang(1964) ได้สรุปต่อว่า นอกจากยีนพื้นฐานทั้งสองคู่นั้นแล้ว ยังมียีนอีก 1 คู่ ที่เป็นตัวกำหนดการกระจายของรงควัตถุไปยังส่วนต่างๆ ของต้นข้าว Hadagal และคณะ (1984) รายงานว่า enzymes ที่ทำให้เกิดสีม่วงของกลีบดอกข้าว(glume) ควบคุมด้วยยีน 2 คู่ โดยมีอัตราส่วนระหว่างสีม่วงต่อ chlorophyll เขียวที่ 9:7 Annie และ Pavithran(1988) พบว่าสีม่วงของเยื่อหุ้มเมล็ด มียีนควบคุม 1-4 คู่ ในงานวิจัยนี้มีการวิเคราะห์พฤติกรรมของยีนที่ควบคุมการเกิดสีม่วงของ กาบใบ แผ่นใบ ปล้อง เยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปลายดอก ยอดเกสรตัวเมีย เปลือกเมล็ด และเยื่อหุ้มเมล็ด ของข้าวเหนียวดำในลูกผสมชั่วที่ 1 และ 2 ของคู่ผสมระหว่างพันธุ์ก่ำดอยสะเก็ด(ข้าวเหนียวดำ) กับพันธุ์เหนียวสันป่าตอง(ข้าวขาว)

อุปกรณ์และวิธีการ

ดำเนินงานทดลองตั้งแต่ฤดูปลูกปี พ.ศ. 2540 ถึงปี พ.ศ. 2542 ที่แปลงทดลองของภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ โดยหลังจากทำการผสมพันธุ์เพื่อสร้างลูกผสมชั่วที่ 1(F_1) แล้วนำเมล็ดส่วนหนึ่งของลูกผสมชั่วที่ 1 ปลูกในกระถาง เพื่อสร้างเมล็ดลูกผสมชั่วที่ 2(F_2) ส่วนการศึกษาการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของการศึกษาสีม่วงของลูกผสมชั่วที่ 1 นั้นทำการปลูกลูกผสมชั่วที่ 1 ลงในแปลงทดลอง ประกอบด้วยประชากรพ่อแม่พันธุ์ๆ ละ 1 แถว และลูกผสม ชั่วที่ 1 จำนวน 2 แถว ใช้ระยะปักดำ 25x25 ซม. สำหรับลูกผสมชั่วที่ 2 ทำการวิเคราะห์ โดยปลูกเมล็ดลูกผสม 30 กระถาง และพันธุ์พ่อแม่พันธุ์ละ 5 กระถาง จำนวน 5 ต้นต่อ 1 กระถางเช่นเดียวกัน ดังนั้นลูกผสมจะมีจำนวน 100-150 ต้น ส่วนพ่อและแม่พันธุ์มีพันธุ์ละ 25 ต้น ทำการวิเคราะห์ข้อมูลโดยประเมินจากการกระจายตัวของสีม่วง ในลูกผสมชั่วที่ 2 โดยใช้ Chi-square(χ^2-test) และการทดสอบพฤติกรรมของยีนจากการกระจายตัวของการปรากฏของสีม่วงบนลูกผสมชั่วที่สอง โดยมี basic hypothesis ดังนี้

1. ถ้าลักษณะของสีม่วงถูกควบคุมด้วย ยีน 1 คู่มี action ของยีนเป็นแบบ complete dominance

1.1 genotype = 3 CC+Cc : 1 cc

phenotype = 3 ม่วง : 1 เขียว

1.2 มี action ของยีนเป็นแบบ incomplete dominance (semi- หรือ co-dominance)

genotype = 1 CC+2Cc : 1 cc

phenotype = 1 ม่วง : 2 เขียวปนม่วง : 1 เขียว

2. ถ้าลักษณะของสีม่วง ถูกควบคุมด้วยยีน 2 คู่

2.1 ถ้าการสังเคราะห์ chlorophyll เขียวถูกควบคุมด้วย homozygous recessive (ccaa) และมี gene action เป็นแบบ complete dominance

genotype = 12 C_A_+C_aa+ccA_: 1 ccaa

phenotype = 15 ม่วง : 1 เขียว

2.2 ถ้าการสังเคราะห์ chlorophyll เขียวถูกควบคุมด้วย homozygous recessive (ccaa) และสีม่วงม่วงถูกควบคุมด้วย homozygous dominance และมี gene action เป็นแบบ incomplete dominance

genotype = 1CCAA : 14 C_A_+ccA_+C_aa: 1 ccaa

phenotype = 1 ม่วง : 14 เขียวปนม่วง : 1 เขียว

2.3 ถ้าการสังเคราะห์ chlorophyll เขียวถูกควบคุมด้วย homozygous recessive (ccaa) และสีม่วงถูกควบคุมด้วย homozygous dominance และมี gene action เป็น semi-epistasis แบบ semi-epistatic action

genotype = 9 C_A- : 7C_aa+accA_+ccaa

อัตราส่วนของ phenotype = 9 ม่วง : 7 เขียว

ผลการทดลองและวิจารณ์

ลักษณะเฉพาะของพันธุ์แม่(ก่ำดอยสะเก็ด) คือการมีสีม่วงของต้นกล้า กาบใบ แผ่นใบ เยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง ปลายดอกและยอดเกสรตัวเมีย มีเปลือกเมล็ดเป็นสีม่วงน้ำตาล และมีเยื่อหุ้มเมล็ดเป็นสีม่วงดำ ส่วนพันธุ์เหนียวสันป่าตองมีต้นกล้า กาบใบ แผ่นใบและปล้อง เป็นสีเขียว มีเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง และยอดเกสรตัวเมียสีขาว ส่วนเปลือกเมล็ดเป็นสีฟางและเยื่อหุ้มเมล็ดมีสีขาว ลูกผสมชั่วที่หนึ่ง (F_1) แสดงลักษณะสีม่วงของเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง ปลายดอกและยอดเกสรตัวเมีย เป็นสีม่วง ส่วนเปลือกเมล็ดเป็นสีม่วงน้ำตาลและเยื่อหุ้มเมล็ดเป็นสีม่วงดำ ซึ่งแสดงพฤติกรรมเป็นสีม่วงของพันธุ์แม่ ส่วนกาบใบและแผ่นใบจะมีสีอยู่ระหว่างพันธุ์พ่อและแม่ คือเขียวปนม่วง(Table 1)

สำหรับลักษณะสีม่วงบนต้นกล้า กาบใบและแผ่นใบ มีการกระจายตัวในลูกผสมชั่วที่ 2 บนส่วนดังกล่าวเป็นไปตามสมมุติฐานโดยเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนจำนวน 2 คู่

Table 1. Colour on various parts of the rice plant of parent and the F_1

Plant part	Kumdoisaket	Niaw Sanpathong	F_1 hybrid
Seedling	Purple	Green	Purplish green
Leaf-sheath	Purple	Green	Purplish green
Leaf-blade	Purple	Green	Purplish green
Ligule	Purple	White	Purple
Auricle	Purple	White	Purple
Internode	Purple	Green	Purple
Apiculus	Purple	White	Purple
Stigma	Purple	White	Purple
Husk	Purplish brown	Rice straw colour	Brown purplish brown
Pericarp	Dark-purple	White	Dark-purple

มีสัดส่วนของสีที่ปรากฏสีม่วง : เขียวปนม่วง : เขียว เป็นอัตราส่วนเท่ากับ 1:8:7 (Tables 2, 3 และ 4)

ส่วนลักษณะสีม่วงของเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง และปลายดอก มีการกระจายตัว ในลูกผสมชั่วที่ 2 บนส่วนดังกล่าวเป็นไปตามสมมุติฐาน โดยเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมด้วยยีนจำนวน 2 คู่ มีสัดส่วนของสีที่ปรากฏคือ สีม่วง : สีเขียวหรือขาว ในอัตราส่วน 9:7(Tables 5-8) ส่วนสีของยอดเกสรตัวเมีย

Table 2. Variation in colour of seedlings in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong(green)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio purple: purplish-green: green	Seedling colour (number of plants)			χ^2	Probability (df=2)
			Purple	Purplish-green	Green		
Observed	-	-	13	68	55	-	-
Expected	1 gene	1:2:1	34	68	34	25.94	0.0001
Expected	2 gene	1:14:1	8.5	119	8.5	278.66	0.0001
Expected	2 gene	1:8:7	8.5	68	59.5	2.73	0.256

Table 3. Variation in colour of leaf-blade in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (green)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio purple : purplish-green : green	Leaf blade colour (number of plants)			χ^2	Probability (df=2)
			Purple	Purplish-green	Green		
Observed	-	-	13	68	55	-	-
Expected	1 gene	1:2:1	34	68	34	25.94	0.0001
Expected	2 gene	1:14:1	8.5	119	8.5	278.66	0.0001
Expected	2 gene	1:8:7	8.5	68	59.5	2.73	0.256

Table 4. Variation in colour of leaf-sheath in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (green)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio purple: purplish-green: green	Leaf sheath colour (number of plants)			χ^2	Probability (df=2)
			Purple	Purplish-green	Green		
Observed	-	-	13	68	55	-	-
Expected	1 gene	1:2:1	34	68	34	25.94	00.0001
Expected	2 gene	1:14:1	8.5	119	8.5	278.66	0.0001
Expected	2 gene	1:8:7	8.5	68	59.5	2.73	0.256

กระจายตัว 7 : 9 ของสีม่วง : สีเขียวหรือขาว (Table 9)

ส่วนลักษณะสีม่วงของเปลือกเมล็ด และเยื่อหุ้มเมล็ดนั้น พบว่าการกระจายตัวของลูก F_2 ไม่สอดคล้องกับค่าคาดหมายทั้ง 1 และ 2 ยีน (Tables 10 และ 11)

การกระจายตัวของลูกผสมในชั่วที่สองบ่งชี้ว่ามียีนจำนวนสองคู่ "Cc" และ "Aa" ที่ทำหน้าที่ควบคุมการสังเคราะห์สีม่วง โดยเฉพาะบนเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง และปลายดอก สีม่วงจะแสดงพฤติกรรมเป็นยีนเด่น ข่มสีเขียวหรือขาวโดยแสดงอัตราส่วนที่

Table 5. Variation in colour of ligule in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio Purple : White	Ligule colour (number of plants)		χ^2	Probability (df=2)
			Purple	White		
Observed	-	-	69	67	-	-
Expected	1 gene	3:1	102	34	42.71	0.0001
Expected	2 gene	15:1	127.5	8.5	429.46	0.0001
Expected	2 gene	9:7	76.5	59.5	1.681	0.195

Table 6. Variation in colour of auricles in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio Purple : White	Ligule colour (number of plants)		χ^2	Probability (df=2)
			Purple	White		
Observed	-	-	69	67	-	-
Expected	2 gene	9:7	76.5	59.5	1.681	0.195
Expected	1 gene	3:1	102	34	42.71	0.0001
Expected	2 gene	15:1	127.5	8.5	429.46	0.0001
	2 gene	9:7	76.5	59.5	1.68	0.195

9 ม่วง : 7 เขียวหรือขาว แต่สำหรับสีม่วงบนยอดเกสรตัวเมีย กลับแสดงอัตราส่วน 7 ม่วง : 9 เขียวหรือขาว สีม่วงกลับแสดงพฤติกรรมเป็นยีนด้อยต่อสีม่วงขาว เป็นครั้งแรกที่พบอัตราส่วนดังกล่าวของสีม่วงบนstigma อัตราส่วน 9 ม่วง : 7 เขียวหรือขาว และ 7 ม่วง : 9 ขาว ที่พบนี้แสดงพฤติกรรมระหว่างยีนเป็น complementary action ใน epistasis ถ้ากำหนดให้ยีน C, c และ A, a ควบคุมการเกิดของสีม่วงบนต้นข้าวแล้ว recessive genes, a และ c จะแสดงพฤติกรรมเป็น epistatic genes เมื่ออยู่ในสภาพ homozygous จะข่ม non-allelic dominant genes "C" และ "A" ตามลำดับ ทำให้ A และ C แสดงพฤติกรรมเป็น hypostatic

Table 7. Variation in colour of internode in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio Purple : White	Ligule colour (number of plants)		χ^2	Probability (df=2)
			Purple	White		
Observed	-	-	69	68	-	-
Expected	1 gene	3:1	102	34	45.33	0.0001
Expected	2 gene	15:1	127.5	8.5	444.27	0.0001
Expected	2 gene	9:7	76.5	59.5	2.16	0.195

Table 8. Variation in colour of apiculus in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio Purple : White	Ligule colour (number of plants)		χ^2	Probability (df=2)
			Purple	White		
Observed	-	-	81	55	-	-
Expected	1 gene	3:1	102	34	17.29	0.0001
Expected	2 gene	15:1	127.5	8.5	271.34	0.0001
Expected	2 gene	9:7	76.5	59.5	0.61	0.195

genes ดังนั้นจึงสามารถเขียน genotype ที่ควบคุมสีม่วงและสีเขียวหรือขาวบนเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง และปลายดอกได้ดังนี้คือ

9 ม่วง = 1CCAA : 2CcAA : 2CCAa : 4CcAa

7 เขียว = 1CCaa : 2Ccaa: 1ccAA : 2ccAa : 1ccaa

และทำให้ F_1 genotype(CcAa) แสดงสีม่วง

สำหรับสีม่วงบน stigma (7 ม่วง : 9 ขาว) สามารถเขียนเช่นเดียวกันนี้แต่ในทางกลับกัน

สำหรับสีม่วงบนต้นกล้า กาบใบ และแผ่นใบ ที่แสดงอัตราส่วนระหว่าง สีม่วง :

Table 9. Variation in colour of stigma in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio Purple : White	Ligule colour (number of plants)		χ^2	Probability (df=2)
			Purple	White		
Observed	-	-	64	72	-	-
Expected	1 gene	3:1	102	34	56.63	0.0001
Expected	2 gene	15:1	127.5	8.5	506.01	0.0001
Expected	2 gene	7:9	59.5	76.5	0.61	0.437

Table 10. Variation in colour of husk in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (purple) X Niaw Sanpathong (brownish)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio purple : purplish-green : green	Leaf blade colour (number of plants)			χ^2	Probability (df=2)
			Purple	Purplish-green	Green		
Observed	-	-	1	100	35	-	-
Expected	1 gene	1:2:1	34	68	34	47.12	0.0001
Expected	2 gene	1:14:1	8.5	119	8.5	92.27	0.0001
Expected	2 gene	1:8:7	8.5	68	59.5	31.77	0.0001

เขียวปนม่วง : เขียว เท่ากับ 1 : 8 : 7 เป็นอัตราส่วนที่พบใหม่และน่าสนใจ แสดงให้เห็นว่าปฏิกิริยาระหว่างยีนที่ควบคุมการสร้าง enzymes ที่สังเคราะห์สีม่วงบนต้นกล้า กาบใบ และแผ่นใบเป็น semi-epistatic action ของ semi-dominant genes จึงทำให้เกิดลักษณะที่สาม(เขียวปนม่วง) ที่แตกต่างไปจากพ่อแม่ และสามารถเขียนลักษณะของ genotype ได้ดังนี้

1 ม่วง = 1CCAA

8 เขียวปนม่วง = 2CcAA : 2CCAa : 4CcAa

7 เขียว = 1Ccaa : 2Ccaa : 1ccAA : 2ccAa : 1ccaa

Table 11. Variation in colour of pericarp in the F_2 hybrid of the combination Kumdoisaket (dark-purple) X Niaw Sanpathong (white)

Observed and expected value	Expected number of gene control	F_2 ratio purple : purplish-green : green	Leaf blade colour (number of plants)			χ^2	Probability (df=2)
			Purple	Purplish-green	Green		
Observed	-	-	1	90	45	-	-
Expected	1 gene	1:2:1	34	68	34	42.71	0.0001
Expected	2 gene	1:14:1	8.5	119	8.5	170.42	0.0001
Expected	2 gene	1:8:7	8.5	68	59.5	17.27	0.0002

และทำให้ F_1 genotype(CcAa) แสดงสีเขียวปนม่วง

เมื่อพิจารณาอัตราส่วน 1 ม่วง(CCAA) : 8 เขียวปนม่วง (C_A_) : 7 เขียว (C_aa+ccA_+ ccaa) เห็นว่าหนึ่งส่วนที่มีสีม่วงของลักษณะเหล่านั้นจะมี genotype เป็นแบบ homozygous dominance ทั้งหมด หมายความว่าการที่จะเกิดสีม่วงได้นั้นทั้งสี่ allele ของทั้งสองยีนต้องเป็น dominant gene เท่านั้น จึงจะทำให้ลักษณะดังกล่าวมีสีม่วง ส่วนสีเขียวปนม่วงนั้นเกิดจาก genotype ที่ locus ใด locus หนึ่งหรือทั้งสอง loci มีสภาพเป็น heterozygous สำหรับสีเขียวเกิดได้สองกรณี ดังนี้ locusใด locus หนึ่งเป็น homozygous recessive gene (C_aa, ccA_) หรือทั้งสอง loci มีสภาพเป็น homozygous recessive genes(ccaa)

ตามอัตราส่วนและลักษณะของ genotype ที่เกิดขึ้นบน seedling ของประชากรลูกผสมชั่วที่ 2 ที่มีสีม่วง สีเขียวปนม่วง และสีเขียว สามารถอธิบาย genotype ของข้าวเหนียวก่ำดอยสะเก็ดและเหนียวสันป่าตองซึ่งเป็นข้าวพันธุ์พ่อแม่ได้ดังนี้คือ ก่ำดอยสะเก็ดเป็นข้าวพันธุ์แม่ที่มีสีม่วงต้นกล้า กาบใบ แผ่นใบ เยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง ปลายดอกและยอดเกสรตัวเมียเป็นสีม่วงเช่นเดียวกันลูกผสมที่มีต้นกล้าสีม่วง ดังนั้น genotype ที่ควรจะเป็นของก่ำดอยสะเก็ดเป็น homozygous dominance คือ "CCAA " ส่วนเหนียวสันป่าตอง ซึ่งเป็นข้าวพันธุ์พ่อมีต้นกล้า กาบใบ แผ่นใบและปล้อง เป็นสีเขียว เยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง และยอดเกสรตัวเมียสีขาว เช่นเดียวกับลูกผสมที่มีต้นกล้าสีเขียว ควรจะมี genotype เป็นแบบ homozygous recessive(ccaa) จึงจะทำให้อัตราส่วนของลูกผสม F_2 มีสีม่วงบน ต้นกล้า กาบใบ และแผ่นใบเป็น 1 ม่วง : 8 เขียวปนม่วง : 7 เขียว และมีลักษณะของ F_1 อยู่ครึ่งๆ กลางๆ เป็นสีเขียวปนม่วง

ข้อมูลของลูก F_2 ทำให้สามารถอธิบายลักษณะทางพันธุกรรมของลูก F_1 ได้ดังนี้คือ สีที่ปรากฏบนส่วนของต้นข้าวลูก F_1 เป็นรูปแบบ

หนึ่งที่พบในลูก F_2 โดยสีเขียวปนม่วงบนต้นกล้า กาบใบ และแผ่นใบ เป็นสีที่อยู่ระหว่างพ่อแม่ ซึ่งแสดงปฏิกิริยาระหว่างยีนเป็นแบบ incomplete dominance และสีม่วงบนเยื่อกันน้ำฝน เขี้ยวกันแมลง ปล้อง ปลายดอก และยอดเกสรตัวเมีย แสดงพฤติกรรมเป็นยีนเด่นข่มสีเขียวหรือขาวของต้นพ่อ ที่น่าสังเกตคือสีน้ำตาลม่วงของเปลือกเมล็ด และสีม่วงเข้มของเยื่อหุ้มเมล็ด ซึ่งในลูก F_1 แสดงเหมือนกับแม่(ก่ำดอยสะเก็ด) คือน้ำตาลม่วงและม่วงเข้ม เป็นพฤติกรรมเป็น complete dominance แต่ใน ลูก F_2 กลับมีเปลือกเมล็ดสีม่วงและเยื่อหุ้มเมล็ดสีม่วงอ่อนปรากฏ แต่อัตราส่วนที่ได้กลับไม่สอดคล้องกับอัตราส่วนที่กำหนดไว้ แสดงว่าพฤติกรรมของยีนทั้งสองแสดงรูปแบบของการถ่ายทอดเป็น polygenic inheritance ทำให้มีบาง genotype ที่ไม่ใช่ genotype ของทั้งพ่อและแม่และ F_1 ปรากฏออกมาในการกระจายตัวของ F_2 ทำให้การกระจายตัวเป็นแบบ continuous distribution และ genotypic frequency ก็จะเหมือนกับ phenotypic frequency (1 : 4 : 6 : 4 : 1)

สรุปผลการทดลอง

สรุปได้ว่าลักษณะของสีม่วงที่ปรากฏบนต้นข้าวเกิดจากการทำงานร่วมกันของยีนจำนวนสองยีน (Cc และ Aa) โดยลักษณะสีม่วงบนต้นกล้า เขี้ยวกันแมลง ปล้อง ปลายดอก ยอดเกสรตัวเมีย ต้นกล้า กาบใบและแผ่นใบ แสดงพฤติกรรมเป็น non-allelic action มี ratio เป็นของ dihybrid ratio ส่วนสีม่วงของเปลือกเมล็ดและเยื่อหุ้มเมล็ด ที่ไม่สอดคล้องกับสัดส่วนพฤติกรรมของสองยีนนั้น แสดงว่าการกระจายตัวทางพันธุกรรมของสีบนสองลักษณะนี้ใน F_2 ไม่เป็น Medelian segregation ของ dihybrid โดยอาจมี gene ควบคุมมากกว่า 2 คู่ และอาจเป็น polygenic segregation ซึ่งต้องวิเคราะห์ต่อไป

ข้อมูลเกี่ยวกับลักษณะทางพันธุกรรมและพฤติกรรมของยีนที่ควบคุมการสร้างสีม่วงบนต้นข้าวที่ได้ศึกษาเหล่านี้ นับเป็นพื้นฐานสำหรับนักปรับปรุงพันธุ์ที่สนใจทำการคัดเลือกเพื่อปรับปรุงพันธุ์ข้าว ซึ่งจะสามารถนำไปใช้เป็น morphology maker ในการคัดเลือกพันธุ์ต่อไป

เอกสารอ้างอิง

Annie, P.T. and K. Pavithran. 1988. Inheritance of pericarp colour in rice (*Oryza sativa* L.) *Plant Breeding Abstracts.* 60(6): 5314.

Chang, T.T. 1964. Present Knowledge of Rice Genetics and Cytogenetics. Internation Rice Research Institute, Los Banos, Manila, Philippines. 96 p.

Dhulppanavar, C.V., A.K. Kolhe and R.D. Cruz. 1973. Inheritance of pigmentation of rice. *Indian J. Genet.* 33: 176-179.

Hadagal, B.N., A. Manjunath and J.V. Goud. 1984. Inheritance of anthocyanin pigmentation in a few parts of rice (*Oryza sativa* L.). *Indian J. Genet.* 44(2): 319-324.

Takahashi, M. 1964. Linkage groups and gene scheme of some striking morphological characters in Japanese rice. Pages 215-236. *In*: Rice Genetic and Cytogenetic. Elsevier, Amsterdam.